

Beatriz Chamero Macho

Patrones de modularidad en la evolución de arcosaurios:

Disparidad e integración morfológica en el post-
cráneo de cocodrilos y aves



**Patrones de modularidad en la
evolución de arcosaurios:**
Disparidad e integración morfológica en el post-cráneo
de cocodrilos y aves

TESIS DOCTORAL

BEATRIZ CHAMERO MACHO

Departamento de Biología
Unidad de Paleontología
UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE MADRID

MADRID, NOVIEMBRE 2011

**Patrones de modularidad en la
evolución de arcosaurios:**
Disparidad e integración morfológica en el post-cráneo
de cocodrilos y aves

Memoria presentada para optar al Grado de
Doctor en Ciencias Biológicas por

BEATRIZ CHAMERO MACHO

Dirigida por

Dra. Ángela Delgado Buscalioni

Dr. Jesús Marugán Lobón

Departamento de Biología
Unidad de Paleontología
UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE MADRID

MADRID, NOVIEMBRE 2011



FACULTAD DE
CIENCIAS
UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE MADRID



A Cristina, mi estrella firme

ÍNDICE

AGRADECIMIENTOS

CAPÍTULO I

INTRODUCCIÓN..... 1

1. El esqueleto apendicular en la revolución de los arcosaurios.....	3
2. Aproximaciones metodológicas.....	9
3. Contexto general de la memoria.....	15
4. Consideraciones anatómicas.....	22
4. 1. Esqueleto axial.....	22
4.1.1. <u>Anatomía vertebral en cocodrilos</u>	22
<i>El modelo biomecánico de los cocodrilos</i>	22
<i>Osteología</i>	24
<i>Miología</i>	26
<i>Ligamentos</i>	29
4.1.2. <u>Desarrollo embrionario del esqueleto axial</u>	30
<i>Somitogénesis y diferenciación vertebral</i>	30
<i>Genes Hox</i>	33
<i>Regionalización</i>	35
4.2. Esqueleto apendicular anterior de cocodrilos.....	36
4.2.1. <u>Anatomía: osteología</u>	36
<i>Cintura pectoral</i>	36
<i>Extremidad anterior</i>	37
4.2.2. <u>Anatomía: miología</u>	38
4.3. Esqueleto de la cintura pectoral de aves.....	41
4.3.1. <u>Anatomía: osteología</u>	41
4.3.2. <u>Anatomía: miología</u>	43
5. Objetivos.....	45

CAPÍTULO II

MATERIAL Y MÉTODOS..... 47

1. Material.....	49
1.1. Muestra de cocodrilos.....	49

1.1.1. <u>Esqueleto axial</u>	49
<i>Muestra inter-específica</i>	49
<i>Muestra intra-específica: ontogenia</i>	52
1.1.2. <u>Esqueleto apendicular</u>	52
1.1.3. <u>Estado de maduración</u>	53
1.2. Muestra de aves.....	56
2. Métodos	59
2.1 Morfometría geométrica (MG).....	59
2.1.1. <u>Toma de datos</u>	59
<i>Landmarks</i>	59
<i>Toma de datos en cocodrilos</i>	60
A) Esqueleto axial.....	60
B) Esqueleto apendicular.....	63
<i>Toma de datos en aves</i>	67
A) Escápula.....	67
B) Coracoides.....	67
2.1.2. <u>Tratamiento de los datos</u>	68
<i>Superposición Procrustes</i>	68
<i>Visualización</i>	69
2.2. Análisis de los datos: estadística multivariante.....	71

CAPÍTULO III

MODULARIDAD VERTEBRAL.....75

<u>HIPÓTESIS DE MODULARIDAD VERTEBRAL</u>	78
<u>RESULTADOS</u>	82
<u>DISCUSIÓN</u>	84

CAPÍTULO IV

MODELOS DE VARIACIÓN MORFOLÓGICA EN LA REGIÓN CERVICAL DE CROCODYLIA.....85

<u>RESULTADOS</u>	88
1. Patrones de variación morfológica a lo largo de la columna:	
región cervical y transición cervico-torácica	88
1.1. Muestra inter-específica.....	88

<i>Variación interna en la columna</i>	88
<i>Variación en cocodrilidos y aligatóridos</i>	91
1.2. Serie ontogenética.....	92
2. Patrones de variación morfológica en cada vértebra cervical y dorsal	96
3. El tamaño en las vértebras cervicales	100
<i>Patrones alométricos: regresión</i>	102
DISCUSIÓN	108
<i>El patrón morfológico de las vértebras cervicales en Crocodylia</i>	108
<i>Variaciones del patrón: factor filogenético</i>	111
<i>Influencia del tamaño en el patrón de la serie cervical</i>	113

CAPÍTULO V. MODELOS DE INTEGRACIÓN MORFOLÓGICA EN LA REGIÓN CERVICAL DE CROCODYLIA..... 115

RESULTADOS	118
1. Integración morfológica en la columna cervical: las vértebras como unidades	118
<i>Patrones de asociación</i>	119
<i>Tamaño y maduración</i>	124
2. Integridad vertebral: mitades craneal y caudal	126
DISCUSIÓN	129
<i>Integración morfológica en la columna cervical</i>	129
<i>Integridad vertebral</i>	131

CAPÍTULO VI MODELOS MORFOLÓGICOS EN EL ESQUELETO APENDICULAR ANTERIOR DE CROCODYLIA..... 133

RESULTADOS	136
1. Patrones de variación morfológica	136
1.1. <u>Cintura escapular</u>	136
1.2. <u>Extremidad anterior</u>	140
2. Tamaño	144
3. Patrones de covariación	146

3.1. <u>Muestra inter-específica</u>	146
3.2. <u>Ontogenia</u>	148
DISCUSIÓN	149
<i>El papel del tamaño: alometrías dinámica y estática</i>	149
<i>Patrones de variación e integración morfológica</i>	150

CAPÍTULO VII

MODELOS MORFOLÓGICOS EN LA CINTURA PECTORAL DE NEORNITHES.....155

METODOLOGÍA	158
<i>Filogenia de aves</i>	158
<i>Tipos de locomoción</i>	160
RESULTADOS	162
1. Patrones de variación morfológica	162
2. Tamaño	168
3. Patrones de covariación	169
DISCUSIÓN	172

CAPÍTULO VIII

CONSIDERACIONES FINALES Y CONCLUSIONES...175

CONSIDERACIONES FINALES	177
1. Sujeto de estudio	177
<i>Cocodrilos y aves</i>	177
<i>Esqueleto post-craneal</i>	178
2. Muestra	178
3. Métodos	179
4. Generación de hipótesis	180
CONCLUSIONES	182

REFERENCIAS.....185

Agradecimientos

Llegados a este punto hay dos cosas que me quedan por hacer para finalizar la memoria de tesis. Una es sentarme y reflexionar sobre las conclusiones de toda mi investigación. La otra, sentarme e intentar expresar mi agradecimiento a los que han estado ahí a lo largo de estos 6 años y pico de tesis. Y el paralelismo resulta curioso. Toca cerrar mi trabajo pero también, un periodo de mi vida. Al fin y al cabo, durante este tiempo hacer la tesis no ha sido sólo una ocupación sino un modo de vida, donde el rumbo se iba marcando por estancias, congresos, excavaciones. Es por esto que hay tanta gente a la que agradecer, personal y académicamente.

En primer lugar, me gustaría agradecer a mis directores de tesis, Ángela Delgado Buscalioni y Jesús Marugán Lobón, por su constante apoyo y guía. Sobra decir que sin ellos esta tesis no sería lo que es y yo no habría aprendido todo lo que he aprendido. A Ángela, gracias por la oportunidad de trabajar con ella, con todo lo que eso implica. Desde que empezamos a trabajar los temas de gigantismo hasta sus cocodrilos, se ha ido produciendo una revolución en mi mente que no podría haber estado guiada por nadie más. Gracias por ayudarme a ir encontrando el camino. Y a Jesús, gracias por adentrarme en el mundo de la morfometría geométrica (aunque no sé si ya me estoy arrepintiendo...) y aguantarme con paciencia el *hard rock* y también mi dura cabeza (al final justifiqué los títulos como quise...).

Me gustaría agradecer también a las personas encargadas de las colecciones estudiadas en esta tesis: el Dr. Kenneth L. Krysko y Dr. Max A. Nickerson del Museo de Historia Natural de Florida (Gainesville, EEUU) y a la Dra. Sylke Frahnert del Museo Humboldt de Historia Natural (Berlín, Alemania), por permitir el acceso al material y facilitar tan amablemente mi estancia en sus instituciones.

A la Dra. Daniela Schwarz-Wings también del Museo Humboldt, por acogerme durante unos meses en el museo. Gracias a Daniela, me introduje en el mundo de la musculatura cocodriliana y tanto las charlas como las disecciones fueron de inmensa ayuda (no sé si la experiencia de tener delante a un cocodrilo enorme en una mesa de disección se volverá a repetir...).

Al Dr. Santiago Reig Redondo y a su equipo del Laboratorio de Imagen Médica del Hospital Gregorio Marañón, por escanear los huesos que se han usado en las imágenes de la tesis con tanta rapidez y entusiasmo. Desde luego debe ser una novedad tener un cocodrilo de “paciente”.

A mis compañeros de paleo. A Ioannis, por su ayuda no sólo académica sino en la vida diaria. Quién sabe qué sería de mi cordura a estas alturas si aquel ‘griego valiente’ no se hubiera cruzado en mi camino. A Hugo, mi hermano pequeño (aunque casi podría ser tu madre...), siempre dispuesto a ayudar y a escuchar. A Álvaro, que sólo con mirarme la cara ya sabe cómo manejar el día. A Aitor, catedrático de vídeos, siempre haciéndome sonreír. A Óscar, aunque se haya “pasado” a los antropólogos, seguirá siendo un compañero, el que me vio iniciarme en la paleo. Y a Pepelu, Fer, Patxi, Mori y Fran, por compartir conocimiento y, sobre todo, la vida diaria.

A los compañeros de Las Hoyas: Geli, Chicho, Anita, Zain, Enric, Chicuto y un largo etcétera, por esos veranos míticos. Con ellos me he iniciado en la paleontología y he compartido algunos de los mejores momentos de mi vida.

A Carlitos y Sole (y a Óscar y Fer, otra vez) por aquella experiencia inolvidable (en todos los sentidos) que fue el EJIP de Cuenca.

A Mauro, Micro, Néstor, María y Carlos. Desde el culo infinito en Las Hoyas hasta el mierdoncello, habéis mejorado mis días. Avengers assemble!

A mis compañeros de la carrera, donde empezó todo: Amparo, Patri, Javi, Elena Jiménez, Pablo, María. En especial, a Mentxu y Vir, que han sido mi apoyo más básico durante estos últimos años, a Juan, por echarme un cable con la maquetación de la tesis sin pedir nada a cambio y a Elena Corral, porque sin ella lo mismo nunca hubiera empezado ‘trillando’ en la Unidad de Paleontología.

A los ‘citólocos’, Paloma, José, Ana, Óscar, Vero, Santi y Lidia, porque siempre han estado ahí cuando los he necesitado, ya sea para preguntar cómo se hace el papeleo, para llorar en un hombro ajeno o darme cobijo para comer.

A mis padres y hermanos. Después de tantos viajes, estrés, frustraciones, vosotros siempre sois mi hogar. Hay tantas cosas que agradeceros que tendría que ponerle otro volumen a la tesis pero creo que un ‘gracias por aguantarme’ lo puede resumir bien (y vosotros que me conocéis bien, sabéis a qué me refiero). Y un gracias más a Cristina y a Fil, por escuchar con interés mis charletas y darle un toque arquitectónico, y en especial a mi hermana, por ayudarme con su visión artística a que todo luzca mucho mejor (que conste en acta que la portada es producto de su cabeza). Mención especial para la panda de mis padres, por aquella noche inolvidable en el chino de Berlín.

La presente memoria de tesis se ha desarrollado gracias a la beca FPU (ref. AP2005-0677) del MICINN del Gobierno de España dentro de los proyectos de investigación CGL2005-01121 (DGCYT; Ministerio de Educación y Ciencia) y CGL2009-11838 (Ministerio de Ciencia e Innovación).

Beatriz Chamero Macho
Madrid, 8 de Noviembre, 2011

CAPÍTULO I

Introducción

1. EL ESQUELETO APENDICULAR EN LA REVOLUCIÓN DE LOS ARCOSAURIOS

Los arcosaurios son uno de los grupos de vertebrados más diverso y dispar, con un origen que se remonta hasta unos 250 millones de años (Triásico Inferior; Benton, 2005; Brusatte *et al.*, 2010). A finales de este periodo se produjo la principal fase de diversificación de Archosauria (*sensu stricto*; Gauthier, 1986; Benton y Clark, 1988; Brochu, 2001), dividiéndose en dos linajes principales: el linaje de origen de los cocodrilos (*crurotarsi*) y el de origen de los dinosaurios y las aves (*ornithodira*) (Fig. 1.1; Sereno, 1991; Parrish, 1993; Brochu, 2001). Durante el Triásico temprano también aparecen otras formas basales que no se adscriben a ninguno de estos linajes y que tradicionalmente se habían incluido en un grupo parafilético, los ‘tecodontos’ (Parrish, 1986; Brochu, 2001).

La diversificación de los arcosaurios está ligada a modificaciones en el aparato locomotor que se reflejan en el variado espectro de posturas y capacidades locomotoras que identifican al grupo. De hecho, una de las principales características anatómicas que diferencia ambos linajes es el tipo de articulación del tarso: el linaje de los *crurotarsi* se caracteriza por la configuración denominada ‘cocodrilo-normal’ mientras que la conocida como ‘cocodrilo-invertida’ es típica de los *ornithodira* (Box 1; Parrish, 1986; Sereno, 1991).

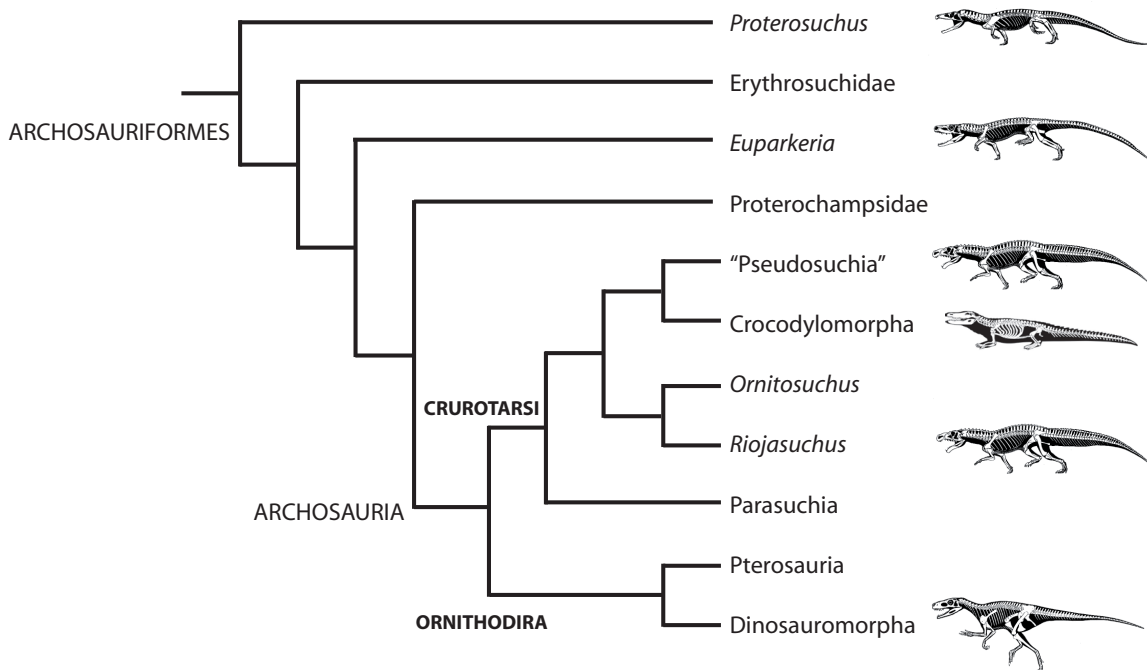


Figura 1.1. Filogenia de Archosauriformes (modificada de Sereno, 1991) donde se representa las relaciones de parentesco entre Archosauria y el conjunto de taxones basales. Las siluetas de ‘Pseudosuchia’ se corresponde con un ejemplar de *Saurosuchus*, un ejemplar de *Alligator* representa los Crocodylomorpha y un *Herrerasuchus*, los Dinosauromorpha.

BOX1: Tipos de articulación del tarso en arcosaurios

En la configuración denominada ‘cocodrilo-normal’ (típica del linaje *crurotarsi*) una expansión del astrágalo encaja en una fosa del calcáneo, mientras que en la denominada ‘cocodrilo-invertida’ (típica de los *ornithodira*) sucede lo contrario: la expansión se encuentra en el calcáneo y la fosa donde encaja, en el astrágalo. La configuración ‘cocodrilo-normal’ permite la rotación entre el astrágalo y el calcáneo lo que conlleva una gran versatilidad de movimientos. En contraposición, en el tipo ‘cocodrilo-inverso’, el astrágalo y el calcáneo actúan conjuntamente como una bisagra. Este tipo de articulación, junto con otras adaptaciones relacionadas con una postura erecta y digitígrada, está correlacionada con una marcha más veloz y ágil en los ornithodira. (Fig. B1.1; Kardong, 2007).

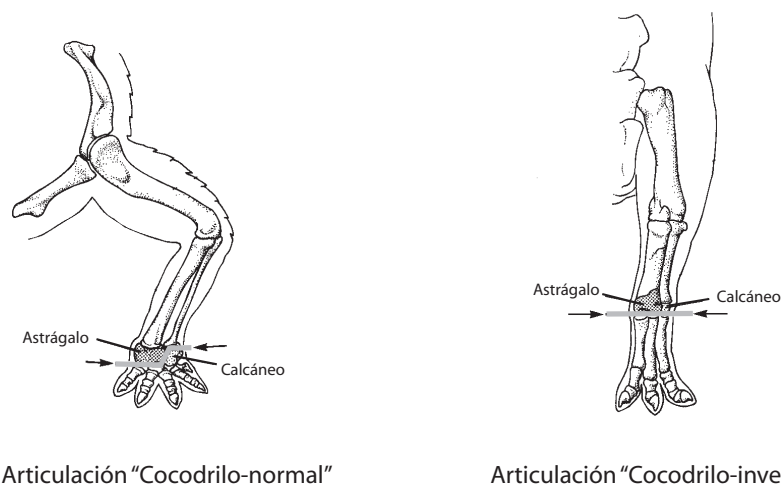


Figura B1.1. Tipos de articulación del tarso. La línea gris indica el eje de articulación que en el tipo ‘cocodrilo-normal’ pasa entre el astrágalo y el calcáneo mientras que en el ‘cocodrilo-invertido’ es en bisagra. Modificado de Kardong (2007).

El tipo de articulación del tarso es tan sólo un ejemplo de las múltiples adaptaciones locomotoras que definen la diversificación de los arcosaurios. Su historia evolutiva está marcada por el desarrollo de una variedad amplia de posturas (postura extendida o espatarrada—*sprawling*—, semi-erguida y erguida) y hábitos locomotores (hábitos cuadrúpedos o bípedos; locomoción terrestre marchadora o cursorial, vuelo, etc.; Parrish, 1987; Gatesy y Middleton, 1997; Middleton y Gatesy, 2000; Hutchinson, 2006).

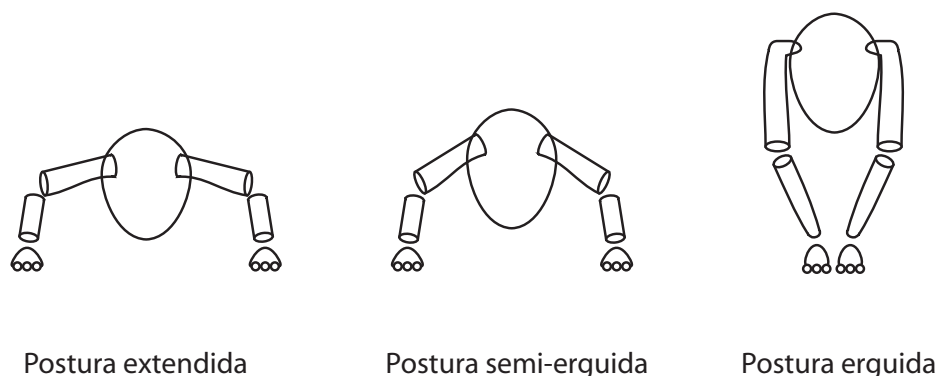


Figura 1.2. Grados posturales en Archosauria. Modificado de Benton (2005).

Primitivamente, la postura característica de los arcosaurios del Triásico temprano es la extendida o espatarrada (*sprawling*). En estos animales, el segmento proximal de las extremidades se sitúa transversalmente a ambos lados del cuerpo, por lo que la postura del mismo se mantiene cercana al suelo (Fig. 1.2; Parrish, 1986; Benton, 2005).

Otros arcosaurios primitivos como *Euparkeria*, se considera que desarrollaron una postura semi-erguida, donde el cuerpo se sostiene a cierta distancia del suelo durante la locomoción y las extremidades se sitúan en un plano sub-horizontal con respecto al cuerpo. En la postura erguida, las extremidades se sitúan debajo del cuerpo lo que permite usar la extremidad en toda su longitud para producir la zancada en el plano vertical. Además de mejorar el rendimiento locomotor en tierra, las extremidades situadas debajo del cuerpo soportan el peso de manera más efectiva (Parrish, 1986; Benton, 2005; Kardong, 2007).

Tradicionalmente, la postura erguida marca una revolución clave en las capacidades locomotoras de arcosaurios (Benton, 2005). Este punto de vista implica una transformación evolutiva secuencial desde la postura extendida, pasando por la semi-erguida hasta llegar finalmente a la erguida. En este contexto, los arcosaurios basales representan formas transicionales entre las formas primitivas con posturas típicas extendidas hasta los dinosaurios, con posturas completamente erguidas (Charig, 1972). Sin embargo, los avances en el estudio de los grados posturales y la filogenia de Archosauria han revelado que no hay una transformación secuencial directa aparente entre los grados posturales. La transición hacia posturas más erguidas es tan común como la transición hacia posturas más extendidas (por ejemplo, los cocodrilos desarrollan las posturas extendidas secundariamente como adaptación a la vida anfibia; Parrish, 1986). En definitiva, la postura erguida podría haberse desarrollado en la base del *crown-group*¹ de los arcosaurios (Fig. 1.3; Sereno, 1991; Parrish, 1993; Brusatte *et al.*, 2010).

1. Según Jefferies (1979) el *crown-group* incluye al ancestro común de todos los representantes vivos de un linaje, junto con todos sus descendientes (ya sean actuales o fósiles).

Por otro lado, la visión tradicional de esta secuencia evolutiva lleva implícita la definición de categorías discretas de grados posturales. Sin embargo, la caracterización de la postura semi-erguida es controvertida (Gatesy, 1991a; Hutchinson, 2006; Brusatte *et al.*, 2010). Por ejemplo, dependiendo del tipo de locomoción que desarrollen, los cocodrilos actuales mantienen posturas más tendidas (p.ej. cuando se mueven arrastrando el vientre o a velocidades lentas) o más erguidas (p.ej. cuando se mueven mediante una marcha con las extremidades extendidas—*high walk*—; Gatesy, 1991a; Reilly y Elias, 1998). Esto lleva a pensar que más que categorías discretas, los grados posturales representan un continuo desde posturas más extendidas a posturas más erguidas y que ciertos arcosaurios, como los cocodrilos, son capaces de moverse en un rango más amplio, variando simplemente el grado de aducción del fémur (Gatesy, 1991a).

En este contexto evolutivo, la extremidad posterior y la cintura pélvica han sido el sujeto preferencial de estudio, considerando la predominancia de estudios centrados en el linaje de los *ornithodira* (y más concretamente en los dinosaurios y aves; Gatesy, 1990, 1991b; Christiansen, 1998; Farlow *et al.*, 2000; Hutchinson, 2006). Incluso las aproximaciones realizadas para entender la evolución de las posturas en arcosaurios incluyendo otras formas relevantes como los cocodrilos, se han focalizado también en la extremidad posterior, ignorando en gran medida la extremidad anterior (Gatesy, 1991a; Reilly y Elias, 1998; Hutchinson, 2000; Blob y Biewener, 1999, 2001; Reilly *et al.*, 2005; Kubo y Benton, 2007). El estudio de la extremidad anterior en arcosaurios también ha sido orientado desde una visión ‘dinosauriana’, para entender las adaptaciones que aparecen a lo largo del linaje de los dinosaurios terópodos, dada la relevancia de la aparición del vuelo en las aves (Middleton y Gatesy, 2000; Dial, 2003).

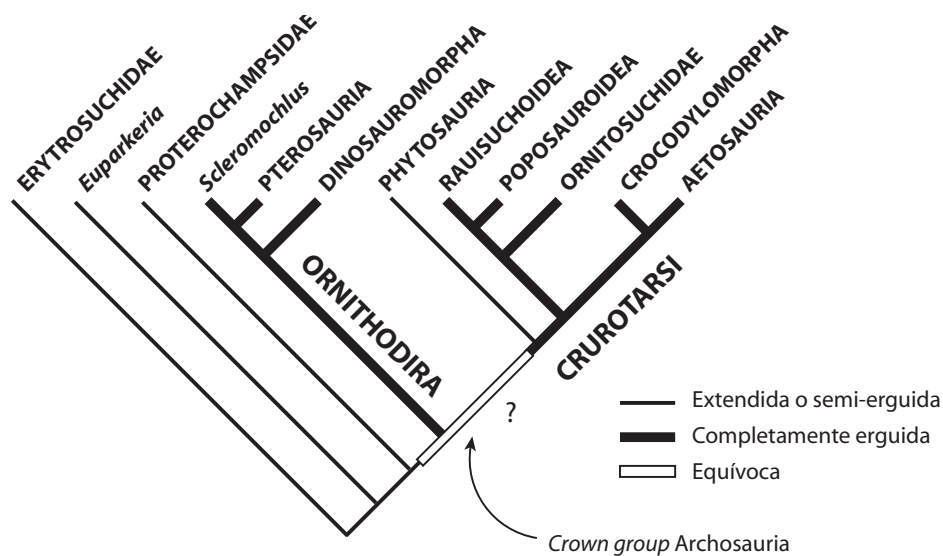


Figura 1.3. Evolución de las posturas dentro de Archosauria. Modificado de Brusatte *et al.* (2010).

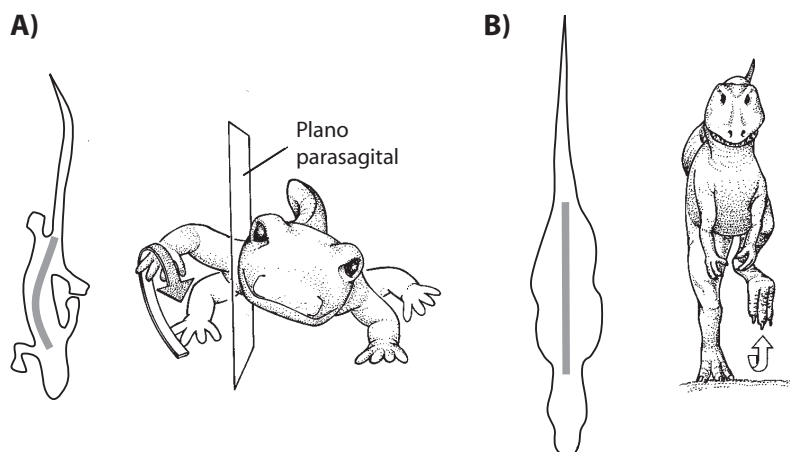


Figura 1.4. Diferencias en los planos de movimiento entre animales con posturas extendidas (A) y erguidas (B). Se muestra una vista dorsal a la izquierda y una craneal a la derecha de cada uno. En la vista dorsal se aprecia el movimiento ondulatorio lateral que sufre la columna en los animales con posturas extendidas. Modificado de Kardong (2007).

Además, la primacía de estudios sobre el esqueleto apendicular (y en particular del posterior) ha relegado al esqueleto axial a un segundo plano, a pesar de que también juega un papel básico en la arquitectura general del cuerpo (Frey, 1988a).

En cualquier caso, la evolución de las posturas implica no sólo cambios en la localización de las extremidades sino una reorganización general de la arquitectura musculo-esquelética del cuerpo. Estos cambios estructurales están asociados a variaciones en las exigencias biomecánicas y en los patrones de estrés del conjunto de elementos esqueléticos: esqueleto axial, cinturas, y esqueleto apendicular. A modo de resumen se enumeran brevemente los papeles funcionales de cada una de estas partes, resaltando rasgos esenciales de su variación asociada a los tipos de locomoción y posturas.

La columna vertebral es el eje fundamental del cuerpo y su función básica es la de proporcionar rigidez y soporte al mismo. Asimismo, es un punto de anclaje para los músculos y ligamentos que actúan durante la locomoción. Una zona de particular importancia es la región más anterior (o craneal) de la columna, ya que es el nexo de unión con el cráneo. Esta región está compuesta por un sistema complejo, el complejo atlanto-axial, que es el encargado no sólo de estabilizar el cráneo durante la locomoción, sino que también es responsable de los movimientos dorso-ventrales y de rotación craneal. Además, la porción anterior de la columna articula y da soporte a la cintura pectoral y a la extremidad anterior. El cuello de los arcosaurios es, por tanto, una región indispensable para mantener el balance y amortiguar las fuerzas causadas durante la locomoción a lo largo de toda la parte anterior del cuerpo.

Debido a su papel central en la arquitectura del esqueleto, el aspecto funcional de la columna vertebral está también asociado a la disposición y tipo de movimiento de las extremidades (Fig. 1.4) . En los animales con posturas extendidas las extremidades realizan un movimiento de giro en cada paso de la progresión que se acompaña de flexiones laterales de la columna. Por el contrario, en animales con postura erguida, la posición de las extremidades por debajo del cuerpo limita el movimiento de las mismas al plano parasagital, de manera similar a un péndulo (Hutchinson, 2006; Kardong, 2007). En este tipo de movimiento es fundamental la flexión vertical de la columna, ya que las ondulaciones laterales contribuyen poco a la oscilación de las patas.

La morfología y el papel de las cinturas también se modifican en relación a las posturas. En la postura extendida, la fuerza se dirige medialmente hacia la cintura pectoral, con lo que los elementos mediales (p.ej. coracoides e interclavícula en cocodrilos) ejercen el papel principal de soporte de dichas fuerzas (Fig. 1.5). Por el contrario, en la postura erguida, las extremidades se sitúan directamente debajo de la escápula, con lo que las fuerzas se desplazan de la línea media hacia la escápula y los elementos mediales pierden su función principal de soporte. Además, en el linaje *ornithodira* la postura erguida junto con otra serie de modificaciones (como el tipo de articulación tarsal o el alargamiento de los metatarsos) están asociados al bipedalismo (aunque secundariamente también aparecen formas cuadrúpedas en este linaje). En los ornitodios bípedos, por tanto, el papel de la cintura pectoral deja de estar relacionado con el soporte del peso, lo que permite adaptaciones especializadas como el vuelo en las aves (Middleton y Gatesy, 2000).

La relevancia biomecánica del cuello, la cintura pectoral y la extremidad anterior nos ha llevado a revisar su morfología en cocodrilos y aves desde un contexto analítico basado en la morfometría geométrica.

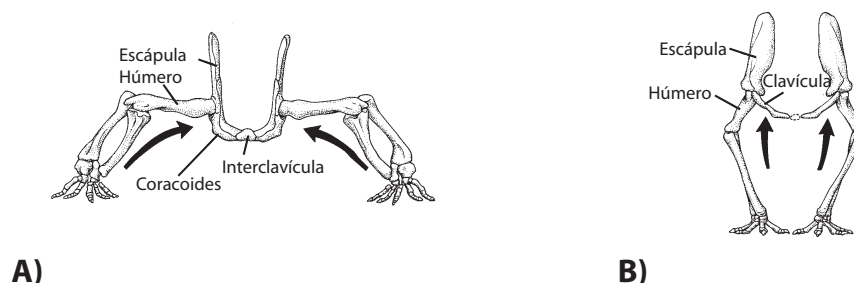


Figura 1.5 Distribución del peso en la cintura pectoral en arcosaurios de postura extendida (A) y erguida (B). Modificado de Kardong (2007).

2. APROXIMACIONES METODOLÓGICAS

La evolución del esqueleto post-craneal en arcosaurios nos remite a la relación existente entre la organización morfológica y los óptimos funcionales. Históricamente, la relación entre la forma y la función ha sido uno de los temas centrales de la morfología. De la dicotomía entre estos dos conceptos surgen dos corrientes de pensamiento: la funcional o y la formal (Russell, 1916). En la visión funcional, la forma responde a exigencias mecánicas, es resultado de las demandas funcionales. La diversidad de formas se estudia desde el punto de vista de su analogía. En contraposición, la visión formal se basa en la unidad del diseño corporal de los organismos para entender la diversidad morfológica. El diseño del organismo es el que determina las funciones que el mismo es capaz de desarrollar. En efecto, desde esta última perspectiva, en animales que en principio podrían considerarse sometidos a patrones de estrés funcional similares, las soluciones del diseño corporal pueden ser muy diferentes, lo que implica distinto potencial mecánico en cada sistema.

El estudio morfo-funcional en arcosaurios ha seguido las mismas tendencias científicas y paradigmas que para el resto de los tetrápodos. En las Figuras 1.6 y 1.7 se resumen los antecedentes de estudio del complejo musculo-esquelético en cocodrilos y aves en relación a dichas tendencias. Encuadrados en la vertiente más formal existen diversos trabajos descriptivos sobre la anatomía musculo-esquelética (véase Mook, 1921; Frey, 1988b; Cong *et al.*, 1998; Meers, 2003; para los cocodrilos o Zweers *et al.*, 1987; Baumel, 1993; para las aves). Otros trabajos, como los estudios sobre la evolución de la postura en arcosaurios de Charig (1972) o el estudio sobre los rasgos morfológicos convergentes en los elementos apendiculares de arcosaurios primitivos de Parrish (1986), relacionan morfologías óptimas según las adaptaciones locomotoras. En la actualidad, son mucho más abundantes los trabajos que tratan sobre la biomecánica o la morfología funcional del esqueleto (véase Figuras 1.6 y 1.7). Estos trabajos introducen un aspecto experimental, que permite contrastar de manera directa las capacidades funcionales del sistema y relacionarlo con morfologías particulares del mismo. Ejemplos de ello son los estudios de Gatesy (1991a), Frey y Salisbury (2001), Salisbury y Frey (2001), Seebacher *et al.* (2003) y Claessens (2009). Otro tipo de aproximaciones son las realizadas por Frey (1998a), Salisbury (2001) y Schwarz-Wings *et al.* (2009), donde se considera el sistema completo como una red interconectada de elementos que actúa de manera conjunta (*bracing-systems*). La morfología del sistema y las relaciones entre los distintos elementos permiten elaborar hipótesis deductivas acerca del potencial mecánico del mismo.

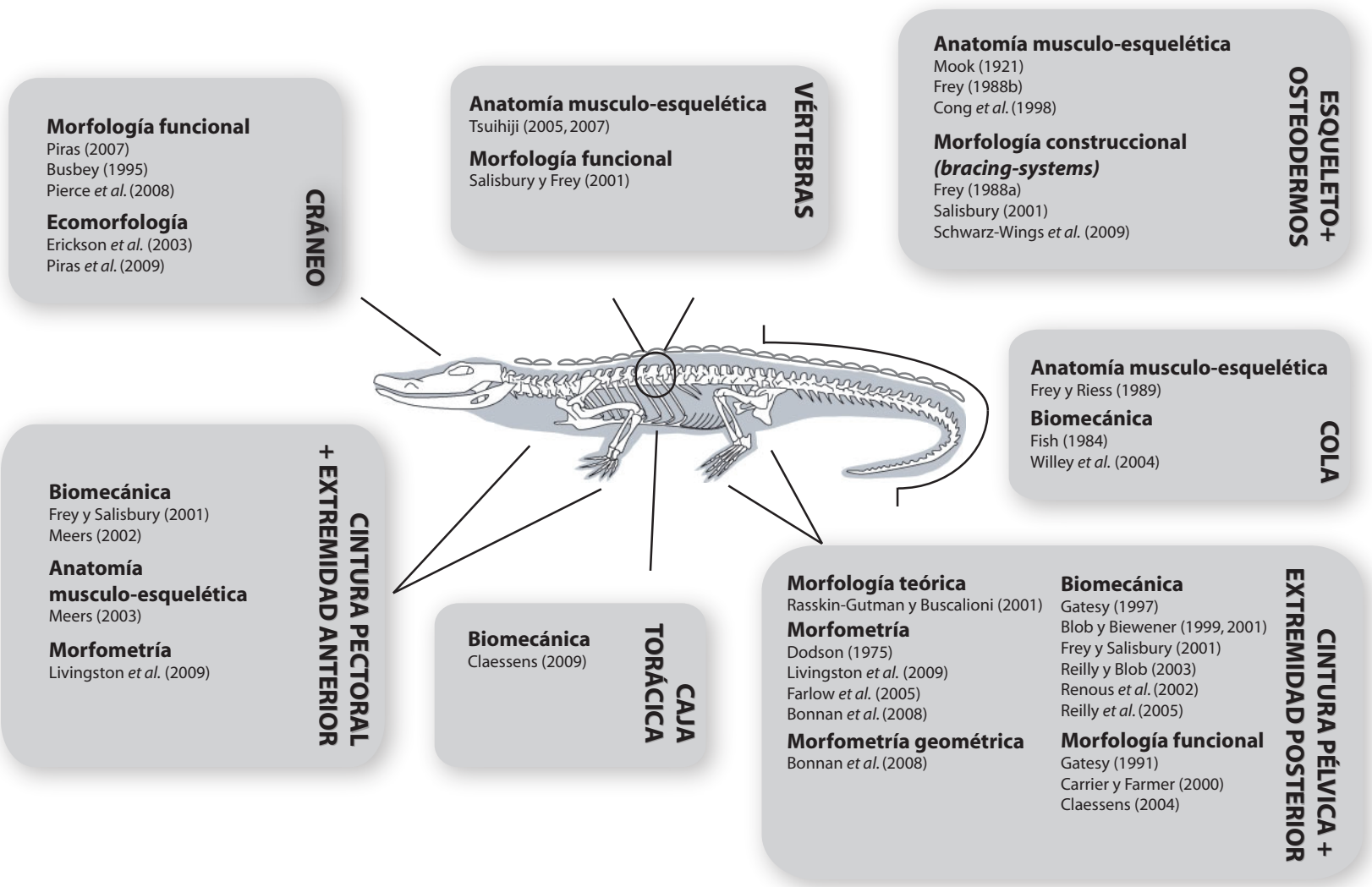


Figura 1.6. Resumen de los antecedentes bibliográficos en el estudio del sistema musculo-esquelético de cocodrilos desde la perspectiva de la morfología descriptiva y funcional.

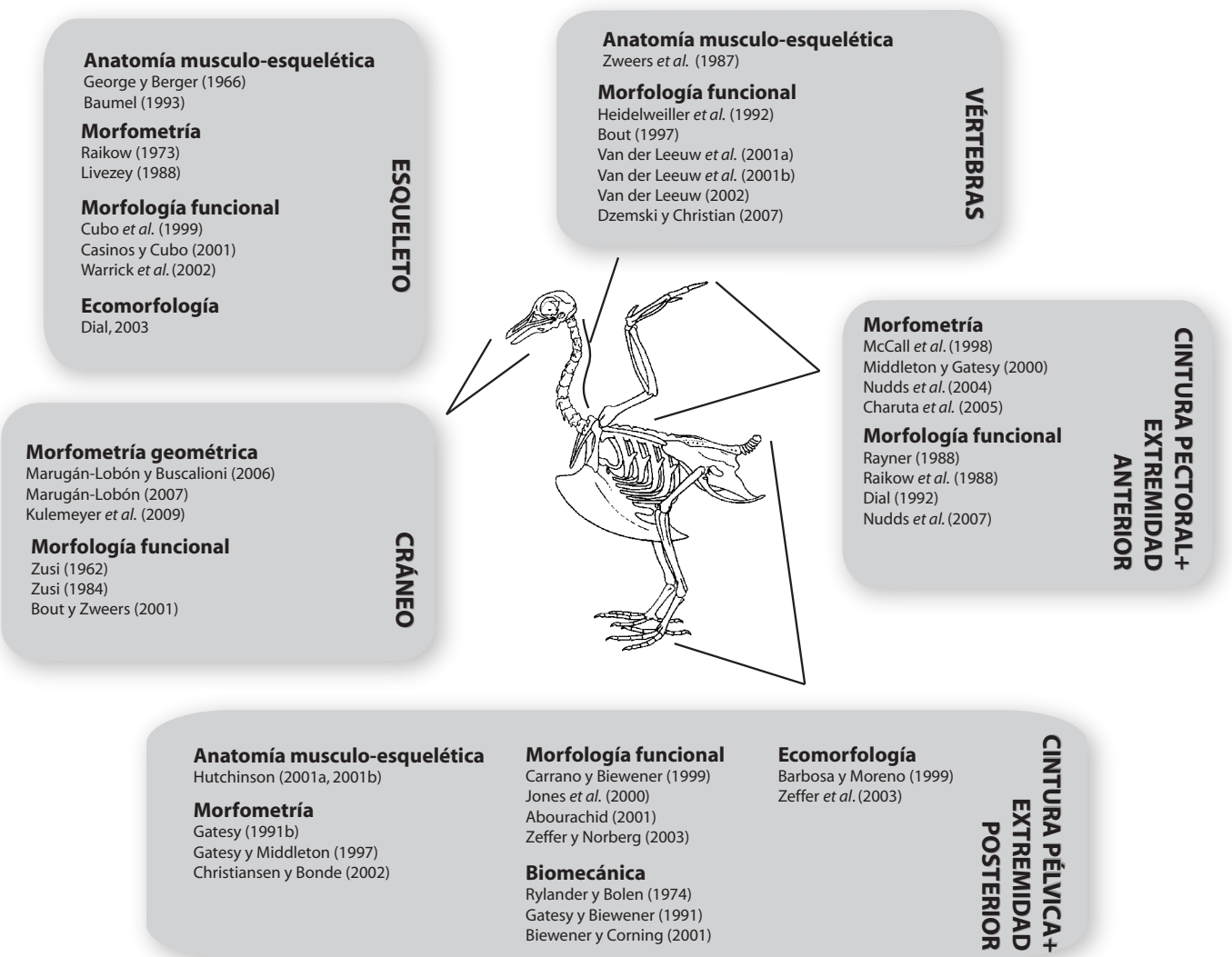


Figura 1.7. Resumen de los antecedentes bibliográficos en el estudio del sistema musculo-esquelético de aves desde la perspectiva de la morfología descriptiva y funcional.

Desde el punto de vista más funcional también se han aplicado conceptos teóricos y metodologías desarrolladas en ingeniería, como la teoría de vigas (*beam theory*) o los análisis de elementos finitos (*finite element analysis*), al estudio de los arcosaurios. Estos trabajos desarrollan modelos biomecánicos para analizar los patrones de estrés (p.ej. tensión, compresión, etc.) a los que se ven sometidos distintos elementos (fundamentalmente el cráneo) y contrastar hipótesis de relación entre estructura y función (Busbey, 1995; Metzger *et al.*, 2005; McHenry *et al.*, 2006; Piras, 2007; Pierce *et al.*, 2009; Porro *et al.*, 2010).

La presente memoria de tesis pretende un estudio racional del diseño esquelético en arcosaurios. El supuesto de partida es que los organismos son sistemas integrados cuyas partes están estructuradas y funcionan de manera coherente como un todo (Olson y Miller, 1958; Cheverud, 1982; Wagner *et al.*, 2007). No obstante, la integración entre todas las partes que componen el sistema no es homogénea; los distintos elementos presentan particularidades en cuanto a su función, estructura anatómica, orígenes embrionarios y filogenéticos. El concepto más inmediato que permite observar el sistema como un conjunto de unidades jerárquicamente organizadas e interrelacionadas en distintos grados es la modularidad. La modularidad es un aspecto fundamental de la organización biológica que busca capturar los distintos niveles y tipos de heterogeneidad que caracterizan a los sistemas biológicos complejos (Rasskin-Gutman, 1996; Callebaut y Rasskin-Gutman, 2005; Wagner *et al.*, 2007).

La idea de modularidad se considera dentro del paradigma evolutivo actual como requisito fundamental que justifica la diversidad de adaptaciones que vemos en la naturaleza (*'modularity allows for evolvability'*, Winther, 2001, p. 116). Una muestra de este tipo de aproximación al estudio de los arcosaurios son los trabajos de Gatesy y Dial (1996) y Gatesy y Middleton (1997) sobre los distintos niveles de organización modular en dinosaurios terópodos, que relacionan el aumento de disparidad en el esqueleto apendicular de aves con el desacople de los módulos locomotores anterior, posterior y caudal.

El requisito básico más general para reconocer un módulo se establece a través del patrón de conexiones que lo caracterizan: sus partes elementales tienen un grado de interacción mayor entre sí que con otras partes externas al módulo (Bolker, 2000; Winther, 2001; Eble, 2005). Gatesy *et al.* (op. cit.) describen los módulos locomotores en arcosaurios, caracterizando su patrón de conectividad morfológica asociados a rasgos biomecánicos, definiendo así la evolución de los módulos funcionales para el conjunto de dinosaurios terópodos.

Los diferentes niveles de interacción conducen a la definición de distintos módulos (Wagner *et al.*, 2007):

- Módulo variacional: un conjunto de rasgos que covarían entre sí y varían de forma relativamente independiente a otro conjunto de rasgos de similares características.

- Módulo funcional: conjunto de características que actúan juntas para desarrollar alguna función fisiológica concreta.
- Módulo del desarrollo: o bien una parte del embrión que es casi autónoma con respecto al patrón de formación y diferenciación, o bien una cascada de señalización del desarrollo autónoma.

En lo que respecta a la organización morfológica (modularidad variacional), la modularidad implica el reconocimiento de que los fenotipos se pueden descomponer en partes (Eble, 2005), ya que representan unidades pseudo-autónomas de variación sujetas individualmente a la selección. Un módulo, por lo tanto, es una parte del organismo integrada con respecto a ciertos procesos tales como la función o el desarrollo y que es relativamente autónoma con respecto a otras partes del organismo. Son justamente estas ideas las que dan sentido a nuestra aproximación y se desarrollan en esta memoria utilizando la morfometría geométrica como la herramienta capaz de comprender el grado de variación de los elementos que componen un módulo.

El estudio de la asociación entre elementos intra- e inter-módulo se fundamenta desde las bases operativas de la integración morfológica (Olson y Miller, 1958). El concepto de integración morfológica se desarrolló para explicar el porqué, a lo largo de la ontogenia o de la historia evolutiva, algunos subconjuntos de rasgos fenotípicos covarían en un alto grado mientras que otros sólo muestran una asociación débil (Magwene, 2001). La hipótesis es que dichos patrones de asociación diferencial son resultado de causas subyacentes funcionales o del desarrollo. El modelo básico de Olson y Miller (1958) se basa en la creación de dos tipos de conjuntos: los conjuntos fenotípicos (p -sets), que son agrupaciones de rasgos fenotípicos empíricamente correlacionados en alto grado y los conjuntos funcionales (F -sets), que son agrupaciones de rasgos que se elaboran mediante aseveraciones cualitativas relacionadas con el desarrollo o la función (Cheverud, 1982; Chernoff y Magwene, 1999). Si hay una equivalencia entre los dos tipos de conjuntos, se apoya la hipótesis de que caracteres relacionados a través del desarrollo o funcionalmente se caracterizan por una integración morfológica alta.

A partir de los años 80, el interés en el modelo de Olson y Miller (1958) se ve renovado por los trabajos de Cheverud (1982, 1988), que sitúa el concepto de la integración morfológica en el contexto de la genética cuantitativa. Para Cheverud (1996) existen varios tipos de integración morfológica que operan a distintos niveles: la integración del desarrollo y funcional (que opera a nivel individual), la integración genética (que opera a nivel poblacional) o la integración evolutiva (que opera a escala evolutiva).

La idea fundamental en la integración morfológica, por tanto, es que en un conjunto de variables cuantitativas existen subconjuntos que exhiben patrones de asociación (normalmente

correlaciones o covarianzas) relativamente alto, mientras que la asociación entre las variables que pertenecen a conjuntos diferentes es, comparativamente, más baja (Cheverud, 1982; Mitteroecker y Bookstein, 2007). En este sentido, el análisis de los patrones de integración entre subconjuntos de variables nos permite, a su vez, hipotetizar acerca de la modularidad de los rasgos estudiados: la integración entre variables que pertenezcan al mismo módulo será mayor que la integración entre variables que pertenecen a distintos módulos (Fig. 1.8). En general, puede considerarse los conceptos de modularidad

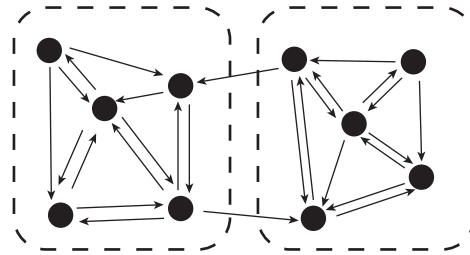


Figura 1.8. Diagrama que representa dos módulos (líneas punteadas) y la interacción entre ambos (flechas). Los módulos quedan definidos porque tienen un mayor número de conexiones internas que con otros módulos, de los cuales son relativamente independientes. En este caso, las flechas representarían los patrones de integración: un módulo tiene un alto grado de covariación entre las partes que las componen. Modificado de Klingenberg (2009).

e integración morfológica como complementarios aunque con ciertos matices prácticos y conceptuales que difícilmente resuelve la morfometría. En biología, la modularidad denota típicamente la disociabilidad de los procesos del desarrollo, funcionales o evolutivos (Callebaut y Rasskin, 2005). En contraste, la integración morfológica trata sobre la descomposición de rasgos morfológicos de acuerdo con su estructura fenotípica de covarianza comparada entre individuos (Mitteroecker y Bookstein, 2007). Por lo tanto, la modularidad es típicamente considerada como una propiedad de los procesos mientras que la integración es un patrón de varianza y covarianza específico entre las partes que ocasiona ese proceso (véase Buscalioni *et al.*, 2005, para una definición amplia).

3. CONTEXTO GENERAL DE LA MEMORIA

En la presente memoria de tesis se pretende impulsar el conocimiento de la morfología axial y apendicular anterior en cocodrilos y aves, aplicando técnicas y métodos donde se valora la geometría y las variaciones morfológicas en dichos elementos. En particular, se analizan los patrones de variación y covariación morfológica del esqueleto axial (región del cuello) y del esqueleto apendicular anterior y de la cintura pectoral utilizando los protocolos analíticos de la morfometría geométrica. En esta investigación los datos han sido obtenidos en individuos de especies actuales, con diferentes niveles de variación: inter-específica, intra-específica, ontogenética. Para ello, nos hemos basado en las especies actuales del clado Crocodylia (Fig. 1.9) y Neornithes (Fig. 1.10). Una muestra representativa de las 28 especies de cocodrilos actuales y de los 33 órdenes de aves modernas (según Livezey y Zusi, 2007), han servido para obtener resultados sobre los patrones de organización morfológica de las estructuras esqueléticas mencionadas y sus pautas de cambio. De este modo, se han elaborado hipótesis acerca de los procesos evolutivos que pudieran explicar las variaciones observadas en estos dos linajes de arcosaurios.

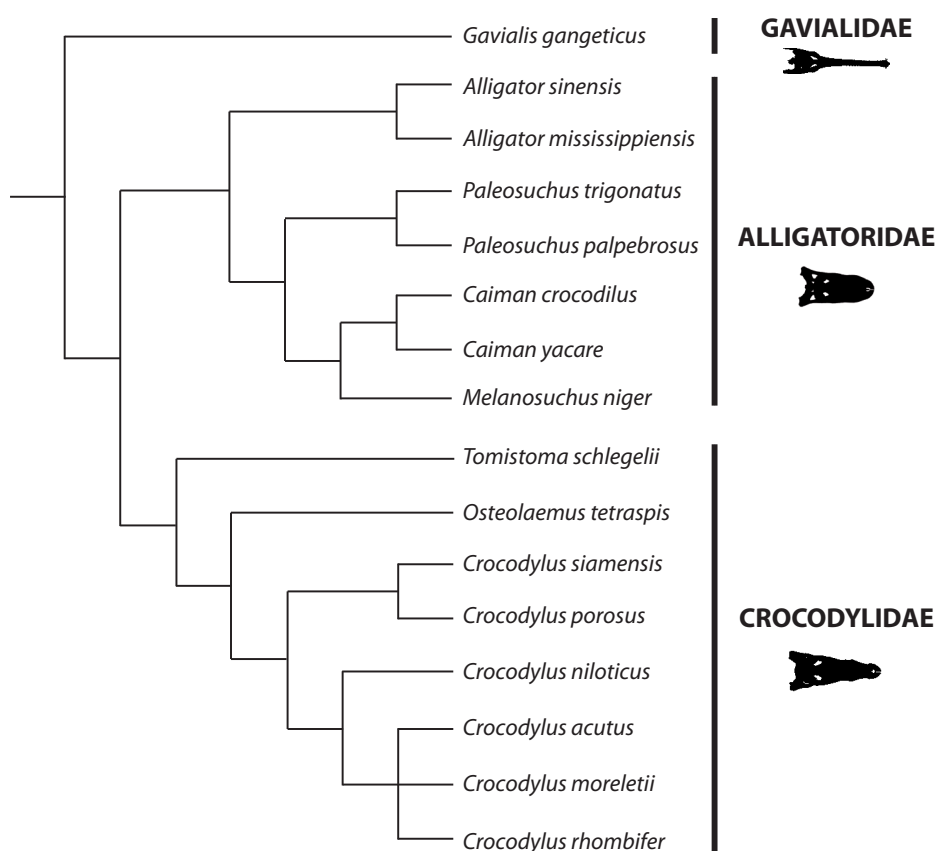


Figura 1.9. Filogenia de Crocodylia donde se representan las relaciones de parentesco de las especies actuales utilizadas en la presente memoria. Modificado de Brochu (2001b, 2004).

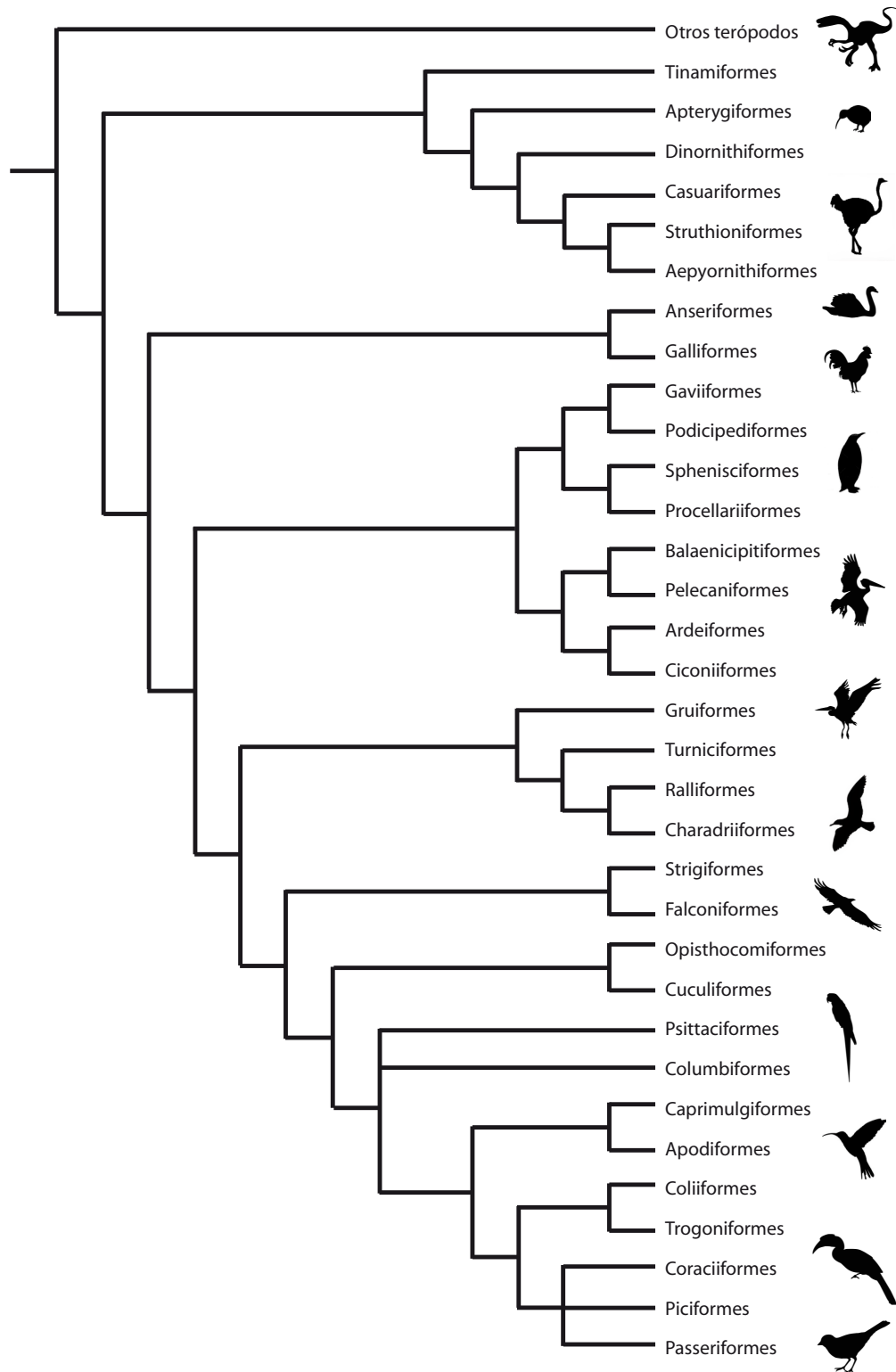


Figura 1.10. Filogenia de Neornithes donde se representan las relaciones de parentesco de los órdenes definidos por Livezey y Zusi (2007).

Comparativamente, el conocimiento actual de las aves es mucho más extenso y variado que el de los cocodrilos; ya sea por su origen dinosauriano o por una locomoción tan especializada como el vuelo, las aves son uno de los grupos que ha despertado más curiosidad científica, siendo muy abundantes los trabajos en relación a su morfología, filogenia, ecología o locomoción. Dadas las relaciones de parentesco entre cocodrilos y aves, los primeros representan un sujeto preferente para impulsar el conocimiento de su morfología y poder establecer un marco comparativo con el otro linaje arcosauriano actual. Por otro lado, a pesar del vasto conocimiento de las neornitas, la aplicación de las técnicas de morfometría geométrica al estudio de su esqueleto no está extendida, siendo más frecuentes los trabajos que tratan con la morfología craneal (Marugán-Lobón y Buscalioni, 2006; Marugán-Lobón, 2007; Foster *et al.*, 2007; Kulemeyer *et al.*, 2009) frente a la post-craneal (Bonnar *et al.*, 2008; Drake *et al.*, 2009). Esto es lógico, ya que las especializaciones extremas que presentan las aves en el esqueleto axial y apendicular suponen grandes complicaciones a la hora de aplicar la morfometría geométrica (ver apartado 1.2; capítulo II). En la presente memoria se presenta una primera aproximación al estudio de la morfología de los elementos de la cintura pectoral de aves. Con este estudio, además de impulsar el conocimiento sobre la variación morfológica de la cintura pectoral en Neornithes, se proporciona un escenario comparativo con los cocodrilos, en el contexto de la evolución de la organización del complejo pectoral en el esqueleto de arcosaurios. El estudio de ambos grupos de arcosaurios se ha realizado siguiendo protocolos análogos de modo que las comparaciones entre ambos grupos fuesen metodológicamente congruentes.

El núcleo central de esta memoria, por consiguiente, persigue actualizar los conocimientos acerca de la biología comparada en cocodrilos. Estos estudios se enmarcan dentro de la evolución del propio clado de los Crocodyliformes. La caracterización detallada de linajes actuales proporciona un marco comparativo que permite también la inferencia de otras características paleobiológicas de linajes extintos cercanamente emparentados (Bryant y Russell, 1992; Witmer, 1995) tanto en aligatoroides, crocódiloideos y gavialoideos como en otros grupos fuera de Crocodylia.

Las limitaciones del registro fósil a la hora de elaborar un perfil dinámico y vivo de los organismos fósiles se están solventando, en parte, gracias a las herramientas de la anatomía comparada en el contexto del ‘paréntesis filogenético actual’ (*extant phylogenetic bracket*, EBS; Witmer, 1995). Esta aproximación fue desarrollada, en principio, para la inferencia de tejidos blandos en formas fósiles. En el caso de los arcosaurios, los dos linajes con representantes actuales, cocodrilos y aves, permiten comparar anatómicamente sistemas como el muscular o el ligamentario y elaborar hipótesis de reconstrucción de estos tejidos en los linajes dinosaurianos extinguidos (véase los trabajos en dinosaurios saurópodos de Schwarz *et al.*, 2007 y Schwarz-Wings, 2009; en dinosaurios terópodos

de Jasinowski *et al.*, 2006 y Snively y Russell, 2007; o en dinosaurios ornitópodos de Organ, 2006). En este contexto, los estudios de la morfología de los cocodrilos y las aves y de los factores que la afectan adquieren una vital importancia para el estudio de la historia evolutiva de los arcosaurios. Con ello también se indaga en la comparación entre el diseño aviario y el cocodriliano, buscando comprender cómo en el clado Archosauria se producen dos soluciones tan diferentes que responden a requerimientos funcionales también muy diferentes.

Modelos evolutivos de cocodrilos y aves

Dentro de Archosauria, los dos linajes con representantes actuales se caracterizan por una relación propia si atendemos a su filogenia (diversificación y diversidad), morfología (disparidad morfológica y variación) y función (versatilidad funcional o especialización adaptativa).

Por un lado, los cocodrilos son típicamente considerados un linaje conservador (Mook, 1921; Brochu, 1997a), con una disparidad esquelética limitada a lo largo de la evolución del grupo (limitación que está particularmente acentuada en el linaje moderno, Crocodylia). Esta estasis morfológica contrasta con el elevado rango de posturas (desde posturas extendidas o espatarradas a posturas más erguidas) y tipos de locomoción (galope, marcha con las extremidades extendidas, marcha sobre el vientre, natación, buceo) que caracterizan al grupo (Parrish, 1986, 1987; Frey, 1988b; Hutchinson, 2006). Se podría asumir, por tanto, que un mismo diseño es capaz de desarrollar diversos patrones locomotores. En general, esta versatilidad de las habilidades cocodrilianas ha sido explicada en términos de las interacciones biomecánicas entre estructuras relevantes como la armadura dérmica y el esqueleto axial (Frey, 1988b; Salisbury y Frey, 2001).

Las aves, por el contrario, mantienen la postura erguida heredada de sus ancestros terópodos bípedos. Sin embargo, también se caracterizan por una alta disparidad de diseños esqueléticos asociada a un amplio abanico de habilidades motoras (buceo, distintas habilidades voladoras – planeo, maniobrabilidad, etc.). Sin duda, el evento que marcó la evolución del aparato locomotor en las aves fue la aparición del vuelo, desde estirpes de dinosaurios terópodos biomecánicamente restringidos a mantener patrones de locomoción marchadora bípeda. Esta transición estructural y funcional parte de formas terrestres, con las extremidades posteriores como mecanismo locomotor único, hacia un nuevo estilo de vida aéreo, donde las extremidades anteriores adquirieron un nuevo y fundamental protagonismo. Gatesy y Dial (1996) proponen que esta transformación vino asociada a un aumento de la modularidad en aves con respecto a sus parientes terópodos. En los terópodos, caracterizados por una locomoción bípeda, las extremidades anteriores están desacopladas de la parte posterior del cuerpo. La liberación del aparato locomotor anterior permite la evolución de

una amplia diversidad de morfologías no relacionadas con la locomoción. Por ejemplo, en los terópodos no aviarios, las extremidades anteriores se especializan en la captura de presas o la manipulación, mientras que las extremidades posteriores y el apéndice caudal están integrados morfo-funcionalmente formando el módulo locomotor principal (Gatesy y Dial, 1996). En las aves, a esta liberación del módulo pectoral se le une, además, un desacople de las extremidades posteriores y el apéndice caudal lo que implica la existencia de tres módulos locomotores (funcionales) diferenciados (anterior, posterior y caudal). El aumento de la modularidad del sistema locomotor aviaro supone una reducción de la restricción morfológica impuesta sobre las extremidades posteriores como único mecanismo locomotor, lo que ha resultado en una mayor disparidad de diseños en aves con respecto a los terópodos no aviarios (Gatesy y Middleton, 1997; Middleton y Gatesy, 2000).

La postura en aves, por tanto, tiene connotaciones diferentes a la de cocodrilos, ya que es una postura erguida junto con el bipedalismo lo que permite liberar las extremidades anteriores. Los cocodrilos, por el contrario, están restringidos a una locomoción cuadrúpeda por lo que, en principio, no debería existir la disociación modular entre extremidades anteriores y posteriores que caracteriza a las aves.

Hipótesis general de trabajo

Teniendo en cuenta las claves descritas en la evolución de los cocodrilos y las diferencias que se aprecian cuando este grupo se compara con el de las aves, partimos de la siguiente hipótesis general a contrastar a lo largo de la presente memoria:

En cocodrilos, el diseño corporal del esqueleto post-craneal (axial y apendicular) es morfológicamente muy conservador. Esto conlleva patrones de evolución estables en elementos con una morfología aparentemente constante y funcionalmente poco diferenciados. Con ello suponemos que los elementos implicados muestran un alto grado de integración morfológica que restringiría notablemente el espectro de variación. De este modo, el esqueleto post-craneal de cocodrilos, a diferencia de las aves, carecería de compartimentación modular de manera que la ausencia de módulos funcionales permite, sorprendentemente, una gran versatilidad locomotora aunque relativamente más limitada en comparación con las aves.

¿Por qué usar morfometría geométrica?

El estudio de la morfología del esqueleto axial y apendicular de arcosaurios se ha abordado principalmente desde un punto de vista descriptivo (Romer, 1956; Hoffstetter y Gasc, 1969; Baumel, 1993). En algunos casos, el análisis de la variación en los diseños de estas estructuras se ha complementado cuantitativamente utilizando métodos de morfometría

tradicional (Mook, 1921; Dodson, 1975; Zweers *et al.*, 1987; Heidweiller, 1989; Livingston *et al.*, 2009). Sin embargo, el planteamiento conceptual propuesto para abordar la hipótesis general de la presente memoria va un paso más allá de la morfología y la morfometría descriptiva, buscando los procesos evolutivos que subyacen a la organización morfológica de los sistemas. De este modo, se requiere una aproximación cuantitativa analítica donde las variables morfológicas puedan tratarse estadísticamente, contrastando hipótesis de modularidad o integración a partir de los patrones de covariación o correlación de las mismas.

En este contexto cuantitativo, las últimas décadas del siglo XX supusieron una revolución en las bases operativas de la morfometría (Rohlf y Marcus, 1993; Adams *et al.*, 2004). La aproximación ‘tradicional’ se caracteriza por la aplicación de distintas técnicas estadísticas (p.ej. análisis de componentes principales, análisis discriminante, etc.) a conjuntos de variables morfológicas tales como ángulos, medidas de longitud y anchura o ratios. Los resultados derivados de dichos análisis se expresan en términos numéricos o gráficos mediante combinaciones lineales de las variables medidas por lo que su interpretación es compleja y poco intuitiva.

La morfometría geométrica introduce mejoras destacables en el estudio de la forma proporcionando herramientas muy visuales e inmediatas para la interpretación de los datos morfométricos (Zeldicht *et al.*, 2004). En morfometría geométrica los datos se capturan como coordenadas (en 2D o 3D) que definen la geometría de los objetos como configuraciones espaciales de puntos. Esto tiene una clara ventaja frente a la morfometría tradicional ya que permite una visualización directa de la forma del objeto. Además, las mismas técnicas estadísticas multivariantes usadas en morfometría tradicional pueden ser aplicadas a las variables de forma, sin perderse la configuración espacial de las mismas. Los resultados se pueden representar usando diagramas de deformación de las configuraciones, lo que simplifica la interpretación final de los resultados frente a la morfometría tradicional. La morfometría geométrica permite detectar no sólo que existen cambios en ciertas estructuras (o partes) sino cómo son esos cambios en relación a otras estructuras (o partes) del objeto.

A pesar de estas ventajas prácticas, en la actualidad existen pocos trabajos que traten la morfología del esqueleto post-craneal en aves y cocodrilos desde el punto de vista de la morfometría geométrica. Los escasos trabajos disponibles con morfometría geométrica se centran en elementos concretos para comprobar aspectos particulares (como el dimorfismo sexual en el fémur de *Alligator mississippiensis* en Bonnan *et al.*, 2008 o la morfología del esternón en aves en relación con su tipo de locomoción en Drake *et al.*, 2009). Hasta la fecha no se conoce ninguna descripción cuantitativa que contenga, por ejemplo, información sobre la variación morfológica del esqueleto axial de arcosaurios (p.ej. con morfometría geométrica en 2D o 3D), en la que se comparen los patrones de variación morfológica vertebral a escalas inter-específicas.

La forma de un objeto es resultado de la combinación de su geometría y su tamaño. El planteamiento conceptual de la morfometría geométrica se basa en comparar la geometría de los objetos. Esto es, se ‘extrae’ toda la información de la forma que no tiene que ver con la geometría (mediante traslación, orientación y escalado de las configuraciones, ver apartado 2; capítulo II). Gracias a las bases metodológicas de la morfometría geométrica (que se explicarán más adelante en el capítulo II) el tamaño puede ser estudiado como un factor independiente a la geometría. El tamaño juega un papel biológico determinante en la historia vital de los organismos (Calder, 1984; Schmidt-Nielsen, 1984). La variación en tamaño de un organismo está normalmente asociada a la variación en su geometría; estas asociaciones son el sujeto de la alometría (Huxley, 1972; Gould, 1977; Gayon, 2000).

En el presente trabajo se pretende estudiar la forma (en la concepción inglesa del término *form*) desde la relación entre la geometría (*shape*) y el tamaño. En la Figura 1.11 se especifica cómo se relacionan estos factores en el contexto de la metodología utilizada en la presente memoria. Este esquema conceptual se discutirá según los resultados obtenidos en el Capítulo VIII (Consideraciones finales y conclusiones).

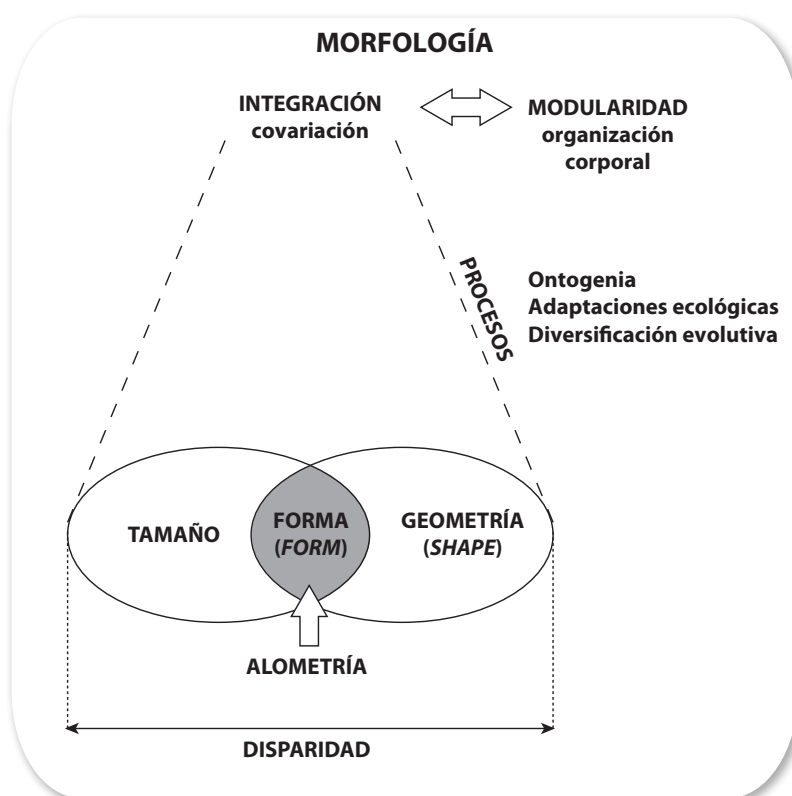


Figura 1.11. Esquema conceptual que especifica las relaciones entre la geometría (*shape*) y el tamaño en el contexto teórico específico desarrollado en la presente memoria. La forma (*form*) es resultado de la combinación de la geometría y el tamaño. La disparidad es el rango de variación morfológica que observamos en la naturaleza, como resultante de la geometría y el tamaño de los organismos. La alometría es la correlación del tamaño con la geometría y configura la forma. Los patrones de integración morfológica (expresados como grados de covariación o correlación) nos permiten hipotetizar sobre la modularidad de los sistemas y los procesos implicados en la generación de organizaciones fenotípicas específicas.

4. CONSIDERACIONES ANATÓMICAS

4. 1. ESQUELETO AXIAL

4.1.1. Anatomía vertebral en cocodrilos

El modelo biomecánico de los cocodrilos

La distribución del peso y de las distintas fuerzas y tensiones a las que está sometido el esqueleto de un animal—tanto en reposo como durante la locomoción—es muy diferente en animales bípedos y cuadrúpedos. Desde el punto de vista de la ingeniería, un animal bípedo puede ser simplificado como una viga sostenida por un pilar mientras que en los cuadrúpedos, dicha viga está sostenida por dos pilares. En animales cuadrúpedos, la columna no sólo actúa como un nexo de unión físico entre las extremidades anteriores y posteriores sino que también es un nexo mecánico que transmite y resiste las fuerzas y tensiones generadas por los apéndices en movimiento. En cocodrilos y otros cuadrúpedos que se mueven con posturas más o menos espatarradas, las fuerzas se generan por ciclos complejos de movimientos ondulatorios. Sin embargo, en los animales bípedos, el papel del eje axial está más relacionado con el equilibrio del peso entre la parte anterior (cráneo) y la parte posterior del cuerpo. Estas diferencias en el diseño corporal, asociadas a distintos patrones de fuerzas, se reflejan en la morfología de la columna vertebral (Christian y Preuschoft, 1996).

Para soportar de forma efectiva las distintas fuerzas a las que se ve sometida, la columna vertebral no se mantiene recta sino que presenta una serie de curvaturas (Hildebrand, 1995; McGowan, 1999; Kardong, 2007). En muchos cuadrúpedos terrestres la parte troncal de la columna que queda suspendida entre las dos extremidades está curvada dorsalmente. Para estabilizar dicha curvatura frente a las cargas que sufre el esqueleto hay dos mecanismos principales: la columna puede estar reforzada dorsalmente, como sucede en los cocodrilos, o dicho refuerzo puede ser ventral, como en el caso de mamíferos (Fig. 1.12). En cocodrilos, la curvatura del tronco se estabiliza activamente por la unión íntima de las vértebras con los osteodermos del escudo paravertebral y por el sistema muscular axial (Frey, 1988a). Las vísceras quedan suspendidas entre las dos cinturas y su peso es soportado entre la curvatura y el entramado que forman las vértebras con la caja torácica, además del aparato gastral. En contraposición, en los mamíferos que se caracterizan por posturas similares de la columna vertebral, la estabilización de la curvatura troncal se consigue mediante una potente musculatura abdominal y una fuerte osificación del tórax (Hildebrand, 1995; McGowan, 1999).

En los grandes cuadrúpedos con cráneos muy pesados, como mamíferos herbívoros o dinosaurios saurópodos, la zona de máxima carga del eje axial se caracteriza por tener

vértebras con espinas neurales muy altas (Frey, 1988a; McGowan, 1999; Kardong, 2007). En estas espinas neurales se insertan fuertes complejos de músculos y tendones que refuerzan dorsalmente la unión entre el tronco, el cuello y la cabeza. En mamíferos, estas espinas neurales sirven de anclaje al ligamento nucal, muy desarrollado en animales con cráneos pesados y cuellos largos. Este ligamento ayuda a soportar el peso del cuello y la cabeza con un esfuerzo muscular mínimo (Fig. 1.13; Hildebrand, 1995; McGowan, 1999).

En cocodrilos, sin embargo, la altura de las espinas neurales es semejante en todas las vértebras de la región troncal. Sólo se dan ciertas diferencias entre las espinas neurales de las vértebras en la región de transición cervico-torácica y en la región distal de la cola (Frey, 1988a). La región cervical, que soporta libremente el peso del cráneo, no presenta una unión tan íntima con los osteodermos y la musculatura axial, a diferencia de lo que sucede en la zona torácica. El soporte de esta región y del cráneo está reforzado por la unión con la cintura pectoral y la íntima imbricación entre las costillas cervicales (que forman un eje más o menos rígido).

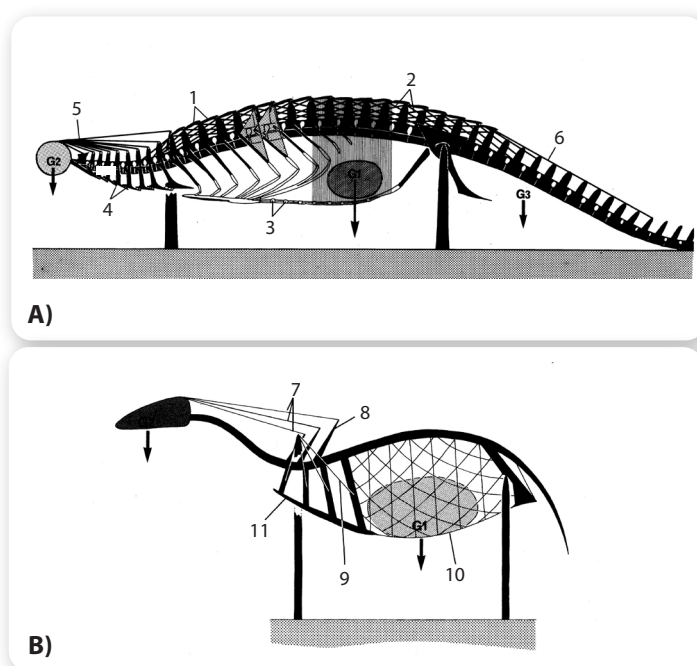


Figura 1.12. Esquema de las diferencias entre la construcción de un cocodrilo y un mamífero. **A)** Esquema de la construcción de un cocodrilo en vista lateral. El escudo paravertebral (1) tensa la curvatura dorsal de la columna troncal y está unido a ella por la musculatura epaxial (2) en forma de cruz. El peso de las vísceras (G1) ejerce la presión opuesta a dicha curvatura. La gastralia (3) ayuda a soportar ese peso reforzando la pared ventral del estómago. La región cervical soporta el peso libre del cráneo (G2). En esta región, la cadena de costillas cervicales (4) proporciona rigidez al cuello ventralmente mientras que la tensión dorsal de la columna la ejerce la musculatura axial (5). La región caudal de la columna es similar a la región cervical: el peso de la cola (G3) se soporta mediante la musculatura epaxial (6). **B)** Esquema de la construcción de un mamífero en vista lateral. La cabeza y el cuello están suspendidos por los ligamentos nucales (7) que se anclan en las espinas neurales alargadas de las vértebras torácicas anteriores (8). La suspensión de la región escapular se lleva a cabo por el complejo *m. serratus* (9). Las vísceras (G1) se sostienen por el cinturón de músculos abdominales (10). El aparato costoesternal (11) y la pelvis, fuertemente unida a la columna vertebral, forman un contrafuerte para la musculatura abdominal. Modificado de Frey (1988a).

Osteología

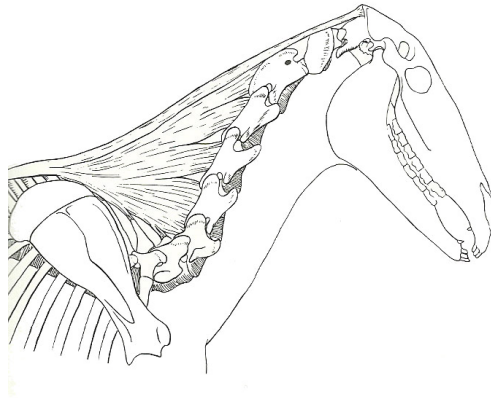


Figura 1.13. Sistema de soporte del cráneo y cuello en mamíferos: ligamento nucal (Hildebrand, 1995).

Las vértebras son las unidades anatómicas básicas que conforman el eje axial de los vertebrados y su morfología sigue un esquema común para todos ellos. En general, la composición elemental de una vértebra es de un cuerpo vertebral, que forma el eje central de soporte de la columna y una serie de arcos, que sirven de protección al tubo neural (los arcos dorsales) y a los vasos sanguíneos (los arcos ventrales). Estas estructuras centrales

se complementan con una serie de apófisis de articulación e inserción muscular. Los arcos y el cuerpo son las estructuras más constantes a lo largo de la evolución (aunque presentan particularidades con respecto a su origen) mientras que la forma, disposición y número de apófisis son más variables, dependiendo del grupo o incluso, de la posición de la vértebra en la columna (Romer, 1956; Pirlot, 1976).

Primitivamente, el cuerpo vertebral se compone de dos centros: el intercentro (en posición más craneal) y el pleurocentro (en posición más caudal). Asociados dorsalmente a estos dos centros se encuentran el arco interneural y el arco neural y ventralmente, el arco interhemal y hemal, respectivamente (Fig. 1.14). A lo largo de la evolución, la contribución relativa de cada centro a la composición del cuerpo vertebral ha ido variando. En arcosaurios, el centro vertebral está compuesto básicamente por el pleurocentro, conservándose el intercentro sólo en casos concretos, como en el axis de los cocodrilos, y perdiéndose por completo en otros grupos, como las aves (Romer, 1956; Kardong, 2007).

El cuerpo vertebral es una estructura robusta que forma el eje central de soporte de la columna. Los cuerpos vertebrales articulan entre sí a través de las facetas de articulación craneales y caudales. El tipo de articulación puede ser más o menos compleja, desde facetas de articulación planas en ambas caras del cuerpo (lo que

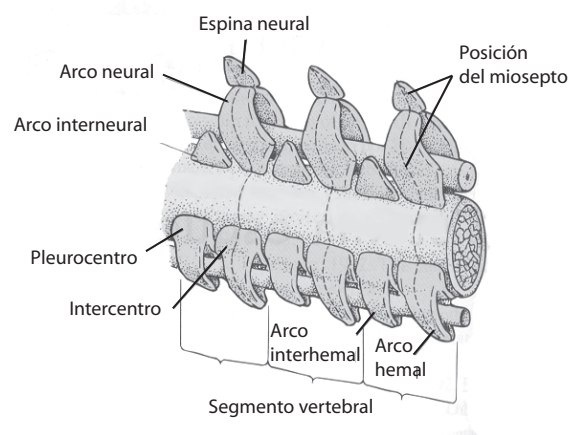


Figura 1.14. Esquema de la construcción de una vértebra primitiva modelo. Modificado de Kardong (2007).

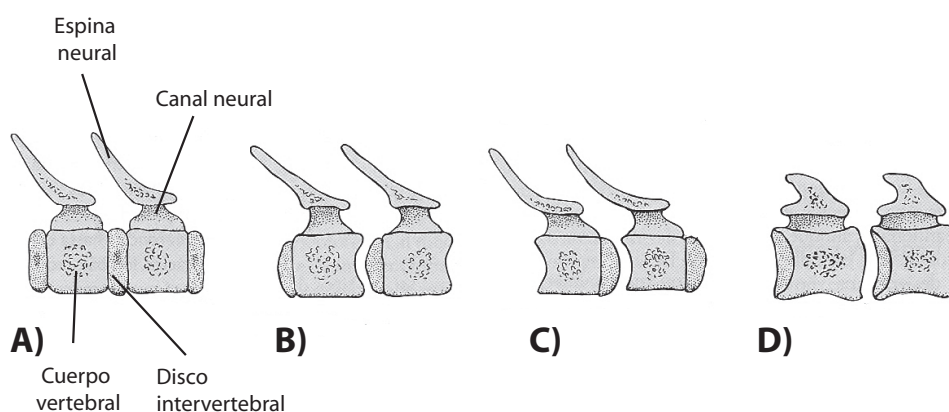


Figura 1.15. Tipos de articulación de las vértebras. **A)** Acélica. **B)** Procélica. **C)** Opistocélica. **D)** Heterocélica. Modificado de Kardong (2007).

define a una vértebra acélica) a vértebras con facetas craneales cóncavas y caudales convexas (la articulación esférica de las vértebras procélicas, típicas de cocodrilos) o incluso, articulaciones más complejas como las de tipo ‘silla de montar’ en las vértebras heterocélicas (propias de grupos con gran movilidad del cuello como las aves o las tortugas; Fig. 1.15). Los diferentes grados articulares influyen en la eficacia y complejidad de movimientos de la columna (Salisbury y Frey, 2001; Kardong, 2007). Complementando la articulación de los cuerpos vertebrales, existen articulaciones accesorias entre las zigapófisis anteriores (prezigapófisis) y posteriores (postzigapófisis), asociadas al arco neural.

Otro tipo de apófisis que suelen estar presentes en las vértebras de arcosaurios son las espinas neurales, dorsales al arco neural, y las hipapófisis, ventrales al cuerpo vertebral (Fig. 1.16). Estas estructuras son más o menos planas y sirven de inserción muscular y ligamentaria.

Por último, las apófisis de articulación con las costillas son las parapófisis (ventrales) que articulan con el capítulo de la costilla y las diapófisis (dorsales), que articulan con el tubérculo. Estas estructuras pueden aparecer separadas (como en el caso de las vértebras cervicales de los cocodrilos, donde las parapófisis se encuentran asociadas al cuerpo vertebral y las diapófisis, al arco) o formar parte de un mismo proceso (caso general de las vértebras dorsales y lumbares de cocodrilos).

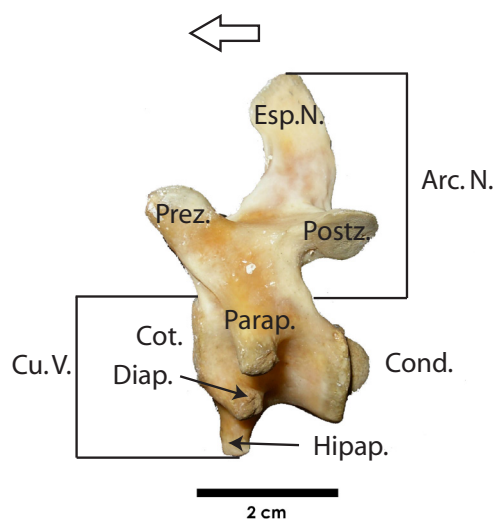


Figura 1.16. Partes de la vértebra. Abreviaturas: *Arc.N.*: arco neural; *Cond.*: cóndilo; *Cot.*: cótilo; *Cu.V.*: cuerpo vertebral; *Diap.*: diapófisis; *Esp.N.*: espina neural; *Hipap.*: hipapófisis; *Parap.*: parapófisis; *Postz.*: postzigapófisis; *Prez.*: prezigapófisis. Escala: 2 cm. La flecha blanca indica el sentido craneal de la columna.

Miología

Según su posición e inervación nerviosa, la musculatura axial se compone de la división epiaxial (situada en la zona dorsal e inervada por la rama dorsal del nervio espinal) y la división hipoaxial (situada en la zona ventral y caja torácica e inervada por la rama ventral del nervio espinal; Fig. 1.17; Kardong, 2007). En amniotas la musculatura epiaxial del cuello puede clasificarse funcional y anatómicamente en tres sistemas *transversospinalis*, *longissimus* e *iliocostalis* mientras que la hipoaxial está conformada por el sistema *longus colli* y el *m. rectus capitis* (Tsuihiji, 2005, 2007; Snively y Russell, 2007; Tabla 1.1; Fig. 1.18):

- Sistema *transversospinalis*: es el grupo más medial (interno) de los tres que componen la división epiaxial. Se ancla principalmente a las espinas neurales y a las superficies dorsales de los arcos neurales y las zigapófisis. Los músculos de este sistema están implicados en la flexión dorsal y probablemente en la flexión lateral del cuello.
- Sistema *longissimus*: se sitúa en una posición media entre el sistema *transversospinalis* e *iliocostalis*. Los músculos de este grupo se anclan en las zonas laterales del arco neural y en los procesos transversos, en cocodrilos. Funcionalmente, están implicados en la flexión lateral del cuello.
- Sistema *iliocostalis*: es el que tiene una posición más lateral (externa) de los músculos epiaxiales. Se anclan a los segmentos vertebrales de las costillas y está implicado en la flexión ventro-lateral y, en menor medida, ventral del cuello.
- Sistema *longus colli* y *m. rectus capitis*: se originan en las hipapófisis y en las costillas y están implicados en la flexión ventral del cuello.

La musculatura axial en cocodrilos presenta diferencias entre las regiones cervical y dorsal. Estas diferencias son más evidentes en la musculatura epiaxial asociada a las espinas neurales (sistema *transversospinalis*). El sistema *transversospinalis* en la región dorsal se compone de cuatro músculos longitudinales que se continúan desde la región dorsal a la cervical. En la región cervical se unen formando un único paquete muscular, el *m. transversospinalis cervicis* (Seidel, 1978; Frey, 1988b). Según Tsuihiji (2005) esta transición en el límite cervico-dorsal es bastante gradual. En cualquier caso, el *m. transversospinalis cervicis* está pobremente segmentado en el cuello de cocodrilos (Frey, 1988b; Schwarz *et al.*, 2007) lo que implica una movilidad diferencial entre estas dos regiones. Musculaturas más

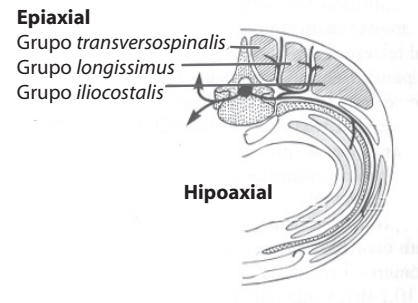


Figura 1.17. Sección transversal del esqueleto axial de un tetrápodo mostrando la distribución de la musculatura epiaxial e hipoaxial según Kardong (2007).

GRUPO	SISTEMA	REGIÓN	MÚSCULO
EPIAXIAL	<i>Transversospinalis</i>	Segmentarios	<i>Mm. interarticulares</i> <i>Mm. interspinales</i>
		Cervical	<i>M. transversospinalis capitis</i> parte medial <i>M. transversospinalis capitis</i> parte lateral <i>M. spino-capitis prosticus</i> <i>M. transversospinalis cervicis</i>
		Dorsal	<i>M. neurospinalis dorsi</i> <i>M. spinoarticularis dorsi</i> <i>M. articulospinalis dorsi</i> <i>M. tendinoarticularis dorsi</i>
	<i>Longissimus</i>	Cervical	<i>M. longissimus cervicis</i> <i>M. longissimus capitis superficialis</i> <i>M. longissimus capitis profundus</i>
		Dorsal	<i>M. longissimus dorsi</i>
	<i>Iliocostalis</i>	Cervical	<i>M. iliocostalis cervicis</i>
		Dorsal	<i>M. iliocostalis dorsi</i>
	HIPOAXIAL		Cervical
Dorsal			<i>Mm. intercostales externi dorsales</i> <i>Mm. intercostales externi ventrales</i>

Tabla 1.1. Principales músculos de la región axial en cocodrilos (Tsuihiji, 2005, 2007).

segmentarias, con fibras musculares más cortas, son capaces de ejercer una mayor fuerza y control en la ejecución de movimientos, lo que proporciona mayor rigidez (Schwarz-Wings, com. pers.).

La transición muscular entre las regiones cervical y dorsal también se refleja en el tamaño de las áreas de origen muscular, que varía a lo largo de la columna. Estas diferencias son más conspicuas entre las vértebras C6-C7, en el sistema *transversospinalis*, y entre la C5-C6, en el sistema *longissimus* e *iliocostalis* (Fig. 1.18).

El final de la musculatura del cuello también está asociado a una altura mayor de las espinas neurales de las vértebras en la región cervico-torácica (Frey, 1988a). Además, las espinas neurales de las vértebras dorsales y la musculatura epiaxial asociada a ellas presenta una unión íntima con los osteodermos del escudo paravertebral en el tronco mientras que en el cuello está unión con los osteodermos del escudo nual es mucho más laxa (Frey, 1988a, 1988b).

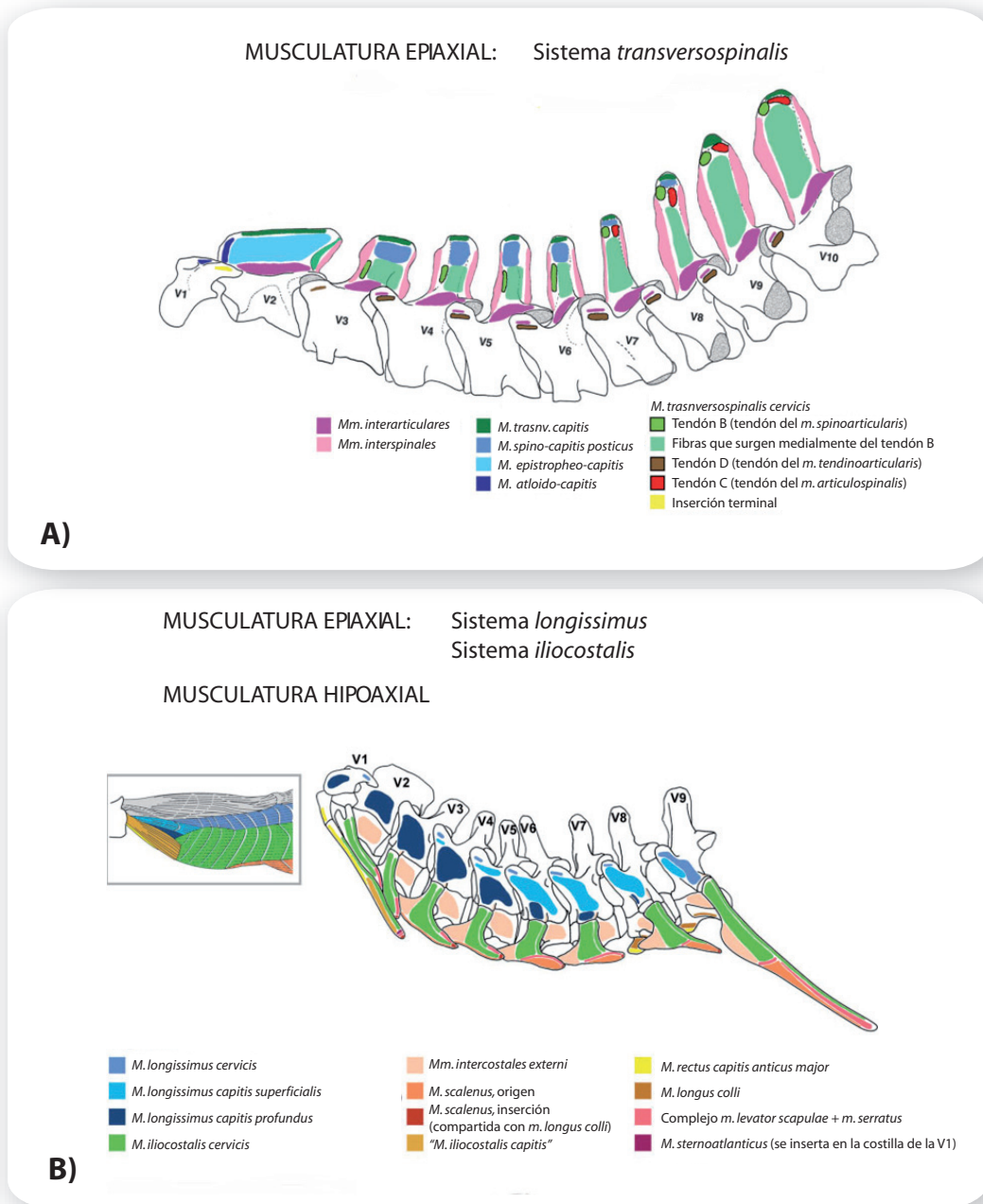


Figura 1.18. Musculatura axial en cocodrilos. **A)** Sistema *transversospinalis* de la musculatura epiaxial. **B)** Sistemas *longissimus* e *iliocostalis* del grupo epiaxial y musculatura hipoaxial. Modificado de Tsuihiji (2005, 2007).

Ligamentos

Los ligamentos intervertebrales están relativamente más desarrollados en la región craneal de la columna, sobre todo en las dos primeras vértebras cervicales (atlas y axis). En las vértebras posteriores a estas dos primeras, una cápsula articular ligamentaria refuerza las articulaciones entre los cuerpos vertebrales y entre las zigapófisis (Fig. 1.19; Frey, 1988b). De los bordes postero-ventrales de las vértebras cervicales surgen ligamentos, llamados discocapitulares, que se anclan en las costillas cervicales. La presencia de estos ligamentos está asociada a la presencia de hipapófisis y costillas con dos cabezas articulares, por lo que en el caso de *A. mississippiensis*, llegan hasta la vértebra dorsal D3 (que es la más posterior en la columna con esas características morfológicas en esta especie; Frey, 1988b). Las espinas neurales están unidas por dos ligamentos: el elástico interlaminar y el supraespinoso. El primero se origina en la base de la zona caudal de la espina neural de una vértebra y se ancla en la base de la zona craneal de la espina neural de la vértebra siguiente. Este ligamento se hace más pequeño de la región craneal a la caudal de la columna vertebral. El ligamento supraespinoso se origina en la superficie dorsal del proatlas y en el borde de las espinas neurales y, a partir de la vértebra C3, está desarrollado como una fina línea que une las zonas dorsales de las espinas. A partir de la vértebra D4 este ligamento está unido a los osteodermos dorsales.

Las articulaciones de las costillas cervicales desde las vértebras C1 a la C8 están reforzadas por ligamentos intercostales. A partir de la D4, los ligamentos entre las costillas son mucho más débiles.

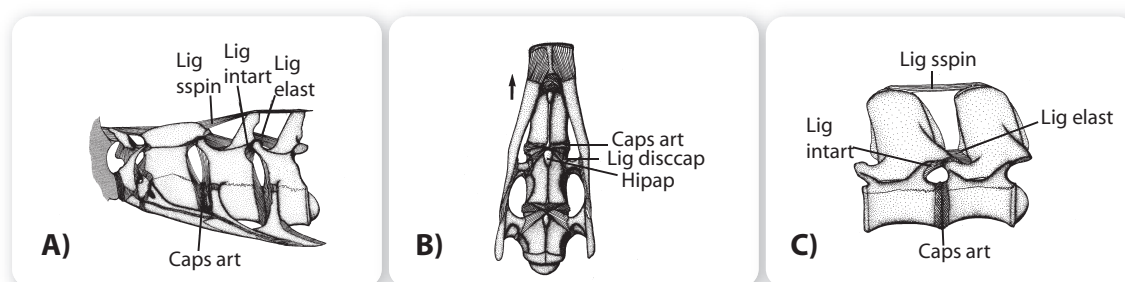


Figura 1.19. Región más craneal de la columna vertebral (desde el atlas a la vértebra C4) en (A) vista lateral y (B) vista ventral, mostrando los principales ligamentos. Nótese la imbricación de las costillas y su íntima unión por medio de los ligamentos a la vértebra inmediatamente posterior. La flecha indica la región craneal. (C) Ligamentos intervertebrales entre las vértebras D3 y D4 en vista lateral. Nótese las diferencias en los ligamentos entre la región cervical (A) y dorsal (C). Abreviaturas: *Caps art*: cápsula articular; *Hipap*: hipapófisis; *Lig disccap*: ligamento discocapitular; *Lig elast*: ligamento elástico interlaminar; *Lig intart*: ligamento interarticular; *Lig sspin*: ligamento supraespinoso. Modificado de Frey (1988b).

4.1.2. Desarrollo embrionario del esqueleto axial

La formación de las vértebras durante el desarrollo temprano está conducida por tres procesos: la somitogénesis, la expresión de los genes *Hox* y el crecimiento somático (Gilbert, 2003). Estos tres procesos, por tanto, son los que generan en primer término la variabilidad morfológica en la columna vertebral. La somitogénesis da lugar a la aparición rítmica de los somitos embrionarios a partir del mesodermo paraxial (Gilbert, 2003). Las vértebras se originan a través de la diferenciación y reorganización de estas estructuras segmentarias y, por tanto, la somitogénesis está implicada en la determinación del número de vértebras que componen el esqueleto axial. La aparición periódica de los somitos está controlada por el ‘reloj de segmentación’ (Dequéant y Pourquié, 2008) y su velocidad es altamente variable entre los linajes de vertebrados. Por ejemplo, el reloj de segmentación es más rápido en las serpientes que en otros amniotas, lo que implica que tienen un mayor número de vértebras relativamente más pequeñas (Gomez *et al.*, 2008). Además de la variación existente en el número y tamaño de las vértebras, el eje axial de los vertebrados se caracteriza por estar altamente regionalizado. La expresión temporal y espacial de los genes *Hox* durante el desarrollo temprano establece diferencias morfológicas a lo largo del eje antero-posterior que determinan las identidades de las diferentes regiones de la columna (Kessel y Gruss, 1991; Burke *et al.*, 1995; Mansfield y Abzhanov, 2010). Por último, las diferentes tasas de crecimiento somático de distintos elementos asociadas a distintos patrones alométricos introducen variabilidad morfológica a lo largo de todo el proceso de crecimiento (Richardson, 1999).

Somitogénesis y diferenciación vertebral

La columna vertebral se desarrolla a partir de estructuras embrionarias metaméricas derivadas del mesodermo paraxial, los somitos. Los somitos se forman por pares a ambos lados del eje axial mediante la epitelización del mesodermo paraxial, empezando en el extremo craneal y avanzando caudalmente (Christ *et al.*, 2000). Durante el desarrollo temprano, las células de los somitos se diferencian en el esclerotomo (en la parte ventral del somito), que dará lugar al esqueleto axial, y el dermomiótomo (en la parte dorsal), que dará lugar a la musculatura axial asociada a las vértebras y a la dermis de la espalda (Fig. 1.20; Goodrich, 1930; Christ *et al.*, 2000; Gilbert, 2003; Hall, 2005).

El esclerotomo, en una fase posterior, se polariza cráneo-caudalmente. La mitad rostral es invadida por los axones nerviosos y las células de los ganglios dorsales en desarrollo mientras que la caudal actúa como una barrera a la invasión de dichas células (Keynes y Stern, 1988; Goldstein y Kalcheim, 1992). La vértebra definitiva procede de dos somitos

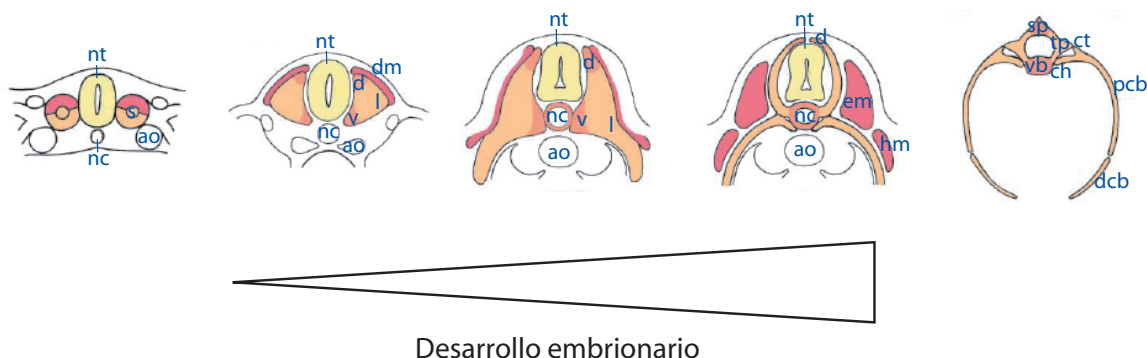


Figura 1.20. Esquema de la diferenciación de los somitos en esclerotomo y dermomiótomo en el embrión de aves. El triángulo indica la progresión del desarrollo embrionario. Abreviaturas: *ao*: aorta; *ch*: capítulo de la costilla; *ct*: tubérculo de la costilla; *d*: esclerotomo dorsal; *dcb*: parte distal del cuerpo de la costilla; *dm*: dermomiótomo; *em*: musculatura epaxial; *hm*: musculatura hipaxial; *l*: esclerotomo lateral; *nc*: notocorda; *nt*: tubo neural; *pcb*: parte proximal del cuerpo de la costilla; *s*: somito; *sp*: proceso espinoso; *tp*: proceso transversario; *v*: esclerotomo ventral; *vb*: cuerpo vertebral. Modificada de Christ *et al.* (2000).

adyacentes: la mitad rostral de un esclerotomo se fusiona con la mitad caudal del esclerotomo anterior, en un proceso denominado resegmentación (Williams, 1959; Bagnall *et al.*, 1988; Christ *et al.*, 2000). De esta manera, con respecto a la segmentación original de los somitos, las vértebras son intersegmentarias mientras que el componente muscular es segmentario, estando siempre un segmento muscular asociado a dos segmentos vertebrales (Fig. 1.21). La aparente simplicidad del mecanismo de la resegmentación contrasta con la evidente complejidad del proceso de formación de las vértebras, que se refleja en la controversia surgida alrededor de la resegmentación desde que fue propuesta por Remak en 1855. Por ejemplo, Verbout (1985) no encuentra indicios de polaridad entre las dos mitades del somito sino que observa que las células del esclerotomo migran formando un anillo alrededor de la notocorda, aparentemente sin segmentar. Sin embargo, en oposición a estos trabajos descriptivos, estudios experimentales han confirmado el proceso de resegmentación, aunque la contribución precisa de los dos somitos a partes específicas de la vértebra no está clara (Bagnall *et al.*, 1988; Goldstein y Kalcheim, 1992; Aoyama y Asamoto, 2000; Huang *et al.*, 2000). En general, se acepta que el cuerpo vertebral se forma por la contribución de ambas mitades del esclerotomo.

En los arcosaurios con vértebras procélicas, como el caso general de cocodrilos, el cartílago que da lugar al centro vertebral se desarrolla mucho en su parte posterior y finalmente, oblitera por completo la notocorda entre las vértebras. Esta concentración caudal en el centro formará el cóndilo articular del adulto. En el cuerpo vertebral también se forma

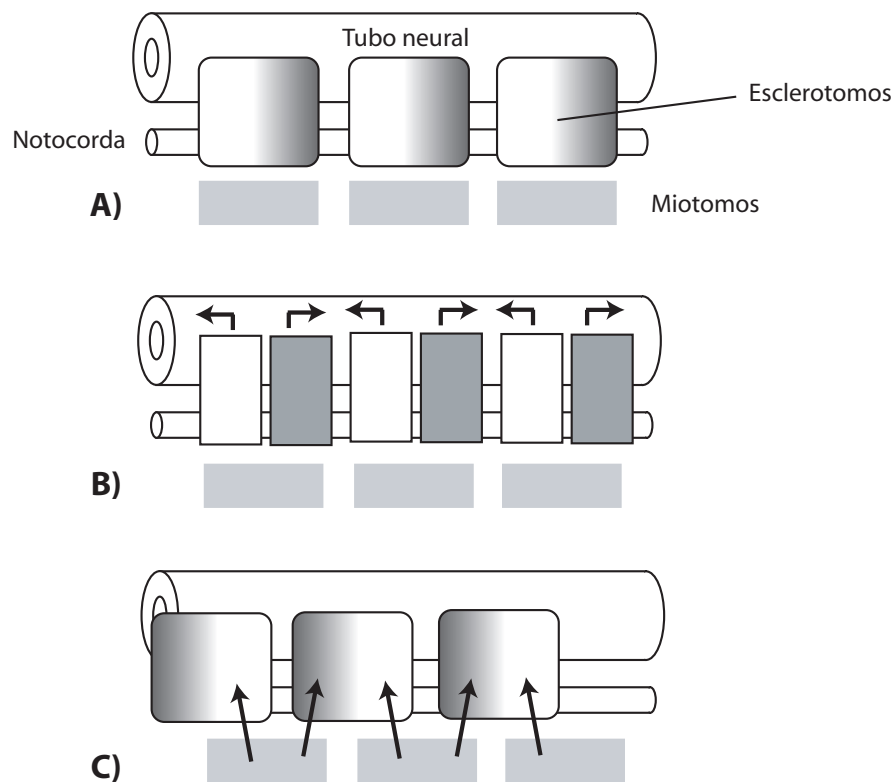


Figura 1.21. Proceso de resegmentación en la diferenciación de los somitos. **A)** El esclerotomo se polariza craneo-caudalmente, teniendo una parte caudal (gris oscuro) más densa que la craneal (blanco). **B)** En una fase posterior, la parte caudal (gris oscuro) de un somito se une a la craneal (blanco) del somito siguiente produciéndose la resegmentación. **C)** Finalmente las vértebras, que proceden de dos somitos consecutivos, son intersegmentarias mientras que el componente muscular es segmentario. Modificado de Pirlot (1976).

la apófisis de articulación capitular de la costilla, la parapófisis (sustituyendo al intercentro, lugar primitivo de articulación en tetrápodos, que desaparece en cocodrilos). Por su situación en la parte rostral de la vértebra, la parapófisis probablemente proceda de la mitad caudal del esclerotomo. Por el contrario, el arco neural y la diapófisis proceden de la mitad craneal del esclerotomo. El arco neural se forma a partir de dos condensaciones laterales al tubo neural. A medida que se va desarrollando, las dos mitades cartilaginosas del arco se encuentran dorsalmente (y su fusión a lo largo del desarrollo dará lugar a la sutura central) mientras que las regiones basales se expanden y encuentran con el centro en formación (dando lugar a la sutura neurocentral; Williams, 1959; Rieppel, 1993). El origen de la espina neural es más controvertido. Si se considera una expansión de los rudimentos del arco neural una vez se encuentran dorsalmente, procedería de la mitad caudal del esclerotomo. Sin embargo, ambos somitos podrían contribuir a la espina neural, al igual que sucede con el cuerpo vertebral (Aoyama y Asamoto, 2000). En cualquier caso, la espina neural presenta mecanismos de desarrollo diferentes al resto de las partes de la vértebra los cuales podrían contribuir a estas particularidades (Takahashi *et al.*, 1992; Monsoro-Burq *et al.*, 1994). Aparte de la espina neural, existen indicios de que la mitad rostral del esclerotomo contribuye a la porción caudal del arco, formando las postzigapófisis (Higgins, 1923; Goodrich, 1930; Barnall *et al.*, 1988).

Genes *Hox*

Los genes *Hox* son una familia de genes reguladores del desarrollo que están implicados en la identidad segmentaria a lo largo del eje antero-posterior. Desde su descripción inicial en la mosca de la fruta (*Drosophila melanogaster*), se ha hecho patente su semejanza en todos los metazoos, tanto en sus características estructurales como en sus patrones de actividad, existiendo incluso secuencias homólogas desde la mosca a los humanos (Wilkins, 2002; Carroll *et al.*, 2005). En vertebrados, existen 4 grupos *Hox* (*Hoxa*, *Hoxb*, *Hoxc* y *Hoxd*) que representan los productos de la duplicación y amplificación de un único grupo ancestral (Fig. 1.22; Krumlauf, 1992; Kappen y Ruddle, 1993; Burke *et al.*, 1995). Esta generación de los grupos *Hox* por duplicación de un complejo ancestral tiene como consecuencia que genes específicos de cada uno de los complejos están relacionados evolutivamente, formando subfamilias. Estos genes *Hox*, pertenecientes a diferentes grupos pero que son homólogos al mismo gen en el grupo ancestral, se conocen como genes parálogos y se designan con un número. En vertebrados hay 13 parálogos que se localizan en la misma posición relativa en su respectivo complejo *Hox* (a, b, c o d).

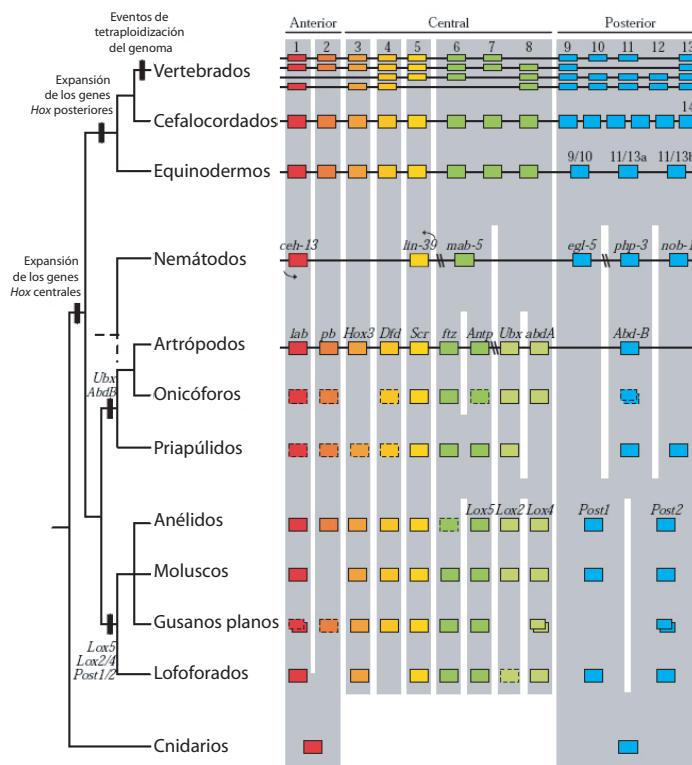


Figura 1.22. Evolución de los complejos *Hox* en metazoos. Se representa la secuencia de eventos de duplicación de los complejos *Hox* distribuida en una filogenia de metazoos. Durante la evolución temprana de los vertebrados el complejo entero se duplica, dando lugar a los cuatro complejos que caracterizan al grupo. Modificado de Carroll (2005).

Existe además, una relación entre el orden físico de estos genes parálogos y los límites espaciales de sus dominios de expresión, relación que se conoce como colinearidad (Fig. 1.23; Duboule y Dollé, 1989). Es decir, el orden físico de los genes en su grupo correspondiente es el mismo que el orden de expresión a lo largo del eje embrionario antero-posterior (los genes que se sitúan en el inicio de su grupo se expresan en zonas más anteriores del eje A-P). Los parálogos *Hox-4*, *Hox-5* y *Hox-6* están relacionados con la identidad segmentaria en la región cervical y la transición cervico-dorsal (Burke *et al.*, 1995; Mansfiel y Abzhanov, 2010). La combinación de la actividad de distintos los distintos genes *Hox* parálogos co-expresándose en un esclerotomo determinado especifica la morfología regional de la vértebra (‘código *Hox*’; Kessel y Gruss, 1991).

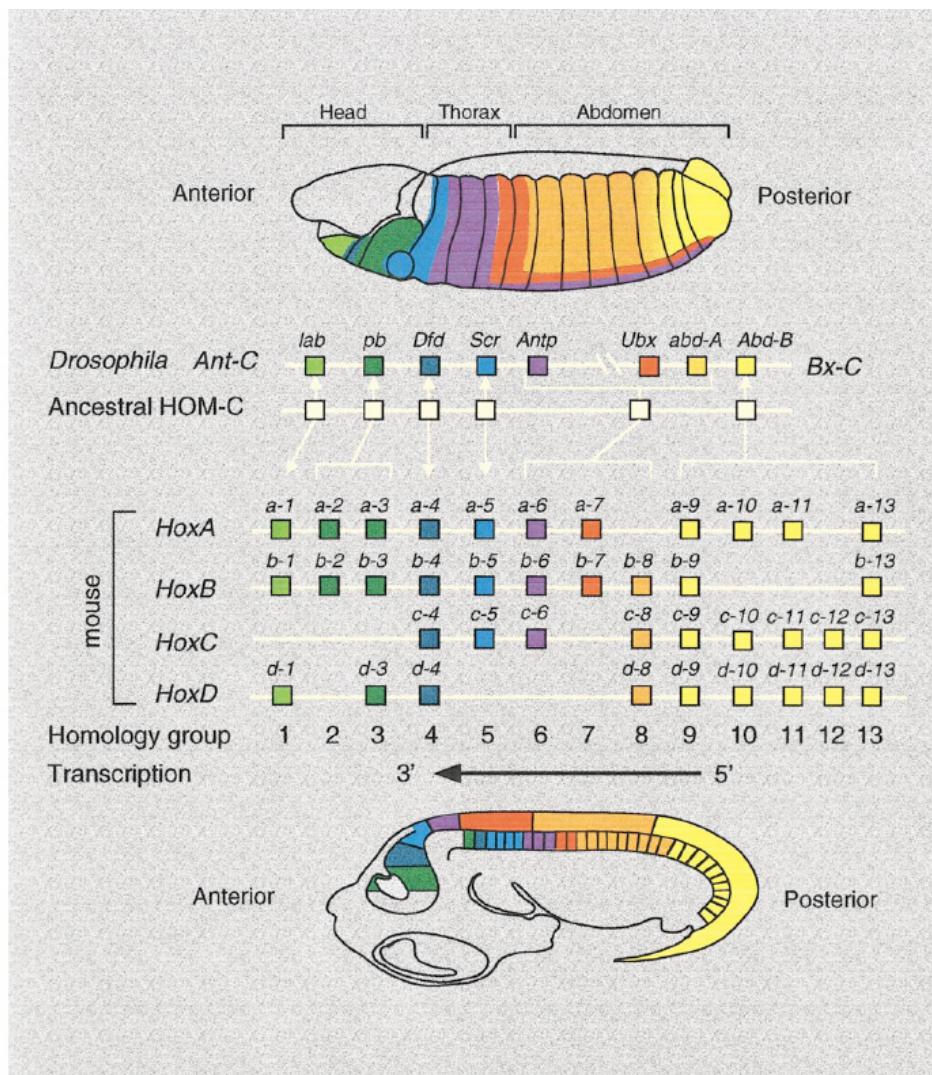


Figura 1.23. Fenómeno de colinearidad de los genes *Hox*. Los dominios de expresión antero-posterior sucesivos de los genes *Hox* se esquematizan en un embrión de *Drosophila* (esquema superior) y en el sistema nervioso central y los rudimentos de las vértebras en un embrión en gestación de ratón (esquema inferior). La posición de los genes determina su lugar de acción a lo largo del eje antero-posterior. Original de Favier y Dollé (1997).

Regionalización

En los cocodrilos modernos, la columna tiene un número constante de vértebras presacras (24), 2 vértebras sacras y un número variable de caudales (entre 30 y 40; Higgins, 1923; Hoffstetter y Gasc, 1969). Según el criterio que se tenga en cuenta, el número de vértebras que componen cada región de la zona presacra puede variar. Considerando la primera vértebra torácica como aquella que lleva una costilla que articula directamente con el complejo esternal, los cocodrilos modernos tienen 9 vértebras cervicales y 15 vértebras torácicas. La región torácica se puede subdividir además en una zona dorsal, que se caracteriza porque las vértebras llevan costillas (que pueden llegar o no a articular con el esternón) y una zona lumbar, cuyas vértebras no articulan con costillas de ningún tipo. En general, los cocodrilos actuales tienen 10 vértebras dorsales y 5 lumbares (aunque también puede existir cierta variación en el número; Claessens, 2009).

La definición regional de la columna basada en la presencia o ausencia y el tipo de costillas es problemática cuando se trata de aplicar a los fósiles. Por un lado, es necesario que ambas estructuras aparezcan articuladas para poder establecer una relación entre la vértebra y su costilla correspondiente. Por otro lado, las costillas de los cocodrilos presentan segmentos cartilagosos (intersegmento y segmento esternal), material más complicado que el óseo de preservar en el registro fósil. A lo largo de la historia evolutiva de los Crocodylomorpha el número total de vértebras presacras y la composición por regiones es variable (Pol, 2005; Müller *et al.*, 2010, Buscalioni y Chamero, *en prensa*). Esta variabilidad puede estar influida por la problemática descrita previamente a la hora de establecer la región a la que pertenece una vértebra. Sin embargo, la evidencia también apunta a que los reptiles presentan una mayor plasticidad en cuanto al número vertebral que otros vertebrados, como por ejemplo los sinápsidos (Müller *et al.*, 2010). En cualquier caso, la utilidad de encontrar rasgos característicos en las vértebras que permitan adscribirlas a su región correspondiente es incuestionable y ha sido uno de los temas más desarrollados en la literatura (Mook, 1921; Frey, 1988a; Cong *et al.*, 1998).

4.2 ESQUELETO APENDICULAR ANTERIOR DE COCODRILOS

4.2.1. Anatomía: osteología

Cintura pectoral

El esqueleto apendicular está conformado por las extremidades y las cinturas. La cintura pectoral, que forma parte del nexo de unión entre la extremidad anterior y la columna vertebral, se compone primitivamente de elementos endocondrales y dérmicos. La parte dérmica de la cintura pectoral en los tetrápodos primitivos se compone de 5 elementos: dos pares (cleitro y clavícula) y uno impar (interclavícula) que une por la línea media ventral ambas mitades de la cintura. En arcosaurios, la tendencia es a la reducción de la parte dérmica de la cintura pectoral, pasando a ser los elementos endocondrales más grandes y prominentes (McGonell, 2001; Vickaryous y Hall, 2006). Concretamente en cocodrilomorfos, se retiene la interclavícula en forma de barra pero tanto el cleitro como las clavículas están ausentes (Romer, 1956).

La parte endocondral consiste primitivamente en una serie de centros de osificación en una placa continua de cartílago situada a ambos lados del cuerpo, el escapulo-coracoides. En arcosaurios, la escápula y el coracoides tienden a ser entidades bien diferenciadas, procedentes de dos centros de osificación independientes, que representan el componente principal de la cintura pectoral.

En cocodrilos, la escápula está formada dorsalmente por una lámina plana, la lámina escapular, que continúa ventralmente, a través de una constricción, en la cabeza articular (Fig. 1.24). El borde craneal de la cabeza articular es la cresta acromial (que sirve de anclaje muscular) mientras que la parte caudal se expande en el proceso glenoideo. Este proceso, junto con la superficie glenoidea del coracoides, forman la cavidad glenoidea de articulación

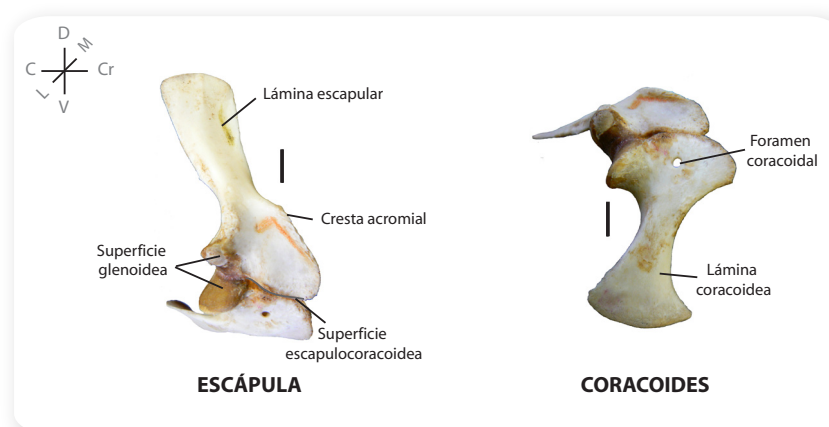


Figura 1.24. Anatomía de los principales elementos de la cintura pectoral en cocodrilos. Ambos elementos están en vista lateral y pertenecen a un espécimen del género *Paleosuchus*. Abreviaturas: C: caudal; Cr: craneal; D: dorsal; M: medial; L: lateral; P: proximal; V: ventral. Escala: 1 cm.

con el húmero. La superficie ventro-craneal de la cabeza articular es la superficie escapulo-coracoidea, de articulación con el coracoides.

El coracoides tiene una estructura semejante a la escápula pero invertida. La parte dorsal del coracoides es la cabeza articular, con la superficie escapulo-coracoidea en la mitad craneal y la glenoidea, en la mitad caudal. La parte ventral, por otro lado, está formada por una lámina plana, la lámina coracoidea, que está expandida en su extremo de articulación con la placa esternal (Frey, 1988b).

Extremidad anterior

Los apéndices tetrápodos, o quiridios, comparten un patrón de construcción general de tres segmentos: el estilópodo, segmento proximal que articula con la cintura, el zeugópodo, segmento central y el autópodo, el segmento distal. En la extremidad anterior, el estilópodo está formado por un único elemento, el húmero, mientras que el zeugópodo está formado por el radio y la ulna (Fig. 1.25). El autópodo está compuesto por numerosos elementos más pequeños: carpales y falanges (su descripción anatómica no se abordará en detalle ya que no es objeto de estudio en la presente memoria).

En cocodrilos, los elementos del estilópodo y zeugópodo tienen una estructura simple, siendo las partes más destacables las cabezas de articulación (epíffisis), con una serie de cóndilos articulares, que se sitúan a ambos lados de la diáfisis. Otras estructuras de particular importancia en el anclaje muscular son la cresta deltoidea del húmero y el proceso olecranon de la ulna. La cresta deltoidea se sitúa en la superficie cráneo-lateral, cerca de la epíffisis proximal del húmero y sirve de inserción para diversos músculos implicados en

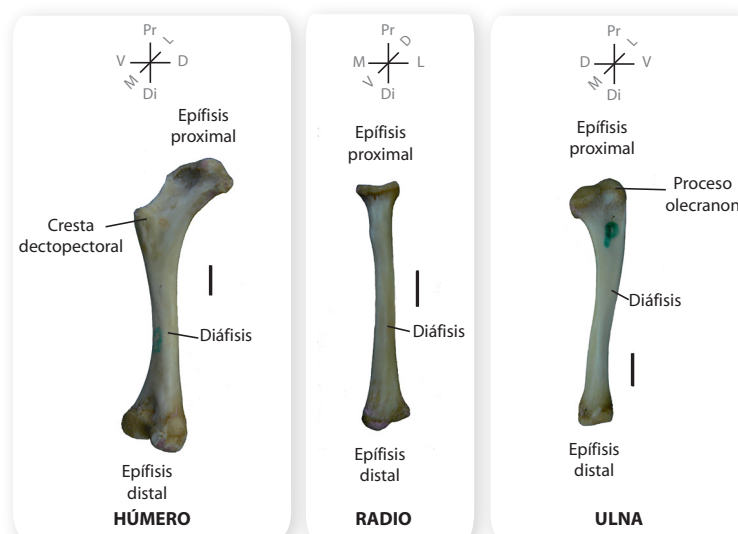


Figura 1.25. Anatomía de los principales elementos de la extremidad anterior en cocodrilos: húmero en vista ventro-medial, radio en vista ventral y ulna en vista lateral. Todos elementos pertenecen a un espécimen del género *Paleosuchus*. Abreviaturas: C: caudal; Cr: craneal; D: dorsal; M: medial; L: lateral; P: proximal; V: ventral. Escala: 1 cm.

la estabilización de la unión gleno-humeral y el mantenimiento de la postura del húmero, sobre todo en locomociones más erguidas como la marcha con las extremidades extendidas (*high walk*). Por su parte, el proceso olecranon está localizado en la parte caudal de la epífisis proximal de la ulna y sirve de anclaje a músculos involucrados en el movimiento del estilópodo.

4.2.2. Anatomía: miología

La musculatura apendicular anterior de cocodrilos (en concreto, la relacionada con la cintura pectoral y la parte proximal de la extremidad—estilópodo y zeugópodo) se puede englobar en cuatro grupos (Tabla 1.2; Fig. 1.26; Meers, 2003):

- *Musculatura extrínseca*: son músculos que tienen su origen en estructuras externas a la extremidad, como los osteodermos y las costillas. Esta musculatura se puede dividir a su vez en dos grupos: uno dorsal, donde intervienen el esqueleto axial (y las costillas cervicales), los osteodermos, la escápula y el húmero, y otra ventral, donde interviene la caja torácica, el coracoides y el húmero. La musculatura extrínseca está implicada en movimientos de la cintura pectoral y del estilópodo. También está involucrada en la abducción del cuello.

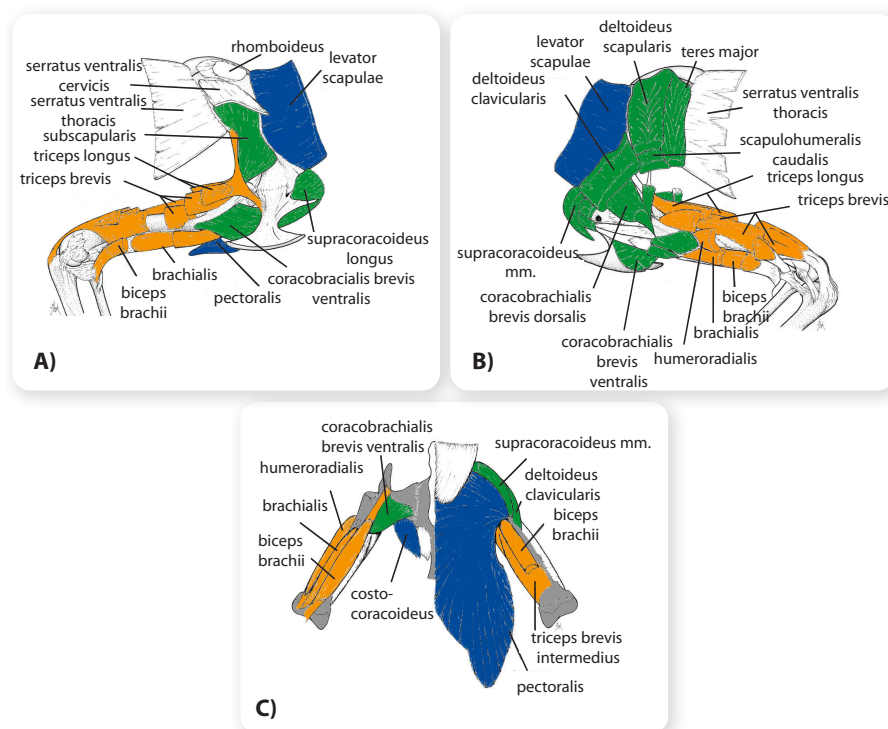


Figura 1.26. Principales músculos de la región gleno-humeral y del zeugópodo de cocodrilos en vista lateral (A), vista medial (B) y vista ventral (C). Azul: musculatura extrínseca; verde: musculatura de la cintura pectoral; naranja: musculatura braquial (ver texto y Tabla 1.2). Modificado de Meers (2003).

MUSCULATURA	GRUPO	MÚSCULO	FUNCIÓN
EXTRÍNSECA	Dorsal	<i>M. trapezius</i>	Rotación craneal de la cintura pectoral; proacción de la extremidad
		<i>M. latissimus dorsi</i>	Extensión del húmero (elevación dorsal); rotación y retracción del húmero
		<i>M. levator scapulae</i>	Rotación craneal de la escápula; abducción del cuello
	Ventral	<i>M. pectoralis</i>	Abducción del húmero; mantiene la postura de la extremidad (particularmente durante el galope y la marcha con las extremidades extendidas— <i>shigh walk</i>)
		<i>M. costocoracoideus</i>	Retracción del coracoides; retracción de toda la cintura pectoral
CINTURA PECTORAL	Dorsal	<i>M. deltoideus scapularis</i>	Estabilizador de la unión gleno-humeral
		<i>M. teres major</i>	Elevación el húmero y flexión la unión gleno-humeral
		<i>M. deltoideus clavicularis</i>	Protracción del húmero; soporta la unión gleno-humeral, sobre todo en la marcha con las extremidades extendidas (<i>high walk</i>)
		<i>M. subscapularis</i>	Estabilizador de la unión gleno-humeral
		<i>M. scapulohumeralis caudalis</i>	Elevación y proacción del húmero; estabilizador de la unión gleno-humeral
	Ventral	<i>M. supracoracoideus longus</i>	Protracción y aducción del húmero
		<i>M. supracoracoideus brevis</i>	Protracción y aducción del húmero
		<i>M. coracobrachialis brevis ventralis</i>	Flexión y retracción de la unión gleno-humeral; aducción del húmero
		<i>M. coracobrachialis brevis dorsalis</i>	Estabilización de la cabeza del húmero en la cavidad glenoidea; proacción y flexión de la extremidad
BRAQUIAL	Extensor	<i>M. triceps longus lateralis</i>	Extensión del zeugópodo con respecto al estilópodo y flexión del estilópodo con respecto a la unión gleno-humeral
		<i>M. triceps longus caudalis</i>	Extensión del zeugópodo con respecto al estilópodo y flexión del estilópodo con respecto a la unión gleno-humeral
		<i>M. triceps brevis</i>	Flexión del estilópodo con respecto a la unión gleno-humeral
	Flexor	<i>M. biceps brachii</i>	Flexión del zeugópodo y extensión simultánea del húmero en la unión gleno-humeral
		<i>M. humeroradialis</i>	Flexión del zeugópodo
		<i>M. brachialis</i>	Flexión del zeugópodo sobre el estilópodo
ANTEBRAQUIAL	Extensor	<i>M. supinator</i>	Supinación del zeugópodo y flexión del zeugópodo sobre el estilópodo
		<i>M. flexor ulnaris</i>	Flexión del zeugópodo
		<i>M. abductor radialis</i>	Estabilización del radio en su articulación con el húmero
	Flexor	<i>M. pronator teres</i>	Flexión de la articulación radio-humeral; asiste a la postura de la extremidad

Tabla 1.2. Principales músculos de la cintura pectoral y extremidad anterior de cocodrilos (Meers, 2003).

- *Musculatura de la cintura pectoral*: son músculos con origen en la escápula o coracoides e inserción en el húmero. Las funciones que desarrolla esta musculatura se relacionan principalmente con la estabilización de la unión gleno-humeral y el movimiento del húmero.
- *Musculatura braquial*: su origen principal es en el húmero (aunque también hay músculos con origen en la escápula y el coracoides) y se insertan en el radio y la ulna. La musculatura braquial está implicada en la flexión y extensión del estilópodo (húmero) con respecto a la unión gleno-humeral y al zeugópodo (radio y ulna).
- *Musculatura antebraquial*: tienen su origen en el húmero y se insertan en el radio y la ulna. Estos músculos están involucrados en el movimiento del estilópodo con respecto al zeugópodo.

Mención aparte merece la suspensión entre el cráneo, cuello y cintura pectoral (Fig. 1.27). Además de la musculatura axial, en esta suspensión intervienen otros dos músculos: el *m. rhomboideus* y el complejo *m. serratus* (Frey, 1988a, 1988b; Salisbury y Frey, 2001). El *m. rhomboideus* se origina en la escápula y se inserta en varios músculos axiales (*m. transversospinalis cervicis*, *m. longissimus dorsi* y *m. iliocostalis cervicis*) interviniendo, de esta manera, en la sustentación del cráneo. El complejo *m. serratus* se origina también en la escápula y se inserta en las costillas desde la C6 a la D3. Participa en la unión entre la cintura escapular y el tronco, teniendo un papel dominante en el soporte a toda la región transicional cervico-torácica (Fig. 1.28; Schwarz *et al.*, 2007).

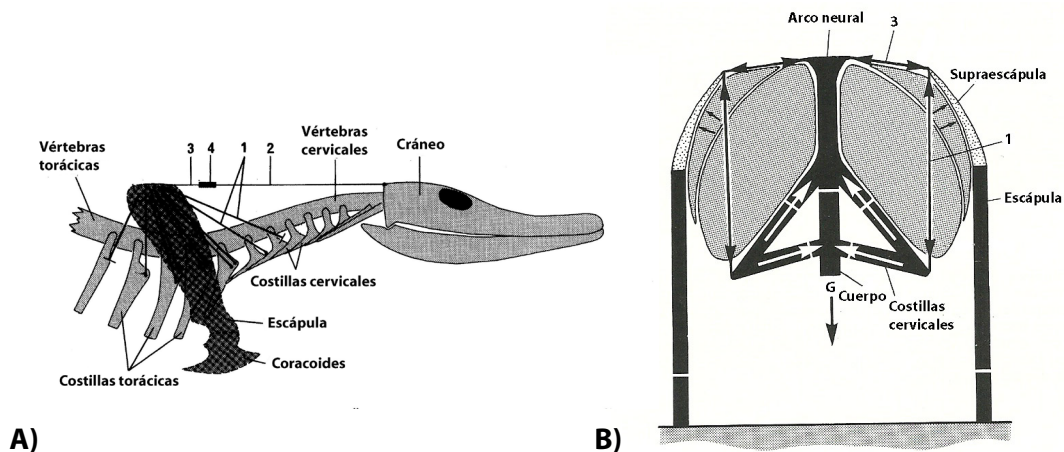


Figura 1.27. Suspensión de la región cervico-torácica y el cráneo en cocodrilos. **A)** Esquema de la vista lateral. El complejo del *m. serratus* (1) sostiene toda la región cervical y cervico-torácica. El cráneo se sustenta además por el *m. transversospinalis capitis* (2) y por el *m. rhomboideus* (3). Estos dos músculos están unidos entre sí por un ligamento (4). **B)** Esquema de un corte transversal de una vértebra cervical posterior. Los elementos óseos están representados como barras negras y los cartilagosos con puntos. Los músculos sustentadores están representados por líneas negras. El eje del esqueleto (la vértebra y sus costillas) están sustentados por una supraescápula flexible por encima del *m. serratus* (1). El relleno formado por los músculos y el tejido conjuntivo (representado por la zona reticulada en la imagen) impiden una flexión medial de la supraescápula. En la dirección transversal, la posición del eje esquelético se estabiliza por el *m. rhomboideus* (3). La flecha que apunta hacia la zona ventral (G) indica la dirección de la fuerza de gravedad. Modificado de Frey (1988a).

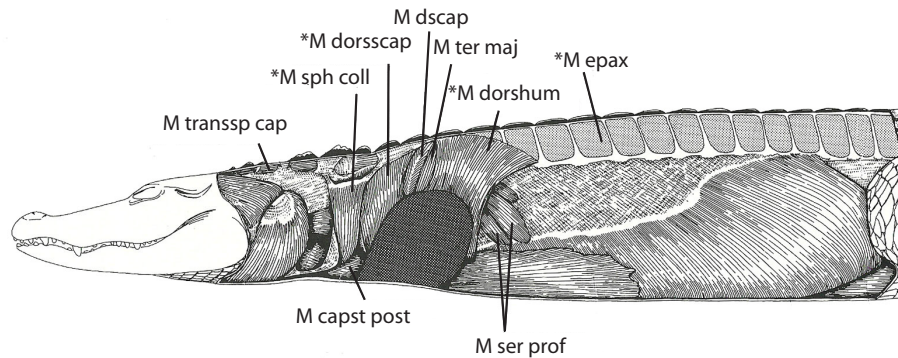


Figura 1.28. Musculatura de la región cervico-torácica incluyendo los músculos axiales y algunos músculos de la cintura pectoral implicados en la suspensión de dicha región. La extremidad anterior se ha omitido para clarificar la imagen. Nótese las diferencias en la segmentación entre la musculatura axial cervical y dorsal. Los músculos que están en contacto con la piel están marcados con *. Abreviaturas: M capst post: *M. capitosternalis (Pars posterior)*; M dorshum: *M. dorsohumeralis*; M dorsscap: *M. dorsoscapularis*; M dscap: *M. dorsalis scapulae*; M epax: musculatura epaxial; M ser prof: *M. serratus (Pars profunda)*; M sph coll: *M. sphincter colli*; M ter maj: *M. teres major*; M transsp cap: *M. transversospinalis capitis*. Modificado de Frey (1988b).

4.3 ESQUELETO DE LA CINTURA PECTORAL DE AVES

4.3.1. Anatomía: osteología

En aves, la cintura pectoral está compuesta típicamente por tres huesos pares: la escápula, el coracoides y la clavícula (en la mayoría de las aves las clavículas izquierda y derecha están fusionadas formando un único hueso, la fúrcula). Además de conservar la clavícula (y no la interclavícula), la morfología de la cintura pectoral de las aves se diferencia de la de los cocodrilos en que tanto escápula como coracoides son huesos muy esbeltos, lo que obviamente está relacionado con el diseño aviario adaptado al bipedalismo y al vuelo.

La escápula es larga y plana, y se extiende caudalmente por encima de la caja torácica, paralela a la columna vertebral (Fig. 1.29; George y Berger, 1966). La parte craneal de la escápula articula con el coracoides y conjuntamente forman la cavidad glenoidea, donde encaja la cabeza del húmero. En la cabeza articular de la escápula, además, hay otros procesos de anclaje muscular y ligamentario (como el acromion). La parte caudal, la lámina escapular (*corpus scapulae* según la terminología de Baumel, 1993) sirve de anclaje para diversos paquetes musculares relacionados principalmente con la suspensión y estabilización de la cintura pectoral y, en menor medida, con el movimiento de la extremidad anterior.

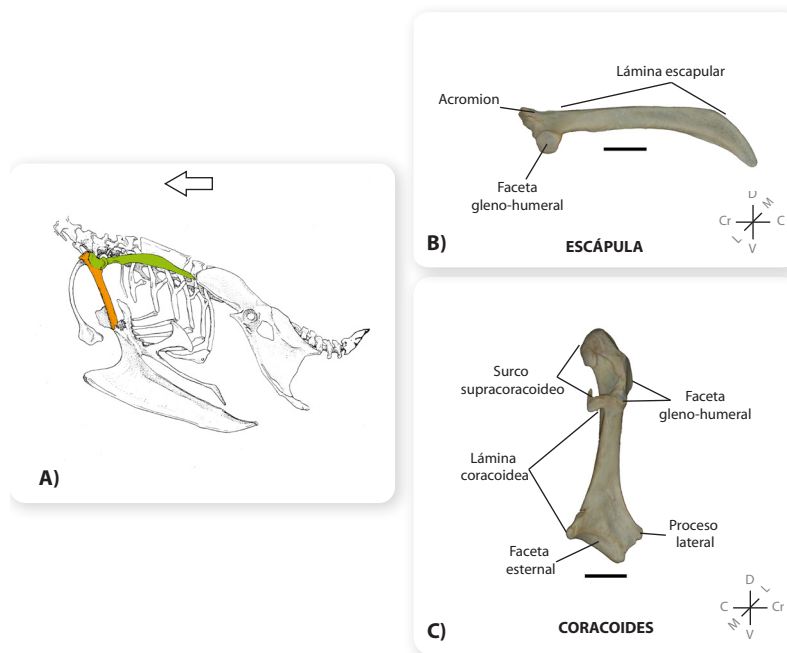


Figura 1.29. Cintura pectoral de aves. **A)** Esquema general del esqueleto de un ave (lado derecho) mostrando la posición anatómica de los elementos de la cintura pectoral (escápula en verde y coracoides en naranja) **B)** Escápula izquierda en vista lateral. **C)** Coracoides izquierdo en vista medial. Las fotografías de la escápula y el coracoides pertenecen a un individuo de la especie *Ara macao*. Abreviaturas: C: caudal; Cr: craneal; D: dorsal; M: medial; L: lateral; P: proximal; V: ventral Escala: 1 cm.

El coracoides es un hueso más robusto que articula dorsalmente con la escápula y la clavícula y ventralmente, con el esternón. El coracoides actúa como un puntal que estabiliza la unión del hombro. En la mayoría de las aves, la escápula, el coracoides y la clavícula delimitan el foramen trióseo por donde pasa el tendón del músculo supracoracoideo (George y Berger, 1966). Este músculo, uno de principales relacionados con el vuelo, se origina en el esternón y se inserta en la cabeza del húmero a través del foramen citado, que actúa como una polea para elevar el ala (Fig. 1.30).

La evolución del vuelo propulsado en las aves implica una serie de novedades que conllevan la reorganización de la cintura pectoral en las neornitas con respecto a sus ancestros. Por un lado, la posición de la escápula en las aves es paralela a la columna vertebral, formando un ángulo agudo en su unión con el coracoides. Además, comparada con otros terópodos no aviarios cercanamente

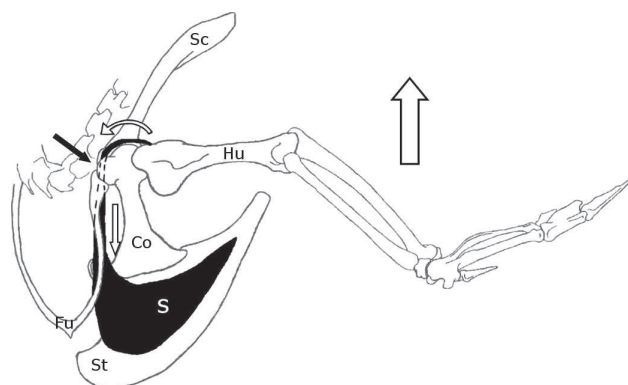


Figura 1.30. Esquema de la cintura pectoral y extremidad anterior de aves, señalando la acción del músculo supracoracoideo. Cuando el músculo se contrae, el tendón supracoracoideo (que se inserta dorsalmente en el húmero) empuja a la extremidad anterior hacia arriba (flecha blanca) a través del foramen trióseo (flecha negra) que actúa como una polea (flecha blanca circular). Abreviaturas: S: m. supracoracoideo; St: esternón; Fu: fúrcula; Co: coracoides; Sc: escápula; Hu: húmero. Modificado de Beaufrière (2009).

emparentados, la faceta gleno-humeral de *Archaeopteryx* se reorienta lateralmente (Jenkins, 1993). En neornitas, la orientación cambia ligeramente, pasando a ser dorso-lateral. Por otro lado, la inserción del tendón del músculo supracoracoideo en el húmero pasa de ser primitivamente antero-ventral a ser dorsal, asociado a la aparición del foramen trióseo. Esto, junto con la elongación del coracoides, se vincula a una morfología derivada del músculo supracoracoideo que permite desarrollar un vuelo más potente (Poore *et al.*, 1997a; 1997b). Estas novedades se van desarrollando a lo largo de la evolución del linaje de las aves y alguna de estas características (como el coracoides alargado o el foramen trióseo) ya están presentes en aves enantiornitinas del Cretácico Inferior (Sanz *et al.*, 1996).

4.3.2. Anatomía: miología

En la Figura 1.31 y Tabla 1.3 se resumen los principales músculos y sus funciones con origen o inserción en la escápula y el coracoides. Los músculos relacionados con la escápula y el coracoides están implicados fundamentalmente en la estabilización de la unión gleno-humeral y en los movimientos de elevación, depresión y rotación del húmero (y con ello del ala en general; para una descripción más detallada véase George y Berger, 1966; Raikow, 1985).

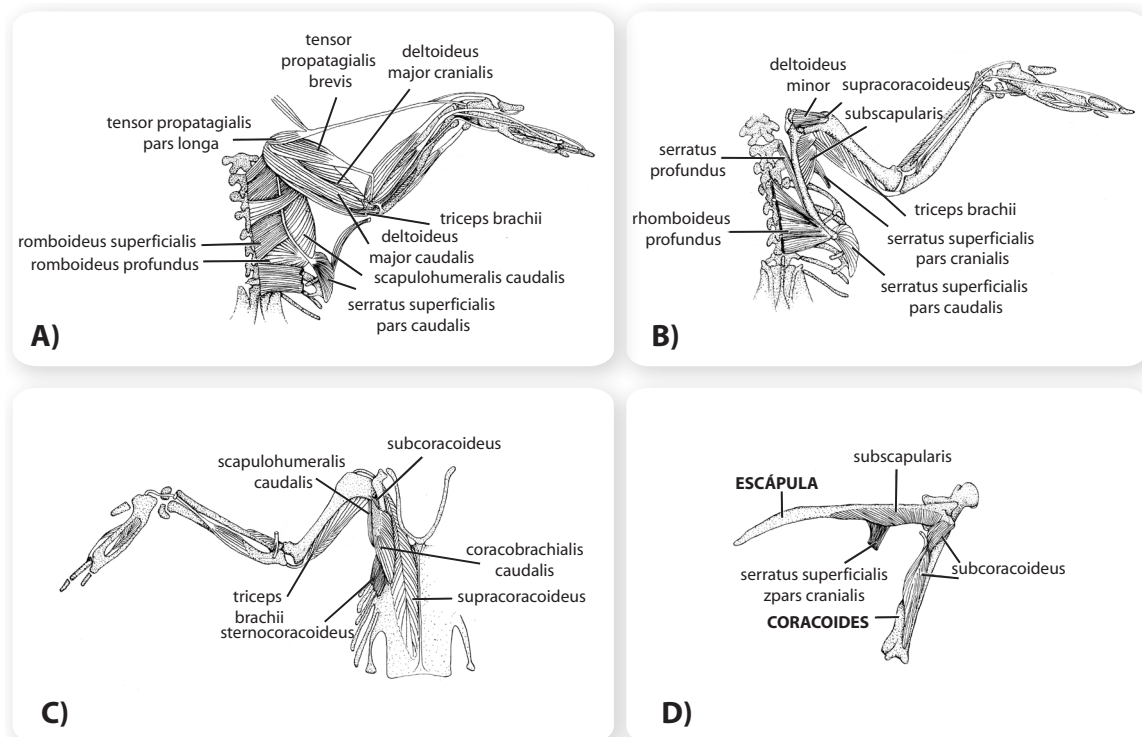


Figura 1.31. Principales músculos con inserción u origen en la cintura pectoral de aves (representado por la especie *Loxops virens*). **A)** Músculos dorsales superficiales. **B)** Músculos dorsales profundos. **C)** Músculos ventrales profundos. **D)** Músculos de la parte medial de la escápula y el coracoides. Modificado de Raikow (1985).

MÚSCULO	FUNCIÓN
<i>M. rhomboideus superficialis</i>	Tira de la escápula dorsocaudomedialmente
<i>M. rhomboideus profundus</i>	Tira de la escápula dorsocaudomedialmente
<i>M. serratus superficialis pars cranialis (serratus anterior)</i>	Tira de la escápula caudoventralmente
<i>M. serratus superficialis pars caudalis (serratus posterior)</i>	Tira de la escápula ventralmente
<i>M. serratus profundus</i>	Tira de la escápula cranealmente
<i>M. scapulohumeralis cranialis (proscapulohumeralis)</i>	Retracción del húmero
<i>M. scapulohumeralis caudalis (dorsalis scapulae)</i>	Retracción y elevación del húmero
<i>M. subscapularis</i>	Retracción del húmero
<i>M. subcoracoideus</i>	Depresión y rotación dorsal del húmero
<i>M. coracobrachialis cranialis (coracobrachialis anterior)</i>	Protacción y depresión del húmero
<i>M. coracobrachialis caudalis (coracobrachialis posterior)</i>	Depresión y rotación del húmero
<i>M. sternocoracoideus</i>	Movimientos respiratorios
<i>M. pectoralis</i>	Depresión del húmero
<i>M. supracoracoideus</i>	Elevación del húmero
<i>M. tensor propatagialis pars longa (tensor patagii longus)</i>	Extensión de la mano y el dedo alular, flexión del codo, tensión del propatagio
<i>M. tensor propatagialis pars brevis (tensor patagii lbrevis)</i>	Flexión del codo, tensión del propatagio
<i>M. deltoideus major</i>	Elevación y retracción del húmero
<i>M. deltoideus minor</i>	Protacción y elevación del húmero
<i>M. triceps brachii</i>	Extensión del codo
<i>M. biceps brachii</i>	Flexión del antebrazo

Tabla 1.3. Principales músculos con origen o inserción en la escápula y el coracoides de aves (Raikow, 1985).

La suspensión de la región cervico-torácica y el cráneo en aves es diferente a la de los cocodrilos. En cocodrilos, el *m. rhomboideus* actúa como puente entre la musculatura axial y la escápula, participando en la sustentación del cráneo. El diseño corporal de las aves, sin embargo, está altamente especializado para el vuelo lo que implica diferentes adaptaciones del complejo musculo-esquelético. Por ejemplo, en la columna vertebral la fusión de algunas vértebras con elementos de la cintura pélvica proporciona rigidez al esqueleto axial sin necesidad de grandes masas musculares. Por otra parte, las aves se caracterizan por tener un cuello con número variable de vértebras cervicales y un sistema muscular complejo. El cráneo de las aves, por tanto, no se sustenta por suspensión como el de los cocodrilos; el potente y flexible cuello actúa como brazo manipulador de la cabeza, manejando con precisión sus movimientos (Van der Leeuw *et al.*, 2001; Van der Leeuw, 2002).

5. OBJETIVOS

La propuesta de estudio de esta tesis doctoral se integra en el contexto de estudio de la organización morfológica a escala macroevolutiva, puesto que se comparan las morfologías de distintos linajes de arcosaurios (aves y cocodrilos). La posibilidad de desacoplar regiones o elementos en el esqueleto arcosauriano es una de las claves fundamentales en la génesis de la disparidad morfológica que está asociada a distintas adaptaciones evolutivas. La hipótesis que se propone es que la estasis morfológica que parece caracterizar al linaje de los Crocodylia está relacionada con un alto grado de integración en su esqueleto mientras que las aves, con un sistema musculo-esquelético mucho más modular, exploran rangos morfológicos y ecológicos más diversos.

Dicha hipótesis ha sido estudiada desde un punto de vista comparativo y cuantitativo; los datos estudiados han sido las variables de forma obtenidas mediante el uso de técnicas de morfometría geométrica. El método comparado incluye, no obstante, información no sólo anatómica, sino filogenética, ontogenética y funcional (biomecánica), de cocodrilos y aves modernas.

El objeto de estudio para testar la hipótesis general planteada ha sido el esqueleto post-craneal anterior de arcosaurios. Particularmente, la presente memoria profundiza en el estudio de la organización morfológica de tres partes concretas del esqueleto: la región cervical y cervico-torácica de la columna vertebral, la cintura pectoral y la extremidad anterior y, fundamentalmente, en los cocodrilos modernos.

La aproximación cuantitativa nos ha permitido desarrollar distintos aspectos concretos de la variación e integración morfológica de los elementos post-craneales, valorando la disparidad morfológica y funcional arcosauriana.

Para desglosar estos objetivos específicos la presente tesis se ha estructurado en dos partes. De forma resumida, la primera parte, que forma el núcleo principal de la memoria y por ello es la más extensa, trata de la morfología del esqueleto post-craneal anterior en cocodrilos modernos. Esta parte consta a su vez de dos secciones según el objeto de estudio: el esqueleto axial anterior, por un lado, y la cintura pectoral y extremidad anterior, por otro. La segunda parte, que cierra la parte de resultados, trata de la morfología de la cintura pectoral en aves. Estas dos partes principales se desarrollan en 5 capítulos que siguen la siguiente estructura:

Capítulo III (Modularidad vertebral): se explora la modularidad de las unidades que componen el esqueleto axial, evaluando los elementos que conforman las vértebras desde un punto de vista del desarrollo, estructural y funcional. Este primer capítulo da pie a explorar

dos caras de la organización morfológica de la columna: la disparidad (capítulo IV) y la integración (capítulo V).

Capítulo IV (Modelos de variación morfológica en la región cervical de *Crocodylia*): se analiza la variación morfológica en las vértebras de la región cervical y cervico-torácica tanto intraespecíficamente—variación que se produce a lo largo de la columna de un individuo—como interespecíficamente—variación que se produce entre vértebras semejantes de distintos individuos.

Capítulo V (Modelos de integración morfológica en la región cervical de *Crocodylia*): una vez explorada la identidad elemental de las vértebras, en este capítulo se considera su integración como parte de la columna vertebral. Se valora el grado de asociación y si éste es constante entre todas las vértebras que componen la región cervical o si existe una integración diferencial que permita reconocer distintos módulos en la columna.

Capítulo VI (Modelos morfológicos en el esqueleto apendicular anterior de *Crocodylia*): en este capítulo se estudia la variación morfológica inter-específica de los distintos elementos aislados que componen la cintura pectoral y la extremidad anterior y la integración existente entre los mismos como parte del complejo estructural locomotor. Asimismo, se valora el efecto del tamaño sobre la morfología de dichos elementos a lo largo de la ontogenia y entre individuos de distintas especies.

Capítulo VII (Modelos morfológicos en la cintura pectoral de *Neornithes*): se analiza la variación morfológica y la integración entre los dos elementos principales de la cintura pectoral de aves, escápula y coracoides, en contraste a la organización fenotípica de los cocodrilos.

Finalmente, en el capítulo VII (**Consideraciones finales y conclusiones**), se hace una reflexión general sobre los problemas surgidos a lo largo de la elaboración de la presente memoria y se valora la proyección futura que tienen los resultados de la misma. Asimismo, se resumen las conclusiones más notables de las investigaciones realizadas.

CAPÍTULO II

Material y métodos

1. MATERIAL

1.1 MUESTRA DE COCODRILOS

Enumerar la muestra utilizada en los análisis de cocodrilos presenta cierta complejidad, ya que se han estudiado diferentes partes anatómicas en dos muestras distintas. En la Figura 2.1 se resume el esquema metodológico seguido para el desarrollo de la memoria. Los especímenes estudiados se engloban en dos muestras: una muestra inter-específica (de adultos y sub-adultos) y una muestra intra-específica (que comprende la ontogenia de *Alligator mississippiensis*). Con estas dos muestras como base, se han tomado datos de la parte anterior de dos estructuras anatómicas: el esqueleto axial (la región cervical y la región dorsal más anterior) y el esqueleto apendicular (la cintura pectoral y la extremidad anterior). Dos aproximaciones diferentes se han usado para analizar estas estructuras. Por un lado se ha estudiado los elementos que conforman la columna y el esqueleto apendicular de manera integrada y, por otro, se ha estudiado cada elemento aislado (cada vértebra y cada hueso aislado del esqueleto apendicular anterior).

Metodológicamente se han desarrollado en paralelo los mismos análisis sobre las dos muestras y sobre las dos estructuras independientemente (y siempre que ha sido posible, dada la naturaleza de los datos, sobre la estructura integrada y sus componentes elementales). De esta manera, en lo que respecta a la columna, por ejemplo, se ha analizado la variación morfológica mediante un análisis de componentes principales en la muestra inter-específica, por un lado, y en la ontogenia, por otro, primero examinando la variación intracolumnar (es decir, considerando la estructura globalmente) y después, la variación vertebral (la estructura elemental).

1.1.1. Esqueleto axial

Muestra inter-específica

La muestra inter-específica ($N=277$ vértebras de 33 especímenes diferentes) abarca una elevada diversidad del clado Crocodylia (Tabla 2.1). Están representadas las tres familias de cocodrilos actuales, con 8 géneros y 15 especies diferentes. En la muestra se incluye también un espécimen híbrido de *C. porosus* y *C. siamensis* (*C. porosus-siamensis* UF69364). A pesar de ser un ejemplar híbrido, este espécimen no ha sido descartado en los análisis debido a la limitación de ejemplares en la muestra. Es importante destacar que para la realización de esta memoria se consultaron varias colecciones osteológicas (Museo de Historia Natural



Figura 2.1. Esquema metodológico seguido para desarrollar la parte analítica de la presente memoria. Se han estudiado especímenes que conforman dos muestras diferentes (inter-específica y ontogenia). De estas dos muestras se han tomado datos de material correspondiente al esqueleto axial, por un lado, y al esqueleto apendicular, por otro. El material axial se ha analizado primero en conjunto y después, las vértebras individuales. La variación morfológica, la alometría y las diferencias taxonómicas en el material apendicular se han analizado en los elementos por separado (con PCA, regresión y AD, respectivamente) mientras que los patrones de integración se han analizado en el conjunto anatómico que conforman: cintura y extremidad (mediante 2B-PLS). En general, este esquema se ha seguido para los análisis del material de cocodrilos, aunque los análisis en el material de las aves han seguido la misma metodología que la especificada para la cintura pectoral y extremidad anterior de cocodrilos. Abreviaturas: *PCA*: análisis de componentes principales; *AD*: análisis discriminante; *2B-PLS*: *two-block partial least squares*.

GÉNERO	ESPECIE	ESP.	MAD.	MAT.	L.FÉM.
<i>Alligator</i>	<i>A. mississippiensis</i> DAUDIN, 1802	UF39106	cau3	completo	180
	<i>A. mississippiensis</i> DAUDIN, 1802	UF33552	cau1	completo	235
	<i>A. mississippiensis</i> DAUDIN, 1802	UF42548	cau1	completo	-
	<i>A. mississippiensis</i> DAUDIN, 1802	UF35129	cau1	completo	243
	<i>A. mississippiensis</i> DAUDIN, 1802	UF39618	cau1	completo	256
	<i>A. sinensis</i> FAUVEL, 1879	UF105540	cer9	completo	134
<i>Caiman</i>	<i>C. crocodilus</i> Linnaeus, 1758	UF45438	cau3	completo	87
	<i>C. crocodilus</i> Linnaeus, 1758	UF45439	cau2	completo	97
	<i>C. yacare</i> DAUDIN, 1802	UF120653	cau3	C3	131
	<i>C. yacare</i> DAUDIN, 1803	UF121232	tor4	completo	160
<i>Melanosuchus</i>	<i>M. niger</i> SPIX, 1825	UF66428	cau4	completo	110
	<i>M. niger</i> SPIX, 1825	UF72914	tor3	completo	167
<i>Paleosuchus</i>	<i>P. palpebrosus</i> CUVIER, 1807	UF72815	cau4	D1	44
	<i>P. palpebrosus</i> CUVIER, 1807	UF75020	cau4	completo	-
	<i>P. palpebrosus</i> CUVIER, 1807	UF75023	cau4-3	completo	88
	<i>Paleosuchus</i>	UAM	tor1	completo	-
<i>Crocodylus</i>	<i>C. acutus</i> CUVIER, 1807	UF54201	cau1	de C4 a C6	205
	<i>C. acutus</i> CUVIER, 1807	UF56580	tor6	completo	246
	<i>C. acutus</i> CUVIER, 1807	UF98068	ad	D1	195
	<i>C. moreleti</i> DUMÉRIL & BIBRON, 1851	UF54813	tor15	completo	165
	<i>C. niloticus</i> LAURENTI, 1768	UF115639	cau6	completo	46
	<i>C. niloticus</i> LAURENTI, 1768	UF54812	cau1	completo	178
	<i>C. porosus</i> SCHNEIDER, 1801	UF63931	ad	D1 y D2	-
	<i>C. porosus-siamensis</i>	UF69364	tor15	D2	262
	<i>C. rhombifer</i> CUVIER, 1807	UF45189	tor9	completo	185
	<i>C. siamensis</i> SCHNEIDER, 1801	UF71182	tor5	C4	149
<i>Osteolaemus</i>	<i>O. tetraspis</i> COPE, 1861	UF33749	cau5-4	completo	98
<i>Tomistoma</i>	<i>T. schlegelii</i> MÜLLER, 1838	UF72817	cau6	completo	59
	<i>T. schlegelii</i> MÜLLER, 1838	UF54210	cau5	C8	151
	<i>T. schlegelii</i> MÜLLER, 1838	UF107493	cau5-4	completo	203
	<i>T. schlegelii</i> MÜLLER, 1838	UF84888	cau1	completo	193
<i>Gavialis</i>	<i>G. gangeticus</i> GMELIN, 1789	UF70592	cau7	completo	78

Tabla 2.1. Muestra inter-específica del esqueleto axial de Crocodylia ($N=277$ vértebras de 33 especímenes). Se indica el género y la especie así como el número de espécimen (ESP.), la maduración (MAD.), el material utilizado de cada espécimen (MAT.) y la longitud del fémur (en mm.; L.FÉM.). Los géneros *Alligator*, *Caiman*, *Melanosuchus* y *Paleosuchus* forman parte de la familia Alligatoridae mientras que *Crocodylus*, *Osteolaemus* y *Tomistoma*, de la familia Crocodylidae y *Gavialis*, de Gavialidae. Con respecto al material, se especifican los casos en que falta alguna vértebra de la región analizada. Si la región entera estaba disponible (de la C3 a la D2) se indica que el espécimen estaba completo. En la maduración, se indica la última vértebra de la columna con la sutura neurocentral abierta. Se consideran especímenes adultos aquellos cuyas suturas están cerradas en todas las vértebras. Abreviaturas: *ad*: adulto; *cau*: vértebra caudal; *cer*: vértebra cervical; *tor*: vértebra torácica. Abreviaturas institucionales: *UAM*: Universidad Autónoma de Madrid; *UF*: Museo de Historia Natural de Florida.

de Florida, Museo de Historia Natural de Berlín, Museo de Ciencias Naturales de Madrid). Sin embargo, la única institución donde se pudo conseguir material apropiado para la obtención de datos y el desarrollo de esta memoria (material post-craneal desarticulado) fue el Museo de Historia Natural de Florida (EEUU). A pesar de que en muchas instituciones tienen colecciones herpetológicas importantes con abundante material de cocodrilos, dicho material suele estar representado en un amplio porcentaje por cráneos (p.ej. en el Museo de Historia Natural de Berlín) y cuando existe material post-craneal suele ser como esqueletos montados, lo que dificulta la obtención de datos para aplicar la metodología propuesta en esta memoria. Esto ha sido un factor limitante crucial a la hora de diseñar las muestras de estudio.

Por otro lado, debido a que a lo largo de la ontogenia la morfología se ve afectada por multitud de procesos (p.ej. cambios alométricos relacionados con el crecimiento), para analizar los patrones de variación morfológica en Crocodylia desde una perspectiva filogenética sería deseable que todos los especímenes incluidos en la muestra inter-específica se caracterizaran por la morfología definitiva de ejemplares adultos. Sin embargo, no ha sido posible reunir la suficiente diversidad de especies con representantes adultos de edades equivalentes, por lo que en la muestra inter-específica se incluyeron también ejemplares subadultos. En cualquier caso, cuando la especie estaba representada por más de un ejemplar con distintos grados de maduración, se ha optado por escoger sólo aquellos que representaban formas en estados avanzados de crecimiento. En el caso de la especie *Gavialis gangeticus* (único representante disponible de la familia Gavialidae) sólo se tuvo acceso a un ejemplar en un estado de maduración juvenil. Se ha optado por introducirlo en los análisis debido a la importancia de esta familia en la evolución de Crocodylia.

Muestra intra-específica: ontogenia

La muestra intra-específica contiene $N=163$ vértebras de 19 especímenes de *Alligator mississippiensis* (Crocodylia: Alligatoridae). Representa una secuencia ontogenética de ejemplares en distintos estados de maduración (Tabla 2.2). Esta muestra ha sido utilizada para analizar los patrones de cambio de forma en la ontogenia de cocodrilos y contrastar si la variación observada para todos los cocodrilos modernos es o no equivalente cuando se analiza en una única especie.

1.1.2. Esqueleto apendicular

La composición de las muestras para el esqueleto apendicular es, en general, equivalente a la del esqueleto axial, tanto en número de especímenes y composición taxonómica (en la muestra inter-específica) como de estadios de maduración (en la muestra de ontogenia). Sin embargo, no hay una correspondencia total entre los especímenes ya que en la colección

ESP.	MAD.	EST.	L.FÉM.
UF115027	cau9	completo	-
UF11764	cau8	completo	49
UF40535	cau8-7	C9	67
UF35151	cau7	completo	47
UF38972	cau7	completo	79
UF37468	cau7-6	completo	96
UF37231	cau7-6	completo	106
UF39623	cau6	D1 y D2	89
UF39644	cau6	completo	98
UF37230	cau6	C4 y C5	97
UF39621	cau6	D1	86
UF50125	cau6-5	completo	137
UF35153	cau5	D1 y D2	135
UF39622	cau5	completo	88
UF39106	cau3	completo	180
UF33552	cau1	completo	235
UF42548	cau1	completo	-
UF35129	cau1	completo	243
UF39618	cau1	completo	256

Tabla 2.2. Muestra del esqueleto axial en la ontogenia de *A. mississippiensis* ($N=163$ vértebras de 19 especímenes). Para las abreviaturas, véase el pie de la Tabla 2.1.

utilizada la mayoría de los ejemplares no estaban completos (es decir, en algunos ejemplares existía material cervical pero no apendicular). Del esqueleto apendicular se han estudiado los elementos de la cintura escapular (escápula y coracoides) y los huesos largos de la extremidad anterior (húmero, radio y ulna). Al igual que sucede para el esqueleto axial, la muestra inter-específica se compone de 8 géneros y 15 especies del clado Crocodylia (Tabla 2.3). El número de ejemplares depende del elemento considerado, con un máximo de $N=35$ para la escápula y un mínimo de $N=33$ para el húmero. La muestra de la ontogenia de *A. mississippiensis* se compone de $N=20$ especímenes (Tabla 2.4). En esta muestra todos los ejemplares están completos, es decir, tienen todos los elementos de la cintura escapular y la extremidad anterior.

1.1.3. Estado de maduración

El estado de maduración de los especímenes, independientemente del tamaño de cada uno (que se ha estimado mediante la longitud del fémur, ver Tablas 2.1-2.4), se ha calculado siguiendo las características de cierre de las suturas vertebrales propuesto por Brochu (1996). Durante el desarrollo embrionario, las vértebras surgen de diferentes centros de osificación que se van fusionando a lo largo de la ontogenia. Así, en las vértebras existen varias suturas

GÉNERO	ESPECIE	ESP.	MAD.	ESC.	COR.	HÚM.	RAD.	UL.	L.FÉM.
<i>Alligator</i>	<i>A. mississippiensis</i>	UF39106	cau3	X	X	X	X	X	180
	<i>A. mississippiensis</i>	UF33552	cau1	X	X	X	X	X	235
	<i>A. mississippiensis</i>	UF98341	cau2	X	X	X	X	X	205
	<i>A. mississippiensis</i>	UF35129	cau1	X	X	X	X	X	243
	<i>A. mississippiensis</i>	UF39618	cau1	X	X	X	X	X	256
	<i>A. sinensis</i>	UF67829	-	X	X	X	X	X	119
	<i>A. sinensis</i>	UF105540	cer9	X	X	X	X	X	134
<i>Caiman</i>	<i>C. crocodilus</i>	UF45438	cau3	X	X	X	X	X	87
	<i>C. crocodilus</i>	UF45439	cau2	X	X	X	X	X	97
	<i>C. crocodilus</i>	UF115604	tor8	X	X	O	X	X	-
	<i>C. yacare</i>	UF120653	cau3	X	X	X	X	X	131
	<i>C. yacare</i>	UF121232	tor4	X	X	X	X	X	160
<i>Melanosuchus</i>	<i>M. niger</i>	UF66428	cau4	X	X	X	X	X	110
	<i>M. niger</i>	UF72914	tor3	X	X	X	X	X	167
<i>Paleosuchus</i>	<i>P. palpebrosus</i>	UF72815	cau4	X	X	X	X	X	44
	<i>P. palpebrosus</i>	UF75020	cau4	X	X	X	X	X	-
	<i>P. palpebrosus</i>	UF75023	cau4-3	X	X	X	X	X	88
	<i>P. trigonatus</i>	UF 61981	cau5	X	X	X	X	X	33
<i>Crocodylus</i>	<i>C. acutus</i>	UF54201	cau1	X	X	X	X	X	205
	<i>C. acutus</i>	UF56580	tor6	X	X	X	X	X	246
	<i>C. acutus</i>	UF98068	ad	X	X	X	X	X	195
	<i>C. moreleti</i>	UF54813	tor15	X	X	X	X	X	165
	<i>C. moreleti</i>	UF 99071	cau5	X	X	X	X	X	112
	<i>C. niloticus</i>	UF115639	cau6	X	X	X	X	X	46
	<i>C. niloticus</i>	UF54812	cau1	X	O	X	X	X	178
	<i>C. porosus-siamensis</i>	UF69364	tor15	X	X	X	X	X	262
	<i>C. rhombifer</i>	UF45189	tor9	X	X	X	X	X	185
<i>Osteolaemus</i>	<i>O. tetraspis</i>	UF33749	cau5-4	X	X	O	O	O	98
	<i>O. tetraspis</i>	UF 99068	cau5-4	X	X	X	X	X	121
<i>Tomistoma</i>	<i>T. schlegelii</i>	UF72817	cau6	X	X	X	X	X	59
	<i>T. schlegelii</i>	UF54210	cau5	X	X	X	X	X	151
	<i>T. schlegelii</i>	UF107493	cau5-4	X	X	X	X	X	203
	<i>T. schlegelii</i>	UF84888	cau1	X	X	X	X	X	193
<i>Gavialis</i>	<i>G. gangeticus</i>	UF70592	cau7	X	X	X	X	X	78
			N=	35	34	33	34	34	

Tabla 2.3. Muestra inter-específica del esqueleto apendicular de Crocodylia. Se indica el género y la especie así como el número de espécimen (ESP), la maduración (MAD.), el material usado de cada elemento—escápula (ESC.), coracoides (COR.), húmero (HÚM.), radio (RAD.) y ulna (ULN.)— y la longitud del fémur (en mm.; L.FÉM.). De cada espécimen se especifica si se han analizado todos los elementos (X) o si falta alguno (O). Para el resto de abreviaturas, véase el pie de la Tabla 2.1.

ESP.	MAD.	L.FÉM.
UF153430	-	62
UF115027	cau9	-
UF11764	cau8	49
UF40535	cau8	67
UF35151	cau7	47
UF38972	cau7	79
UF37468	cau7-6	96
UF37231	cau7-6	106
UF39623	cau6	89
UF39644	cau6	98
UF37230	cau6	97
UF39621	cau6	86
UF50125	cau6-5	137
UF35153	cau5	135
UF39622	cau5	88
UF39106	cau3	180
UF98341	cau2	205
UF33552	cau1	-
UF35129	cau1	243
UF39618	cau1	256

Tabla 2.4. Muestra del esqueleto apendicular de la ontogenia de *A. mississippiensis*. Todos los especímenes tienen completos los elementos de la cintura pectoral y la extremidad anterior. Para las abreviaturas, véase el pie de la Tabla 2.1.

de unión características, como la sutura central, que une las dos mitades del arco neural, o la sutura neurocentral, que une el arco neural con el cuerpo vertebral (Fig. 2.2). En cocodrilos, la mayoría de los centros y arcos neurales permanecen separados durante gran parte de la ontogenia, existiendo un patrón de cierre de las suturas muy concreto que sirve para determinar el estado de maduración del ejemplar, independientemente del tamaño (Brochu, 1996). Las suturas comienzan a cerrarse con un patrón postero-anterior, comenzando en las últimas vértebras caudales y terminando en la segunda vértebra cervical, el axis. En los cocodrilos neonatos, las suturas de las vértebras más caudales ya están completamente fusionadas. La secuencia de cierre caudo-craneal continúa a lo largo de la ontogenia post-natal, considerándose el cierre de las suturas de las vértebras cervicales como un indicador de madurez morfológica en cocodrilos.

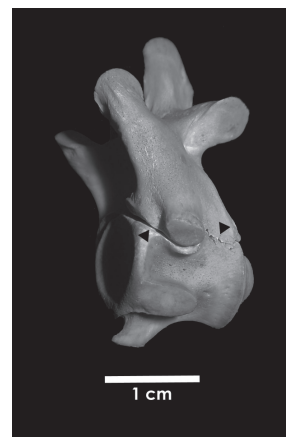


Figura 2.2. Sutura neurocentral abierta en la vértebra de un cocodrilo (flechas negras).

1.2. MUESTRA DE AVES

El estudio de la morfología del esqueleto apendicular de aves se ha realizado en 2D, también a una escala taxonómica amplia. La muestra se compone de 58 especies que pertenecen a 23 órdenes (según Livezey y Zusi, 2007; Tabla 2.5) abarcando la disparidad morfológica más amplia posible. Todos los especímenes proceden de la colección del Museo Humboldt de Historia Natural (Berlín, Alemania). A pesar de que esta muestra permite obtener una visión general de la variación morfológica en la cintura pectoral del linaje de las aves modernas, también presenta ciertos inconvenientes. Esencialmente, la elevada disparidad de formas y tamaños de las aves aumenta la complejidad metodológica del estudio a la hora de comparar cuantitativamente los elementos post-craneales. En ocasiones, el esqueleto es tan derivado que es muy difícil determinar puntos homólogos repetibles en el mismo elemento óseo entre distintas especies (Fig. 2.3A). Esto es especialmente patente en las vértebras, donde la disparidad no sólo es elevada entre las vértebras de distintas especies sino entre las vértebras de una misma columna vertebral (Fig. 2.3B).

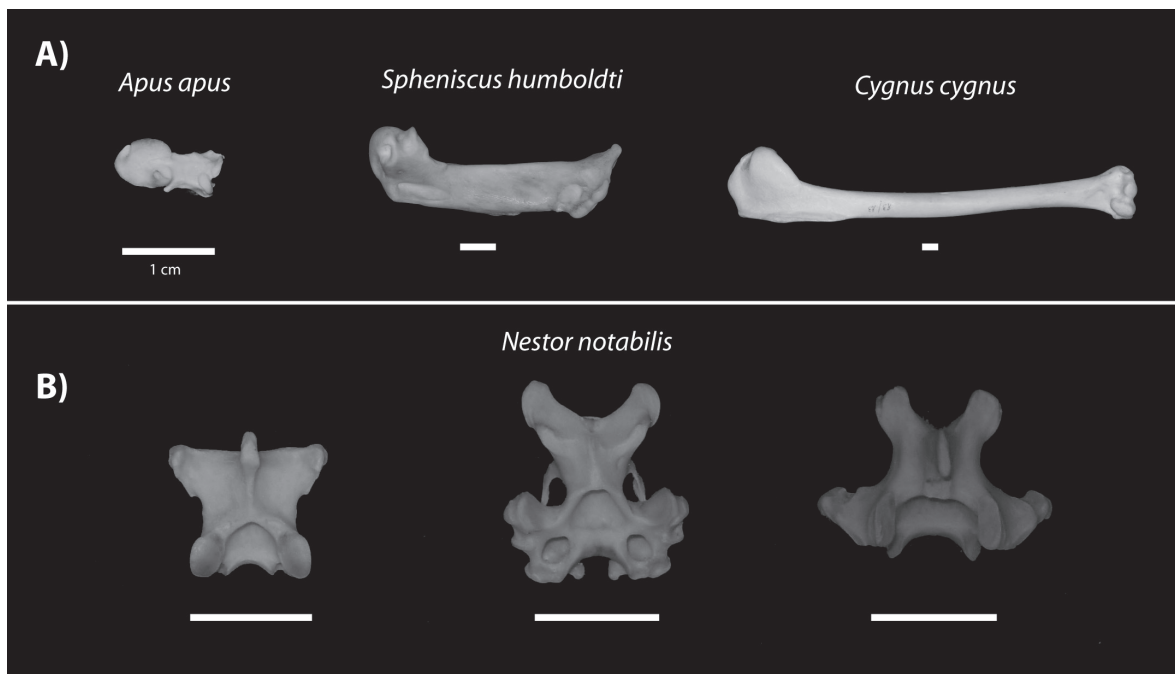


Figura 2.3. La elevada disparidad morfológica de las neornitas dificulta la aplicación de las técnicas de morfometría geométrica en 2D al estudio de algunos elementos óseos, como las vértebras o los elementos de la extremidad anterior. **A)** Húmero de tres especies de Neornithes: *A. apus* (vencejo común), *S. humboldti* (pingüino de Humboldt) y *C. cygnus* (cisne cantor). Nótese la elevada disparidad en forma y tamaño. **B)** Vértebras cervicales—tercera, séptima y doceava, de derecha a izquierda—de *Nestor notabilis* (kea). Nótese la disparidad entre las vértebras del segmento cervical en una misma especie. Escala: 1 cm.

ORDEN	ESPECIE	ESP.	ESC.	COR.	PESO (g)	VUELO
Anseriformes	<i>Anas crecca</i> Linnaeus, 1758	ZMB2000/4893	X	X	341	2
	<i>Anseranas semipalmata</i> (Latham, 1798)	ZMB2000/5180	X	X	2070	2
	<i>Cygnus cygnus</i> (Linnaeus, 1758)	ZMB83/13	X	X	9350	2
	<i>Mergus merganser</i> Linnaeus, 1758	ZMB2000/3066	X	X	1470,5	2
Apodiformes	<i>Apus apus</i> (Linnaeus, 1758)	ZMB2000/2590	X	X	37,6	5
	<i>Colibri coruscans</i> (Gould, 1846)	ZMB67.35	X	X	7,6	5
Ardeiformes	<i>Nyctanassa violacea</i> (Linnaeus, 1758)	ZMB2000/4238	X	X	682,5	2
Caprimulgiformes	<i>Caprimulgus europaeus</i> Linnaeus, 1758	ZMB1996/98	0	X	67	5
Charadriiformes	<i>Cephus grylle</i> (Linnaeus, 1758)	ZMB74.48	X	X	405	2,5
	<i>Chionis alba</i> (J.F. Gmelin, 1789)	ZMB1991/18	X	X	400	2,5
	<i>Larus canus</i> Linnaeus, 1758	ZMB82/21	X	X	403,5	2,5
	<i>Pluvialis squatarola</i> (Linnaeus, 1758)	ZMB2001/3025	X	X	220	2,5
	<i>Scolopax rusticola</i> Linnaeus, 1758	ZMB2000/2598	X	X	309,5	2,5
Ciconiiformes	<i>Ciconia nigra</i> (Linnaeus, 1758)	ZMB2000/4906	X	X	3000	2
	<i>Phoeniconaias minor</i> (Geoffroy, 1798)	ZMB1996/84	X	X	1900	2
Columbiformes	<i>Streptopelia turtur</i> (Linnaeus, 1758)	ZMB83/23	X	X	132	3
Coraciiformes	<i>Alcedo atthis</i> (Linnaeus, 1758)	ZMB1996/104	X	X	31,4	3
	<i>Buceros bicornis</i> Linnaeus, 1758	ZMB2000/4514	X	X	-	3
	<i>Merops viridis</i> Linnaeus, 1758	ZMB1999/2343	X	X	32	3
	<i>Upupa epops</i> Linnaeus, 1758	ZMB2000/2583	X	X	61,4	3
Cuculiformes	<i>Geococcyx californianus</i> (Lesson, 1829)	ZMB2001/2470	X	X	376	2
Falconiformes	<i>Aegyptius monachus</i> Linnaeus, 1766	ZMB1990/14	X	X	9625	3
	<i>Falco vespertinus</i> Linnaeus, 1766	ZMB2002/7	X	X	165,5	3
	<i>Geranoaetus melanoleucos</i> (Vieillot, 1819)	ZMB2000/1618	X	X	2252	3
	<i>Sagittarius serpentarius</i> (Miller, 1779)	ZMB2000/690	X	X	3607	3
Galliformes	<i>Coturnix coturnix</i> (Linnaeus, 1758)	ZMB80.66	X	X	96,5	1
	<i>Ithaginis cruentus</i> (Hardwicke, 1821)	ZMB2005/43	X	X	537,5	1
	<i>Polyplectron emphanum</i> Temminck, 1832	ZMB84/1	X	X	379	1
	<i>Tetrao urogallus</i> Linnaeus, 1758	ZMB81/6	X	0	2950	1
Gaviiformes	<i>Gavia stellata</i> (Pontoppidan, 1763)	ZMB1996/99	X	X	1551	1
Gruiformes	<i>Grus grus</i> (Linnaeus, 1758)	ZMB2001/3095	X	X	5500	1
	<i>Otis tarda</i> Linnaeus, 1758	ZMB2003/90	X	X	7600	2
	<i>Tetrax tetrax</i> (Linnaeus, 1758)	ZMB1999/2414	X	X	750	2

Tabla 2.5. Muestra de la cintura pectoral de Neornithes. Se indican el orden y la especie así como el número del espécimen (ESP). Para cada espécimen y cada elemento de la cintura pectoral (escápula—ESC—y coracoides—COR) se especifica si se ha incluido en el análisis (X) o estaba ausente en la muestra (O). La codificación de las categorías de vuelo (VUELO) está explicada con detalle en el capítulo VII. Abreviaturas institucionales: ZMB: Museo Humboldt de Historia Natural.

Passeriformes	<i>Neochmia temporalis</i> (Latham, 1802)	ZMB1999/2389	X	X	10,9	2
	<i>Buphagus erythrorhynchus</i> (Stanley, 1814)	ZMB1999/2345	X	X	-	4
	<i>Cephalopterus ornatus</i> É. Geoffroy Saint-Hilaire, 1809	ZMB85/55	X	X	380	4
	<i>Grandala coelicolor</i> Hodgson, 1843	ZMB1999/2403	X	X	45,6	4
	<i>Passer iagoensis</i> (Gould, 1838)	ZMB2005/108	X	X	33,1	4
	<i>Troglodytes troglodytes</i> (Linnaeus, 1758)	ZMB83/48	X	X	9,9	4
Pelecaniformes	<i>Pelecanus occidentalis</i> Linnaeus, 1766	ZMB1980/12	X	X	3438	2
	<i>Phalacrocorax carbo</i> (Linnaeus, 1758)	ZMB2000/4206	X	X	2109,5	2
	<i>Sula leucogaster</i> (Boddaert, 1783)	ZMB2000/4126	X	X	1237,5	2
Piciformes	<i>Picus viridis</i> (Linnaeus, 1758)	ZMB1996/106	X	X	176	3,5
	<i>Ramphastos dicoloris</i> Linnaeus, 1766	ZMB2000/4406	X	X	400	3,5
Podicipediformes	<i>Podiceps cristatus</i> (Linnaeus, 1758)	ZMB2000/3127	X	X	673,5	1,5
Procellariiformes	<i>Daption capense</i> (Linnaeus, 1758)	ZMB2000/3237	X	X	428	3
	<i>Diomedea melanophris</i> Temminck, 1828	ZMB2000/3227	X	X	3564	3
	<i>Fulmarus glacialoides</i> Linnaeus, 1761	ZMB2000/32	0	X	1000	3
	<i>Oceanites oceanicus</i> (Khul, 1820)	ZMB2000/3244	X	X	32	3
	<i>Puffinus puffinus</i> (Brunnich, 1764)	ZMB81/58	X	X	453	3
Psittaciformes	<i>Ara macao</i> (Linnaeus, 1758)	ZMB2006/151	X	X	1015	3
	<i>Cacatua leadberti</i> (Vigors, 1831)	ZMB81/8	X	0	310	3
	<i>Nestor notabilis</i> Gould, 1856	ZMB88/23	X	X	867,5	3
Ralliformes	<i>Rallus aquaticus</i> Linnaeus, 1758	ZMB1999/2298	X	X	120	2
Sphenisciformes	<i>Spheniscus humboldti</i> Meyen, 1834	ZMB2000/3267	X	X	5000	2
Strigiformes	<i>Bubo bubo</i> (Linnaeus, 1758)	ZMB2002/91	X	X	2686	3
	<i>Tyto alba</i> (Scopoli, 1769)	ZMB1996/36	X	X	408,75	3
Trogoniformes	<i>Pharomachrus mocinno</i> De La Llave, 1832	ZMB70.73	X	X	206	-
		N=	56	56		

Tabla 2.5. Continuación

A pesar de que el objetivo inicial de la presente memoria de tesis era analizar y comparar de forma detallada el esqueleto axial y apendicular anterior de los dos principales linajes actuales de arcosaurios, finalmente se ha optado por simplificar los análisis morfológicos en lo referente a las aves. El trabajo de investigación previo sobre muestras de esqueleto axial y apendicular anterior de aves ha revelado que un trabajo de morfometría geométrica detallada requiere de medios más complejos de los disponibles (por ejemplo, imágenes tridimensionales escaneadas de los elementos para solventar el problema del tamaño de algunos especímenes). El desarrollo de bases de datos tridimensionales de material osteológico de aves como 'Aves 3D' (accesible online; Claessens *et al.*, 2009) permitirá la realización de estos análisis en un futuro próximo. En la presente memoria, no obstante, el estudio de la morfología apendicular se ha centrado en los elementos de la cintura pectoral. Dada la elevada complejidad del aparato locomotor anterior de las aves, la mayoría de trabajos al respecto se centran en la extremidad *sensu stricto*. De esta manera, el trabajo desarrollado en esta memoria representa una aproximación novedosa y complementaria a la morfología del esqueleto de la cintura pectoral en aves, nunca abordado hasta la fecha mediante morfometría geométrica.

2. MÉTODOS

2.1 MORFOMETRÍA GEOMÉTRICA (MG)

La morfometría geométrica engloba un conjunto de métodos basados en el análisis de landmarks, que permiten examinar la forma y su relación con múltiples factores biológicos. La ventaja de trabajar con coordenadas de landmarks es que permite a estos métodos traducir en imágenes virtuales toda la variación geométrica contenida en los datos originales y en los resultados estadísticos (Bookstein, 1991, Zelditch *et al.*, 2004; Slice, 2005). A continuación se explica el contexto teórico y su aplicación en la presente tesis, desde la toma de datos, hasta el procesado de los mismos y su posterior análisis.

2.1.1. Toma de datos

Landmarks

Los landmarks capturan con coordenadas (x, y, z , en 3D) puntos anatómicos discretos homólogos, que son siempre reconocibles y repetibles en todos los especímenes de estudio (Zelditch *et al.*, 2004). Una configuración de landmarks, por tanto, es una abstracción de la geometría de una forma. Según Bookstein (1991) hay tres tipos de landmarks:

- *Tipo I*: son puntos definidos localmente, cuya homología está sustentada por la evidencia más robusta, por ejemplo, la juxtaposición de estructuras (O'Higgins y Jones, 1998).

- *Tipo II*: son puntos también definidos localmente pero cuya homología está justificada geoméricamente, no composicionalmente, como por ejemplo, máximos y mínimos en una curvatura.
- *Tipo III*: este tipo de landmarks no son locales, sino que son puntos extremos definidos con referencia a otros (p.ej. los puntos que definen un diámetro). Por lo tanto, su homología está pobremente sustentada y pueden ser problemáticos en las interpretaciones biológicas de la forma. Los tipo III son considerados deficientes pero son necesarios para una cobertura adecuada de la forma.

Para poder comparar los landmarks, el criterio de homología que deben cumplir implica que sólo pueden ser puntos discretos repetibles. Por lo tanto, no pueden ser utilizados para capturar la forma de contornos o superficies. Para capturar contornos, superficies, etc. se puede recurrir a los semi-landmarks (Bookstein, 1997), que son puntos situados a lo largo de una curva o una superficie que permiten analizar información acerca de contornos bajo el mismo marco analítico que los landmarks (Sheets *et al.*, 2004; Zelditch *et al.*, 2004). En este caso, lo que debe ser homólogo son las curvas o las superficies comparadas, no los puntos concretos que las definen (Bookstein *et al.*, 2002).

Toma de datos en cocodrilos

A) Esqueleto axial

Sobre cada espécimen se han tomado datos de la morfología de las vértebras desde la tercera vértebra cervical a la novena (es decir, el segmento cervical completo menos el atlas y el axis) y de las dos primeras vértebras dorsales. El atlas y el axis se han excluido del análisis porque tienen una morfología muy particular que no es comparable con el resto de cervicales mediante la metodología propuesta en esta memoria. Lo mismo sucede con la mayoría de las vértebras dorsales. A partir de la tercera dorsal, la parapófisis y diapófisis de cada lado de la vértebra forman parte de un único proceso transversal, lo que compromete la homología de los landmarks e impide su comparación con las cervicales. La morfología transicional entre ambos segmentos que presentan las dos primeras dorsales permite incluirlas en el análisis.

Para que la toma de datos fuese homogénea, el mismo protocolo de digitalización se ha llevado a cabo para cada vértebra. Primero se unió con adhesivo removible el arco neural y el cuerpo vertebral, ya que la mayoría de las vértebras tenían la sutura neurocentral aún abierta (las cervicales son las últimas vértebras donde se cierra dicha sutura). En segundo lugar, se fijó la vértebra con el mismo tipo de adhesivo a una base estática por el lado derecho de la vértebra, de manera que se tuviera acceso a todas las estructuras de la vértebra. Por último, se digitalizaron todos los landmarks de una sola vez sin mover el ejemplar.

La digitalización de los ejemplares se llevó a cabo con un Microscribe G2 (Immersion Co., San Jose, CA), aparato digitalizador que permite registrar los landmarks almacenando digitalmente las coordenadas tridimensionales de landmarks en una hoja de cálculo. Por razones prácticas para la toma y el análisis de los datos, se han considerado sólo landmarks en el lado izquierdo de cada vértebra, con la excepción de la prezigapófisis (donde se han tomado los landmarks en la derecha, debido a la dificultad física de acceso de la prezigapófisis izquierda con la vértebra fijada en la base). Las vértebras son estructuras simétricas por lo que se asume que los mismos cambios afectarán de manera similar a ambas mitades.

Los landmarks definidos para las vértebras cervicales están descritos en la Tabla 2.6 y representados en la Figura 2.4. La estructura de las vértebras implica que la mayoría de los landmarks definidos sean de tipo II (ya que, por ejemplo, no hay tanta yuxtaposición entre estructuras como en el cráneo). Además, se han incluido landmarks tipo III para cubrir adecuadamente la geometría de las vértebras.

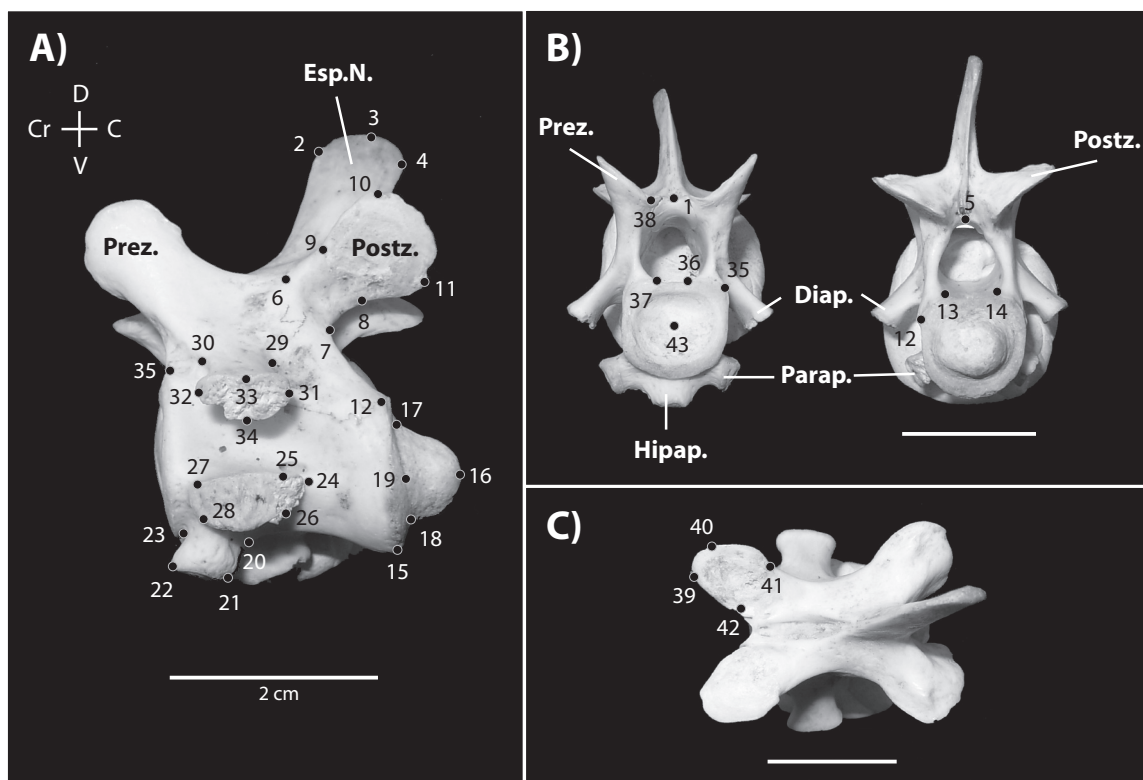


Figura 2.4. Vértebra cervical de un cocodrilo en vista lateral (A), en vistas craneal y caudal (B) y en vista dorsal (C) con los 43 landmarks descritos en la Tabla 2.6. Los elementos pertenecen a un ejemplar de *Pa-leosuchus* indet. Abreviaturas: C: caudal; Cr: craneal; D: dorsal; Diap.: diapófisis; Hipap.: hipapófisis; Esp.N.: espina neural; Parap.: parapófisis; Postz.: postzigapófisis; Prez.: prezigapófisis; V: ventral. Escala: 2 cm.

LANDMARK	DESCRIPCIÓN
1	Confluencia medio-sagital del arco neural y la espina neural en la región craneal
2	Extremo dorso-craneal de la espina neural
3	Punto de máxima curvatura de la espina neural
4	Extremo dorso-caudal de la espina neural
5	Punto de confluencia entre las dos mitades del arco neural y la espina neural en la parte caudal
6	Punto de confluencia entre la postzigapófisis y el arco neural en la parte más dorsal y craneal
7	Punto de confluencia entre la postzigapófisis y el arco neural en la parte más ventral y caudal
8	Punto más craneal interno (el más cercano al eje medio de la vértebra) de la faceta articular de la postzigapófisis
9	Punto más craneal externo (el más alejado del eje medio de la vértebra) de la faceta articular de la postzigapófisis
10	Punto más caudal externo de la faceta articular de la postzigapófisis
11	Punto más caudal interno de la faceta articular de la postzigapófisis
12	En la parte caudal, punto de confluencia de la mitad izquierda del arco neural con el cuerpo vertebral en la parte externa, tomado sobre el cuerpo vertebral (sutura neurocentral)
13	En la parte caudal, punto de confluencia de la mitad izquierda del arco neural con el cuerpo vertebral en la parte interna, tomado sobre el cuerpo vertebral (sutura neurocentral)
14	En la parte caudal, punto de unión de la mitad derecha del arco neural con el cuerpo vertebral en la parte interna, tomado sobre el cuerpo vertebral (sutura neurocentral)
15	Punto más ventral del cuerpo vertebral en la faceta articular caudal
16	Punto central del cóndilo caudal
17	Punto más dorsal del cóndilo caudal
18	Punto más ventral del cóndilo caudal
19	Punto más externo en el lado izquierdo del cóndilo caudal
20	Punto más caudal de la cresta ventral
21	Punto más ventral y caudal de la cresta ventral
22	Punto más ventral y craneal de la cresta ventral
23	Punto más craneal de la cresta ventral, equivalente al punto más ventral de la faceta craneal
24	Punto de confluencia caudal entre la parapófisis y el cuerpo vertebral
25	Punto más dorsal y caudal de la faceta capitular de la parapófisis
26	Punto más ventral y caudal de la faceta capitular de la parapófisis
27	Punto más dorsal y craneal de la faceta capitular de la parapófisis
28	Punto más ventral y craneal de la faceta capitular de la parapófisis
29	Punto de confluencia caudal entre la diapófisis y el cuerpo vertebral
30	Punto de confluencia craneal entre la diapófisis y el cuerpo vertebral
31	Punto más caudal de la faceta tubercular de la diapófisis
32	Punto más craneal de la faceta tubercular de la diapófisis
33	Punto de máxima curvatura dorsal de la faceta tubercular de la diapófisis
34	Punto de máxima curvatura ventral de la faceta tubercular de la diapófisis
35	En la parte craneal, punto de confluencia de la mitad izquierda del arco neural y el cuerpo vertebral en la parte externa, tomado sobre el cuerpo vertebral
36	En la parte craneal, punto de confluencia de la mitad izquierda del arco neural y el cuerpo vertebral en la parte interna, tomado sobre el cuerpo vertebral (sutura neurocentral)
37	En la parte craneal, punto de confluencia de la mitad derecha del arco neural con el cuerpo vertebral en la parte interna, tomado sobre el cuerpo vertebral (sutura neurocentral)
38	Punto de confluencia de la prezigapófisis (derecha) con el arco neural en la parte dorsal
39	Punto más craneal interno de la faceta articular de la prezigapófisis
40	Punto más craneal externo de la faceta de la prezigapófisis
41	Punto más caudal externo de la faceta de la prezigapófisis
42	Punto más caudal interno de la faceta de la prezigapófisis
43	Punto central del cótilo de la faceta articular craneal

Tabla 2.6. Descripción anatómica de los landmarks del esqueleto axial de *Crocodylia*. Los landmarks están representados en la Figura 2.4.

B) Esqueleto apendicular

Cada elemento individual de la cintura escapular (escápula y coracoides) y la extremidad (húmero, radio y ulna) se ha digitalizado en tres dimensiones mediante el procedimiento descrito previamente para las cervicales (Fig. 2.5; Tabla 2.7). Los landmarks seleccionados capturan las estructuras principales de cada elemento, relacionadas esencialmente con las áreas de articulación. Los elementos analizados son los del lado derecho del cuerpo, aunque cuando no ha sido posible por ausencia del mismo, se ha digitalizado el izquierdo. Esto no supone un problema a la hora de analizar los datos ya que el programa usado para el tratamiento morfométrico de los

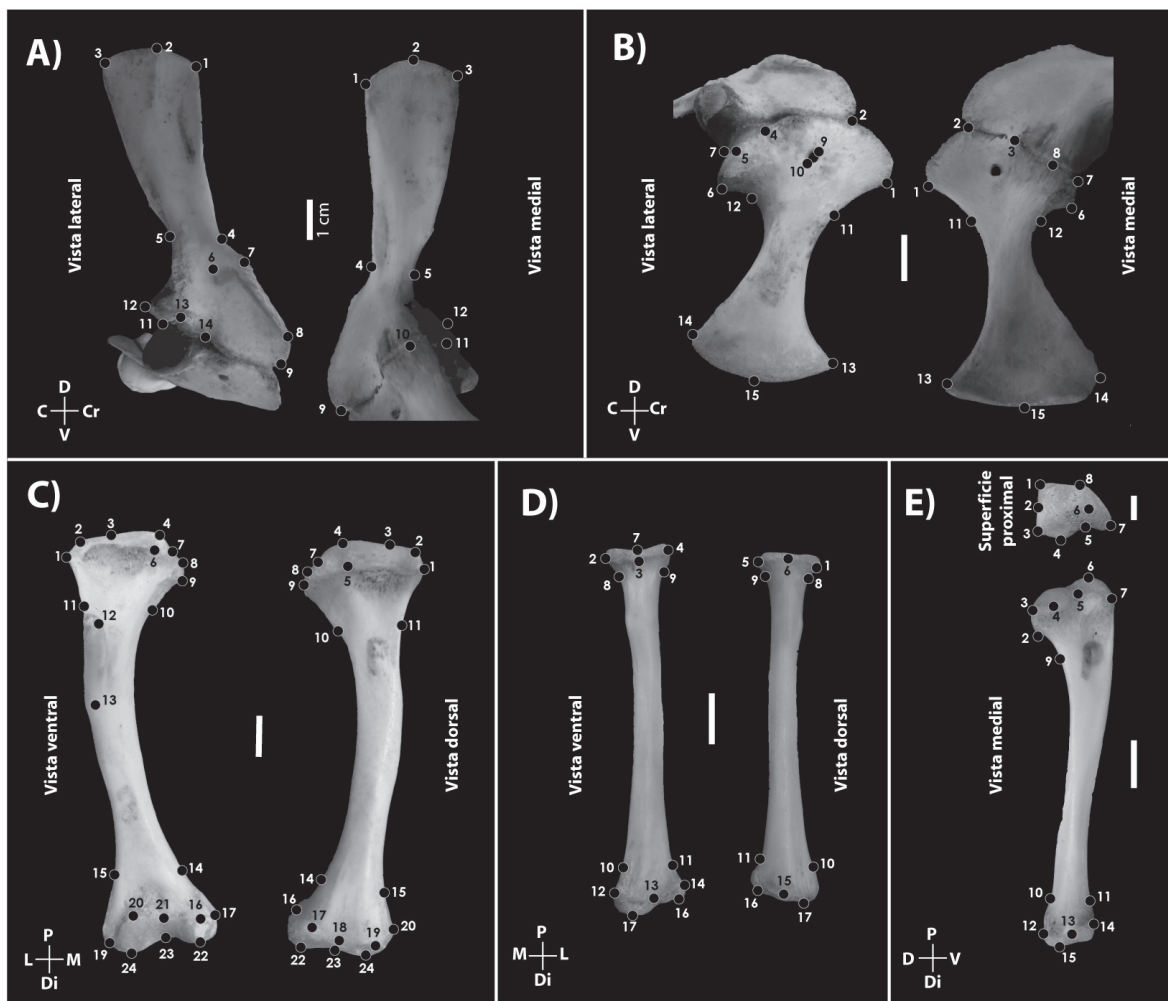


Figura 2.5. Configuración de landmarks de los elementos de la cintura pectoral y la extremidad anterior de Crocodylia descritos en la Tabla 2.7. **A)** Escápula. **B)** Coracoides. **C)** Húmero. **D)** Radio. **E)** Ulna. En cada imagen se ha incluido un diagrama de las orientaciones de los huesos en la esquina inferior izquierda. Los elementos pertenecen a un ejemplar de *Caiman* indet. Abreviaturas: *C*: caudal; *Cr*: craneal; *D*: dorsal; *M*: medial; *L*: lateral; *P*: proximal; *V*: ventral. Escala: 1 cm.

datos (MorphoJ; véase apartado ‘programas informáticos’ más abajo) permite reflejar las coordenadas de los datos de manera que se eliminan las diferencias entre el lado izquierdo y derecho (Dryden y Mardia, 1998). La orientación anatómica de los huesos sigue la nomenclatura propuesta por Meers (2003; Fig. 2.6). La ventaja de trabajar en 3D es que permite capturar propiedades espaciales que no han sido analizadas hasta ahora (como la flexión o la curvatura sagital en cada elemento) lo que proporciona información tanto de la posición como de la proporción relativa de partes concretas. Sin embargo, la limitación es que no permite registrar el grosor de las crestas (p.ej. la cresta dectopectoral o la acromial) o de las láminas planas. Al igual que sucede para las vértebras, la mayoría de los landmarks son tipo II.

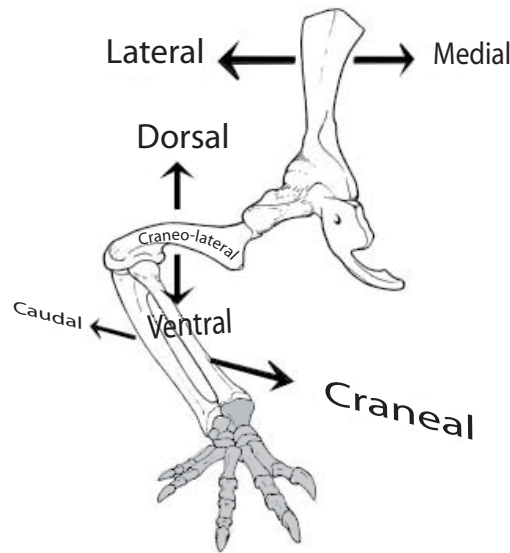


Figura 2.6. Orientación de los elementos de la cintura pectoral y la extremidad anterior de Crocodylia. Modificado de Meers (2003).

LANDMARK	DESCRIPCIÓN
ESCÁPULA	
1	Extremo craneal del borde dorsal de la lámina escapular
2	Curvatura máxima del borde dorsal de la lámina escapular
3	Extremo caudal del borde dorsal de la lámina escapular
4	Constricción craneal entre la lámina escapular y la cabeza articular
5	Constricción caudal entre la lámina escapular y la cabeza articular
6	Punto de confluencia entre la cresta acromial y el proceso glenoideo en la superficie lateral de la cabeza articular
7	Altura máxima de la cresta acromial en el borde craneal de la escápula
8	Extremo ventral de la cresta acromial en el borde craneal de la escápula
9	Extremo craneal de la superficie articular escapulo-coracoidea
10	Curvatura máxima de la superficie articular en el aspecto medial (i.e. extensión máxima de la faceta escapulo-coracoidea)
11	Extremo caudo-ventral del proceso glenoideo
12	Extremo caudo-dorsal del proceso glenoideo
13	Extremo cráneo-dorsal del proceso glenoideo
14	Punto de confluencia entre las áreas glenoidea y escapulo-coracoidea en la superficie lateral
CORACOIDES	
1	Extremo más craneal de la superficie escapulo-coracoidea
2	Extremo más dorsal de la superficie escapulo-coracoidea
3	Punto de confluencia entre las áreas glenoidea y escapulo-coracoidea en la superficie medial
4	Punto de confluencia entre las áreas glenoidea y escapulo-coracoidea en la superficie lateral
5	Punto más medial de la superficie glenoidea
6	Punto más caudal de la superficie glenoidea
7	Concavidad mínima del borde caudal del proceso glenoideo (entre los landmarks 6 y 8)
8	Punto más lateral de la superficie glenoidea
9	Punto más dorsal del foramen coracoideo
10	Punto más ventral del foramen coracoideo
11	Constricción craneal entre la cabeza articular y la lámina coracoidea
12	Constricción caudal entre la cabeza articular y la lámina coracoidea
13	Extremo craneal del borde ventral de la lámina coracoidea
14	Extremo caudal del borde ventral de la lámina coracoidea
15	Curvatura máxima del borde ventral de la lámina coracoidea
HÚMERO	
1	Borde lateral de la epífisis proximal
2	Borde craneal del cóndilo lateral de la epífisis proximal
3	Punto de confluencia entre los cóndilos lateral y central de la epífisis proximal
4	Borde craneal del cóndilo central de la epífisis proximal
5	Máxima expansión del cóndilo central de la epífisis proximal en la superficie dorsal
6	Máxima expansión del cóndilo central de la epífisis proximal en la superficie ventral
7	Punto de confluencia entre los cóndilos central y medial en la epífisis proximal
8	Borde lateral del cóndilo medial de la epífisis proximal
9	Borde medial de la epífisis proximal
10	Constricción medial entre la epífisis proximal y la diáfisis
11	Punto de confluencia entre la cresta dectopeitoral y la epífisis proximal
12	Extremo de la cresta dectopeitoral
13	Punto de confluencia caudal entre la cresta dectopeitoral y la diáfisis
14	Constricción medial entre la diáfisis y la epífisis distal
15	Constricción lateral entre la diáfisis y la epífisis distal
16	Borde medio-ventral de la epífisis distal
17	Borde medio-dorsal de la epífisis distal
18	Concavidad mínima entre los cóndilos de la epífisis distal en la superficie dorsal
19	Borde latero-dorsal de la epífisis distal
20	Borde latero-ventral de la epífisis distal
21	Concavidad mínima entre los cóndilos de la epífisis distal en la superficie ventral
22	Borde caudal del cóndilo medial de la epífisis distal
23	Punto de confluencia caudal entre los cóndilos de la epífisis distal
24	Borde caudal del cóndilo lateral de la epífisis distal

Tabla 2.7. Descripción anatómica de los landmarks de la cintura pectoral y la extremidad anterior de Crocodylia. Los landmarks están representados en la Figura 2.5.

RADIO	
1	Borde dorso-medial de la epífisis proximal
2	Borde ventro-medial de la epífisis proximal
3	Borde ventral de la epífisis proximal (entre los landmarks 2 y 4)
4	Borde ventro-lateral de la epífisis proximal
5	Borde dorso-lateral de la epífisis proximal
6	Borde dorsal de la epífisis proximal (entre los landmarks 1 y 5)
7	Punto medio de la superficie articular proximal
8	Constricción medial entre la epífisis proximal y la diáfisis
9	Constricción lateral entre la epífisis proximal y la diáfisis
10	Constricción medial entre la diáfisis y la epífisis distal
11	Constricción lateral entre la diáfisis y la epífisis distal
12	Borde medial de la epífisis distal
13	Concavidad mínima entre los cóndilos en la superficie ventral
14	Borde lateral de la epífisis distal
15	Borde dorsal de la epífisis distal (entre los landmarks 12 y 14)
16	Curvatura distal máxima del cóndilo lateral de la epífisis distal
17	Curvatura distal máxima del cóndilo medial de la epífisis distal
ULNA	
1	Borde latero-dorsal de la epífisis proximal
2	Curvatura mínima del borde dorsal de la epífisis proximal (entre los landmarks 1 y 3)
3	Borde medio-dorsal de la epífisis proximal
4	Borde medial de la epífisis proximal
5	Extremo medial del proceso olecranon
6	Altura máxima del proceso olecranon
7	Borde ventral del proceso olecranon
8	Borde lateral del proceso olecranon
9	Constricción dorsal entre la epífisis proximal y la diáfisis
10	Constricción dorsal entre la diáfisis y la epífisis distal
11	Constricción ventral entre la diáfisis y la epífisis distal
12	Borde dorsal de la epífisis distal
13	Borde medial de la epífisis distal (entre los landmarks 12 y 14)
14	Borde ventral de la epífisis distal
15	Borde caudal de la epífisis distal

Tabla 2.7. Continuación

Toma de datos en aves

La toma de datos en este caso se ha realizado sobre fotografías digitales de cada elemento. La digitalización de los landmarks se realizó con el programa *TpsDig* (v.2.16; Rohlf, 2010). En la Tabla 2.8 y Figura 2.7 se resumen los landmarks tomados en las dos estructuras.

A) Escápula

Se han definido 6 landmarks que capturan la morfología general de la escápula en su cara axial—medial—. Estos landmarks se concentran básicamente en la cabeza articular de la escápula, donde se encuentran las facetas de articulación. La lámina escapular es una estructura laminar simple, lo que imposibilita la definición de puntos discretos homólogos entre los individuos estudiados. Sin embargo, la disparidad en la curvatura y longitud de dicha estructura hace interesante un estudio detallado de su forma, por lo que se ha optado por estudiar su contorno mediante semi-landmarks. Se han digitalizado 50 semi-landmarks en el contorno de la lámina escapular, cubriendo equidistantemente toda la longitud de la misma. De esta manera, la forma de la escápula queda representada por un conjunto de landmarks y semi-landmarks.

B) Coracoides

Los 7 landmarks definidos para el coracoides representan principalmente la zona dorso-craneal de la cabeza articular y la lámina coracoidea, tomados en la cara interna—medial—. La parte dorso-caudal de la cabeza articular presenta demasiada variabilidad inter-específica como para definir landmarks homólogos comparables en la muestra estudiada. Por ello, la forma analizada del coracoides expresa las diferencias en la anchura y longitud relativas del hueso pero no captura las variaciones que se dan en el surco coracoideo.

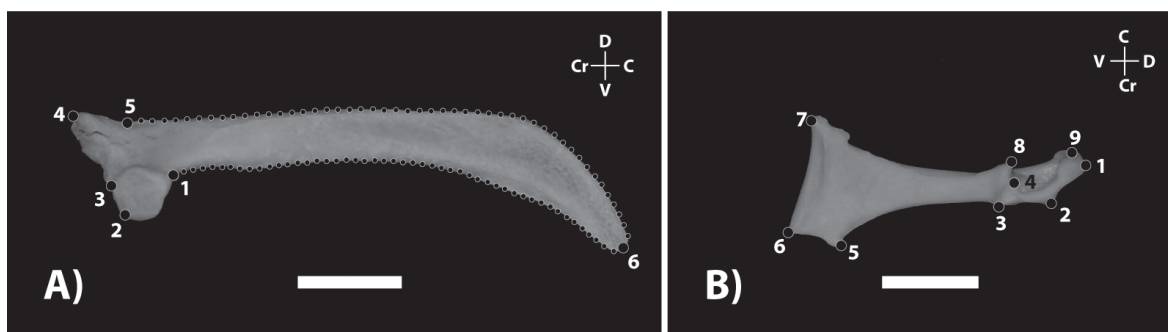


Figura 2.7. Configuración de landmarks en los elementos de la cintura pectoral de aves. **A)** Escápula de *A. macao*. El contorno de la lámina escapular se ha capturado mediante 25 semi-landmarks equidistantes en la curvatura dorsal (desde el landmark 5 al 6) y 25 en la ventral (desde el landmark 6 al 1). **B)** Coracoides de *A. crecca*. Los landmarks están descritos en la Tabla 2.8. Abreviaturas: C: caudal; Cr: craneal; D: dorsal; V: ventral. Escala: 1 cm.

LANDMARK	DESCRIPCIÓN
ESCÁPULA	
1	Punto de confluencia entre la faceta articular del húmero y la lámina escapular
2	Extremo cráneo-ventral de la faceta articular del húmero
3	Extremo cráneo-dorsal de la faceta articular del húmero
4	Acromion
5	Punto de confluencia entre el acromion y la lámina escapular
6	Extremo caudal de la lámina escapular
CORACOIDES	
1	Extremo dorsal del proceso acrocoracoideo
2	Extremo dorsal de la faceta articular del húmero
3	Extremo caudal de la faceta articular del húmero
4	Punto de contacto entre la faceta articular del húmero con el surco supracoracoideo
5	Proceso lateral
6	Extremo caudal de la faceta de articulación con el esternón
7	Extremo craneal de la faceta de articulación con el esternón
8	Extremo caudo-ventral del surco supracoracoideo
9	Extremo caudo-dorsal del surco supracoracoideo

Tabla 2.8. Descripción anatómica de los landmarks de la escápula y el coracoides de Neornithes. Los landmarks están representados en la Figura 2.6.

2.1.2. Tratamiento de los datos

Superposición Procrustes

Una vez registradas las coordenadas de los objetos que se quieren analizar, el primer paso en morfometría geométrica es comparar las configuraciones de landmarks. Para ello hay varios métodos, pero el estándar actual es la superposición Procrustes que minimiza las distancias entre landmarks homólogos, por mínimos cuadrados (Gower, 1975) en su versión generalizada (Rohlf y Slice, 1990), mediante la traslación, rotación y escalado de las configuraciones a un referente común, que por ‘consenso’ es la media Procrustes. Este consenso se afianzó al observar que la media tiene unas propiedades que se enmarcan en el contexto de la Teoría de la Forma de Kendall de Dryden y Mardia (1998). Esto permite que esta metodología sea actualmente la más óptima para trabajar con estadística multivariante sin distorsiones de los datos. El desajuste que queda entre landmarks homólogos después de minimizar las distancias con este método de superposición se denominan ‘residuos Procrustes’. Representan lo que comúnmente se denominan ‘variables de forma’. Estas son invariantes a la traslación, la rotación y el escalado y reflejan las diferencias geométricas entre los individuos estudiados.

En MG basada en métodos Procrustes se dice que la información referente al tamaño se ha eliminado en la superposición. Esto es porque el escalado (último paso para minimizar la distancia entre landmarks homólogos en la superposición) se lleva a cabo escalando el tamaño del centroide de las configuraciones (y por tanto, eliminando la variabilidad isométrica de la muestra). El tamaño del centroide (la raíz cuadrada de la suma de las distancias al cuadrado entre todos los landmarks con el centro de una configuración; *centroid size*, ver Bookstein, 1991) de las configuraciones es una variable ampliamente utilizada en MG como escalar representativo del tamaño de cada individuo, pues posee la propiedad de ser ortogonal a la variación de forma.

Con respecto a los semi-landmarks, los métodos de superposición siguen las mismas bases metodológicas que lo descrito previamente para los landmarks pero con ciertas particularidades. De nuevo, existen varias metodologías de superposición (ver Zelditch *et al.*, 2004). En la presente memoria se ha usado el criterio que minimiza la distancia Procrustes entre los semi-landmarks según lo implementado por Rohlf (2005). Mediante este procedimiento se calcula primero una configuración media Procrustes de referencia sobre la que se superponen las configuraciones de semi-landmarks del resto de especímenes de la muestra. La superposición se lleva a cabo permitiendo que los semi-landmarks se deslicen a lo largo del contorno que definen para minimizar la distancia Procrustes con la media de referencia (Sampson *et al.*, 1996; Sheets *et al.*, 2004; Mitteroecker y Gunz, 2009). Esto es posible porque los contornos deben ser homólogos de espécimen a espécimen pero no así los puntos individuales que las definen (Bookstein *et al.*, 2002). El procedimiento se repite hasta que se encuentra una forma de referencia estable, esto es, hasta que los sucesivos alineamientos de semi-landmarks no alteran más la forma de referencia (Sheets *et al.*, 2004).

Visualización

Una de las características más destacables de la MG es que permite la visualización inmediata de los cambios de forma en la configuración completa. Para visualizar el desplazamiento de los landmarks en relación a todos los demás puede usarse la función de interpolación *thin-plate spline* (Bookstein, 1989, 1991) o bien vectores de desplazamiento. Las bases matemáticas para elaborar la imagen de deformación representa una metáfora física del doblado de una placa fina de metal (*thin plate*, de ahí el nombre de la metodología; Zelditch *et al.*, 2004; Slice, 2005). Esta función se utiliza para calcular la deformación de una malla de referencia a una configuración ‘diana’. En el caso de las dos dimensiones, primero se computan las diferencias entre los landmarks de los dos especímenes para las coordenadas *x* y después para las coordenadas *y*. Para cada dimensión de coordenadas, las diferencias entre las dos configuraciones se tratan como desplazamientos fuera del plano de referencia de la configuración (es decir, en el plano *Z* en el caso de las dos dimensiones). Las ecuaciones resultantes se combinan para mostrar las diferencias totales entre las dos configuraciones (Fig. 2.8).

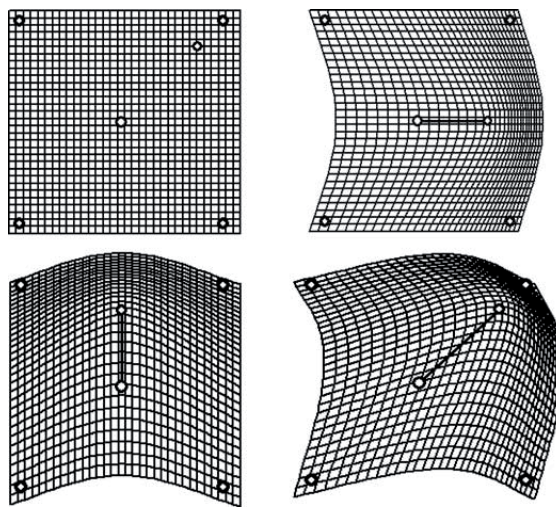


Figura 2.8. Construcción de la malla de deformación mediante el método *thin-plate spline*. En la imagen superior izquierda se muestran dos configuraciones de landmarks que difieren solo en la localización del landmark central (está desplazado hacia arriba y a la derecha en la configuración diana). Para elaborar la malla de deformación de la diferencia entre las dos configuraciones, se computan por separado las diferencias para el desplazamiento en el eje x (imagen superior derecha) y el y (imagen inferior izquierda) y después se combinan (imagen inferior derecha). Original de Slice (2005).

Además de los gráficos de deformación que permiten visualizar los desplazamientos de los landmarks en la configuración, la función *thin-plate spline* proporciona unos coeficientes (los *partial warp scores*) que pueden usarse como variables para los cálculos estadísticos convencionales, ya que tienen los grados de libertad apropiados. En los análisis en 2D llevados a cabo en la cintura pectoral de aves se han usado los *partial warp scores* (*relative warps*, análogos al PCA; Rohlf, 1993) en los análisis estadísticos de la variación morfológica utilizando los gráficos de deformación de mallas para la visualización de los resultados.

Para la visualización de los resultados en 3D de los cocodrilos en la presente memoria, se ha optado por un procedimiento gráfico más complejo que las mallas de deformación, aunque también fundamentado en las mismas bases metodológicas del *thin-plate spline*. Para mostrar la variación morfológica detectada por los análisis estadísticos se ha usado un modelo tridimensional.

Este modelo se ha obtenido mediante el escaneado, con un *CT-scan*, de una vértebra de un ejemplar del cocodrilo *Paleosuchus* y los elementos de la cintura pectoral y la extremidad anterior de un ejemplar de *Caiman*. Por medio del programa *Landmark Editor* (Wiley, 2006), las coordenadas resultantes de los análisis se usan como configuración 'diana' (por ejemplo, los extremos positivo y negativo de la variación en uno de los componentes principales de un PCA), deformando la imagen modelo para representar la variación observada, igual que sucede con las mallas de deformación (Wiley *et al.*, 2005).

En el caso de las vértebras, sólo se han tomado datos de la mitad izquierda de la vértebra y la prezigapófisis derecha (ver apartado 2.1.1. Toma de datos) por lo que la variación sólo está capturada en dichas estructuras. Debido a esto, aunque el modelo escaneado representa la vértebra entera, la deformación sólo se aplica en una mitad vertebral. Para facilitar la visualización de las deformaciones en la mitad vertebral estudiada y en la prezigapófisis derecha, se ha transparentado la prezigapófisis izquierda (Fig. 2.9).

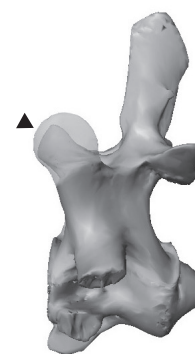


Figura 2.9. Modelo de vértebra de Crocodylia usado para ilustrar las variaciones morfológicas detectadas en la muestra. Para permitir la visualización de las deformaciones en la prezigapófisis derecha se ha transparentado la prezigapófisis izquierda (flecha negra).

2.2. Análisis de los datos: estadística multivariante

Análisis de componentes principales (PCA)

El PCA es una herramienta exploratoria esencial en MG ya que permite resumir la información contenida en un número elevado de variables en pocas dimensiones, que quedan ordenadas en función a la varianza en una muestra. Dichas dimensiones son nuevas variables (los componentes principales; PCs) construidas como combinaciones lineales de las variables originales y son independientes entre ellas (ortogonales; Zelditch *et al.*, 2004).

En el caso de su aplicación en la morfometría geométrica los datos que se descomponen se obtienen a partir de la matriz de varianza-covarianza y el PCA permite resumir las características principales de la variación de forma en la muestra. La ventaja del PCA es que la mayor parte de la varianza en una muestra puede explicarse, en la mayoría de los casos, con pocos PCs, con lo que se simplifica la explicación e interpretación de los resultados (Lattin *et al.*, 2003; Zelditch *et al.*, 2004).

Análisis de regresión lineal multivariante

El análisis de regresión lineal multivariante es una técnica estadística que permite resolver la capacidad predictiva de una variable independiente sobre variables dependientes siguiendo un modelo lineal (Lattin *et al.*, 2003; Zelditch *et al.*, 2004). En la presente memoria se ha utilizado esta técnica para caracterizar los patrones de alometría, analizando la relación entre los residuos Procrustes (la forma, variable dependiente) con el peso corporal o el tamaño del centroide (el tamaño, variable independiente).

En el caso de los análisis realizados sobre los datos 3D de cocodrilos, de la regresión del tamaño con la forma se obtiene una variable de regresión (*regression score*; RS) que puede ser interpretada como un vector que expresa la variable de forma que está más fuertemente asociada al tamaño (Drake y Klingenberg, 2008). La hipótesis nula de independencia de las variables (es decir, el tamaño no predice significativamente la forma) se ha contrastado con test de permutaciones (1000 permutaciones) para calcular el nivel de significación del modelo de regresión multivariante (R^2), que se expresa como el porcentaje de la varianza original de la variable dependiente que se puede predecir por la independiente.

Análisis discriminante

El análisis discriminante es un método que nos permite explicar la variación observada en uno de los conjuntos de variables (dependientes) usando la información de otro conjunto de variables (independientes; Lattin *et al.*, 2003). En el caso del análisis discriminante, las variables dependientes son de naturaleza categórica y dividen a los conjuntos de observaciones en grupos mutuamente excluyentes. El objetivo del análisis discriminante es usar la información de las variables independientes para conseguir la separación más clara posible entre los grupos. En el caso de la morfometría geométrica, se utiliza para encontrar las variables que mejor expliquen las diferencias entre grupos de la muestra considerados *a priori* (Zelditch *et al.*, 2004). En la presente memoria se ha usado análisis discriminante de dos grupos, comparando la distancia Mahalanobis y la distancia Procrustes entre los centroides de los grupos.

Two-block partial least squares (2B-PLS)

Para examinar los patrones de covariación morfológica entre pares de elementos anatómicos se ha realizado análisis de *Two-blocks partial least squares* (2B-PLS; Rohlf y Corti, 2000). Al igual que sucede en el PCA, mediante el método de 2B-PLS se construyen nuevas variables que son combinaciones lineales de las variables de los dos conjuntos originales (los bloques). A diferencia del PCA, las nuevas variables se ordenan de acuerdo con la cantidad de covarianza entre los bloques que explica cada una (Zelditch *et al.*, 2004). Estas nuevas variables, las dimensiones de covariación, están compuestas por dos ejes (uno por cada bloque de variables originales) mientras que en el PCA las nuevas variables son directamente los PCs.

Para falsar la hipótesis nula de completa independencia (es decir, si la covariación observada no es azarosa) entre los dos pares de variables se han realizado test de permutaciones (1000 permutaciones). Además, en el caso de los análisis en cocodrilos, se ha calculado también el índice *RV* como medida del grado de asociación general entre los pares de variables. Este índice es una medida escalar del grado de covariación entre las coordenadas de dos conjuntos de landmarks (Klingenberg, 2009). El índice *RV* se calcula con las matrices de covarianza pero, al estar escalado con la varianza de los dos subconjuntos iniciales, es análogo a un coeficiente de determinación. Este índice toma valores de 0 a 1, siendo 0 si los dos bloques de variables están completamente incorrelados y 1 si uno de los conjuntos de variables difiere del otro únicamente por rotación, reflejo, escalado o traslación.

Método de evaluación de hipótesis de modularidad

Este método, desarrollado específicamente por Klingenberg (2009) en el campo de la morfometría geométrica, permite testar hipótesis de modularidad definidas *a priori* en un conjunto de landmarks. Partiendo de una hipótesis inicial sobre la existencia de una serie de subconjuntos de landmarks (módulos, en este caso) en la estructura estudiada, calcula el grado de covariación mediante el índice *RV* entre dichos subconjuntos y lo compara con el de otras múltiples combinaciones de los landmarks al azar. Si la hipótesis planteada de modularidad coincide con los límites reales de los módulos, el índice *RV* será más bajo para los módulos planteados que para las otras combinaciones al azar, ya que por su propia definición, un módulo presenta un alto grado de integración entre sus partes y un alto grado de independencia con otros módulos (Klingenberg, 2009).

Programas informáticos en MG

En los análisis en tres dimensiones de los cocodrilos, tanto los procedimientos relacionados con la morfometría geométrica como los análisis estadísticos se han llevado a cabo el programa *MorphoJ* (v. 1.02c; Klingenberg, 2008). Ocasionalmente, se ha utilizado también el programa *Morphologika* (v. 2.5; O'Higgins y Jones, 2006) para una visualización dinámica de los resultados morfométricos. Los análisis en dos dimensiones en las aves se han llevado a cabo con los diversos programas de la serie Tps: *Tps Regr* v.1.29 (Rohlf, 2004) *TpsRelw* v.1.42 y *TpsPLS* v.1.14 (Rohlf, 2005).

Algunos análisis estadísticos complementarios (regresiones lineales) así como la representación gráfica de los resultados se han llevado a cabo con los programas estadísticos *SPSS* v. 19 y *Statistica* v. 7.0.

CAPÍTULO III

Modularidad vertebral

La columna vertebral es una estructura seriada cuya organización morfológica está influida por múltiples factores que determinan distintos niveles de integración. La columna vertebral puede ser considerada un módulo independiente del resto del esqueleto, con características estructurales, embrionarias y funcionales propias. Desde este punto de vista, las unidades que constituyen la columna vertebral (las vértebras) han de presentar un alto grado de integración entre ellas. En una escala más precisa, cada vértebra es una estructura individualizada, compuesta por elementos propios y distinguibles, tales como el arco neural, cuerpo vertebral y apófisis. Por lo tanto, también puede considerarse una vértebra desde un punto de vista modular, con independencia de que estén altamente integradas como parte de la columna. La configuración característica de la columna vertebral como una serie de unidades repetidas (seriadas) siguiendo un esquema estructural común permite contemplar cada vértebra desde dos puntos de vista: como un módulo dentro de un supramódulo

y como un módulo formado por elementos. Los elementos que conforman una única vértebra (p.ej. la espina neural, la hipapófisis, etc. de la tercera cervical) comparten características comunes, por ejemplo con respecto a su origen embrionario. Por otro lado, estos elementos también presentan identidad propia ya que desarrollan funciones particulares independientemente de la vértebra a la que pertenezca. Por ejemplo, la diapófisis interviene en la articulación costal y la espina neural en la articulación muscular independientemente de si pertenecen a la tercera cervical o la quinta (Fig. 3.1).

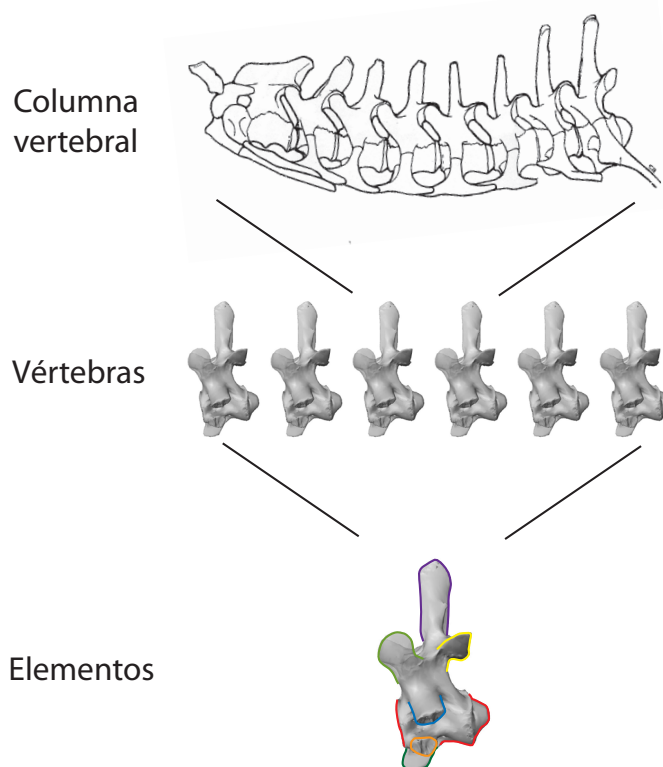


Figura 3.1. Niveles de organización jerárquica de la columna vertebral. Dependiendo de la escala donde nos centremos, podemos considerar *a priori* como 'módulos' las vértebras, formando en conjunto la columna vertebral (que sería un supramódulo), o los elementos que componen las vértebras (espina neural, zigapófisis, etc.).

En el presente capítulo el objetivo es analizar la composición modular de las vértebras ($N=277$, en la muestra inter-específica y $N=163$, en la muestra de la ontogenia) explorando cuantitativamente si una vértebra es un módulo altamente integrado o si está compuesta de distintos ‘módulos’². Para analizar la modularidad de las vértebras se ha elaborado una serie de hipótesis de partición (Klingenberg, 2009). Debido a que diversos factores afectan a la morfología de las vértebras (desarrollo embrionario, biomecánica, etc.) se han contrastado distintas hipótesis. Los resultados indican que las vértebras son unidades altamente integradas, si bien los elementos que las componen también presentan cierta independencia, particularmente desde un punto de vista estructural y funcional. La independencia de estos elementos se explorará desde un punto de vista morfológico en el capítulo IV y el grado de integración vertebral, en el capítulo V.

HIPÓTESIS DE MODULARIDAD VERTEBRAL

La independencia entre los elementos que componen una vértebra se ha comprobado mediante el método de evaluación de hipótesis de modularidad propuesto por Klingenberg (2009). Atendiendo a la información funcional y/o del desarrollo disponible, primero se postulan una serie de particiones de los landmarks estudiados, que corresponden a las estructuras cuya identidad modular va a ser contrastada. Partiendo de estas asunciones *a priori*, se calcula el grado de asociación entre dichos ‘módulos’ (con un coeficiente de covariación multivariante *RV*). La covariación entre los ‘módulos’ propuestos es comparada con el de múltiples combinaciones de los landmarks al azar (en nuestro caso 10000 combinaciones). Por su definición, un módulo presenta un alto grado de integración entre sus partes y un alto grado de independencia con las partes de un módulo diferente (Bolker, 2000; Winther, 2001; Eble, 2005; Mitteroecker y Bookstein, 2007) Por tanto, si la hipótesis de modularidad planteada es plausible (coincide con los límites reales de los módulos), el índice *RV* será más bajo para los módulos sugeridos que para las combinaciones al azar.

Dados los diversos factores que afectan la organización de la columna vertebral, se han planteado 5 hipótesis de modularidad diferentes, que se justifican a continuación.

A) Hipótesis del origen embrionario: somitos

Cada vértebra procede embrionariamente de dos somitos contiguos (ver apartado 4.1.2 Desarrollo embrionario del esqueleto axial; Capítulo I). Mediante el proceso de resegmentación, la mitad caudal de un somito se une con la mitad craneal del siguiente somito para dar lugar a la

2. En la presente memoria, consideramos ‘módulos’ *a priori* a aquellas estructuras de las que vamos a contrastar los patrones de covariación. En este caso serían el conjunto de elementos dentro de la vértebra que están altamente integrados entre sí pero que actúan independientemente.

vértebra definitiva. Dicho de otro modo, embrionariamente las mitades anterior y posterior de cada vértebra pertenecen a somitos contiguos. En esta primera hipótesis se considerarán dos módulos por vértebra coincidentes con su origen somítico (Fig. 3.2A):

- *Somito 1*: la mitad caudal de este somito da lugar a la mitad craneal del cuerpo vertebral (cótilo) y al arco neural y estructuras asociadas (espina y diapófisis). Aunque la espina neural presenta mecanismos de desarrollo particulares y su procedencia somítica aún no está perfectamente determinada, se ha considerado que procede de dicho somito para simplificar el análisis.
- *Somito 2*: la mitad rostral de este somito da lugar a la mitad caudal del cuerpo vertebral (cóndilo) y a la postzigapófisis.

Para comprobar esta hipótesis se ha excluido la parapófisis, ya que su origen somítico no se conoce con precisión (aunque por su localización debería proceder del somito 1). Eliminando esta estructura, además, el número de landmarks que componen cada módulo hipotético está más equilibrado para su comparación.

B) Hipótesis del desarrollo embrionario: topología (dorsal vs ventral)

La formación de las distintas estructuras vertebrales está influida por su localización espacial. El desarrollo de las estructuras dorsales, como el arco o la espina, está inducida por el tubo neural, mientras que la de las estructuras ventrales, tales como el cuerpo vertebral, están inducidas por la notocorda (Takahashi *et al.*, 1992; Monsoro-Burq *et al.*, 1994). La partición en módulos que se propone en esta hipótesis son (Fig. 3.2B):

- *Dorsal*: compuesto por el arco y la espina neural, la diapófisis y las zigapófisis.
- *Ventral*: compuesto por el cuerpo vertebral, la parapófisis y la hipapófisis.

C) Hipótesis epigenética: estructuras centrales vs estructuras externas

El cuerpo vertebral conforma el almacén central que da soporte al eje axial, mientras que las apófisis (las estructuras externas al eje central) son las zonas principales de anclaje muscular. La acción modificadora (epigenética) de los músculos sobre la morfología vertebral, por tanto, se ejerce sobre dichas apófisis, mientras que la parte central se asume que debería ser más constante en su morfología debido a la poca influencia que ejercen los músculos sobre esta región. Se consideran los siguientes módulos *a priori* (Fig. 3.2C):

- *Estructuras centrales*: cuerpo vertebral y zigapófisis. En este caso, no podemos tener en cuenta el arco neural porque está delimitado únicamente por landmarks que también definen

el cuerpo vertebral y la espina. Al estar considerando estas dos estructuras en diferentes módulos, se ‘reparten’ los landmarks que definen el arco neural. Sin embargo, tenemos en cuenta las zigapófisis, que son estructuras asociadas al arco y que forman parte de la articulación principal del eje axial.

- *Estructuras externas*: espina neural, diapófisis, parapófisis e hipapófisis.

D) Hipótesis estructural: apófisis

Esta hipótesis puede considerarse como una extensión de la anterior pero en vez de agrupar las apófisis, por un lado, y las estructuras centrales por otro, se asume una mayor independencia para cada elemento (Fig. 3.2D):

- *Espina neural*
- *Cuerpo vertebral*
- *Prezigapófisis*
- *Postzigapófisis*
- *Diapófisis*
- *Parapófisis*
- *Hipapófisis*

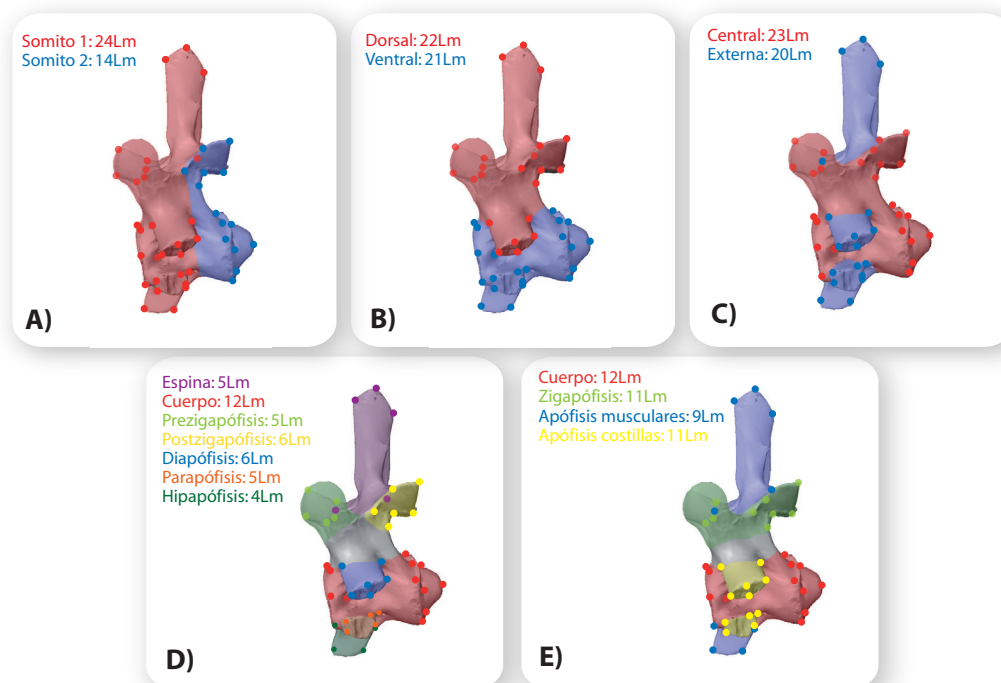


Figura 3.2. Hipótesis de modularidad. Se indican en cada caso el número de landmarks que definen cada módulo propuesto. **A)** Hipótesis del origen embrionario: somitos. **B)** Hipótesis del desarrollo embrionario: topología (dorsal vs ventral). **C)** Hipótesis epigenética: estructuras centrales vs estructuras externas. **D)** Hipótesis estructural: apófisis. **E)** Hipótesis funcional: articulación/anclaje.

Todos los elementos considerados en este caso son apófisis salvo el cuerpo vertebral. Sin embargo, no puede descartarse del análisis ya que si se eliminan los landmarks correspondientes al cuerpo se pierde el sentido de la configuración general de la vértebra. La metodología de análisis requiere que todos los landmarks que se incluyen deben pertenecer a alguno de los módulos, por lo que al no poder descartarse sus landmarks *a priori*, debe considerarse un módulo más. Esto no sucede con la parapófisis ya que es una estructura más independiente (no comparte landmarks con otras estructuras de la vértebra), por lo que sus landmarks se pueden eliminar previamente al análisis (tal y cómo se ha hecho en la hipótesis A).

E) Hipótesis funcional: articulación/anclaje

Los elementos de cada vértebra tienen dos funciones principales: de articulación entre huesos o de anclaje muscular. Según estas funciones podemos agruparlas en los siguientes módulos (Fig. 3.2E):

- *Cuerpo vertebral*: como se ha mencionado en la hipótesis anterior, forma el eje central de la columna.
- *Zigapófisis*: sirven de articulación entre dos vértebras contiguas.
- *Apófisis de anclaje muscular*: espina neural e hipapófisis. Son las superficies de unión principales para la musculatura axial.
- *Apófisis de articulación con las costillas*: diapófisis y parapófisis. Aunque también son apófisis de anclaje muscular, su función principal es la de proporcionar un lugar de articulación a las costillas.

RESULTADOS

Los resultados para ambas muestras (inter-específica y ontogenia) indican que, aunque los *RV* en todas las hipótesis planteadas tienen valores muy altos (es decir, hay un alto grado de interconexión), los ‘módulos’ propuestos en las hipótesis estructural y funcional (hipótesis D y E) son más consistentes (tienen el mínimo *RV*; Tablas 3.1 y 3.2; Figs. 3.3 y 3.4). Es decir, las combinaciones de landmarks propuestas *a priori* en estas dos hipótesis indican un alto grado de independencia entre ellas, en comparación al resto de combinaciones al azar, por lo que podrían ser consideradas ‘módulos’ dado el contexto del experimento. En el resto de las hipótesis, a pesar de no tener el menor índice *RV* que las demás combinaciones al azar, sí están entre los valores menores (sólo entre un 0,13-0,03% de las combinaciones al azar tienen *RV* menores en la muestra inter-específica y entre un 0,30-0,09% en la ontogenia; Tablas 3.1 y 3.2). Esto significa que podrían considerarse ‘módulos’, aunque los resultados no son suficientemente robustos para apoyar dichas hipótesis, ya que existe una alta integración entre las partes consideradas.

Muestra inter-específica	Coficiente <i>RV</i> de la hipótesis inicial	% combinaciones con <i>RV</i> menor	<i>RV</i> mínimo entre las combinaciones efectuadas
<i>Hipótesis A: somitos</i>	0,826775	0,0979	0,617172
<i>Hipótesis B: topología</i>	0,899875	0,1284	0,714733
<i>Hipótesis C: epigenética</i>	0,830232	0,0305	0,642131
<i>Hipótesis D: estructural</i>	0,585854	0	0,585854
<i>Hipótesis E: funcional</i>	0,705117	0	0,705117

Tabla 3.1. Resultados de los análisis de evaluación de hipótesis de modularidad en la muestra inter-específica. Nótese que en las hipótesis D y E, el *RV* de la hipótesis inicial es el mínimo encontrado entre todas las combinaciones efectuadas (10000 combinaciones).

Muestra ontogenia	Coficiente <i>RV</i> de la hipótesis inicial	% combinaciones con <i>RV</i> menor	<i>RV</i> mínimo entre las combinaciones efectuadas
<i>Hipótesis A: somitos</i>	0,884442	0,0948	0,532875
<i>Hipótesis B: topología</i>	0,949417	0,3086	0,707529
<i>Hipótesis C: epigenética</i>	0,928604	0,1577	0,73934
<i>Hipótesis D: estructural</i>	0,662748	0	0,585854
<i>Hipótesis E: funcional</i>	0,749511	0,0007	0,721186

Tabla 3.2. Resultados de los análisis de evaluación de hipótesis de modularidad en la ontogenia. Nótese que en las hipótesis D, el *RV* de la hipótesis inicial es el mínimo encontrado entre todas las combinaciones efectuadas (10000 combinaciones) y en la hipótesis E es prácticamente el mínimo.

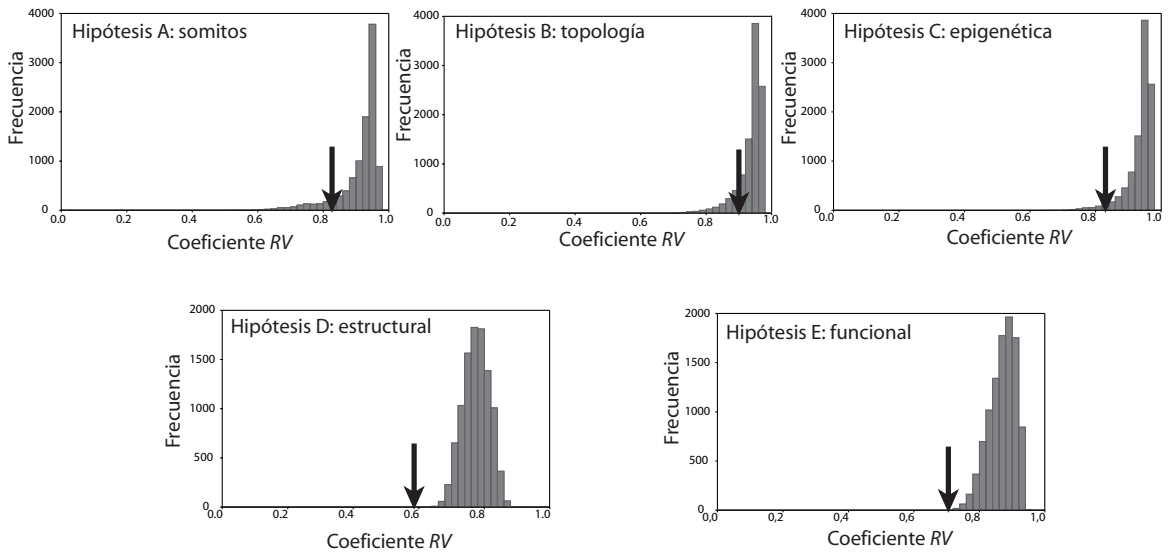


Figura 3.3. Resultados de los análisis de evaluación de hipótesis de modularidad en la muestra inter-específica. La flecha indica el valor del coeficiente RV que toma la hipótesis propuesta. Nótese que las hipótesis D y E tienen el mínimo RV para todas las combinaciones al azar.

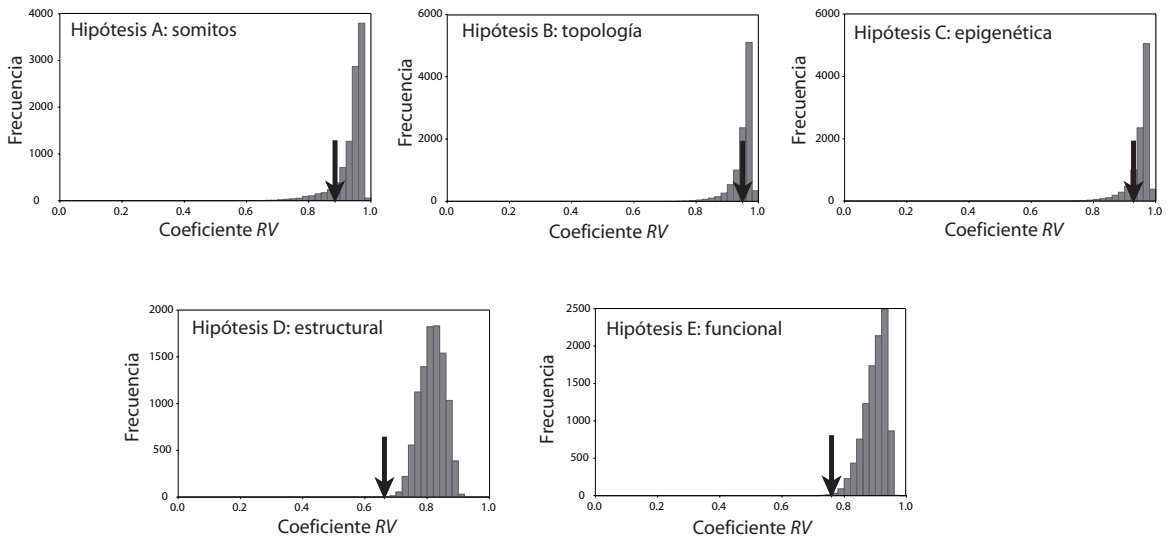


Figura 3.4. Resultados de los análisis de evaluación de hipótesis de modularidad en la muestra de la ontogenia. La flecha indica el valor del coeficiente RV que toma la hipótesis propuesta. Nótese que las hipótesis D tiene el mínimo RV para todas las combinaciones al azar y la hipótesis E, prácticamente el mínimo.

DISCUSIÓN

El método empleado permite falsar estadísticamente hipótesis de modularidad en un contexto comparativo, contrastando cuál de las hipótesis propuestas *a priori* es más consistente con respecto a los módulos planteados. La propia metodología implica que es necesario tomar con cautela las comparaciones que se hacen entre módulos con distinto número de landmarks, así como entre hipótesis con diferente número de módulos, ya que puede descompensar las combinaciones al azar. A pesar de estas restricciones metodológicas, las hipótesis planteadas permiten explorar de manera sucinta la organización elemental hipotética de las vértebras y si alguno de los factores, que en principio podrían afectar al patrón de variación de las mismas, es detectable desde el punto de vista de la variación morfológica (ver capítulo IV).

La organización fenotípica vertebral viene determinada por diversos factores genéticos y epigenéticos durante el desarrollo embrionario y post-embrionario (*i.e.*, biomecánica, crecimiento, acción muscular, etc.) y son estos factores los que dan identidad a las diversos ‘módulos’ que se han contrastado. Esta identidad se traduce en una mayor independencia de cada elemento vertebral respecto a los demás elementos contrastados. Por tanto, esto explicaría el por qué las hipótesis estructural y funcional, las cuales consideran como ‘módulos’ dichos elementos más diferenciados en cada vértebra (por ejemplo, la espina, la parapófisis, etc.), son las más robustas y no las que consideran factores relacionadas con el desarrollo. Es decir, los somitos y las regiones dorsal y ventral de las vértebras están altamente integradas. En principio, cabría esperar que la procedencia embrionaria tuviera una alta influencia en la organización morfológica posterior de las estructuras. Sin embargo, las vértebras presentan un desarrollo embrionario muy particular. Su identidad como estructuras no está relacionada con su origen embrionario (ya que una sola vértebra procede de dos somitos diferentes). Estas mitades vertebrales con distinto origen somítico no pueden ser consideradas módulos independientes ya que presentan un alto grado de integración como parte de la misma vértebra.

Los resultados indican que las vértebras son unidades altamente integradas (de ahí los altos índices *RV* en todos los casos). Sin embargo, existe un cierto grado de independencia en los elementos que componen las vértebras, sobre todo desde un punto de vista estructural y funcional. Estos resultados nos llevan a plantear las siguientes cuestiones a resolver en la presente memoria. Por un lado, exploraremos los patrones de variación morfológica en la columna para determinar cómo se refleja la independencia de los elementos en la morfología vertebral (capítulo IV). Por otro lado, analizaremos los patrones de covariación de las vértebras como unidades (atendiendo a su posición en la columna) y de las mitades que las componen para estimar el grado de integración morfológica en la columna (capítulo V).

CAPÍTULO IV

**Modelos de variación
morfológica en la región
cervical de Crocodylia**

El objetivo del presente capítulo es comprender el diseño estructural de la región anterior de la columna vertebral en cocodrilos. Para ello se han aplicado técnicas analíticas (morfometría geométrica) en tres dimensiones, como aproximación novedosa del tema. En primer lugar, se analizan los patrones de variación en la columna, en las dos muestras configuradas: la inter-específica y la relativa a la serie ontogenética de *A. mississippiensis* (ver apartado 1.1. Muestra de cocodrilos; capítulo II; Fig. 2.1). En la segunda parte, se aborda un análisis de los patrones de variación en las vértebras individuales. Ambos niveles de información muestran resultados complementarios, pero arrojan diferentes conclusiones, mostrando así la existencia de distintas escalas de organización morfológica en el esqueleto axial. Los resultados revelan una transición morfológica gradual a lo largo de la columna sugiriendo, además, que los rangos de variación observados están asociados principalmente con las diapófisis y parapófisis, que articulan con las costillas. Asimismo, no existe un salto morfológico entre las vértebras cervicales y las dorsales, sino que la morfología vertebral distingue otras dos subregiones que engloban las cervicales más craneales (de la C3 a la C6) por un lado, y las cervicales más caudales y las primeras dorsales (de la C7 a la D2), por otro.

Por otra parte, a pesar de la homogeneidad morfológica propuesta para *Crocodylia*, nuestros resultados demuestran que en este sistema esquelético existen variaciones morfológicas sutiles que no pueden detectarse con métodos tradicionales (Klingenberg 2002). La exploración llevada a cabo en este capítulo revela que existen diferencias morfológicas entre aligatóridos y cocodrílidos; en cocodrílidos, las espinas neurales e hipapófisis son prominentes en la región más craneal. Hipotetizamos que, siendo el cráneo de cocodrílidos relativamente más largo (son marcadamente longirostros), dicha diferencia estructural de las vértebras podría estar relacionada con un mayor desarrollo de la musculatura epiaxial encargada de sostener la cabeza. De hecho, en aligatóridos, con cráneos más cortos y achatados, la presencia de hipapófisis más grandes y orientadas cranealmente comienza en la parte más caudal del segmento cervical.

Finalmente se ha analizado también la alometría vertebral estática (diferencias de tamaño en ejemplares adultos de distintas especies) y dinámica (cambio de tamaño a lo largo de la ontogenia). Los patrones alométricos indican que las vértebras más pequeñas tienden a ser más alargadas cráneo-caudalmente y achatadas dorso-ventralmente, mientras que las vértebras más grandes tienden a ser más cortas cráneo-caudalmente y alargadas dorso-ventralmente.

RESULTADOS**1. PATRONES DE VARIACIÓN MORFOLÓGICA A LO LARGO DE LA COLUMNA: REGIÓN CERVICAL Y TRANSICIÓN CERVICO-TORÁCICA****1.1. Muestra inter-específica***Variación interna en la columna*

En la muestra inter-específica de *Crocodylia*, el 90% de la varianza se explica con 14 componentes principales (Tabla 4.1), aunque esencialmente la varianza más representativa está representada por los dos primeros ($PC_1=51,16\%$ y $PC_2=14,17\%$; Fig. 4.1).

En el gráfico de dispersión del PC_1 frente al PC_2 (Fig. 4.2) se observa que las vértebras se ordenan secuencialmente según su posición anatómica, siguiendo una trayectoria curva. De esta trayectoria tan característica se deduce que las vértebras más craneales (de la C3 a la C6) son morfológicamente más homogéneas en relación al PC_1 que al PC_2 . Por otro lado, a partir de la C7 comienza una inflexión en la trayectoria implicando que la variación de forma en las vértebras más caudales (C7-D2) se explica tanto por la variación contenida en el PC_1 como en el PC_2 (Fig. 4.3).

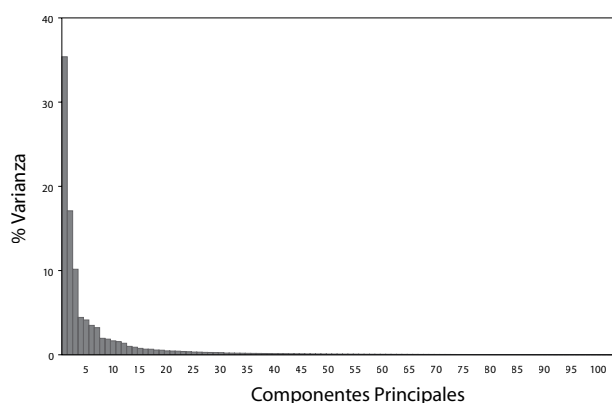


Figura 4.1. Gráfico de sedimentación del PCA de la muestra inter-específica. Sólo los tres primeros componentes explican un porcentaje significativo de la varianza. El tercero no ha sido considerado en el presente análisis porque explica un porcentaje muy bajo (menos del 7%).

PC	Eigenvalues	% Varianza explicado	% Acumulado
1.	0,02176757	51,16	51,16
2.	0,00602996	14,172	65,333
3.	0,00281452	6,615	71,948
4.	0,00138955	3,266	75,213
5.	0,00120852	2,84	78,054
6.	0,00100114	2,353	80,407
7.	0,00091019	2,139	82,546
8.	0,00075779	1,781	84,327
9.	0,00058606	1,377	85,704
10.	0,0004912	1,154	86,859
11.	0,00047194	1,109	87,968
12.	0,00041704	0,98	88,948
13.	0,00031541	0,741	89,69
14.	0,00028307	0,665	90,355

Tabla 4.1. Resultados del Análisis de Componentes Principales en la muestra inter-específica.

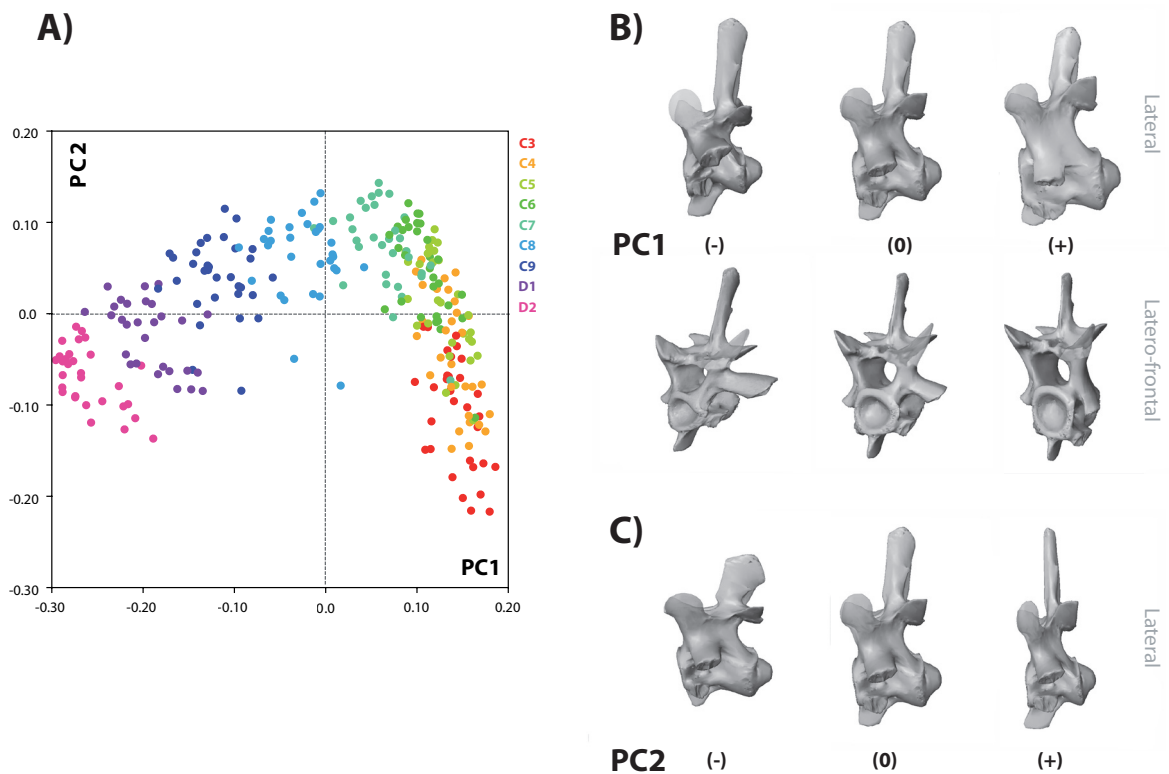


Figura 4.2. **A)** Diagrama de dispersión del PC_1 frente al PC_2 en la muestra inter-específica. Ambos componentes principales explican en conjunto el 65,33% de la varianza muestral. Los colores representan cada posición vertebral (desde C3 a D2). Nótese que las vértebras quedan ordenadas según su posición anatómica a lo largo del PC_1 . **B)** Variación morfológica a lo largo del PC_1 . La variación morfológica explicada por el PC_1 se asocia principalmente con la posición, tamaño y orientación de la diapófisis y parapófisis. Además de la vista lateral (arriba), se muestra una vista latero-frontal (abajo) donde se observa mejor la variación que se produce en la longitud de la diapófisis. **C)** Variación morfológica en el PC_2 . La variación morfológica que explica el PC_2 se relaciona con la longitud cráneo-caudal de la vértebra.

La variación de forma explicada por el PC_1 se relaciona principalmente con cambios en la orientación y tamaño de las apófisis, principalmente de aquellas implicadas en la articulación con las costillas (parapófisis y diapófisis; Fig. 4.2B). En el PC_2 , sin embargo, los cambios se asocian en general con la longitud cráneo-caudal de las estructuras (o elementos) de la vértebra (Fig. 4.2C). Por lo tanto, las vértebras más craneales (de la C3 a la C6) presentan poca variación con respecto a las diapófisis y parapófisis. A partir de la C7, el cambio se observa en estas estructuras, teniendo la D2 una diapófisis mucho más alargada que las primeras cervicales y orientada perpendicularmente al arco neural.

Integrando la información que nos ofrecen los componentes principales en conjunto (Fig. 4.2), podemos definir una trayectoria de transición morfológica intra-columnar desde la región anterior a la posterior de la región cervical (de la C3 a la D2) que, además, es equivalente en todos los especímenes. En esta transición desde la C3 a la C7 la vértebra se hace más corta cráneo-caudalmente y, tanto la espina neural como la hipapófisis, aumentan

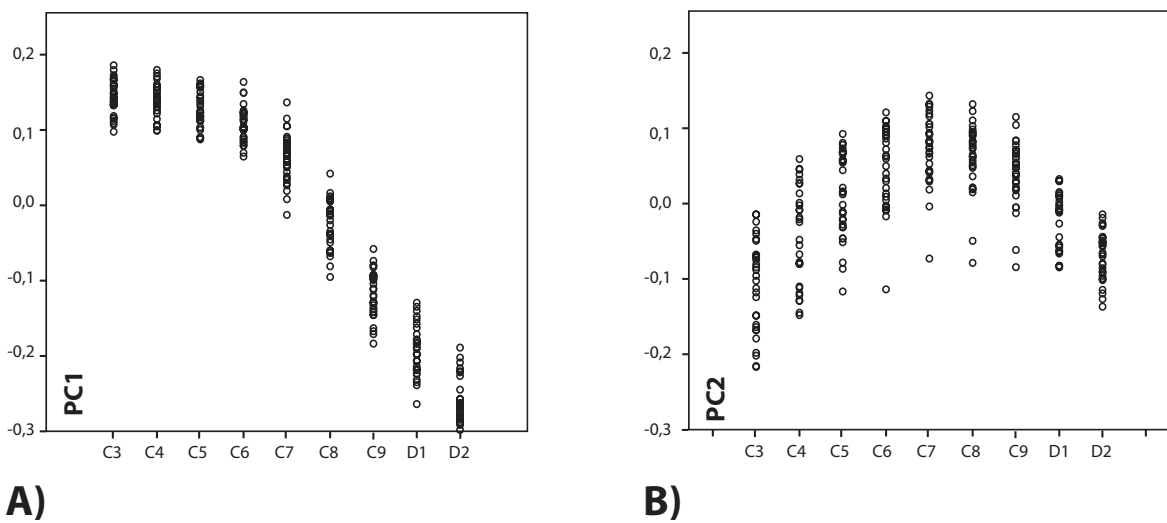


Figura 4.3. A) Variación de los valores del PC₁ frente a la posición vertebral. Nótese que las vértebras más craneales (de la C3 a la C6) son más homogéneas para la variación morfológica que explica el PC₁ que las más caudales (es decir, tienen valores semejantes, por lo que son similares morfológicamente con respecto a dicho componente principal). **B)** Variación de los valores del PC₂ frente a la posición vertebral. En contraste con lo observado para el PC₁, todas las vértebras presentan variación con respecto a este componente principal.

su altura relativa con respecto al arco neural y al cuerpo vertebral (variación morfológica asociada al PC₂). La espina neural, además, se acorta cráneo-caudalmente y pasa de tener una orientación caudal a estar orientada perpendicularmente al plano frontal de la vértebra.

A partir de la C7 (donde la variación de forma en las vértebras se explica tanto por el PC₁ como por el PC₂), la espina neural se alarga cráneo-caudalmente, aunque no cambia de orientación. La diapófisis se orienta perpendicularmente al arco neural, aumenta su longitud relativa en ese plano y su posición se hace más dorsal en el arco neural, hasta colocarse a la altura de las zigapófisis. La faceta capitular de la parapófisis se estrecha cráneo-caudalmente y se alarga dorso-ventralmente. Su posición pasa a ser más craneal y dorsal, situándose cerca de la sutura neurocentral. La hipapófisis se acorta cráneo-caudalmente y se orienta más ventralmente.

Por tratarse de un sistema seriado cabría esperar que la variación morfológica a lo largo de la columna cervical mostrara un cambio gradual, con una transición ordenada a lo largo de la columna, tal y como muestran los resultados (PC₁; Figs. 4.2 y 4.3). Esencialmente, son las variaciones de las diapófisis y parapófisis las que caracterizan esta ordenación. De hecho, si se eliminan estas dos estructuras deja de detectarse un cambio morfológico secuencial de las vértebras más craneales a las más caudales. No obstante, en este caso se sigue manteniendo, aunque de manera menos marcada, una organización asociada a la posición vertebral; las más craneales tienden a situarse hacia los valores negativos del PC₁ mientras que las más caudales se colocan hacia los valores positivos (Fig. 4.4)

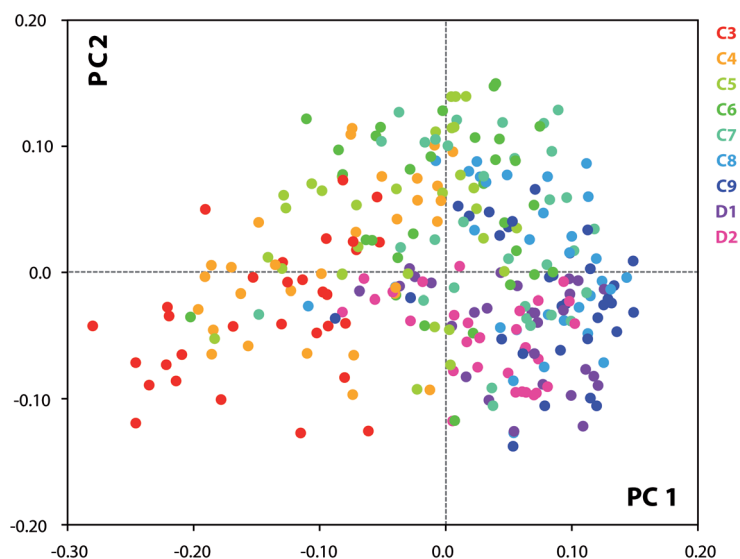


Figura 4.4. Diagrama de dispersión del PC₁ frente al PC₂ eliminando los landmarks que corresponden a la diapófisis y parapófisis. La ordenación anatómica de las vértebras a lo largo del PC₁ se pierde, aunque sigue habiendo una señal morfológica subyacente asociada a vértebras más craneales (valores negativos del PC₁) o más caudales (valores positivos del PC₁).

Variación en cocodrílidos y aligatóridos

Aunque los análisis muestran que el cambio morfológico intra-columnar es equivalente en todo Crocodylia (Fig. 4.2), el análisis discriminante entre las familias del linaje muestra diferencias morfológicas generales en las vértebras cervicales (para la distancia Procrustes y T^2 ; $P < 0,01$, 100 permutaciones; Fig 4.5). Las vértebras de cocodrílidos tienden a tener la espina y el arco neural relativamente más cortos cráneo-caudalmente, siendo la espina relativamente más larga y apuntada en su extremo dorsal. Por el contrario, los aligatóridos tienden a tener la espina y el arco neural relativamente más alargados cráneo-caudalmente, con la espina relativamente más corta en altura, lo que le da a la vértebra un aspecto ligeramente más achatado. La hipapófisis está orientada ventralmente y es relativamente más pequeña en cocodrílidos que en aligatóridos (Fig. 4.5). Las facetas de las zigapófisis son ligeramente mayores en cocodrílidos y la prezigapófisis tiene una posición más externa en aligatóridos.

Estos resultados confirman las observaciones realizadas sobre la morfología vertebral en cocodrílidos y en aligatóridos. Por ejemplo, la existencia de expansiones dorsales en las apófisis neurales de aligatóridos es un carácter utilizado en taxonomía (Mook, 1925). Lo mismo ocurre con la expansión de las prezigapófisis, rasgo métrico que ha servido para diagnosticar vértebras fósiles aisladas del Cretácico Superior del yacimiento de Vilamitjana (Cuenca de Tresp) atribuidas a la familia Alligatoridae (Buscalioni *et al.*, 1986).

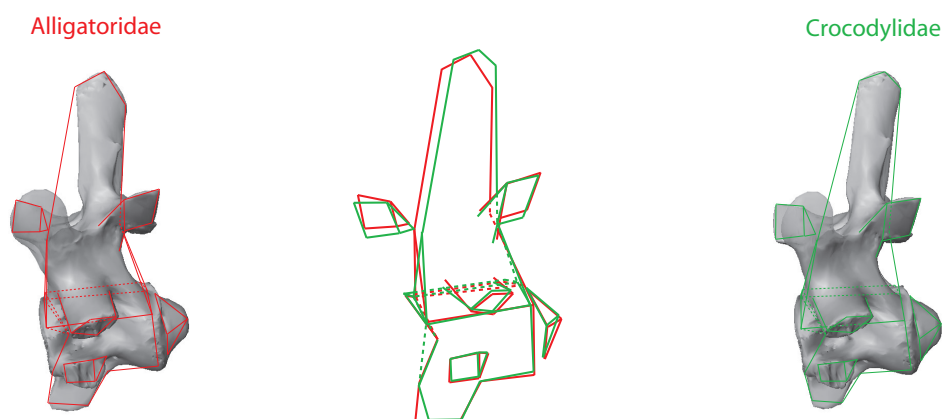


Figura 4.5. Diferencias morfológicas entre aligatóridos y cocodrílidos. Las imágenes a ambos lados representan la forma media para todas las vértebras de cada familia. En el centro se muestran superpuestos los esquemas de la forma vertebral en cada familia para observar con claridad las diferencias entre ambas.

1.2. Serie ontogenética

Los resultados del PCA sobre la muestra intra-específica de *A. mississippiensis* (Tabla 4.2) indican que el 90% de la varianza muestral se explica con 10 componentes principales. Igual que sucede en la muestra inter-específica, este porcentaje está repartido básicamente entre los dos primeros ($PC_1=57,14\%$ y $PC_2=16,34\%$), mientras que el resto de componentes principales explican menos de un 7% de varianza muestral cada uno.

Una característica llamativa de los resultados obtenidos es que la ordenación y la variación morfológica en la ontogenia son similares a los observados en la muestra inter-específica (Figs. 4.6 y 4.7).

PC	Eigenvalues	% Varianza explicado	% Acumulado
1.	0,02162874	56,708	56,708
2.	0,00628541	16,48	73,188
3.	0,00256494	6,725	79,913
4.	0,00139734	3,664	83,576
5.	0,00064838	1,7	85,276
6.	0,00056379	1,478	86,755
7.	0,00042423	1,112	87,867
8.	0,00039806	1,044	88,91
9.	0,00030548	0,801	89,711
10.	0,0002927	0,767	90,479

Tabla 4.2. Resultados del Análisis de Componentes Principales en la ontogenia.

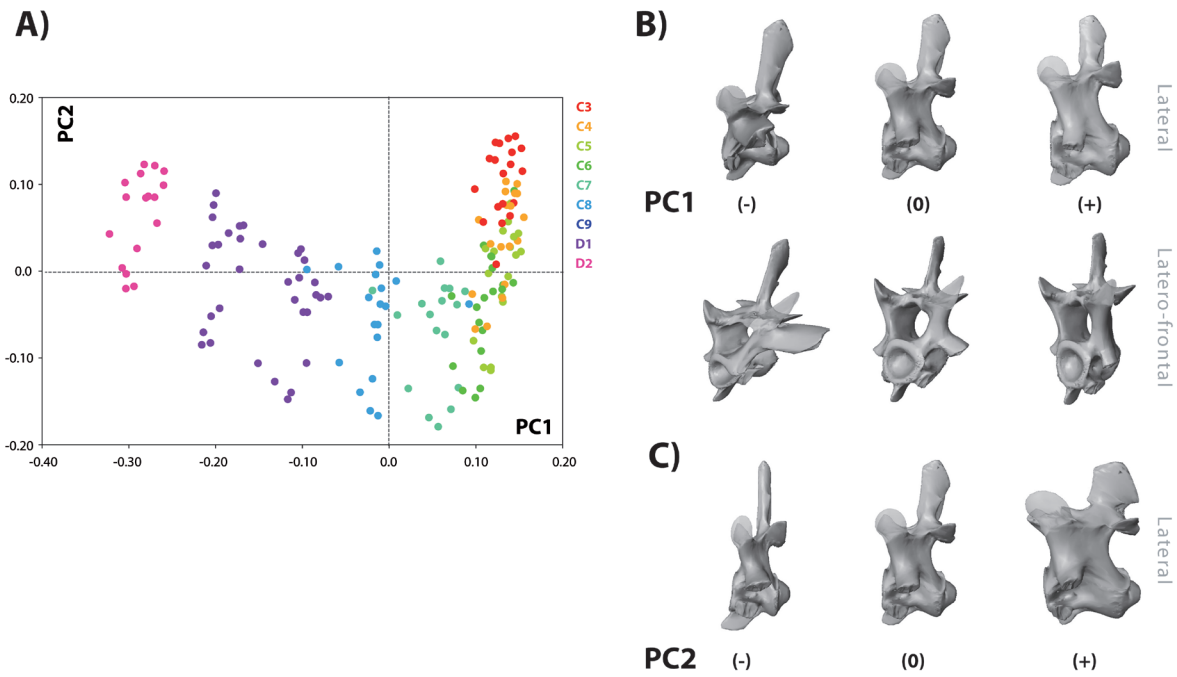


Figura 4.6. A) Diagrama de dispersión del PC₁ frente al PC₂ en la ontogenia de *A. mississippiensis*. Ambos componentes principales explican en conjunto el 73,48% de la varianza muestral. Los colores representan cada posición vertebral (desde C3 a D2). Nótese que las vértebras quedan ordenadas según su posición anatómica a lo largo del PC₁. B) Variación morfológica a lo largo del PC₁. La variación morfológica explicada por el PC₁ se asocia principalmente con la posición, tamaño y orientación de la diapófisis y parapófisis. Además de la vista lateral (arriba), se muestra una vista latero-frontal (abajo) donde se observa mejor la variación que se producen en la longitud de la diapófisis. C) Variación morfológica en el PC₂. La variación morfológica que explica el PC₂ se relaciona con la longitud cráneo-caudal de la vértebra.

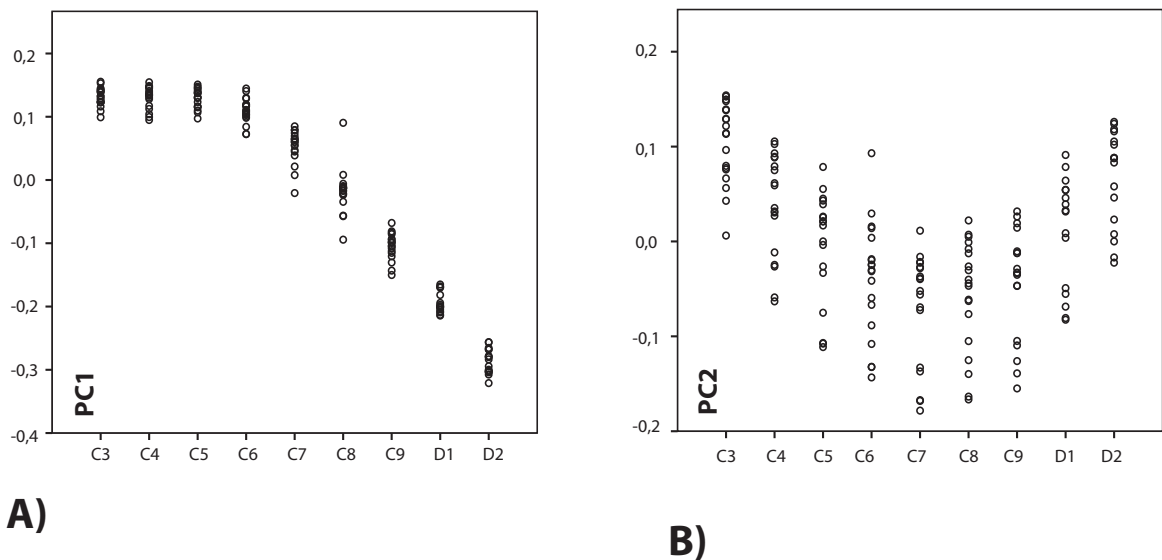


Figura 4.7. A) Variación de los valores del PC₁ frente a la posición vertebral. Nótese que las vértebras más craneales (de la C3 a la C6) son más homogéneas para la variación morfológica que explica el PC₁ que las más caudales (es decir, tienen valores similares, por lo que son similares morfológicamente con respecto a dicho componente principal). B) Variación de los valores del PC₂ frente a la posición vertebral. En contraste con lo observado para el PC₁, todas las vértebras presentan variación con respecto a este componente principal.

En las vértebras más caudales (a partir de la C7) se observan dos subgrupos en la nube de puntos para cada posición vertebral y sus diferencias morfológicas dependen de la variación explicada por el PC₂. Como estamos tratando con una muestra de ontogenia, una causa probable de dichas diferencias es el tamaño. Para comprobarlo, hemos analizado la correlación del PC₂ con el tamaño el centroide. Esta correlación corrobora que las diferencias observadas en las nubes de puntos están asociadas al tamaño (Fig. 4.8). La asociación es muy alta cuando se analizan las correlaciones entre el PC₂ y el tamaño del centroide para cada posición vertebral independientemente. Esta correlación, además, es más alta en las vértebras más caudales donde se observan los dos grupos de especímenes (a partir de la C7). Comparativamente, en la muestra inter-específica la asociación entre el PC₂ y el tamaño no es tan robusta (el R² está entre 0,15 y 0,44; Fig. 4.9).

Por tanto, como hemos visto, en la ontogenia (al igual que en la muestra inter-específica) la variación morfológica principal capturada por el PCA es la intra-columnar y queda reflejada en el PC₁. El PC₂ captura principalmente las diferencias asociadas al tamaño de las vértebras. Aunque en la muestra inter-específica los cambios morfológicos capturados son equivalentes, el PC₂ no está asociado al tamaño de las vértebras (Fig. 4.9). Esto sugiere la presencia de otro tipo de señal contenida en la estructura de los datos, posiblemente filogenética (o taxonómica) tal y como sugieren los análisis discriminantes del siguiente apartado.

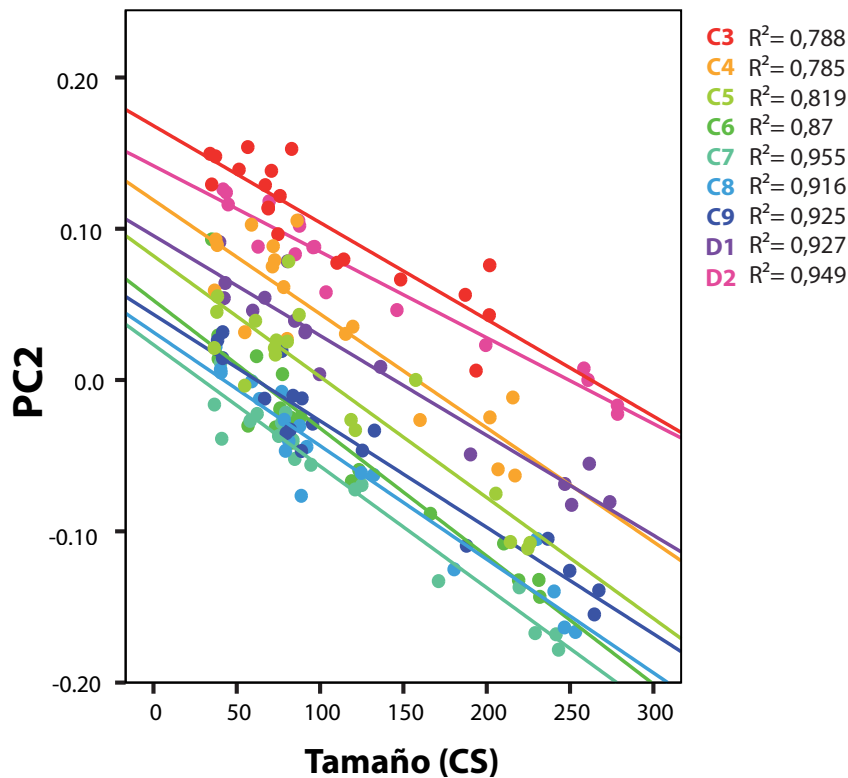


Figura 4.8. Correlación entre el PC₂ y el tamaño del centroide (CS) por posición vertebral para la ontogenia de *A. mississippiensis*. Se indican los índices de correlación (R²) para el ajuste por posición vertebral. La correlación aumenta hacia las vértebras más caudales.

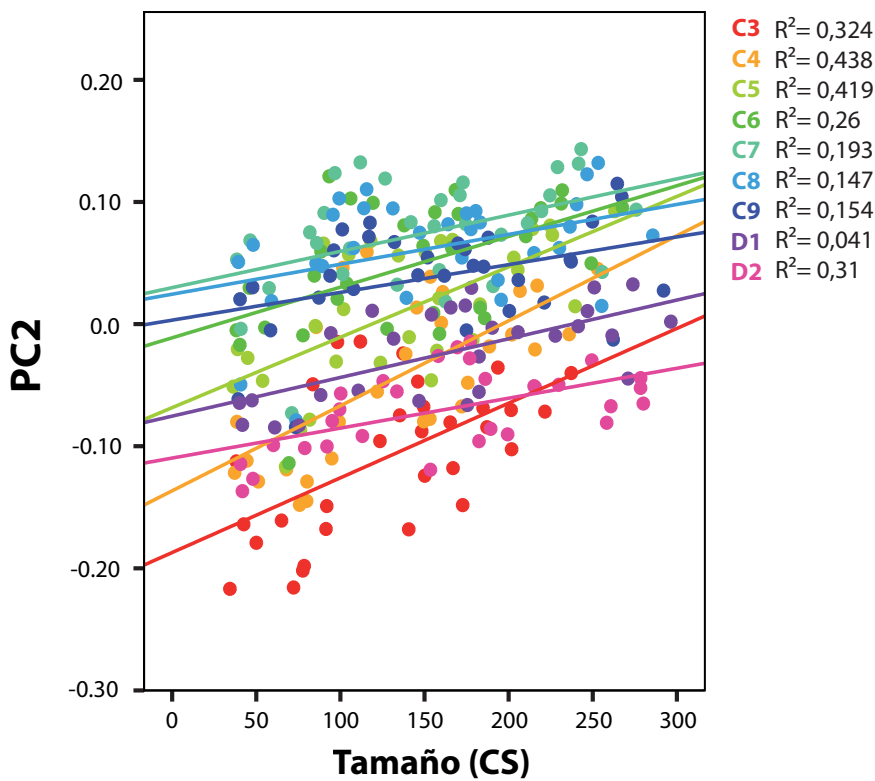


Figura 4.9. Correlación entre el PC₂ y el tamaño del centroide (CS) por posición vertebral en la muestra inter-específica. Se indican los índices de correlación (R²) para el ajuste por posición vertebral. Nótese que la correlación es mucho menor que en el caso de la ontogenia.

Los resultados en la muestra inter-específica indican que entre las familias no existe una diferencia estadísticamente significativa en el tamaño medio de las vértebras (ANOVA, p=0,0001). Sin embargo, analizando la asociación del PC₂ con el tamaño para cada posición vertebral por separado se observa que hay una asociación diferente dependiendo de la familia que se trate (Fig. 4.10). En términos generales, la correlación entre el PC₂ y el tamaño en aligatóridos siempre es más alta, a excepción de la vértebra D2. Dentro de este grupo, la correlación entre el PC₂ y el tamaño es más alta en las vértebras más craneales (de C3-C5; R²>0,5).

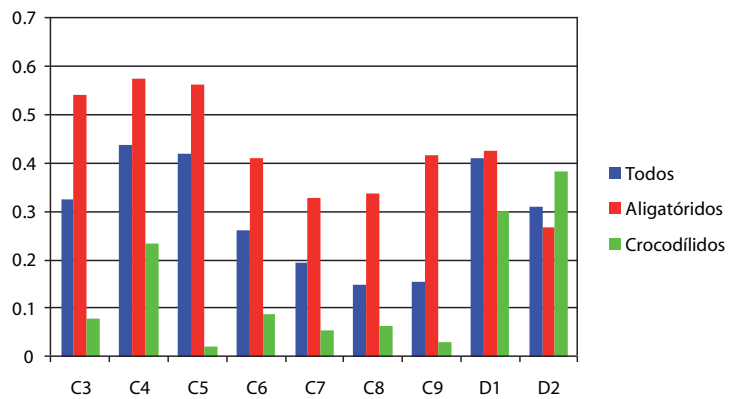


Figura 4.10. Correlación entre el PC₂ y el tamaño del centroide (CS) por posición vertebral en la muestra inter-específica por familias. El tamaño de las barras indica el índice de correlación (R²) para la muestra general y para cada familia en cada posición vertebral.

2. PATRONES DE VARIACIÓN MORFOLÓGICA EN CADA VÉRTEBRA CERVICAL Y DORSAL

Al analizar todas las vértebras en conjunto, la principal fuente de variación morfológica son las diferencias intra-columnares entre ellas. Puesto que todas las especies analizadas tienen el mismo tipo de patrón de variación intra-columnar los resultados indican, además, que estas diferencias intra-columnares son comparables en todo Crocodylia. Sin embargo, tal y como indican los análisis discriminantes, también existen ciertas diferencias latentes que se reflejan a nivel de familia. Esta variabilidad queda enmascarada en el análisis de variabilidad intra-columnar, debido al alto grado de variación morfológica entre vértebras de distintas posiciones.

Para analizar los patrones morfológicos que caracterizan a cada vértebra se han realizado análisis de componentes principales con muestras separadas para cada una de las vértebras de la columna en la muestra inter-específica. Los resultados del porcentaje explicado por cada PC para cada vértebra se muestran en la Figura 4.11. Las ordenaciones de los dos primeros componentes principales muestran que, aunque existen particularidades dependiendo de la vértebra que consideremos, existen unos patrones de variación comunes (Fig. 4.12). En todas las vértebras, la variación de forma explicada por el PC₁ se asocia con la orientación de la espina neural, la orientación del cóndilo y el cuerpo (y las estructuras asociadas: diapófisis y parapófisis), así como el tamaño relativo y orientación de la hipapófisis. Hacia un extremo del eje (que puede ser el positivo o negativo, dependiendo de la vértebra), la espina neural está orientada caudalmente, el cóndilo, dorsalmente y la hipapófisis es más pequeña y ventral, mientras que hacia el otro extremo, la espina se orienta más dorsalmente, el cóndilo es más horizontal y la hipapófisis más grande y está orientada cranealmente.

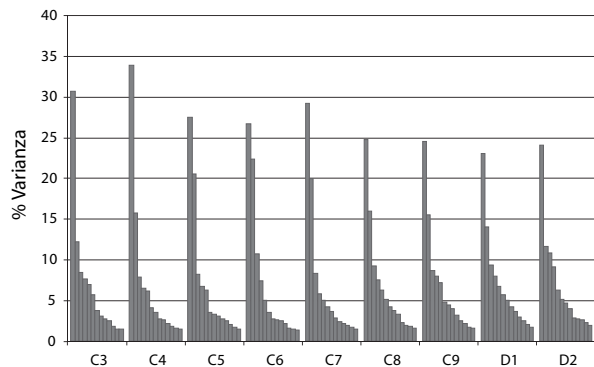


Figura 4.11. Porcentaje de la varianza explicado por los diez primeros componentes principales de los PCA realizados sobre cada posición vertebral independientemente.

Dentro de esta variación morfológica general, en las vértebras de la C3 a la C6 apenas hay variación en la hipapófisis, siendo el cambio más marcado en el cóndilo (Fig. 4.12A). En el resto de vértebras (de la C7 a la D2) sucede lo contrario, la variación en la hipapófisis es más patente que en la orientación del cóndilo (Fig. 4.12B y 4.12C). En las vértebras dorsales, aunque los patrones de variación son los mismos, la asociación de cambios morfológicos de la espina neural con la hipapófisis se invierte: las vértebras con espinas neurales orientadas más caudalmente tienen hipapófisis relativamente más grandes y orientadas cranealmente,

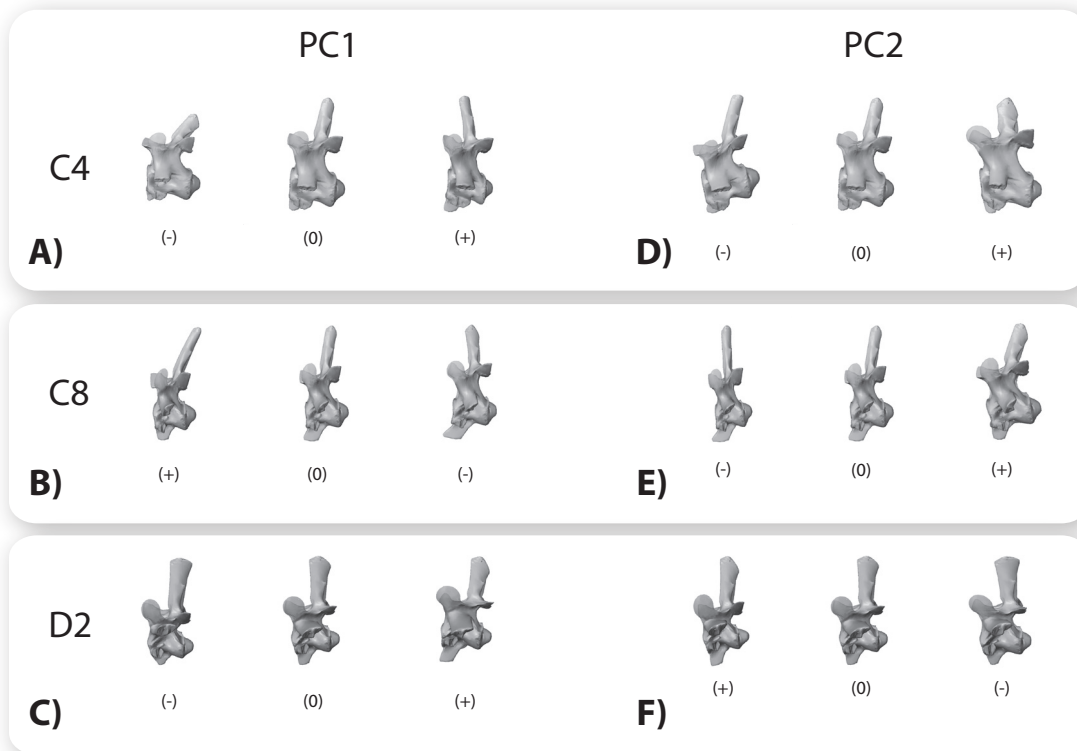


Figura 4.12. Patrones de variación morfológica en los análisis realizados independientemente en cada posición vertebral. **A)** Variación morfológica en el PC_1 que se da en las vértebras C3-C6 representada por los cambios de la C4. **B)** Variación morfológica en el PC_1 que se da en las vértebras C7-C9 representada por los cambios de la C8. **C)** Variación morfológica en el PC_1 que se da en las vértebras D1 y D2 representada por los cambios de la D2. **D)** Variación morfológica en el PC_2 que se da en las vértebras C3-C6 representada por los cambios de la C4. **E)** Variación morfológica en el PC_2 que se da en las vértebras C7-C9 representada por los cambios de la C8. **F)** Variación morfológica en el PC_2 que se da en las vértebras D1 y D2 representada por los cambios de la D2.

mientras que las que se caracterizan por tener espinas neurales orientadas dorsalmente, tienen las hipapófisis relativamente más pequeñas y orientadas ventralmente (Fig. 4.12C).

La variación de forma explicada por el PC_2 está relacionada con la espina neural. En general, la espina neural puede ser o más estrecha en su parte dorsal y alargada, teniendo un aspecto más afilado o más corta y ancha. La orientación se mantiene en ambos casos prácticamente dorsal (Fig. 4.12D, 4.12E y 4.12F). Además de lo descrito previamente, en las vértebras de la C5 a la D2, hay un cambio asociado en la hipapófisis: las vértebras con espinas más estrechas tienen la hipapófisis orientada cranealmente mientras que las vértebras con espinas más anchas tienen la hipapófisis orientada más ventralmente. En las vértebras de la C7 a la D2, además, las vértebras con espinas más estrechas parecen, en general, relativamente más estrechas que las vértebras con espinas más anchas.

Con respecto a la distribución las dos principales familias de *Crocodylia* en el morfoespacio, existen diferencias morfológicas entre aligatóridos y cocodrílidos como se ha visto previamente para el conjunto de las vértebras (ver análisis discriminante;

apartado 1.1. Variación en cocodrílidos y aligatóridos). Para establecer si estas diferencias son significativas, se han realizado los análisis discriminantes para cada vértebra por separado. En todas las vértebras hay diferencias significativas entre las dos familias (para la distancia Procrustes y T^2 ; $p < 0,01$, 100 permutaciones).

En las vértebras C3 y C4, los aligatóridos tienen espinas neurales relativamente más anchas y orientadas más caudalmente e hipapófisis relativamente más pequeñas que los cocodrílidos que, además, tienen el cuerpo y el cóndilo orientado más dorsalmente que los aligatóridos.

De la C5 a la C7 la orientación del cuerpo y el cóndilo sigue siendo más dorsal en cocodrílidos que en aligatóridos y además, su espina neural es relativamente más larga y estrecha. La hipapófisis se orienta más cranealmente en aligatóridos que en cocodrílidos y, a partir de la C6, es también relativamente más grande (al contrario que sucedía en la C3 y C4). De la C8 a la D2, no hay diferencias en la orientación del centro y el cóndilo (menos en la D2, donde la diferencia citada se invierte, siendo la orientación del cóndilo más dorsal en aligatóridos que en cocodrílidos). Al igual que en las anteriores, la hipapófisis es relativamente más grande y está orientada más cranealmente en aligatóridos que en cocodrílidos. Finalmente, la diapófisis está orientada más dorsalmente en cocodrílidos que en aligatóridos (Fig. 4.13). Estas diferencias entre las familias se detectan en la variación morfológica que muestra el PCA para cada posición vertebral.

Los resultados obtenidos contradicen la descripción de Hoffstetter y Gasc (1969) en la que se aseveraba que, entre las vértebras de *Crocodylia*, la orientación caudal de la espina neural de la C3 es más pronunciada en la familia *Crocodylidae*. Nuestros resultados indican que la orientación caudal de la espina neural de la C3 es más pronunciada en los aligatóridos que en los cocodrílidos. Esto, a la par, corrobora que los análisis cuantitativos aquí desarrollados son capaces de capturar detalles que pasarían desapercibidos en descripciones cualitativas (*de visu*).

En *Gavialoidea*, no se puede describir la morfología vertebral ya que la familia sólo está representada por un ejemplar subadulto. Este ejemplar se caracteriza por tener las vértebras de la C3-C7 con la espina neural con orientación caudal, el cóndilo orientado dorsalmente y la hipapófisis de orientación ventral mientras que de la C8-D2, la espina tiene una orientación más dorsal y la hipapófisis, más craneal. Por tanto, la morfología vertebral de *G. gangeticus* se aproxima más al patrón de variación de los cocodrílidos.

En conjunto, los cocodrílidos comparten un patrón de forma entre sus vértebras (y similar al de *Gavialoidea*): la hipapófisis (tamaño y orientación) y la orientación de la espina no varían a lo largo de la columna. Por el contrario, en aligatóridos, las vértebras centrales de la columna cervical varían con respecto a las anteriores, cambiando la orientación y tamaño de espina neural y la hipapófisis y la orientación del cóndilo.

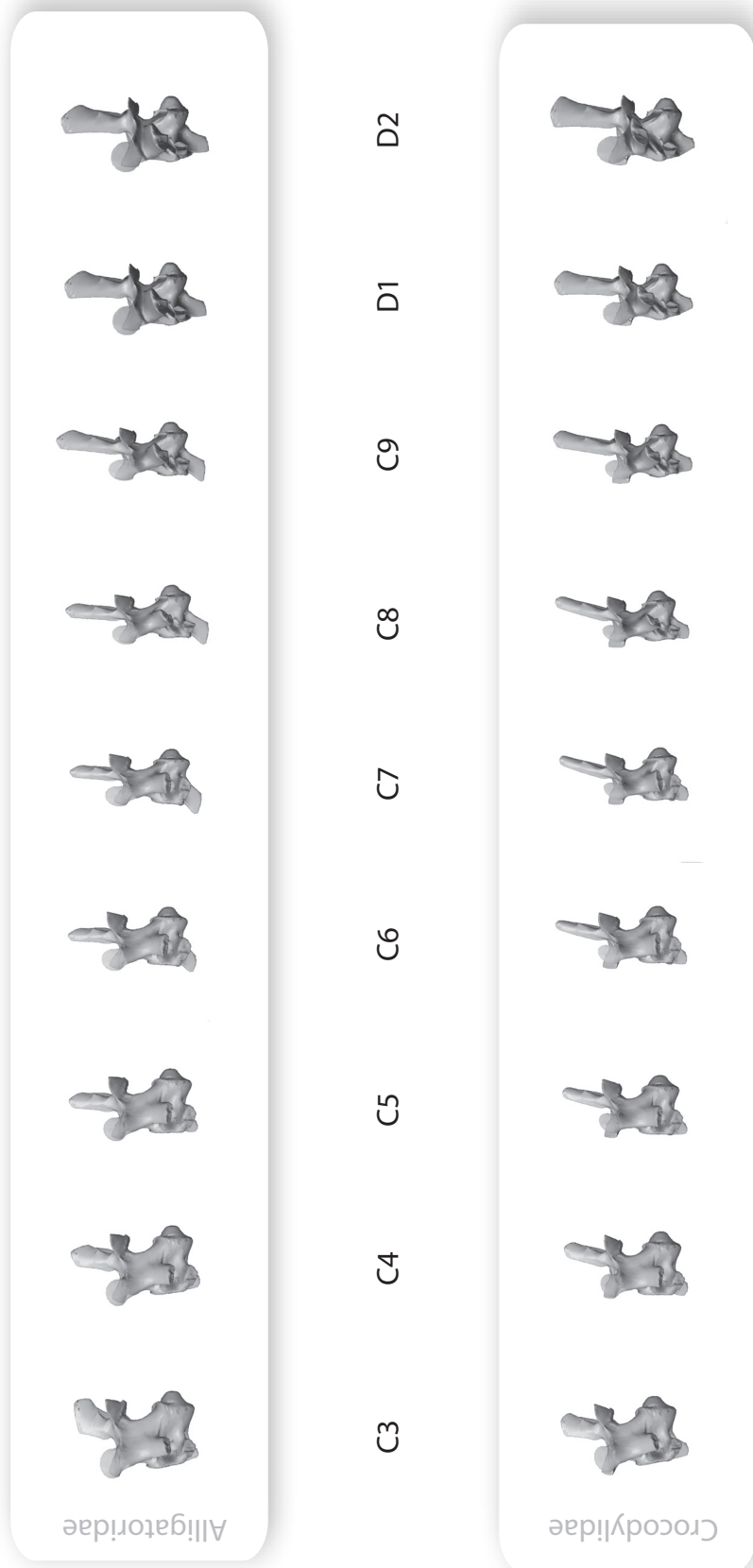


Figura 4.13. Diferencias entre familias para cada posición vertebral.

3. EL TAMAÑO EN LAS VÉRTEBRAS CERVICALES

El tamaño vertebral aumenta a lo largo de la columna desde las vértebras más craneales (C3) a las más caudales (D2) (Fig. 4.14). Las vértebras más craneales (de la C3-C6) tienen un tamaño menor que la media mientras que el tamaño de las más caudales (C8-D2) es mayor que la media. El tamaño de la C7 corresponde con el tamaño medio de las vértebras de una columna.

Sin embargo, se ha detectado un problema metodológico a la hora de usar el tamaño del centroide. Por definición, esta variable escalar es la raíz cuadrada de la suma de las distancias cuadradas entre los landmarks de cada configuración (Bookstein, 1991). Por tanto, si hay variaciones localizadas y grandes entre landmarks, éstas pueden sesgar el tamaño del centroide, aumentándolo artificialmente. Por ejemplo en nuestro caso, la diapófisis aumenta mucho su longitud lateral a lo largo de la columna, lo que aumenta la distancia de los landmarks que definen la faceta tubercular con respecto al centro de la configuración general (Fig. 4.2A). Esto se traduce en un tamaño del centroide mayor, aunque la vértebra no sea más grande. De hecho, eliminando los landmarks correspondientes a la diapófisis, las primeras vértebras (de la C3-C6) siguen teniendo un tamaño menor que la media, con un tamaño creciente del centroide entre ellas. Sin embargo, las más caudales (incluida la C7) son más grandes que la media pero el tamaño del centroide deja de aumentar en la C9, pasando a mantenerse constante y con variabilidad en la D1 y D2 (Fig. 4.15). Así, en las vértebras más caudales la variación morfológica de la diapófisis exagera las diferencias de tamaño, lo que sin duda afectará a los análisis alométricos (la correlación entre variación de forma y tamaño). No obstante, también cabe destacar que sigue existiendo una diferencia de tamaño absoluto entre el segmento más craneal y el más caudal, aunque no haya un continuo aumento de tamaño a lo largo de la columna (porque éste se estabiliza hacia las más caudales).

La variación de tamaño intra-columnar es más acusada en los especímenes más grandes que en los más pequeños (Fig. 4.16). Esto es, en los ejemplares más pequeños (e inmaduros, en el caso de la ontogenia) el rango de variación del tamaño desde la C3 a la D2 es menor que en los especímenes más grandes (y maduros). Aunque cabría esperar que los especímenes más inmaduros tuvieran las vértebras más indiferenciadas entre sí, el rango de variación morfológica entre las vértebras es prácticamente constante independientemente del tamaño del espécimen (Figs. 4.17 y 4.18).

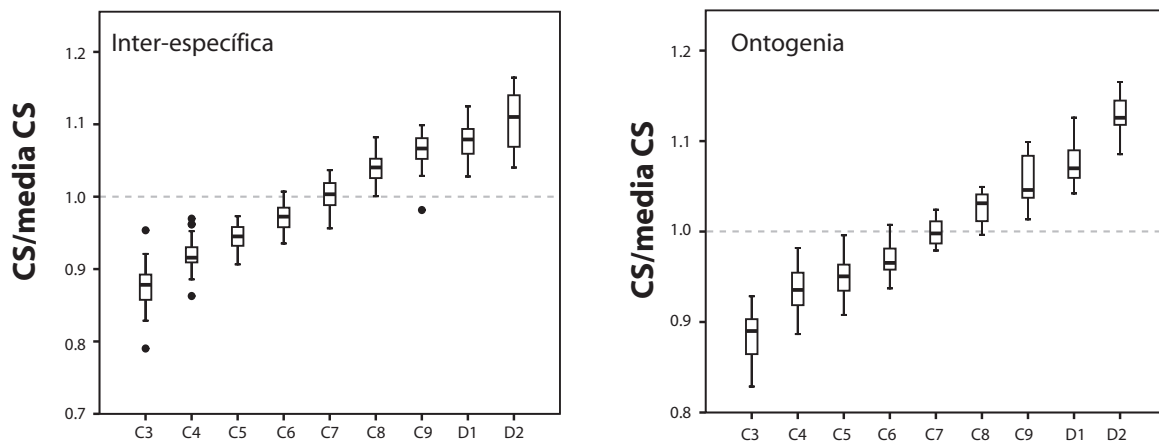


Figura 4.14. Variación del tamaño del centroide (CS) a lo largo de la columna para la muestra inter-específica (izquierda) y la ontogenia (derecha). En el eje de abcisas se representa el ratio entre el CS de cada vértebra y la media del CS para la columna a la que pertenece. Si el ratio toma valores por debajo de 1 significa que el CS es menor que la media de la columna y si toma valores por encima de 1, que es mayor.

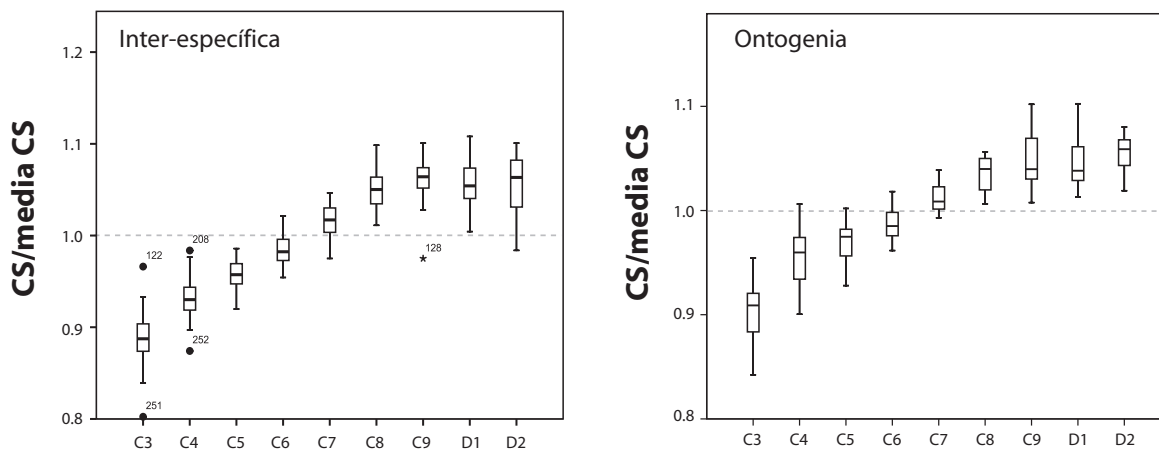


Figura 4.15. Variación del tamaño del centroide (CS) a lo largo de la columna para la muestra inter-específica (izquierda) y la ontogenia (derecha), eliminando los landmarks correspondientes a la diapófisis. En el eje de abcisas se representa el ratio entre el CS de cada vértebra y la media del CS para la columna a la que pertenece. Si el ratio toma valores por debajo de 1 significa que el CS es menor que la media de la columna y si toma valores por encima de 1, que es mayor.

Patrones alométricos: regresión

En la muestra inter-específica los resultados indican que hay una asociación alométrica significativa entre el tamaño y la variación vertebral ($p < 0,0001$), aunque el porcentaje de varianza explicado por esta variable independiente (tamaño) es relativamente bajo (7,04%). En la ontogenia, la asociación del tamaño con la forma también es significativa y explica un porcentaje de la varianza mayor ($p < 0,0001$; 11,44%).

Con respecto a las puntuaciones del vector de regresión (*regression score*; RS) en relación al tamaño, las vértebras quedan ordenadas según su posición anatómica. Las vértebras más craneales coinciden con valores negativos del RS mientras que las más caudales están hacia los valores positivos (abajo y arriba en la gráfica, respectivamente; Fig. 4.19). Pero además de esta ordenación anatómica, los especímenes quedan ordenados con respecto al tamaño (según el eje de tamaño creciente del centroide, los más pequeños a la derecha y los más grandes hacia la izquierda de la gráfica). Las vértebras, por tanto, quedan ordenadas anatómicamente en “filas” que representan a cada espécimen de manera que, comparando en conjunto los especímenes de diferente tamaño, el tamaño del centroide apenas varía a lo largo de una columna pero sí varía de un espécimen a otro (Fig. 4.20).

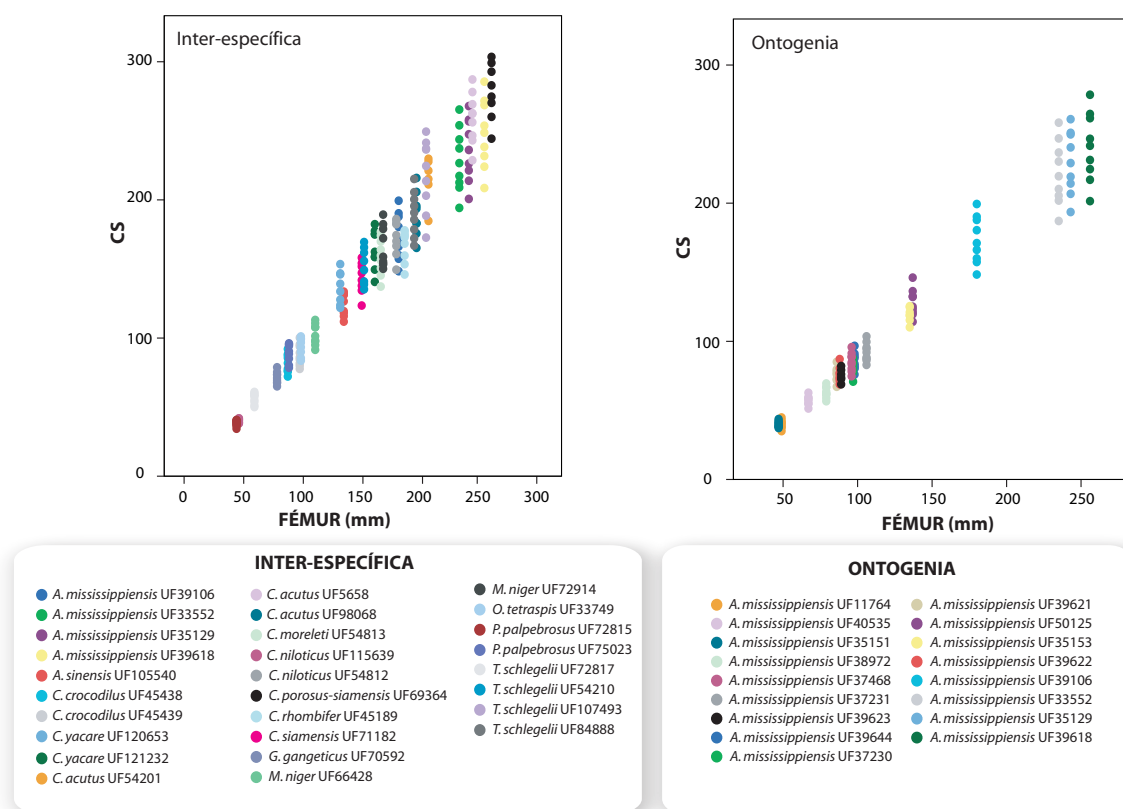


Figura 4.16. Variación del tamaño del centroide (CS) en relación al tamaño del fémur en la muestra inter-específica (izquierda) y la ontogenia (derecha). Los ejemplares más pequeños tienen un rango de variación del tamaño del centroide menor que los ejemplares más grandes.

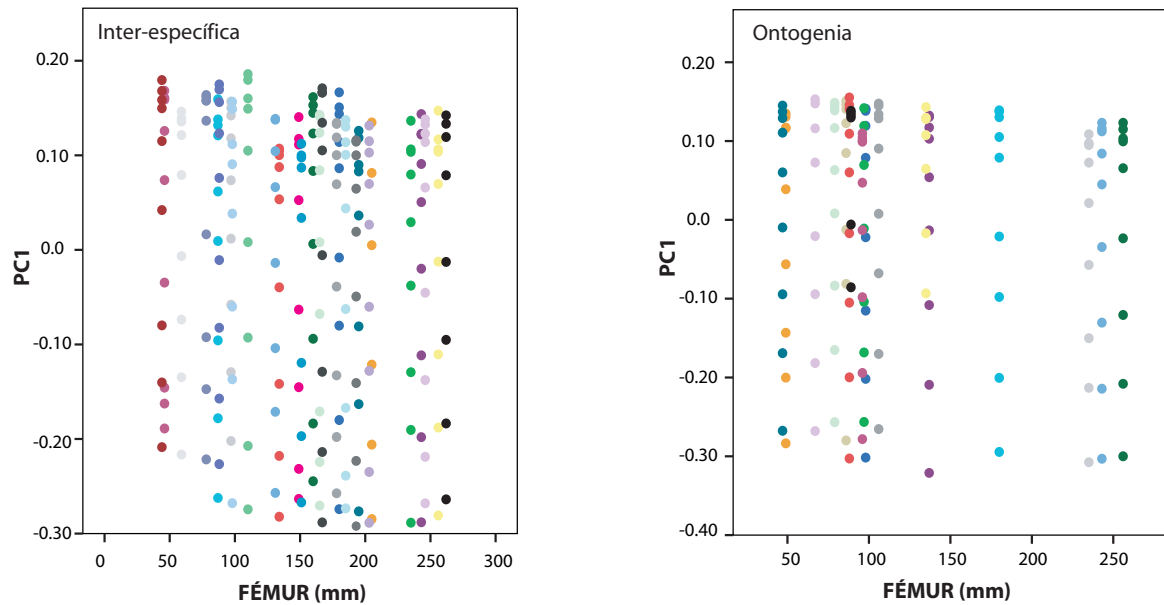


Figura 4.17. Variación contenida en el PC_1 en relación al tamaño del fémur en la muestra inter-específica (izquierda) y la ontogenia (derecha). El rango de variación es el mismo independientemente del tamaño del espécimen. Véase la Figura 4.16 para la leyenda.

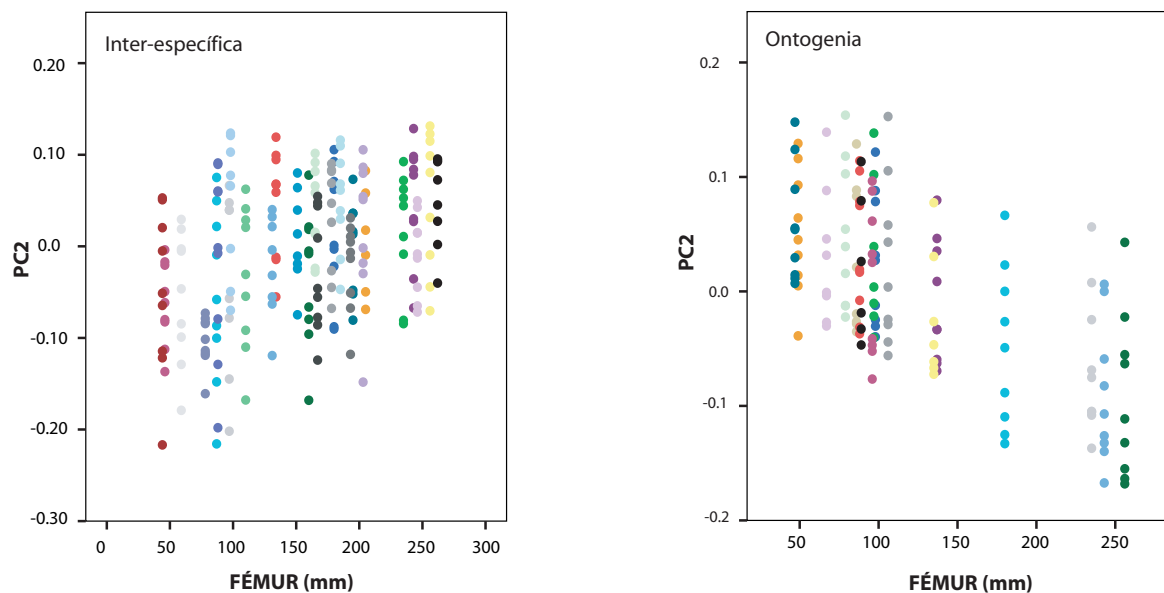


Figura 4.18. Variación contenida en el PC_2 en relación al tamaño del fémur en la muestra inter-específica (izquierda) y la ontogenia (derecha). El rango de variación es el mismo independientemente del tamaño del espécimen. Nótese que en la ontogenia, a pesar de que el rango de variación sea equivalente, las vértebras más craneales de los especímenes más grandes son similares en la forma que explica el PC_2 a las vértebras más caudales de los especímenes más pequeños. Véase la Figura 4.16 para la leyenda.

Esta gráfica tiene dos lecturas. Por un lado, si analizamos la asociación alométrica que nos indica la regresión, la predicción de la forma por el tamaño estaría asociada con el cambio de tamaño que se produce entre vértebras de la misma posición pero de distintos especímenes. Si trazamos las pendientes para cada posición vertebral, estas son prácticamente paralelas entre sí y a la tendencia media (Fig. 4.19). El cambio alométrico está relacionado con el tamaño relativo de las estructuras de la vértebra. A medida que aumenta el tamaño, la vértebra tiende a tener una espina neural más larga en relación al arco y al cuerpo vertebral. El cuerpo se hace relativamente más estrecho cráneo-caudalmente. La diapófisis aumenta su longitud horizontal y el tamaño de su faceta de articulación y se orienta más dorsalmente. La parapófisis parece no cambiar de tamaño pero su posición se hace más dorsal. Las facetas de las zigapófisis aumentan su tamaño relativo.

A pesar de que en estas gráficas también se detecta que el rango de tamaños entre las vértebras de una misma columna es mayor en los ejemplares más grandes, los rangos morfológicos también se mantienen constantes (Fig. 4.21). En este caso sucede lo mismo que para el PC₂: aunque los rangos de variación son constantes, las vértebras más craneales de especímenes

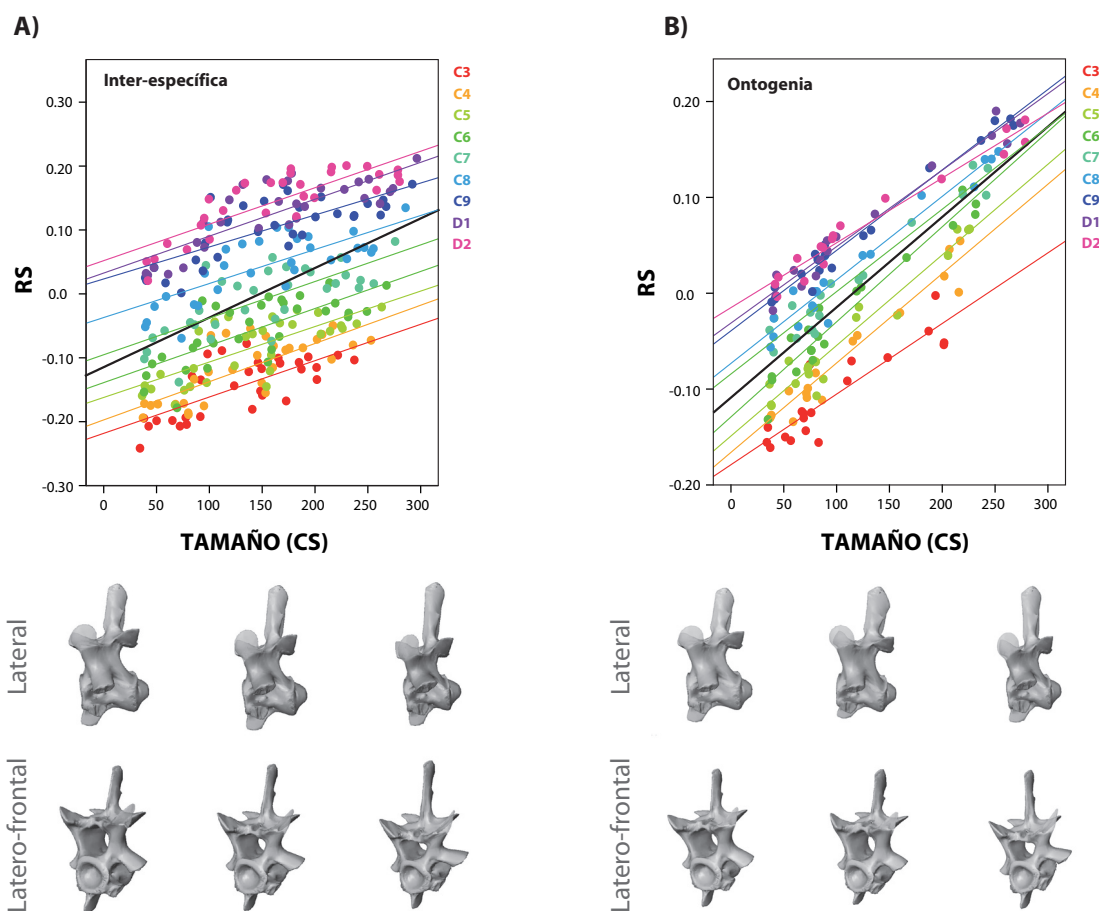


Figura 4.19. Alometría interposicional en la muestra inter-específica (A) y en la ontogenia (B). En ambos casos se presentan los diagramas de dispersión del vector de regresión (*regression score*; RS) con respecto al tamaño (CS) y los cambios de forma asociados al tamaño (abajo).

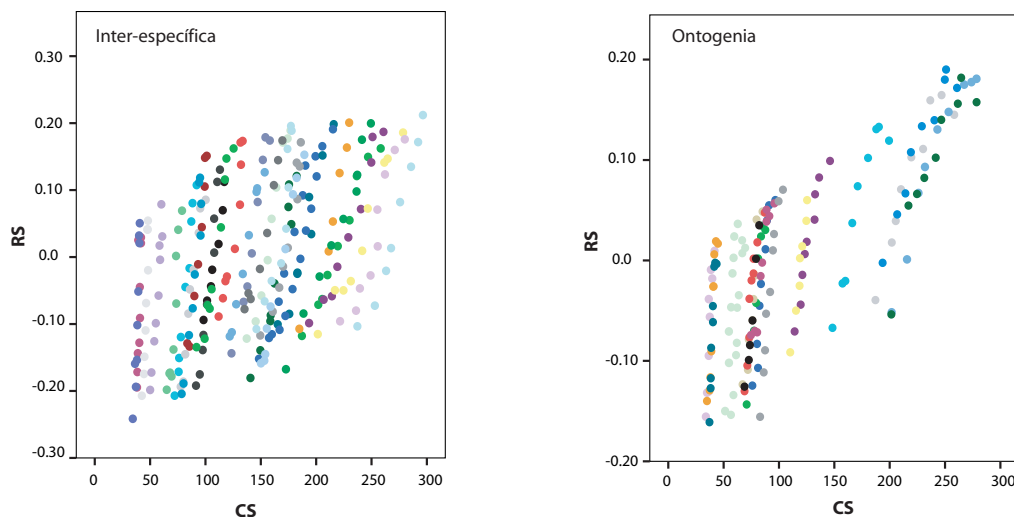


Figura 4.20. Diagrama de dispersión del vector de regresión (*regression score*; RS) con respecto al tamaño (CS). En este caso los colores indican cada individuo, no las posiciones vertebrales como en la Figura 4.19. Nótese que apenas hay diferencia en el tamaño de las vértebras de un mismo individuo.

grandes son semejantes (para la variación morfológica explicada por el RS o el PC_2) a las vértebras más caudales de especímenes pequeños.

Por otro lado, los cambios intra-columnares que se producen en un único ejemplar no reflejan el mismo patrón de alometría. Si analizamos la alometría intra-columnar en un espécimen se observa que el poder predictivo de la regresión es mucho mayor (p.e. 63,85% para el ejemplar *A. mississippiensis* UF35129) y sí que se detecta un aumento de tamaño y un cambio de forma asociado a lo largo de la columna. Las primeras vértebras (de la C3 a la C6) apenas presentan cambio de forma pero sí de tamaño (isometría) mientras que las últimas presentan una alometría caracterizada por un cambio de forma asociada al cambio de tamaño. La alometría que predice la regresión individual (es decir, la alometría intra-columnar) es similar a la variación morfológica observada en el PC_1 : la espina se hace relativamente más larga con respecto al arco y al cuerpo, la diapófisis pasa de orientación ventral a dorsal, aumenta su longitud lateral y “sube” hasta situarse a la altura de las zigapófisis, la parapófisis se hace más estrecha craneo-caudalmente y pasa a estar cerca de la sutura neurocentral y la hipapófisis aumenta su tamaño relativo y se orienta más cranealmente (Fig. 4.22).

Por tanto, existe una alometría intra-columnar, caracterizada principalmente por cambios en la diapófisis, y una interposicional, caracterizada por cambios en la anchura cráneo-caudal de la vértebra. La intra-columnar es mucho más robusta que la interposicional (es decir, el tamaño predice más porcentaje de la forma intra-columnarmente que interposicionalmente).

Las regresiones por posición vertebral también son significativas en todos los casos (entre un 12-19% en la muestra interespecífica y un 35-49% en la muestra de ontogenia; Fig. 4.23) aunque el cambio de tamaño por posición vertebral explicaría bastante menos que la alometría intra-columnar. La predicción de forma por el tamaño en los análisis individuales por posición vertebral es similar a la alometría interposicional detectada en la muestra general.

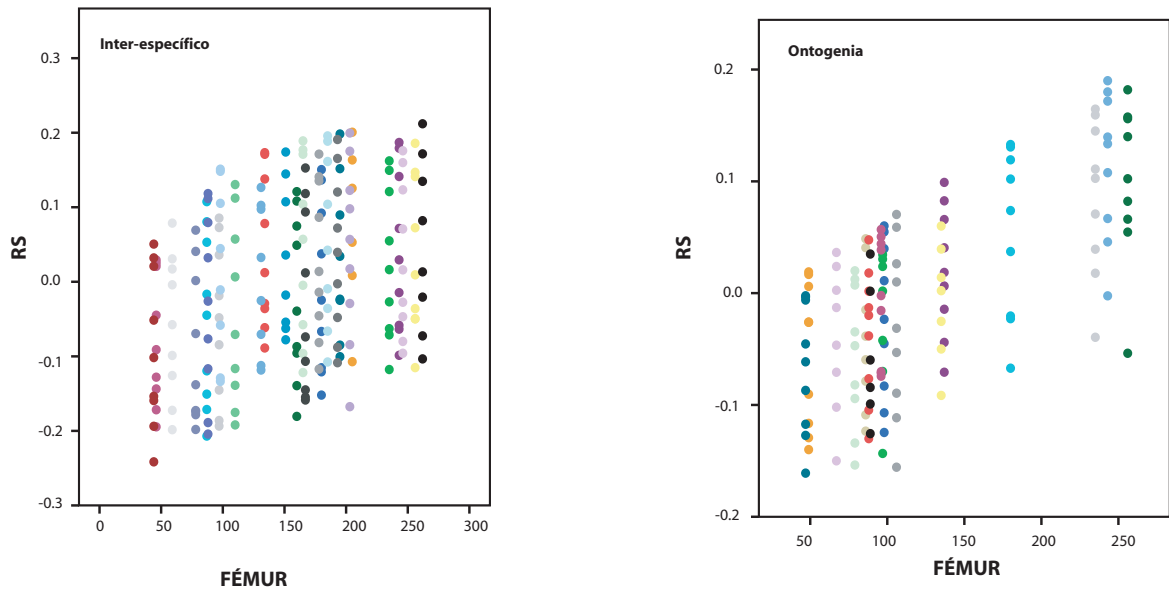


Figura 4.21. Variación contenida en el vector de regresión en relación al tamaño del fémur. El rango de variación es el mismo independientemente del tamaño del espécimen. En este caso sucede lo mismo que con el PC₂ (ver figura 4.18): las vértebras más craneales de los especímenes más grandes son similares en la forma que explica el RS a las vértebras más caudales de los especímenes más pequeños.

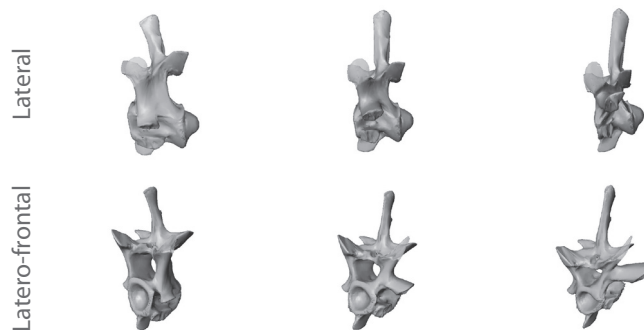
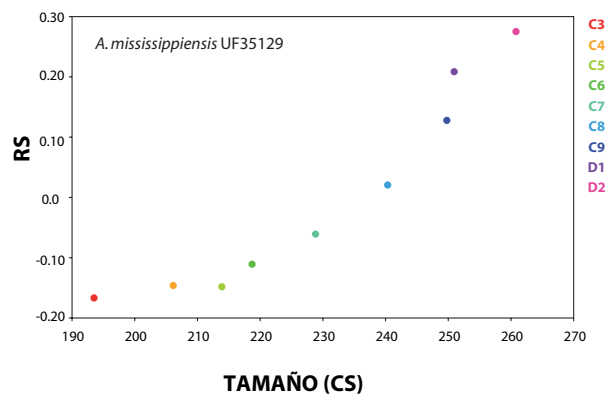


Figura 4.22. Alometría intracolumnar. Se muestra el diagrama de dispersión del vector de regresión (*regression score*; RS) con respecto al tamaño (CS) en el espécimen *A. mississippiensis* UF35129 y los cambios de forma asociados al tamaño (abajo).

Dado que la diapófisis exagera los cambios de tamaño intra-columnares, sobre todo en las vértebras más caudales, se han comprobado los patrones alométricos eliminando esta estructura del análisis. Los resultados eliminando la diapófisis muestran que los patrones de cambio siguen prácticamente idénticos para el resto de las estructuras, tanto si analizamos los patrones inter-posicionales (en ambas muestras, la inter-específica y la ontogenia) como si miramos la alometría intra-columnar. La diferencia está en que las últimas vértebras (D1 y D2) se desvían del patrón de tamaño creciente (p.ej. la D1 no es más grande que la C9). Otra diferencia es que teniendo en cuenta todos los especímenes, el tamaño explica un mayor porcentaje de la forma

eliminando la diapófisis en ambas muestras (muestra inter-específica: 8,84% frente al 7,04% con la diapófisis; muestra ontogenia: 20,59% frente al 11,44% con la diapófisis). Sin embargo, en los análisis individuales de alometría intra-columnar, el tamaño explica menos varianza si se elimina la diapófisis (*A. mississippiensis* UF 35129: 46,25%) que si se mantiene (*A. mississippiensis* UF 35129: 63,85%).

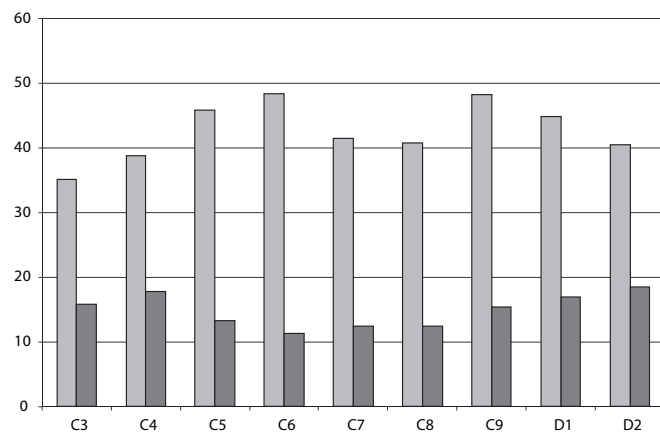


Figura 4.23. Porcentajes de la forma que explica el tamaño para cada posición vertebral en la muestra inter-específica (gris claro) y la ontogenia (gris oscuro).

DISCUSIÓN

El patrón morfológico de las vértebras cervicales en *Crocodylia*

Los análisis de variación morfológica intra-columnar en cocodrilos modernos indican que la organización fenotípica de la columna vertebral es comparable en todo el linaje. El patrón de organización inter-específico también es observable en el crecimiento de *A. mississippiensis* e implica, principalmente, diferencias en las parapófisis y diapófisis. La variación morfológica de las parapófisis y diapófisis ha de estar relacionada con la morfología de las costillas que articulan con estas estructuras, las cuales también varían secuencialmente a lo largo de la columna (Box 2).

Teniendo en cuenta la variación morfológica observada en las vértebras, los resultados presentados en este capítulo permiten discutir dos aspectos de la importancia de las costillas en la definición regional de la columna. Por una parte, los análisis cuantitativos confirman que la posición concreta de las vértebras en la columna está altamente influenciada por la morfología de las facetas de articulación con las costillas (y por tanto, muy relacionada con estas estructuras). La relación entre la serie axial y la morfología costal forma parte de la expresión de los mismos genes *Hox* que determinan la configuración regional del esqueleto axial (ver Mansfiel y Abzhanov, 2010, para el caso de los cocodrilos). Por otro lado, los resultados también señalan que dicha variación es gradual y que los límites regionales son transicionales, como muestra la similitud de las primeras vértebras dorsales a las últimas cervicales. A pesar de este carácter gradual de la variación morfológica, se pueden distinguir dos subregiones: una más craneal (de la C3-C6) y otra más caudal (de la C7-D2) que no se corresponden con la transición cervico-dorsal. Esto es, no hay un salto morfológico desde las vértebras cervicales a las dorsales sino que este salto es anterior, justo en la región donde las costillas se liberan.

Estas subregiones coinciden con las zonas donde se da la transición en el tamaño vertebral, en la parte más craneal son más pequeñas que la media mientras que en la parte más caudal, son más grandes. El segmento más craneal (de la C3 a la C6) tiene una distribución de formas vertebrales más homogénea (sobre todo en lo relacionado con las parapófisis y diapófisis) mientras que el segmento más caudal presenta una disparidad de formas vertebrales mayor (Fig. 4.2). La elevada homogeneidad morfológica de las vértebras del primer segmento del cuello concuerda con el hecho de que esta región está altamente integrada, formando una unidad prácticamente inmóvil debido al alto grado de imbricación de las costillas. La movilidad diferencial de las dos subregiones también puede asociarse a la configuración de los osteodermos del escudo nucal (al menos para *A. mississippiensis* donde está descrito con detalle; Frey, 1988a). La región nucal contiene dos pares de osteodermos

Box 2: Anatomía de las costillas

En crocodylomorfos, la forma de las costillas que articulan con las cervicales de la C3 a la C7 es bastante característica, tanto en las formas actuales como para el conjunto de especies extintas de este clado (Fig. B2.1). La porción distal de estas costillas tiene forma alargada y comprimida y es paralela al eje longitudinal de la columna. Perpendicularmente a esta porción distal, se sitúan el capítulo y el tubérculo de la costilla (Mook, 1921; Hoffstetter y Gasc, 1969). El borde posterior de la porción distal de la costilla cubre el borde anterior de la siguiente y están unidas por tejido conectivo. La íntima imbricación entre las costillas cervicales de la C3 a la C7 implica que estas vértebras tienen una movilidad reducida entre sí. Las costillas cervicales de la C8 y C9 tienen una forma transicional entre las típicas costillas cervicales y las dorsales, con el segmento costal situado como una expansión de los procesos tuberculares y capitulares, mas que perpendicularmente a ellos, como en las anteriores. Las costillas cervicales de estas dos vértebras (C8 y C9) no articulan entre ellas directamente. El cuello de los cocodrilos se mueve como un todo con respecto al tronco y obviamente, la zona de movilidad se encuentra en esta región (últimas cervicales-primeras dorsales) donde las costillas no constriñen el movimiento del cuello (Frey, 1988b; Salisbury y Frey, 2000).

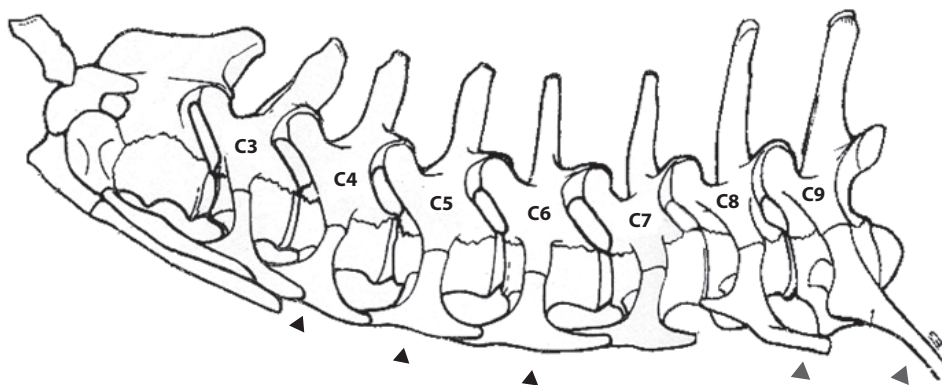


Figura B2.1. Morfología de las costillas cervicales en *A. sinensis* (modificado de Cong *et al.*, 1998). Nótese la diferencia entre las costillas más craneales (C3-C7) y las más caudales (C8-C9).

muy grandes. El par anterior (ligeramente más pequeño), va desde el borde craneal de la C4 al borde caudal de la C5 mientras que el par posterior abarca desde la vértebra C5 a la C7 (Fig. 4.24).

Estas dos subregiones además, podrían tener sentido morfogenético y guardar relación con la expresión de los genes *Hox-4* que configuran el patrón axial de la región cervical de arcosaurios. Recientemente Mansfield y Abzhanov (2010) han mostrado, en embriones de *A. mississippiensis*, que los límites de expresión que determinan los *Hoxb-4* se sitúan entre las vértebras cervicales C3 y C6, mientras que para *Hoxc-4* se ubicarían entre C5 y D1. Además, los *Hoxb-4* se expresan sólo en el esclerotomo mientras que los *Hoxc-4* se expresan también en el miotomo dorsal (que da lugar a la musculatura epiaxial). Aunque no se conoce si existe una relación directa entre estos patrones de expresión y diferencias morfológicas específicas, podrían regular algunos aspectos del patrón muscular epiaxial.

Efectivamente, estas dos subregiones presentan diferencias en las áreas de origen muscular de los distintos sistemas que componen la musculatura axial (ver Fig. 1.18 en capítulo I; Tsuihiji, 2005, 2007; Snively y Russell, 2007). Esto podría estar indicando una movilidad o un patrón de sustentación diferencial para ambas regiones. Con respecto al sistema *transversospinalis* (implicado en la flexión dorsal del cuello) la principal diferencia está en el origen del *m. spino-capitis prostaticus* de inserción directa en el cráneo. El área de origen de este músculo, en la espina neural, se hace más pequeña y dorsal desde la C6 a la C7 y llega a desaparecer en la C9. Además, el origen de los tendones del *m. tendinoarticularis* en la espina neural pasa de tener una posición anterior a dorsal desde la C6 a la C7 y a partir de esta última vértebra, justo posterior a este origen, se encuentra el origen de los tendones del *m. articulo-spinalis*. Con respecto al sistema *longissimus* (implicado en la flexión lateral

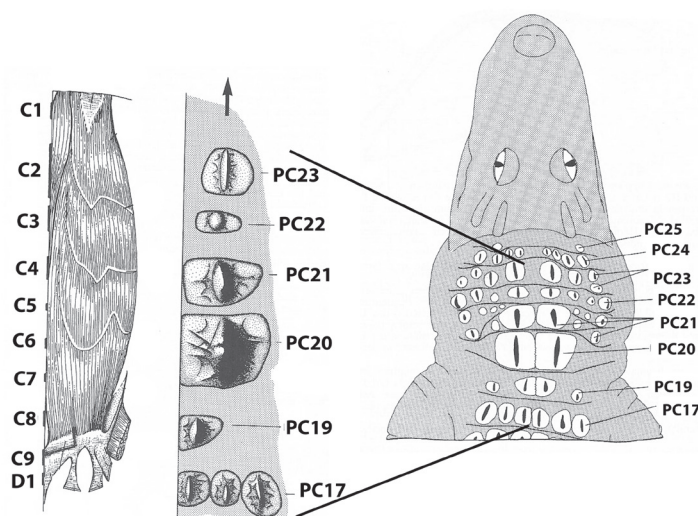


Figura 4.24. Disposición de los osteodermos de la región nugal de *A. mississippiensis*. A la derecha se muestra el cráneo y cuello de un aligátor, en el centro, un corte ampliado de la región nugal y a la izquierda, la correspondencia posicional con la disposición de las vértebras y la musculatura de la misma región. Modificado de Frey (1988b).

del cuello) a partir de la C5 el área de origen del *m. longissimus capitis superficialis* se hace más grande a costa del área del *m. longissimus profundus*. Con respecto a la musculatura hipoaxial (implicada en la flexión ventral) a partir de la C6 el *m. scalenus* tiene un área importante de origen en la parte anterior de las costillas cervicales. Las diferencias en las áreas de origen del músculo *transversoespinalis*, del músculo *longissimus* y de la musculatura hipoaxial parecen sustanciar la existencia de dos subregiones en el cuello de cocodrilos que tienen características particulares, tanto morfológicas como funcionales. Nótese en la Figura 1.18 (capítulo I), cómo dichas diferencias marcan la región comprendida entre las vértebras C3 y C6, diferenciándola de la región C6-C9. Sin embargo, el significado preciso de las diferencias en las áreas de origen muscular es difícil de interpretar y de valorar en nuestra muestra.

Los distintos procesos que afectan a la morfología vertebral (desde la expresión de los genes *Hox* a la propia relación espacial y biomecánica entre las vértebras) no actúan de manera independiente sobre cada vértebra y esto se refleja en la transición morfológica gradual a lo largo de la columna que, además, guarda relación con las costillas. El registro fósil sugiere que una vértebra del tipo torácico, con costilla, sería el modelo vertebral básico, ya que es el más extendido (Mansfield y Abzhanov, 2010). Las especializaciones vertebrales surgirían por modificaciones del estado inicial del programa de desarrollo (que implican a los genes *Hox*). Esta idea está apoyada por estudios que muestran que, en el ratón, ninguna combinación de mutantes *Hox* impide el desarrollo de los segmentos torácicos (Wellik, 2007). Por el contrario, las mutaciones *Hox* pueden impedir el desarrollo de identidades segmentarias cervicales, lumbares y sacras. El desarrollo de regiones cervicales sin costillas en aves o mamíferos sería el resultado de combinaciones específicas de activación y desactivación de los genes *Hox*.

Nuestras observaciones morfométricas son consistentes con la presencia de procesos involucrados en la diferenciación de los segmentos axiales regulados en el desarrollo, e introduce nuevas e importantes cuestiones relativas a la diferenciación morfológica de las vértebras cervicales en cocodrilos.

Variaciones del patrón: factor filogenético

A pesar de los patrones observados, los resultados también indican que la morfología vertebral del clado *Crocodylia* no es tan homogénea como previamente se ha considerado. De hecho, existe una señal que distingue la morfología en las dos principales familias del clado.

El análisis del segmento cervical permite diferenciar las fuentes de variación que presenta esta estructura seriada. En general, las diferencias entre familias se centran en el tamaño y orientación de la espina neural y la hipapófisis, la orientación de la prezigapófisis y, en algunas posiciones vertebrales, la orientación del cóndilo.

Si integramos los cambios observados podemos definir dos modelos para el clado Crocodylia: los cocodrílidos muestran cuellos caracterizados por la disposición dorsal de los cóndilos, lo que implicaría posiblemente una mayor curvatura del segmento cervical (sobre todo en las vértebras más craneales de la C3-C7). La serie muestra hipapófisis y espinas neurales relativamente alargadas en la subregión anterior cervical (C3-C6), lo que indicaría un dominio de las musculaturas asociadas con la sustentación y movimiento dorsal y lateral del cráneo, y en especial de la musculatura epaxial del cuello (Fig. 4.25). Los cráneos en cocodrílidos alcanzan tamaños relativamente mayores que en aligatóridos, y en algunos grupos los rostros llegan a tener, como en gaviales, longitudes relativas elevadas (*C. acutus*, *C. cataphractus*, por ejemplo) recibiendo el nombre de longirostros. Esta condición nunca se ha producido a lo largo de la evolución de aligatóridos (Piras *et al.*, 2009). En cambio, los aligatóridos muestran un modelo caracterizado por un cuello más rectilíneo (con cóndilos orientados horizontalmente), y un desarrollo posterior de la musculatura hipoaxial, para la región C6-D2, que guardaría relación con la longitud de las hipapófisis y su proyección craneal. Esta musculatura hipoaxial estaría más relacionada con los movimientos dorsales y ventrales del cuello.

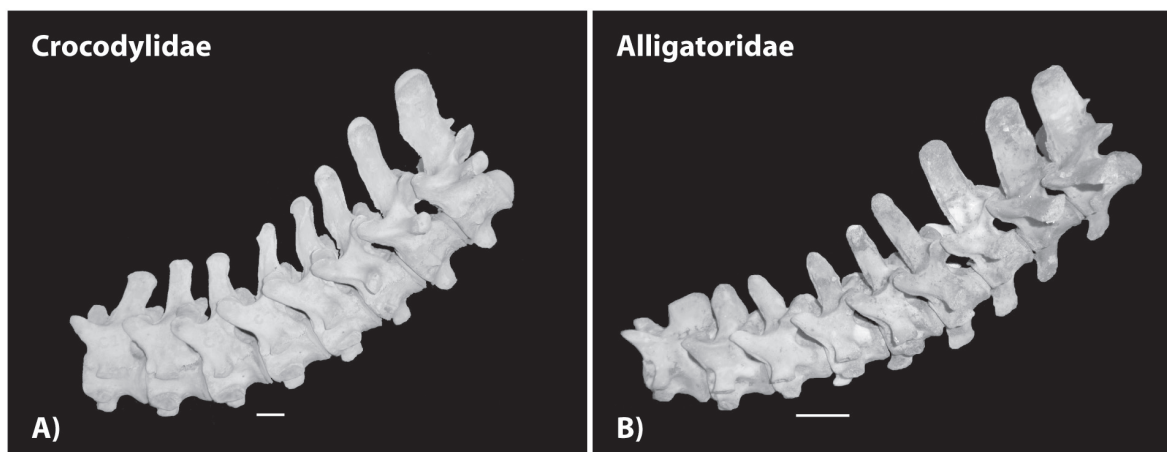


Figura 4.25. Morfología de la región cervical en A) Crocodylidae (*C. acutus*) y B) Alligatoridae (*C. crocodilus*). Nótese la mayor curvatura en cocodrílidos y la predominancia de las hipapófisis en aligatóridos. La escala en ambos casos equivale a 2 cm.

Influencia del tamaño en el patrón de la serie cervical

Los patrones alométricos indican que existen dos tipos de asociaciones entre la forma y el tamaño en las vértebras: uno intra-columnar y otro inter-posicional. El tamaño explica un porcentaje mayor de variación de forma cuando consideramos las diferencias entre las vértebras del mismo espécimen (intra-columnar) que cuando consideramos vértebras de la misma posición pero de distintos especímenes (inter-posicional). Es importante señalar que surgen ciertas limitaciones con respecto a la muestra utilizada y la metodología aplicada. En estos análisis hemos usado las vértebras como unidad comparativa pero hay que tener en cuenta la identidad de dichas vértebras como parte de una columna vertebral. Es decir, al enfrentarnos al tamaño (y por supuesto, a la variación morfológica) tenemos dos aspectos que no pueden ser analizados en conjunto: existe una variación en el tamaño de las vértebras que componen una misma columna vertebral y otra diferente, entre las vértebras que pertenecen a individuos de distinto tamaño. Al analizar la alometría asociada a la variación morfológica intra-columnar, la metodología nos limita a estudiar cada individuo por separado con lo que el número de datos se reduce significativamente (a las nueve vértebras que hemos estudiado por ejemplar). Si queremos aumentar la muestra con otros especímenes, la variación que existe entre los tamaños de los propios especímenes enmascara la variación intra-columnar. Como se ha visto, a lo largo de la columna de un individuo, las vértebras aumentan de tamaño desde las más craneales a las más caudales y este aumento de tamaño se exagera debido a la influencia geométrica de la configuración de la diapófisis, la cual aumenta su proyección lateral a lo largo de la columna. Esto implica que intra-columnarmente, el tamaño está fuertemente asociado a la variación morfológica de la diapófisis. Al eliminar dicha estructura el efecto alométrico es menor (*A. mississippiensis* UF 35129: 46,25%). Aunque se mantiene el patrón de aumento de tamaño a lo largo de la columna, las vértebras más caudales son muy similares en cuanto a su tamaño del centroide, por lo que la regresión se ajusta peor a los datos. Por lo tanto, el patrón alométrico está muy influenciado por la diapófisis, aunque no depende sólo de esta estructura. Los cambios de forma que predice el tamaño sin tener en cuenta la diapófisis son también de cambios de anchura de la vértebra (como el patrón alométrico inter-posicional).

Considerando los patrones alométricos y los efectos sobre la forma a lo largo del proceso de crecimiento, sería esperable que en los ejemplares más pequeños (y más inmaduros) las vértebras de su columna fueran más indiferenciadas entre ellas. Es decir, que el rango de variación morfológica a lo largo de la columna fuera menor. A esto hay que sumar que el rango de variación de tamaños intra-columnar es más pronunciado en los especímenes más grandes, por lo que los patrones alométricos deberían introducir un grado de variabilidad mayor. Sin embargo, como se ha visto, los análisis realizados no detectan estas diferencias en los rangos morfológicos. Esto parece indicar que la trayectoria de variación intra-columnar

detectada por el PC_1 se establece tempranamente en la ontogenia, determinando las diferencias posicionales asociadas a las apófisis entre las vértebras más craneales y más caudales. Por otro lado, el aspecto diferencial que introduce la alometría entre especímenes pequeños y grandes se puede observar en las variables que están asociadas al tamaño (PC_2 y RS; Figs. 4.19 y 4.21). Estas gráficas indican que las vértebras más craneales de los especímenes más grandes son morfológicamente similares (con respecto a la variación que explica el PC_2 o el RS, es decir, a la anchura vertebral) a vértebras de posición más caudal de especímenes más pequeños.

La alometría inter-posicional indica que dentro de la misma posición vertebral, las vértebras más grandes tienden a ser más estrechas cráneo-caudalmente que las vértebras más pequeñas (patrón común que se observa para todas las posiciones vertebrales). Las vértebras más grandes tienen la espina neural relativamente más alargada con respecto al arco neural y una hipapófisis relativamente más larga y más ancha cráneo-caudalmente en relación al cuerpo vertebral. Las superficies de articulación de las zigapófisis y de las apófisis costales (diapófisis y parapófisis) son relativamente más grandes también. Es decir, las vértebras más grandes tienen superficies relativamente más grandes de articulación y de anclaje muscular. Las vértebras más grandes parecen ‘estiradas’ por sus extremos, lo que aumenta la superficie de estructuras como la espina o la hipapófisis (principales lugares de anclaje muscular) y disminuye el tamaño relativo de otras estructuras como el arco o el cuerpo (con lo que se produce el efecto de que la vértebra parezca más estrecha cráneo-caudalmente). De esto surge una nueva cuestión ¿existe mayor variabilidad morfológica en las estructuras más externas (apófisis) con respecto a las más centrales (arco y cuerpo), que son las primeras en desarrollarse? Hay que tener en cuenta que la acción mecánica de la musculatura sobre estructuras óseas con cierto grado de plasticidad, como la espina neural o la hipapófisis, puede modificar su morfología. Si asumimos que en un ejemplar de mayor tamaño la acción muscular es más pronunciada (por tener un efecto durante un periodo de tiempo mayor en el caso de ejemplares más maduros, o por ser más potente en el caso de ejemplares que son simplemente más grandes) el efecto modelador epigenético de la musculatura modificará la vértebra, haciéndola parecer más ‘estirada’. El problema es que analíticamente no se puede distinguir entre el grado de influencia de la acción muscular sobre la morfología vertebral frente a otros factores, como los procesos asociados al crecimiento.

CAPÍTULO V

**Modelos de integración
morfológica en la región
cervical de Crocodylia**

Por su origen embrionario, estructura y función, la columna vertebral se organiza en diferentes niveles. Por un lado, podemos considerar toda la columna como un supramódulo de manera que las partes que la conforman, las vértebras, tienen que tener un alto grado de integración entre ellas. No obstante, como se ha visto en el capítulo previo, la columna vertebral es una estructura regionalizada. Esto implica que la integración morfológica entre las vértebras no tiene por qué ser constante o equivalente a lo largo de la columna. En el capítulo III se exploró si las vértebras forman un único ‘módulo’ integrado o están compuestas de varios ‘módulos’ independientes (cuerpo vertebral, arco neural, apófisis). Los resultados de dicho capítulo indicaron que, si bien las vértebras son unidades altamente integradas, los elementos que las componen presentan cierta independencia entre sí en lo que respecta a su variación. Esta independencia se expresa en diferencias en los patrones de variación morfológica descritos en el capítulo IV.

En el presente capítulo, se explorará el grado de covariación de las vértebras como unidades y su integración como parte de la columna vertebral. Teniendo en cuenta la variación morfológica gradual en la parte más craneal de la columna cervical (descrita en el capítulo IV) y la relación seriada de las vértebras en la columna, cabría esperar que las vértebras contiguas estuvieran altamente integradas (o asociadas). La hipótesis de partida, por tanto, es que las vértebras adyacentes presentarán un grado de covariación mayor que vértebras no contiguas, es decir, separadas entre sí por otras vertebras. Por otra parte, los análisis de variación morfológica desarrollados en el capítulo previo señalaban la existencia de dos subregiones en la parte más anterior de la columna (de la vértebra C3-C6 y de la vértebra C7-D2). En el presente capítulo se examinará si las vértebras de las diferentes subregiones se comportan como un ‘módulo’, en el sentido en que su variación de forma tiene una covariación más alta con la de vértebras de su propia subregión que con las del resto de la columna.

En la configuración de la columna vertebral las vértebras contiguas articulan entre sí de modo que les permite acoplarse en serie. Es decir, la parte caudal de una vértebra tiene que encajar con la parte craneal de la vértebra siguiente. Además, en su desarrollo embrionario, la mitad craneal y caudal de cada vértebra tiene distinta procedencia somítica (ver apartado 4.1.2. Desarrollo embrionario del esqueleto axial; capítulo I). En este capítulo se va a comprobar también la integridad vertebral como una unidad, comparando los patrones de covariación entre la mitad craneal y caudal de una vértebra (segmentación morfológica de la columna) o de vértebras contiguas (segmentación original somítica embrionaria).

Los análisis de integración se han realizado siguiendo el mismo esquema que en el capítulo IV, contrastando en paralelo los resultados obtenidos en la muestra inter-específica y en la ontogenia (ver apartado 1.1. Muestra de cocodrilos; capítulo II).

Los resultados indican que en la ontogenia la covariación entre las vértebras está muy influida por el tamaño mientras que en la muestra inter-específica las diferencias morfológicas entre aligatóridos y cocodrilos introducen un grado mayor de complejidad en la covariación entre las vértebras.

RESULTADOS

1. INTEGRACIÓN MORFOLÓGICA EN LA COLUMNA CERVICAL: LAS VÉRTEBRAS COMO UNIDADES

Para examinar los patrones de covariación morfológica entre las vértebras como unidades se han realizado análisis de *Two-blocks partial least squares* (2B-PLS; Rohlf y Corti, 2000). Este procedimiento se basa en la construcción de nuevas variables (las dimensiones de covariación) que son combinaciones lineales de las variables originales y explican la máxima covariación entre ellas. Cada dimensión de covariación está compuesta por dos ejes, uno por cada bloque de variables originales. En el presente capítulo, las variables originales son cada par de conjuntos de landmarks correspondientes a dos vértebras

Para el presente análisis se ha dividido la muestra original del conjunto de vértebras según la posición vertebral (igual que en los análisis de variación morfológica de las vértebras en el apartado 2; capítulo IV). De esta manera, cada subconjunto de datos contiene la información de todos los especímenes para una posición vertebral concreta (p.ej. la C3). Esto se ha repetido para la muestra inter-específica y para la ontogenia y los análisis han sido llevados a cabo por separado en cada una de dichas muestras. Para examinar los patrones de covariación morfológica entre las vértebras, se han aplicado los análisis 2B-PLS sobre las coordenadas Procrustes de cada posición vertebral por pares. Esto es, se ha calculado la covariación entre la vértebra C3 con la C4, la C3 con la C5, y así con todos los pares posibles. La hipótesis nula de que los conjuntos de variables son completamente independientes se ha comprobado mediante test de permutación (1000 permutaciones; $P=0,001$). Finalmente, para obtener una medida del grado de asociación general entre los pares de vértebras, se ha comparado el coeficiente *RV*.

Patrones de asociación

Tanto en la muestra inter-específica como en la de la ontogenia de *A. mississippiensis*, la primera dimensión de covariación es significativa, por tanto, se rechaza la hipótesis nula de que los conjuntos de variables son completamente independientes ($p < 0,0001$; Tablas 5.1 y 5.2). Esta primera dimensión explica entre un 50-75% de la covariación entre las variables originales en la muestra inter-específica y un 86-92%, en la ontogenia. Esto es, en la ontogenia, la primera dimensión explica prácticamente la totalidad de la covariación entre las variables originales mientras que, comparativamente en la muestra inter-específica, aunque la primera dimensión explica un alto porcentaje de la covariación, parte de la covariación queda explicada en otras dimensiones. Debido al gran número de análisis y para simplificar la interpretación de los resultados, no hemos tenido en cuenta el resto de dimensiones (que además explican un porcentaje bajo de la covariación).

	C3	C4	C5	C6	C7	C8	C9	D1	D2
C3		0,8491	0,6769	0,5894	0,553	0,5775	0,6668	0,6939	0,6981
C4	0,8491		0,796	0,6785	0,5983	0,6008	0,6811	0,7045	0,6498
C5	0,6769	0,796		0,8185	0,7302	0,7364	0,6636	0,6596	0,5784
C6	0,5894	0,6785	0,8185		0,8882	0,788	0,6817	0,6307	0,5607
C7	0,553	0,5983	0,7302	0,8882		0,872	0,7156	0,6136	0,5927
C8	0,5775	0,6008	0,7364	0,788	0,872		0,8299	0,7081	0,6471
C9	0,6668	0,6811	0,6636	0,6817	0,7156	0,8299		0,8242	0,7632
D1	0,6939	0,7045	0,6596	0,6307	0,6136	0,7081	0,8242		0,859
D2	0,6981	0,6498	0,5784	0,5607	0,5927	0,6471	0,7632	0,859	

Tabla 5.1. Coeficientes *RV* para cada par de vértebras analizado en la muestra inter-específica. Este coeficiente expresa el grado de asociación entre los pares y toma valores entre 0 y 1, siendo 0 si los dos bloques están completamente incorrelados y 1 si uno de los conjuntos de variables difiere del otro únicamente por rotación, reflejo, escalado o traslación. Las covariaciones más altas se dan en los pares adyacentes. La covariación no disminuye a medida que se alejan los pares comparados sino que tiende a aumentar (véase los patrones representados por las barras azules). La tabla es simétrica pero se han mantenido los valores en ambas mitades para que sea posible observar las diferencias de valores a lo largo de la región cervical.

	C3	C4	C5	C6	C7	C8	C9	D1	D2
C3		0,8883	0,8461	0,915	0,8582	0,8787	0,8477	0,8558	0,8615
C4	0,8883		0,8685	0,8915	0,859	0,8736	0,862	0,8784	0,8493
C5	0,8461	0,8685		0,8798	0,8692	0,857	0,8641	0,8559	0,8661
C6	0,915	0,8915	0,8798		0,9127	0,9175	0,8978	0,9179	0,8865
C7	0,8582	0,859	0,8692	0,9127		0,9129	0,9405	0,9294	0,9032
C8	0,8787	0,8736	0,857	0,9175	0,9129		0,9377	0,9066	0,8914
C9	0,8477	0,862	0,8641	0,8978	0,9405	0,9377		0,9355	0,9165
D1	0,8558	0,8784	0,8559	0,9179	0,9294	0,9066	0,9355		0,9229
D2	0,8615	0,8493	0,8661	0,8865	0,9032	0,8914	0,9165	0,9229	

Tabla 5.2. Coeficientes *RV* para cada par de vértebras analizado en la ontogenia. Todas las vértebras presentan un grado de asociación alto y equivalente. La tabla es simétrica pero se han mantenido los valores en ambas mitades para que sea posible observar las diferencias de valores a lo largo de la región cervical.

En la muestra inter-específica los índices R^2 (que miden el grado de asociación general entre los pares de variables) muestran que la máxima covariación tiene lugar entre vértebras contiguas, lo cual era esperable debido a la íntima relación anatómica que existe entre vértebras adyacentes. Sin embargo, el grado de asociación no disminuye de forma continua cuando comparamos vértebras más alejadas entre sí (Tabla 5.1). Además, en la ontogenia los índices R^2 muestran que el patrón es diferente que cuando se analizan las asociaciones a una escala inter-específica. En la ontogenia, todos los pares comparados tienen grados de asociación equivalentes, con valores superiores a los que muestran los máximos en la muestra inter-específica ($R^2 > 0,8$; Tabla 5.2).

En los análisis de las dos muestras (inter-específica y ontogenia), los diagramas de dispersión indican que la covariación entre las vértebras es alta y lineal en todos los casos (Fig. 5.1A y 5.1B). Los extremos positivo y negativo de dicha asociación lineal nos permiten definir el patrón de asociación morfológica.

En el caso de la muestra inter-específica, hacia un extremo las vértebras tienden a ser más alargadas cráneo-caudalmente, con la espina neural relativamente más corta que hacia el otro extremo, donde las vértebras tienden a ser más cortas cráneo-caudalmente, con la espina neural relativamente más larga (Fig. 5.1A). Dentro de este esquema general, hay particularidades en la asociación dependiendo de la posición vertebral:

- En las más craneales (C3-C5), cuando la espina tiende a ser relativamente más corta también está orientada caudalmente y la hipapófisis es relativamente más pequeña mientras que hacia el otro extremo, la espina neural es relativamente más larga, orientada dorsalmente y la hipapófisis es relativamente más grande (Fig. 5.2A).
- En las más caudales (C6-D2), vértebras con espinas relativamente más cortas se asocian con hipapófisis orientadas cranealmente mientras que vértebras con espinas relativamente más largas se asocian con hipapófisis orientadas ventralmente (no hay diferencias de tamaño, como sucede en las más craneales, sino sólo de orientación; Fig. 5.2B). En las dorsales (D1-D2) además de este patrón, cuando la espina es relativamente más pequeña, la diapófisis está orientada más ventralmente y, en la D2, es también relativamente más larga. Por el contrario, en estas vértebras, cuando la espina es relativamente más grande, la diapófisis está orientada más dorsalmente y, en la D2, es relativamente más corta (Fig. 5.2C)

Esta asociación de formas es muy similar a las diferencias por familias observadas para cada posición vertebral (apartado 2; capítulo IV).

En la ontogenia de *A. mississippiensis* la asociación de formas vertebrales es más simple, equivalente al patrón general descrito para la muestra inter-específica. En un extremo de la asociación las vértebras son más largas cráneo-caudalmente, con la espina neural

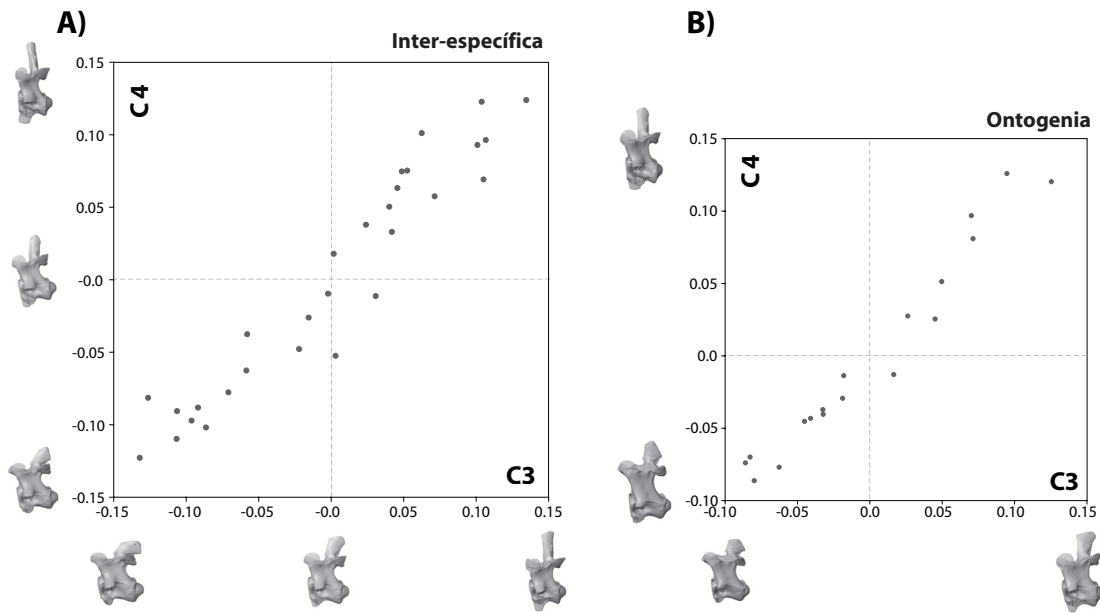


Figura 5.1. Diagramas de dispersión de los vectores de la primera dimensión que explica la máxima covariación entre los pares de vértebras comparados. Cada dimensión está compuesta por dos vectores, uno por cada bloque de datos original comparado (es decir, uno por cada vértebra). En este caso, se representan los análisis realizados entre las vértebras C3 y C4, pero este esquema básico se repite en todos los demás pares analizados. En cada diagrama, las imágenes indican la asociación de formas a lo largo de los ejes. **A)** Diagrama de los vectores de la primera dimensión de covariación entre C3-C4 para la muestra inter-específica. **B)** Diagrama de los vectores de la primera dimensión de covariación entre C3-C4 para la ontogenia de *A. mississippiensis*.

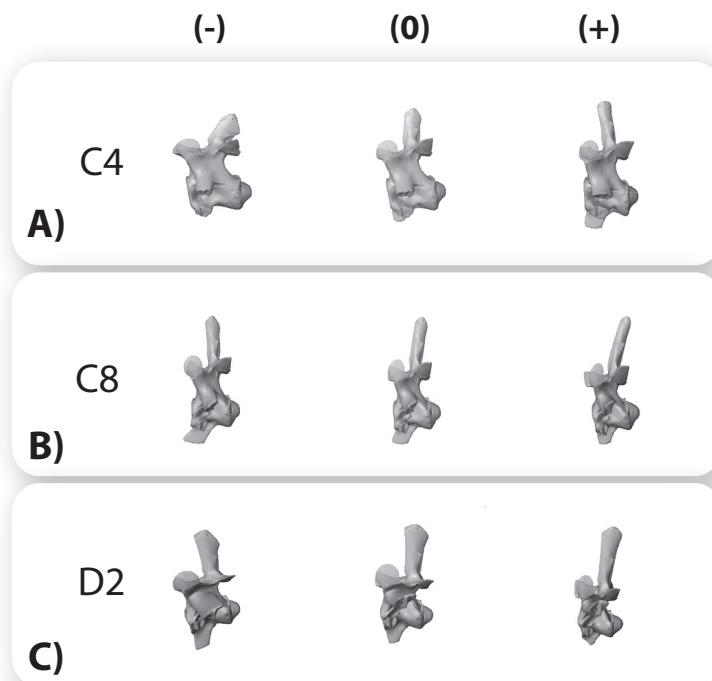


Figura 5.2. Asociación de formas particulares en cada segmento de la región cervical en la muestra inter-específica. **A)** Asociación de formas en la región C3-C5. **B)** Asociación de formas en la región C6-C9. **C)** Asociación de formas en la región D1-D2.

relativamente más corta y la hipapófisis más pequeña mientras que para el extremo opuesto la vértebra es más corta cráneo-caudalmente, con la espina neural relativamente más larga y la hipapófisis más grande (Fig. 5.1B). La diferencia con la muestra inter-específica (y que simplifica la asociación en la ontogenia) es que no existen las particularidades regionales descritas previamente, sino que este es el patrón generalizado para todas las vértebras de la región analizada.

Ordenación de los especímenes en el diagrama de dispersión:

La distribución de los ejemplares en los diagramas de dispersión en la muestra inter-específica indica que hay dos tipos de dispersión principales, y otro que se podría considerar intermedio entre los dos (Tabla 5.3):

- *Modelo 1:* Hay una asociación lineal y continua donde no hay una distribución por familias (Fig. 5.3A). Hacia el extremo positivo de la asociación se sitúan la mayor parte de los cocodrilidos y todos los especímenes del género *Alligator* (*A. mississippiensis* y *A. sinensis*). Hacia los valores negativos están *G. gangeticus* (que suele situarse en el extremo más negativo de la asociación), la mayoría de los aligatóridos y dos especímenes de cocodrilidos (*C. niloticus* UF115639 y *T. schlegelii* UF72187; ambos son los ejemplares más inmaduros de los representantes de su especie en la muestra). Aunque esta distribución básica se mantiene, en alguno de los pares comparados en vez de ser una asociación lineal y continua se forman dos grupos bien definidos. En estos casos, *G. gangeticus* está incluido en la nube de aligatóridos, no está situado en el extremo de la distribución (Fig. 5.3B).
- *Modelo 2:* Hacia los valores positivos se encuentran los cocodrilidos junto con *G. gangeticus* y hacia los valores negativos los aligatóridos. (Fig. 5.3C).
- *Modelo 3:* Existe también un tercer tipo de distribución donde se distinguen bien ambas familias (aligatóridos hacia el extremo negativo y cocodrilidos hacia el positivo; Fig. 5.3D) pero la distribución de los especímenes es más similar a la descrita en el modelo 1.

Con respecto a la ontogenia, los individuos más pequeños e inmaduros se caracterizan por la asociación de formas vertebrales más alargadas cráneo-caudalmente mientras que los ejemplares más grandes se corresponden con el patrón opuesto (vértebras más alargadas dorso-ventralmente; Fig. 5.1B). Esto es interesante, pues es equivalente al patrón alométrico descrito en el capítulo IV.

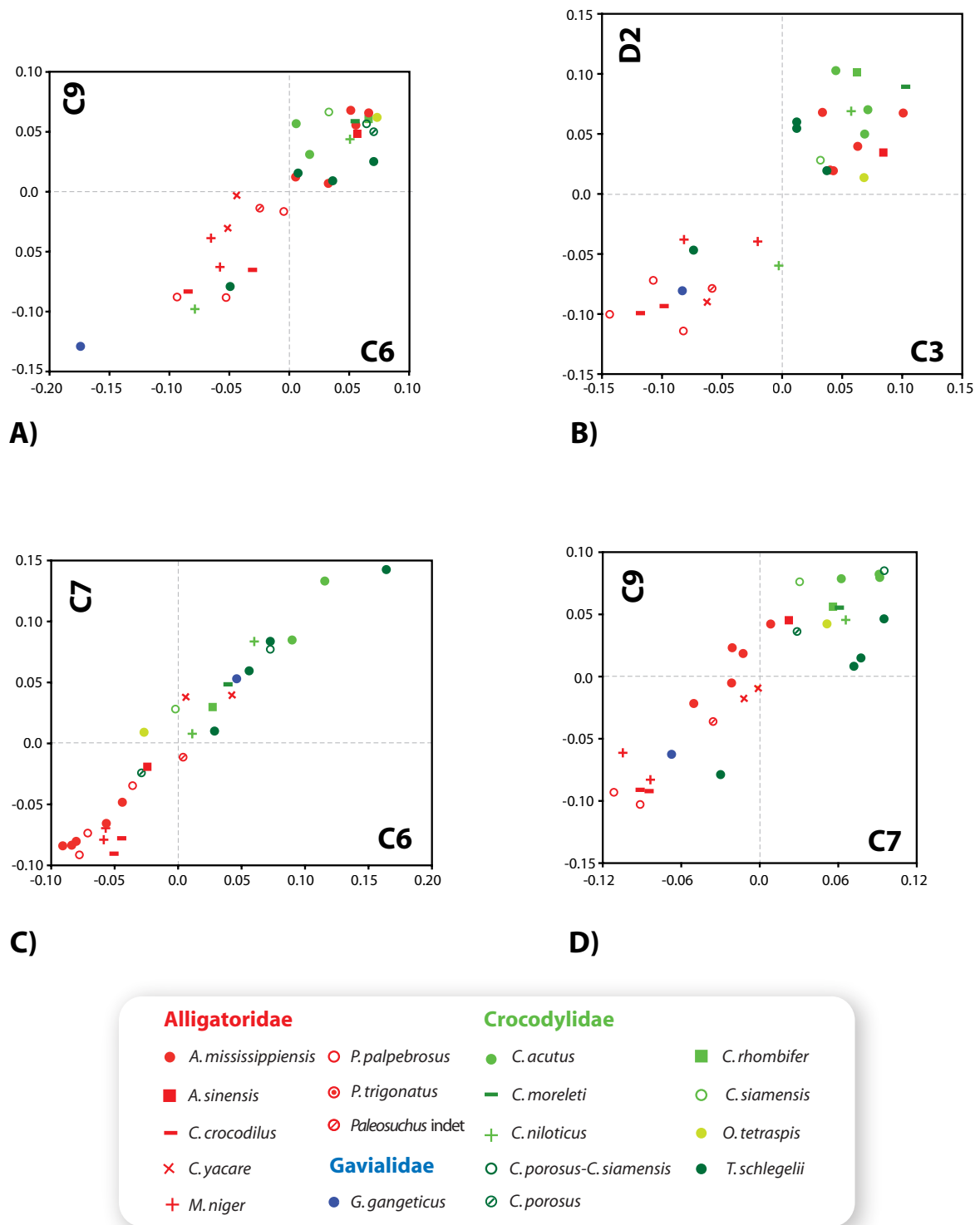


Figura 5.3. Tipos de ocupación de los morfoespacios de covariación. **A)** Modelo 1. En el extremo positivo de la asociación se encuentran la mayoría de los cocodrílidos con los especímenes del género *Alligator* mientras que hacia el extremo negativo están la mayoría de los aligatóridos, los cocodrílidos más inmaduros (*C. niloticus* UF115639 y *T. schlegelii* UF72187) y *G. gangeticus*. **B)** Modelo 1. La distribución es similar a A) pero los dos grupos están bien definidos. **C)** Modelo 2. La ocupación del morfoespacio segrega a los aligatóridos hacia los valores negativos y a los cocodrílidos, junto a *G. gangeticus*, hacia los positivos. **D)** Modelo 3. La distribución de los especímenes en el morfoespacio es similar a la descrita para el modelo 1 pero las familias quedan segregadas como en el modelo 2.

Tamaño y maduración

Como se ha mencionado previamente, los patrones de dispersión de los especímenes en los diagramas de covariación para la muestra inter-específica muestran dos ordenaciones básicas: una relacionada con las diferencias entre las familias Alligatoridae y Crocodylidae (modelo 2) y otra donde las especies de ambas familias aparecen mezcladas (modelo 1; Fig. 5.3). El que se dé un tipo u otro de distribución en cada análisis no está relacionado con el grado de covariación entre los pares de vértebras (ver coeficientes RV en Tabla 5.3). Para comprobar si hay alguna relación entre la distribución de los especímenes y el tamaño o el estado de maduración, se ha calculado la correlación entre los vectores de la primera dimensión de covariación de cada análisis y estas dos variables (la variable que se ha tomado para estimar el tamaño es la longitud del fémur) mediante análisis de regresión lineal. Los resultados indican que la correlación entre los vectores de covariación es mayor con el tamaño que con la maduración (Fig. 5.4A). La correlación entre el tamaño y los vectores de covariación varía dependiendo del par de vértebras considerado, con lo que existen diferentes patrones para cada vértebra. Por ejemplo, el patrón de correlación para la C6 muestra que la asociación con el tamaño es alta en las vértebras más craneales, disminuye hacia la parte central (C6-C8) y vuelve a aumentar hacia las más caudales (Fig. 5.4A). Si el modelo de distribución tipo 1 estuviera determinado por el tamaño o la maduración, cabría esperar que en los pares donde se da este tipo de distribución, la correlación de los vectores con las variables mencionadas fuera mayor que en los pares donde la distribución está marcada por la segregación entre familias (modelo 2; Fig. 5.3). Sin embargo, los resultados muestran que no hay una correspondencia evidente entre el grado de correlación con el tamaño o la maduración y el modelo de distribución de los especímenes (Tabla 5.3).

Los resultados también muestran que existe un patrón diferente de correlación entre los vectores de covariación y el tamaño dependiendo de la familia (Fig. 5.4B). En aligatóridos, aproximadamente todos los vectores de covariación tienen una correlación equivalente con el tamaño ($\sim R^2 > 0,6$) salvo los pares centrales (es decir, las asociaciones entre las vértebras C6, C7 y C8) donde la correlación es muy baja ($\sim R^2 < 0,3$). Este patrón es muy similar al general descrito previamente (Fig. 5.4A). Por el contrario, los cocodrílidos presentan un grado de correlación muy bajo con el tamaño en los pares más craneales (de la vértebra C3 a la C6; $\sim R^2 < 0,3$) mientras que cualquier par que incluye una vértebra más caudal se correlaciona altamente con el tamaño ($\sim R^2 > 0,6$). Con respecto a la maduración, la correlación es baja salvo para los cocodrílidos en las vértebras más caudales (C9-D1; $\sim R^2 > 0,5$).

Por lo tanto, en aligatóridos la correlación de los vectores de covariación con el tamaño es alta en las vértebras más craneales y más caudales pero no en la zona transicional entre regiones, mientras que en cocodrílidos, la correlación es alta en las vértebras más caudales.

En la ontogenia, como cabría esperar, la correlación con el tamaño ($\sim R^2 > 0,9$) y con la maduración ($\sim R^1 > 0,85$) es muy alta en todos los pares.

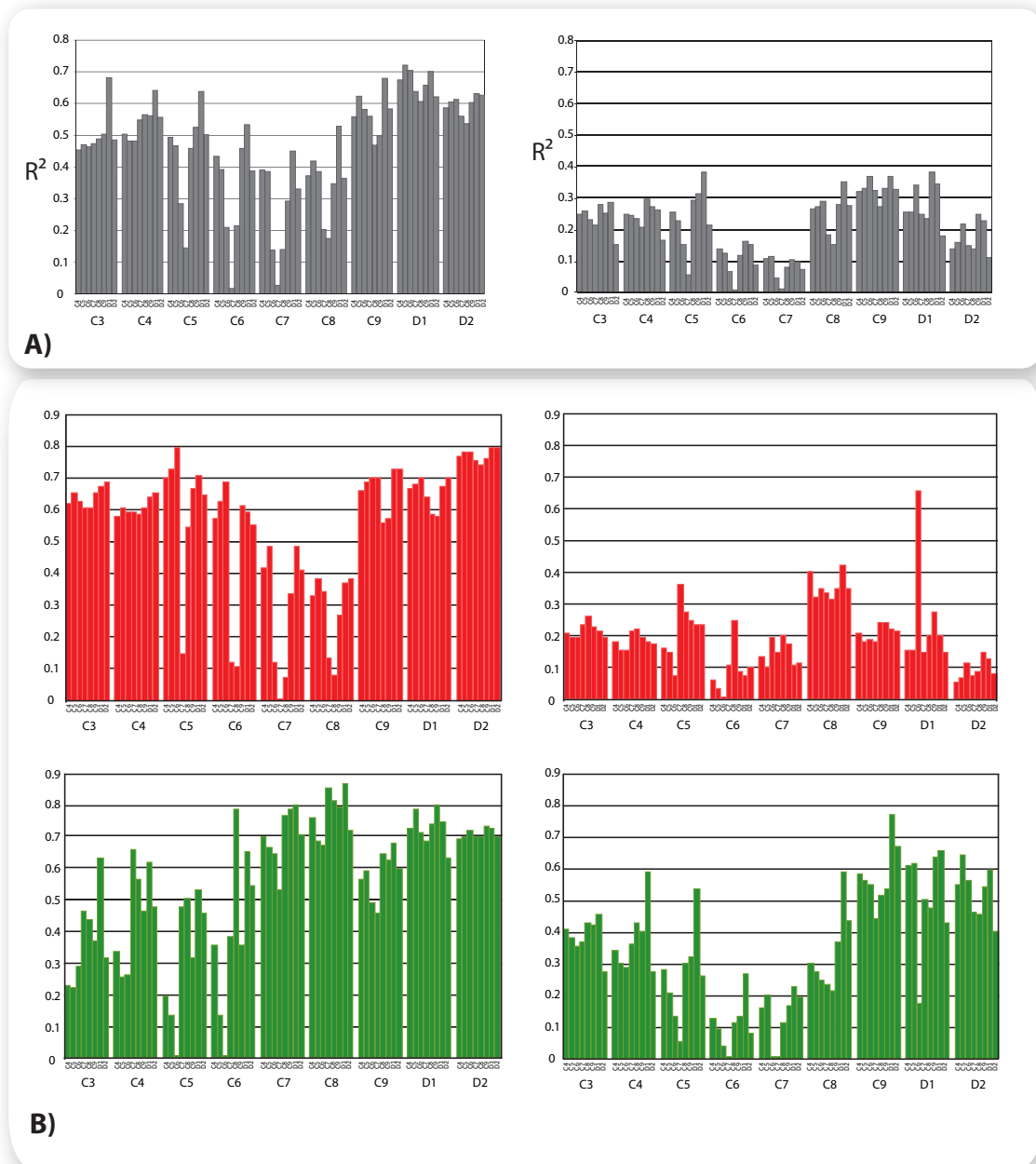


Figura 5.4. Correlación (R^2) entre los vectores de la primera dimensión de covariación de cada par de vértebras con el tamaño (izquierda) y la maduración (derecha). Como se ha realizado un 2B-PLS para todos los pares de vértebras existe, por ejemplo, un vector C3 diferente procedente de cada análisis. Es decir, hay un vector C3 para la comparación entre C3-C4, otro para la C3-C5, etc. En este diagrama las barras están ordenadas de tal manera que se presenta, en primer término, los vectores resultantes de la comparación de la primera vértebra (C3) con todas las demás y así sucesivamente. La altura de la barra indica la correlación entre el correspondiente vector con el tamaño (izquierda) o la maduración (derecha). **A)** Correlación general. **B)** Correlación por familias, en rojo aligatóridos y en verde cocodrílidos. Nótese los distintos patrones de correlación en las familias; el de los aligatóridos es similar al general.

	C3	C4	C5	C6	C7	C8	C9	D1	D2
C3									
C4	0,8491								
C5	0,6769	0,796							
C6	0,5894	0,6785	0,8185						
C7	0,553	0,5983	0,7302	0,8882					
C8	0,5775	0,6008	0,7364	0,788	0,872				
C9	0,6668	0,6811	0,6636	0,6817	0,7156	0,8299			
D1	0,6939	0,7045	0,6596	0,6307	0,6136	0,7081	0,8242		
D2	0,6981	0,6498	0,5784	0,5607	0,5927	0,6471	0,7632	0,859	

Tabla 5.3. Coeficientes RV de covariación para cada par de vértebras en la muestra inter-específica. En negrita están resaltados los valores más altos mientras que en rojo se indican los más bajos. El código de colores indica el tipo de modelo de ocupación del morfoespacio para cada par: morado = modelo 1; naranja = modelo 2 (familias); verde = modelo 3. Nótese que no existe correspondencia entre el tipo de ocupación y el grado de asociación.

2. INTEGRIDAD VERTEBRAL: MITADES CRANEAL Y CAUDAL

Para comprobar el grado de integración de las vértebras se han comparado los patrones de covariación entre las mitades craneal y caudal de cada una. Para cada espécimen, la configuración de landmarks inicial se ha dividido en dos bases de datos independientes: una con los landmarks de la mitad craneal de las vértebras y otra con los de la mitad caudal (Fig. 5.5). Los landmarks correspondientes a la diapófisis y parapófisis no se han tenido en cuenta en estos análisis ya que no participan directamente en la articulación cráneo-caudal de las vértebras y su procedencia somática no es clara (en el caso de la parapófisis; ver apartado 1.1.2. Desarrollo embrionario del esqueleto axial; capítulo I).

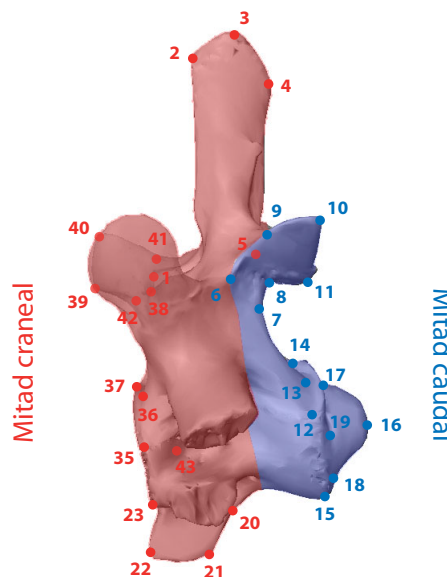


Figura 5.5. División de la configuración inicial de landmarks en las mitades craneal (landmarks rojos) y caudal (landmarks azules). Se ha eliminado la diapófisis y parapófisis para estos análisis.

Mediante análisis 2B-PLS se han analizado los patrones de covariación de estos dos subconjuntos. En primer lugar, se ha calculado el grado de asociación de la mitad craneal y caudal de cada vértebra, es decir, considerando la segmentación morfológica de la columna. En segundo lugar, se ha calculado el grado de asociación de la mitad caudal de una vértebra con la mitad craneal de la siguiente, es decir, considerando la segmentación somítica (por su origen embrionario) o funcional de la columna (dado que son las mitades que están en articulación directa entre sí; Fig. 5.6).

Los resultados indican que ambos patrones presentan covariaciones estadísticamente significativas y muy altas en todos los casos (Tabla 5.4) La columna vertebral, por tanto, presenta un alto grado de integración, tanto si se observan los segmentos vertebrales morfológicos como si se analizan los segmentos funcionales o somíticos originales.

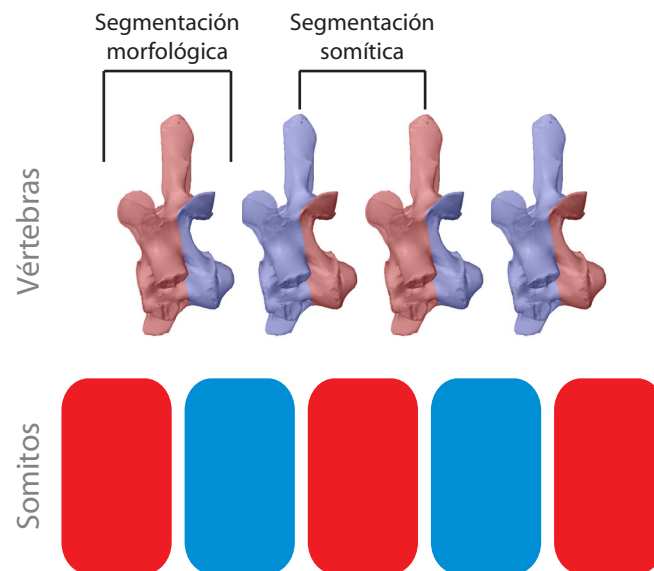


Figura 5.6. Segmentación vertebral/segmentación somítica Por su origen embrionario y su configuración morfológica final, en la columna vertebral se pueden considerar dos tipos de segmentación: la segmentación morfológica típica determinada por las unidades vertebrales o la segmentación somítica, donde cada mitad de una vértebra pertenece a somitos diferentes.

Especimen	Segmentación vertebral		Segmentación funcional	
	Coefficiente <i>RV</i>	p-valor	Coefficiente <i>RV</i>	p-valor
<i>A. mississippiensis</i> UF39106	0,8649	<0,0001	0,8608	0,001
<i>A. mississippiensis</i> UF 33552	0,8654	<0,0001	0,8891	<0,0001
<i>A. mississippiensis</i> UF 42548	0,8095	0,001	0,8732	<0,0001
<i>A. mississippiensis</i> UF 35129	0,8502	<0,0001	0,9327	<0,0001
<i>A. mississippiensis</i> UF 39618	0,8227	<0,0001	0,8959	<0,0001
<i>A. sinensis</i> UF105540	0,8059	0,001	0,8322	0,002
<i>C. crocodilus</i> UF45438	0,8735	<0,0001	0,7913	0,002
<i>C. crocodilus</i> UF45439	0,902	<0,0001	0,8677	0,001
<i>C. yacare</i> UF121232	0,568	0,042	0,4744	0,156
<i>C. acutus</i> UF56580	0,7735	0,001	0,9131	<0,0001
<i>C. moreleti</i> UF54813	0,9338	<0,0001	0,9281	<0,0001
<i>C. niloticus</i> UF115639	0,8837	<0,0001	0,8708	0,002
<i>C. niloticus</i> UF54812	0,7806	<0,0001	0,8659	<0,0001
<i>C. rhombifer</i> UF45189	0,8866	<0,0001	0,9261	<0,0001
<i>G. gangeticus</i> UF70592	0,7612	0,001	0,6843	0,013
<i>M. niger</i> UF66428	0,8105	0,004	0,7872	<0,0001
<i>M. niger</i> UF72914	0,5139	0,057	0,6693	0,014
<i>P. palpebrosus</i> UF72815	0,7504	0,001	0,6402	0,027
<i>P. palpebrosus</i> UF75020	0,8573	<0,0001	0,8883	<0,0001
<i>P. palpebrosus</i> UF75023	0,8938	<0,0001	0,7837	<0,0001
<i>Paleosuchus</i> indet	0,7924	<0,0001	0,7221	0,013
<i>T. schelegelii</i> UF72817	0,871	0,001	0,8027	<0,0001
<i>T. schelegelii</i> UF107493	0,9627	0,001	0,7959	<0,0001
<i>T. schelegelii</i> UF84888	0,9249	<0,0001	0,8027	0,012

Tabla 5.4. Resultados de los análisis 2B-PLS entre las mitades craneal y caudal de las vértebras. Los análisis que no son estadísticamente significativos se señalan en rojo.

DISCUSIÓN

Integración morfológica en la columna cervical

La columna vertebral representa un caso peculiar para su estudio como una entidad modular. Por su origen, desarrollo, estructura y función puede ser considerado, sin duda, un módulo. Sin embargo, está compuesto de unidades, las vértebras, con cierto grado de independencia entre sí (ver capítulos III y IV). Los patrones de asociación estadística que muestran los análisis indican que existe un alto grado de covariación entre las vértebras que componen la columna. No obstante, estos patrones no concuerdan con las asunciones previas acerca del grado de integración de los pares adyacentes, o la existencia de distintas subregiones en la columna. Las diferencias entre los patrones de la muestra inter-específica y la ontogenia implican que no hay un patrón de asociación generalizado para la columna. Por un lado, las vértebras adyacentes presentan un grado de covariación mayor sólo en la muestra inter-específica. Si el patrón de integración vertebral respondiera a la relación espacial entre las vértebras como se hipotetizó previamente, entonces este patrón no debería ser diferente en la ontogenia. Por otra parte, no hay diferencias entre el grado de asociación de las vértebras que componen las subregiones detectadas en el capítulo IV.

Los resultados claramente sugieren que existen otros factores que inducen a la covariación morfológica. En la ontogenia, la asociación entre los pares está altamente influida por el tamaño y refleja el patrón alométrico: las vértebras más pequeñas se caracterizan por ser relativamente más anchas y achatadas mientras que las vértebras más grandes son relativamente más estrechas y alargadas. En el caso de la muestra inter-específica, se observa una variación regional que se debe a diferencias morfológicas taxonómicas, es decir, entre las familias.

Los patrones de covariación morfológica (Figs. 5.1A y 5.2) indican que las asociaciones de forma son equivalentes a las diferencias detectadas entre las familias Alligatoridae y Crocodylidae (ver apartado 2; capítulo IV). Por tanto, sería esperable que en los diagramas de covariación de la muestra inter-específica se diera una distribución diferencial entre dichas familias. Nuestros resultados muestran que esto sucede en algunos casos (modelos 2 y 3; Fig. 5.3C y 5.3D). Sin embargo, existe un tercer tipo de modelo donde los especímenes se localizan formando dos grupos, aunque estos grupos no se corresponden con las familias (modelo 1; Fig. 5.3A y 5.3B). Los resultados señalan que este tipo de agrupación no está directamente asociada al tamaño o al grado de maduración. Es decir, los grupos no están constituidos por ejemplares más pequeños y más inmaduros frente a ejemplares más grandes y maduros. No obstante, existe cierta relación entre el tipo de distribución y la maduración de los especímenes. El grupo situado en un lado de las gráficas de dispersión

(izquierda; Fig. 5.3A) está formado por la mayoría de los aligatóridos, por los ejemplares más inmaduros entre los cocodrílidos (*C. niloticus* UF115639 y *T. schlegelii* UF72187) y por *G. gangeticus* que también está en un estado de maduración temprano. El grupo situado a la derecha está formado por la mayoría de cocodrílidos (incluido un *O. tetraspis* UF33749 inmaduro) y entre los aligatóridos, por *A. mississippiensis* y *A. sinensis* (todos en estados de maduración avanzados). Aunque nuestros datos son insuficientes para confirmarlo, dichas características de la distribución podrían ser un reflejo de las distintas tasas de crecimiento y maduración de cada familia. Los diferentes patrones de correlación entre el tamaño y la maduración con los vectores de covariación por familias también parecen sustentar la hipótesis propuesta. De hecho, las diferencias en los patrones de crecimiento se reflejan en la morfología y el tamaño craneal, donde los aligatóridos presentan una morfología craneal ‘menos adulta’ que los cocodrílidos (Piras, 2007). Nuestros resultados parecen indicar que los aligatóridos presentarían una variabilidad mayor en sus tasas de crecimiento. Según esto, algunos aligatóridos tendrían una tasa de crecimiento ralentizada, ya que con un cierre de suturas avanzado tienen una morfología correspondiente a los especímenes inmaduros de cocodrílidos. Las especies a las que les sucede esto están dentro del grupo de los caimanes, caracterizados por patrones de crecimiento particulares dentro de Crocodylia, con especies neoténicas (Brochu, 1995; Monteiro y Soares, 1997; Monteiro *et al.*, 1997; Piras, 2007). Por otro lado, otros aligatóridos (género *Alligator*) tendrían tasas de crecimiento más similares a las de los cocodrílidos.

Un caso particular entre los cocodrílidos sería el de *O. tetraspis*. Estando en un estadio temprano de maduración, se sitúa entre los especímenes más maduros, es decir, según esto su crecimiento estaría acelerado. Esto concuerda la propuesta de Piras (2007) de una morfología craneal pedomórfica de *Osteolaemus* con respecto a *Crocodylus*, ya que una tasa acelerada de crecimiento favorecería la retención de caracteres juveniles en los primeros.

Aparte de la escasez de datos y de más estudios que permitan corroborar o rechazar esta hipótesis, hay que tener en cuenta que en nuestra muestra no estamos teniendo en cuenta el dimorfismo sexual (que también podría presentar patrones de crecimiento y maduración diferenciales; Bonan *et al.*, 2008), y que la evaluación de la madurez de los ejemplares mediante el patrón de cierre de las suturas neurocentrales es, en realidad, poco preciso. En cualquier caso, todo apunta a que las tasas de crecimiento y maduración no son generales para Crocodylia, sino que existen patrones concretos diferentes dependiendo de la familia o de características específicas.

Como se ha visto, en aligatóridos la correlación de los vectores de covariación con el tamaño es alta en las vértebras más craneales y más caudales pero no en la zona de transición entre las subregiones (C6-C8). En los cocodrílidos, sin embargo, la correlación es alta en las vértebras más caudales. La interpretación de estos resultados es compleja, ya que lo que

estamos analizando en este caso es la relación del tamaño con variables (los vectores de covariación) que resultan de la combinación de las variables originales (las coordenadas de forma de las vértebras). Es decir, examinamos la correlación del tamaño con los vectores de la dimensión de covariación máxima entre la forma de un par de vértebras que, obviamente, es muy específico dependiendo del par comparado. Además, como se ha visto en el capítulo IV, el tamaño es un factor importante que afecta a la morfología vertebral a distintos niveles, lo que hace muy complejo su estudio como variable aislada. Sin embargo, sí podemos resaltar que el tamaño influye de distinta manera en la covariación entre las vértebras según la familia de la que se trate (aunque no existan diferencias de tamaño directas entre las vértebras de las familias). Con los datos disponibles no podemos determinar cómo se relacionan directamente estos distintos patrones con la morfología vertebral, pero constituyen otro factor añadido implicado en las diferencias entre las familias en las subregiones definidas en el capítulo IV.

El patrón general de covariación relaciona por un lado, vértebras que tienden ser más alargadas cráneo-caudalmente con espinas neurales más cortas, y por otro lado, vértebras más estrechas cráneo-caudalmente, con espinas neurales más largas. Este patrón es equivalente al patrón alométrico, el cual indica que las vértebras más pequeñas tienden a presentar una tipología más ancha y con espinas más cortas, mientras que las vértebras de mayor tamaño tienden a caracterizarse por ser más estrechas y con espinas más alargadas. En general, los pares de vértebras cuya morfología tiende a estar más correlacionada con el tamaño son los que incluyen las vértebras de regiones distales, es decir, más caudales o las más craneales. Sin embargo, los que relacionan pares vertebrales regionalmente más centrales (C6-C8) están poco correlacionados con el tamaño (Fig. 5.4A). A partir de la vértebra C6 al patrón general de covariación, se le añade variación en orientación de la hipapófisis (con una orientación más craneal o más ventral). La variación en la orientación de la hipapófisis es patente en aligatóridos, cuyas vértebras centrales se caracterizan por hipapófisis orientadas cranealmente. Sin embargo, esto no sucede en los cocodrílidos, donde las hipapófisis de las vértebras centrales apenas cambian, con respecto a las demás vértebras. La variación en la hipapófisis de las vértebras centrales de aligatóridos no está relacionada con el patrón alométrico, lo que sugiere una posible causa a que sus pares centrales estén menos correlacionados con el tamaño.

Integridad vertebral

Con respecto a la covariación de las mitades craneales y caudales de las vértebras, los resultados indican que la covariación es muy alta y similar, tanto si analizamos la segmentación morfológica de la columna (las vértebras) como si estudiamos la segmentación funcional o somítica (las mitades de vértebras contiguas que articulan entre sí; Fig. 5.6). Esto

posiblemente es un reflejo la complejidad estructural de la columna, la cual está construida según una jerarquía de niveles de integración morfológica.

En el capítulo III se proponía una hipótesis de modularidad congruente con el origen somítico de cada mitad vertebral. En esta hipótesis se comprobaba si la mitad craneal de la vértebra, por un lado, y la mitad caudal, por otro, podían considerarse diferentes módulos, ya que embrionariamente proceden de distintos somitos. Interpretamos que ambas mitades no pueden considerarse módulos independientes, es decir, que cada vértebra es un todo cohesivo aunque provenga de una separación regional en el embrión. Aunque los resultados de la covariación de ambas mitades vertebrales llevados a cabo en el presente capítulo puedan parecer contradictorios con las consideraciones con respecto a la modularidad del capítulo III, en realidad la información aportada por ambos análisis es complementaria. En el caso de la modularidad lo que estamos comprobando es el grado de relativa independencia entre las dos mitades vertebrales, mientras que en los análisis de covariación lo que analizamos es la integración entre ambas mitades. Existe un alto grado de covariación entre las mitades que proceden del mismo somito (es decir, entre la mitad caudal de una vértebra y la mitad craneal de la siguiente) pero esto no se refleja en que esas dos mitades puedan ser consideradas módulos independientes, dada su también alta integración como parte de una misma vértebra.

CAPÍTULO VI

**Modelos morfológicos en
el esqueleto apendicular
anterior de Crocodylia**

¿Hasta qué punto es conservador el esqueleto de *Crocodylia*? Históricamente, el esqueleto apendicular y de las cinturas del linaje de los cocodrilos modernos ha sido considerado conservador ya que todos los clados que lo componen (*Alligatoridae*, *Crocodylidae* y *Gavialidae*) presentan patrones morfológicos y funcionales equivalentes. La principal diferencia entre el *crown-group* de *Crocodylia* y sus parientes más cercanos se basa en el tamaño proporcional entre las extremidades anteriores y posteriores (*i.e.*, robustez y longitud de los huesos largos; Brochu, 1999). Sin embargo, dentro del *crown-group* hay aparentemente un amplio grado de homoplasia en las extremidades anteriores y posteriores. Esta morfología conservadora parece incompatible con la evolución de *Crocodylomorpha*, que está marcada por una serie de novedades del autópodo anterior y la cintura pectoral (Benton y Clark, 1988; Müller y Alberch, 1990; Buscalioni *et al.*, 1995). En efecto, en la base del *crown-group* *Crocodylia* tienen lugar cambios drásticos que modifican la postura esquelética e involucran un comportamiento locomotor nuevo y más versátil (Frey, 1988a; Salisbury *et al.*, 2006). Además, es probable que dichas modificaciones esqueléticas supusieran una reorganización de la arquitectura esquelética y de las interrelaciones físicas entre el esquelético apendicular y pectoral y la caja torácica. En otras palabras, la cintura pectoral y la extremidad de los cocodrilos podría no ser tan conservadora en términos morfológicos, y por tanto más variable filogenéticamente de lo que frecuentemente se ha asumido.

Hasta la fecha, cualquier afirmación sobre las transformaciones morfológicas a lo largo de la evolución de *Crocodylia* se ha basado fundamentalmente en observaciones cualitativas. El objetivo del presente capítulo es comprobar en qué medida es conservador el esqueleto apendicular en *Crocodylia* desde un punto de vista cuantitativo. Para ello, se han evaluado los patrones de variación morfológica de cada elemento y los de covariación entre elementos de la cintura pectoral y la extremidad anterior en la muestra inter-específica de cocodrilos modernos usando morfometría geométrica en 3D. Para entender los procesos implicados en la covariación entre elementos se propone una hipótesis de integración morfológica (Olson y Miller, 1958; Smith, 1996; Cheverud, 1996; Lieberman *et al.*, 2000). Concretamente, dicha hipótesis de correlación implicaría una disposición novedosa de los elementos de la cintura y la extremidad debido a la emergencia de nuevos patrones de correlación entre los elementos estudiados en el nodo *Crocodylia*. Las implicaciones del modelo se discuten en el marco filogenético de los cocodryliformes, de modo que, a lo largo del análisis, los resultados se comparan con los caracteres discretos habitualmente utilizados en la filogenia de *Crocodylia*. Para ello, se ha usado como referencia los caracteres definidos por Brochu (*op. cit.*) para el conjunto de taxones extintos y vivos de *Crocodylia*.

Con el fin de contrastar los modelos de integración entre los elementos del esqueleto apendicular anterior en *Crocodylia*, se han analizado también los patrones de covariación en la ontogenia de *A. mississippiensis*. Para ello se ha estudiado previamente los patrones alométricos dinámicos de cada elemento. El análisis del tamaño se ha hecho extensivo al conjunto de taxones estudiados caracterizando así los patrones alométricos inter-específicos. Con ello queremos conocer si el tamaño guarda relación con la morfología de los elementos y de este modo tratar de caracterizar los posibles patrones de convergencia para el conjunto de *Crocodylia*. Es decir, ¿es el tamaño la clave de la supuesta convergencia en cocodrilos?

RESULTADOS

1. PATRONES DE VARIACIÓN MORFOLÓGICA

Todos los elementos comparten características comunes de variación de la forma a lo largo de ambos ejes del PCA (Figs. 6.1-6.5). La variación principal a lo largo del PC₁ muestra un gradiente en el grosor general del hueso, siendo más robusto hacia un extremo y más esbelto hacia el otro. En cambio, la variación a lo largo del PC₂ está asociada con la orientación relativa de las distintas partes del hueso. En la cintura pectoral, esta variación está relacionada con cambios en el ángulo entre el componente plano (la lámina escapular o coracoidea) y la cabeza articular (*i.e.*, flexión) mientras que en los elementos de la extremidad anterior, está relacionada con los cambios en la orientación relativa de ambos extremos de articulación del hueso (*i.e.*, torsión).

1.1. Cintura escapular

Escápula

La ordenación de los especímenes en el diagrama de dispersión muestra que los caimanes (géneros *Caiman*, *Melanosuchus* y *Paleosuchus*) y las especies de cocodrilos *C. siamensis* y *C. porosus-siamensis* se sitúan en el extremo positivo del PC₁ (Fig. 6.1A). En estos valores, la lámina escapular tiende a ser más estrecha y sus bordes son casi paralelos. Por el contrario, *Gavialis*, *Alligator* y algunas especies de *Crocodylus*, con escápulas más robustas, ocupan el extremo negativo del PC₁. En estos valores negativos, la lámina escapular es más ancha debido a que su extremo dorsal está expandido. El borde craneal de la lámina es recto mientras que el caudal es marcadamente cóncavo (Fig. 6.1B). Brochu (1997b) sugiere que la condición plesiomórfica de la escápula se caracteriza por una lámina escapular expandida

dorsalmente, lo cual es congruente con la posición de *Gavialis* en el diagrama. La condición sinapomórfica se caracteriza por láminas escapulares con los bordes sub-paralelos y más estrechas, lo que concuerda con la posición de los caimanes, con las láminas escapulares más estrechas entre todos los miembros de *Crocodylia*. Sin embargo, la posición que ocupan *Alligator* y *Crocodylus* en nuestros resultados (con escápulas dorsalmente expandidas similares a *G. gangeticus*) resulta incongruente con su caracterización filogenética con escápulas parecidas a las de los caimanes (c. 22(1); Brochu, 1997b).

La variación de la forma en el PC₁ también muestra cómo están relacionados los cambios en los bordes escapulares y el eje escapulo-coracoideo (Fig. 6.1B). En *G. gangeticus* (valores negativos) la escápula es cóncava cranealmente y recta caudalmente, y la orientación del eje escapulo-coracoideo es menos oblicua en relación al eje escapular longitudinal. Esta

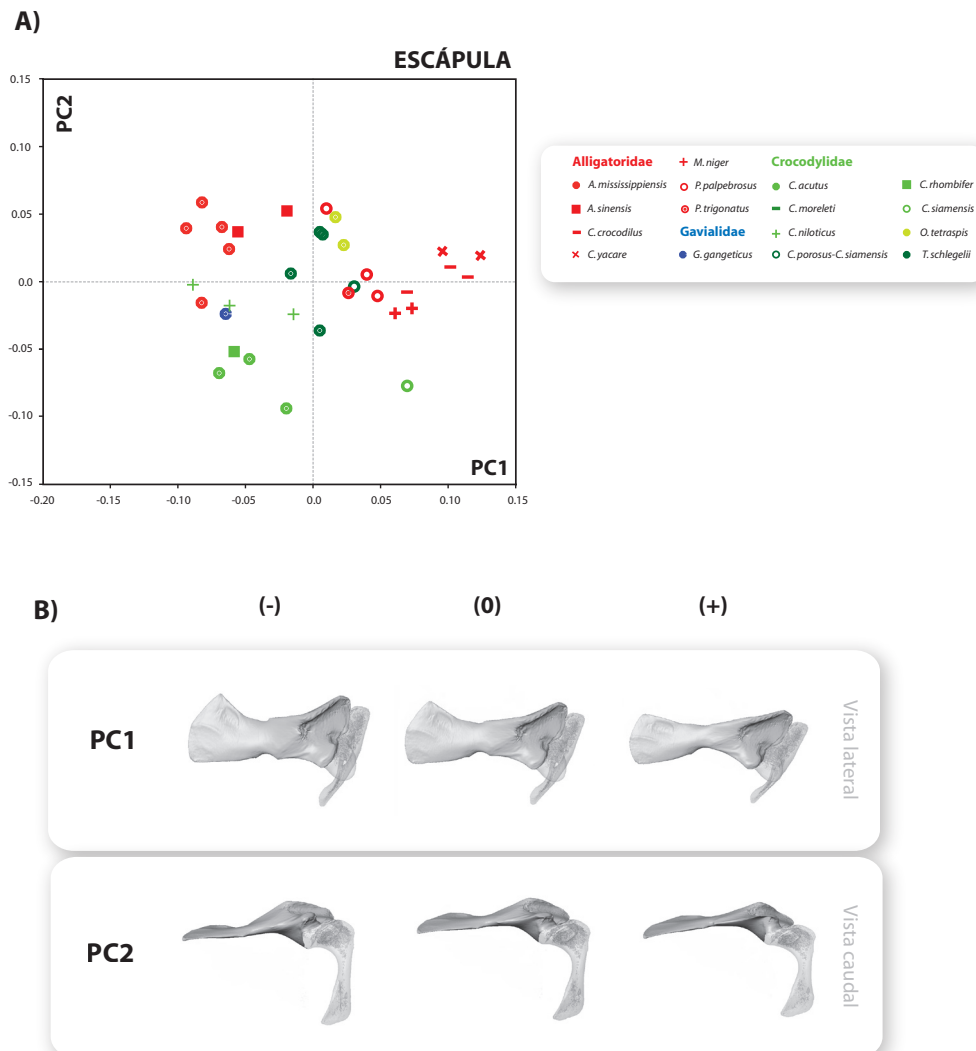


Figura 6.1. Resultados del PCA en la escápula **A)** Diagrama de dispersión del PC₁ frente al PC₂. **B)** Variación morfológica a lo largo de los PCs.

configuración enfatiza la expansión dorsal de la lámina escapular en *G. gangeticus*. Sin embargo, en *Caiman*, donde el borde dorsal escapular es más estrecho, los bordes craneales y caudales son casi paralelos y la orientación del eje escapulo-coracoideo es marcadamente oblicua en relación al eje escapular longitudinal.

La ordenación taxonómica muestra que la escápula no sustenta ninguna señal que segregue a las familias de *Crocodylia*, como también ocurre con los caracteres filogenéticos, donde especies de la misma familia se caracterizan por distintas morfologías escapulares. De acuerdo con Brochu (1997b), en algunas formas actuales (*Gavialis*, *Tomistoma*) y un gran número de formas fósiles distribuidas en todos los linajes de *Crocodylomorpha*, la lámina escapular presenta el borde dorsal expandido. En el lado opuesto, la forma extrema de la escápula en los caimanes ha sido relacionada con el hecho de que la fusión escapulo-coracoidea ocurre en un estado ontogenético más temprano que en los demás cocodrilos (Brochu, 1995).

Coracoides

El PC₁ muestra un gradiente en la anchura cráneo-caudal del hueso que se corresponde con una ocupación diferencial del diagrama por las familias de *Crocodylia* (Fig. 6.2A). Hacia los valores positivos, donde se sitúan los aligatóridos, ambos extremos del coracoides, dorsal y ventral, están expandidos. La superficie articular escapulo-coracoidea es más ancha cráneo-caudalmente y es prácticamente perpendicular al eje principal del coracoides. Hacia los valores negativos, donde se sitúan *G. gangeticus* y los cocodrílidos, ambos extremos del coracoides son más estrechos y la anchura es casi constante a lo largo de todo el hueso. La superficie de articulación forma un ángulo con el eje principal del coracoides (Fig. 6.2B).

Con respecto a la variación a lo largo del PC₂, la cabeza articular (cavidad glenoidea más superficie de articulación escapulo-coracoidea) es más grande en relación a la lámina coracoidea en los valores positivos que en los negativos. En relación a la flexión, en los valores positivos la curvatura es mayor que en los negativos, de tal manera que la superficie articular está orientada más lateralmente en los valores positivos y en los negativos, más ventralmente.

Hasta la fecha, no se han propuesto caracteres filogenéticos que discriminen entre las familias de *Crocodylia*. En la filogenia de Brochu (1997b) se incluye el grosor de la faceta escapulo-coracoidea en la parte anterior a la fosa glenoidea (c. 25). Este carácter permite diferenciar a gavialoideos y algunos otros taxones extintos, con facetas estrechas uniformemente (c. 25(0)), de los aligatóridos y mayoría de cocodrílidos (con *C. cataphractus* como excepción). En estos últimos, la faceta escapulo-coracoidea es ancha justo en la zona

previa a la fosa glenoidea, pero su grosor disminuye hacia la parte anterior de la superficie de articulación. Nuestros resultados no reflejan una variación de este carácter filogenético en particular. Esto puede ser debido a que la cobertura de landmarks no detecta con precisión el carácter definido por Brochu (1997b) o a que faltan individuos filogenéticamente más basales (el único representado es *Gavialis* y no hay representantes de taxones extintos) para capturar dicha variación.

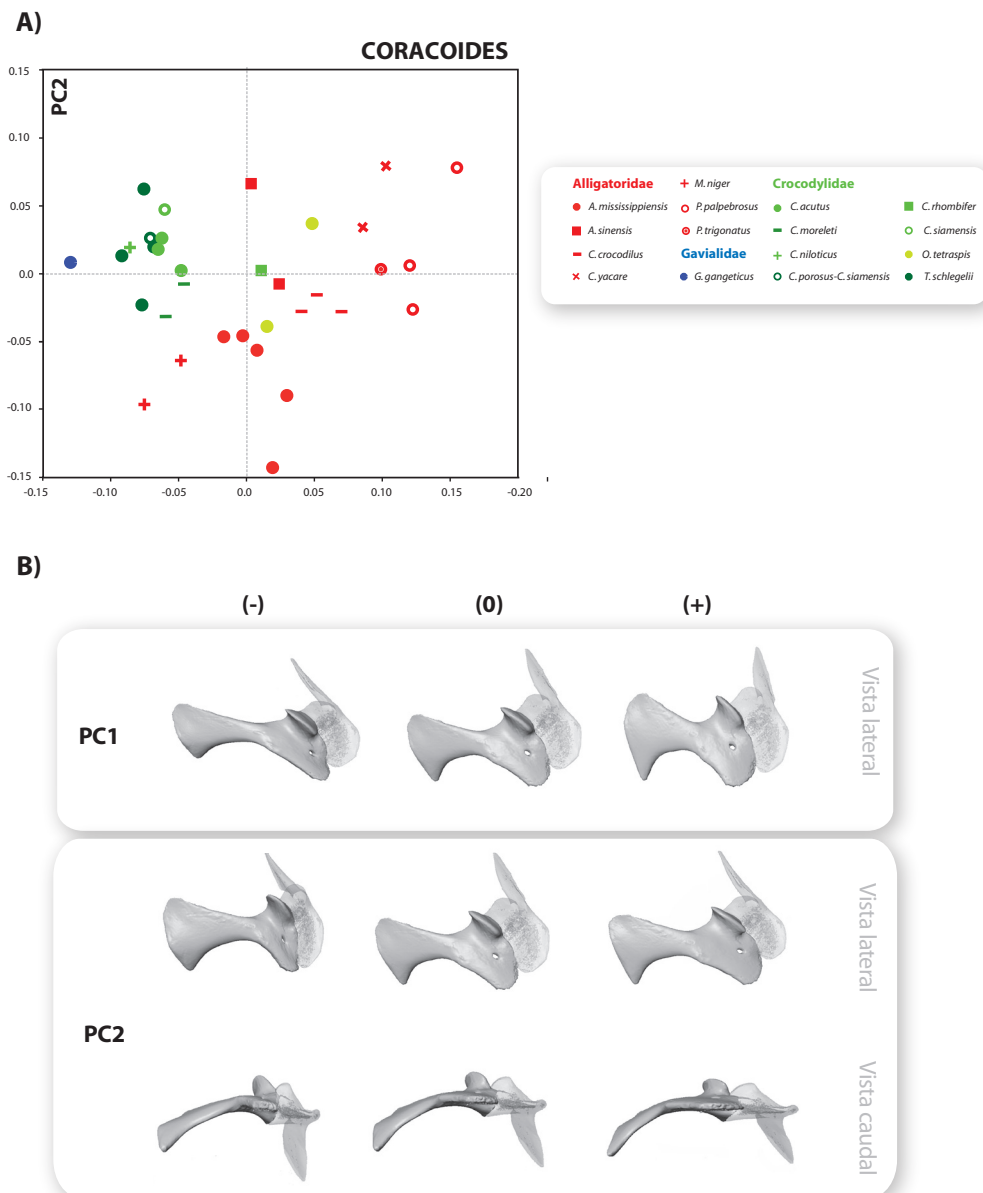


Figura 6.2. Resultados del PCA en el coracoides. **A)** Diagrama de dispersión del PC₁ frente al PC₂. **B)** Variación morfológica a lo largo de los PCs.

1.2. Extremidad anterior

Húmero

La variación morfológica del húmero también permite distinguir entre las familias Crocodylidae y Alligatoridae, de igual modo que sucedía con el coracoides (Fig. 6.3A). Los cocodrilidos y *G. gangeticus* se sitúan hacia el cuadrante derecho-inferior del diagrama de dispersión mientras que los aligatóridos se sitúan hacia el cuadrante superior-derecho. En el extremo negativo del PC₁ el húmero es más robusto, con las epífisis distales y proximales más anchas latero-medialmente que hacia el extremo opuesto (Fig. 6.3B). Por lo tanto, Alligatoridae muestra húmeros más robustos en comparación con Crocodylidae.

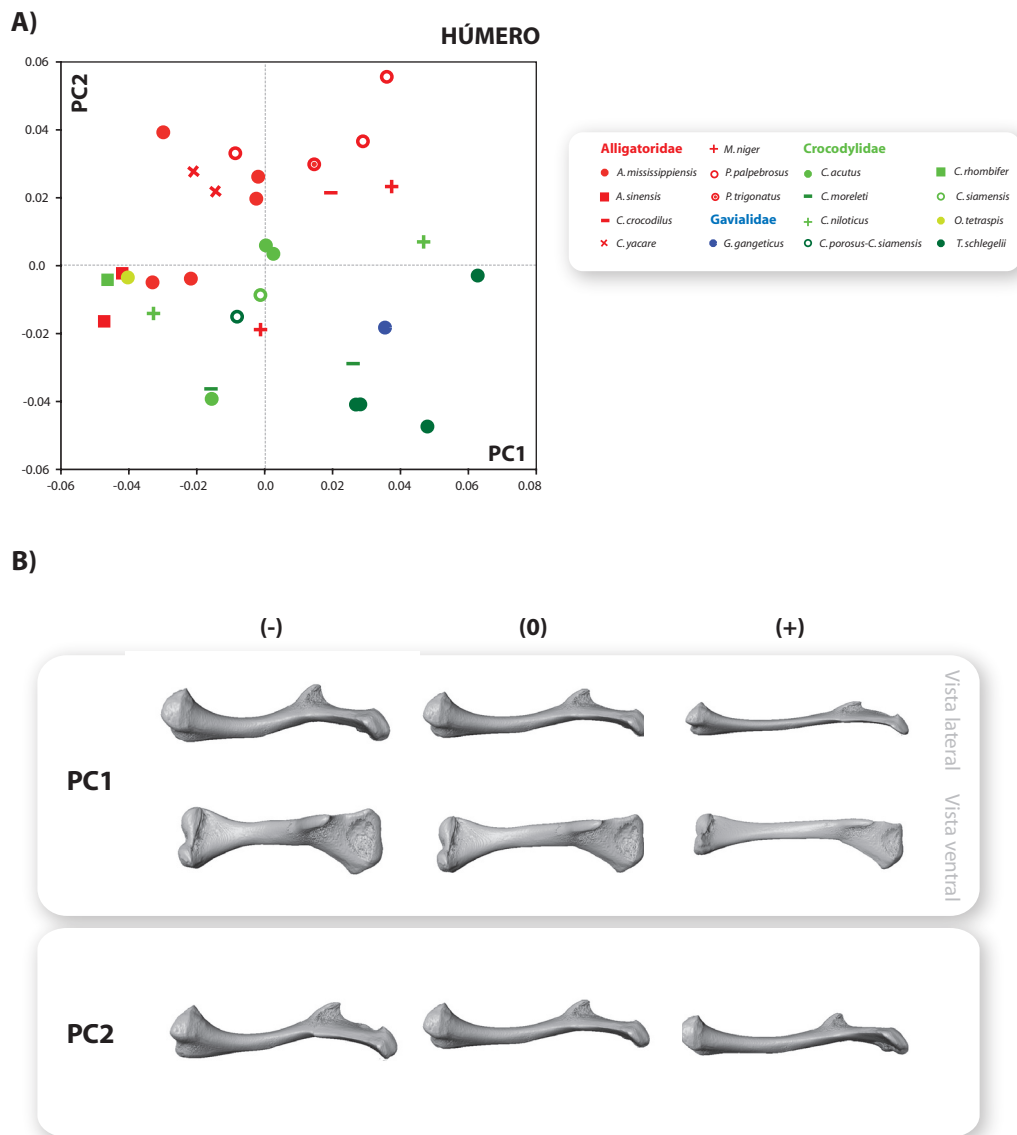


Figura 6.3. Resultados del PCA en el húmero. **A)** Diagrama de dispersión del PC₁ frente al PC₂. **B)** Variación morfológica a lo largo de los PCs.

Hay una correlación entre la robustez y la disposición de la cresta dectopeitoral, de manera que cuando el húmero es robusto, emerge abruptamente en relación con la epífisis proximal mientras que en húmeros más esbeltos la cresta dectopeitoral es más lisa. Además, la cresta dectopeitoral está orientada medialmente en los valores positivos mientras que se orienta lateralmente en los valores negativos. El carácter definido por Brochu (1997b) sobre la manera en que emerge la cresta dectopeitoral del extremo proximal del húmero (c. 26) puede ser rastreado en nuestros resultados. En este caso, la posición que ocupa *G. gangeticus* es congruente con una configuración del húmero más lisa. Sin embargo, Brochu (1997b) postula que no sólo en aligatóridos sino también en cocodrílidos, la cresta dectopeitoral emerge abruptamente. En contraste, nuestros resultados muestran que los cocodrílidos tienen una condición similar a la observada para *G. gangeticus*.

La variación de forma a lo largo del PC_2 está también relacionada con el grosor del hueso, pero en este caso, sólo dorso-ventralmente. Esta variación se asocia con el grosor y la orientación de las epífisis distal y proximal. La torsión humeral se caracteriza por la orientación diferencial de ambas epífisis que es más marcada hacia los valores negativos donde se sitúan los cocodrílidos (es decir, la epífisis proximal está orientada medialmente mientras que la distal está orientada lateralmente).

Radio

Además del patrón observado en todos los huesos con respecto al gradiente de grosor, la variación a lo largo del PC_1 en el radio está relacionada con la orientación del extremo proximal (Fig. 6.4). En los valores positivos (donde el hueso es más estrecho), es casi paralelo o está ligeramente orientado hacia la parte medial con respecto al eje principal del radio y en los valores negativos (donde el hueso es más robusto) está orientado lateralmente, de manera que forma un ángulo oblicuo con el eje longitudinal. En los valores positivos del PC_2 el radio es recto mientras que en los valores negativos presenta una torsión, con ambas epífisis orientadas hacia lados opuestos (es decir, el extremo distal está orientado lateralmente mientras que el extremo proximal lo está medialmente).

La ordenación de los especímenes en el diagrama de dispersión no muestra una señal taxonómica como en los elementos previamente analizados (coracoides y húmero). Además, hay dos especímenes con valores extremos (*C. acutus* UF98068 y *C. moreleti* UF5481) que sesgan la variación en los valores negativos del PC_1 . Eliminado estos especímenes de los análisis, la distribución de los especímenes y la variación es similar a lo descrito previamente.

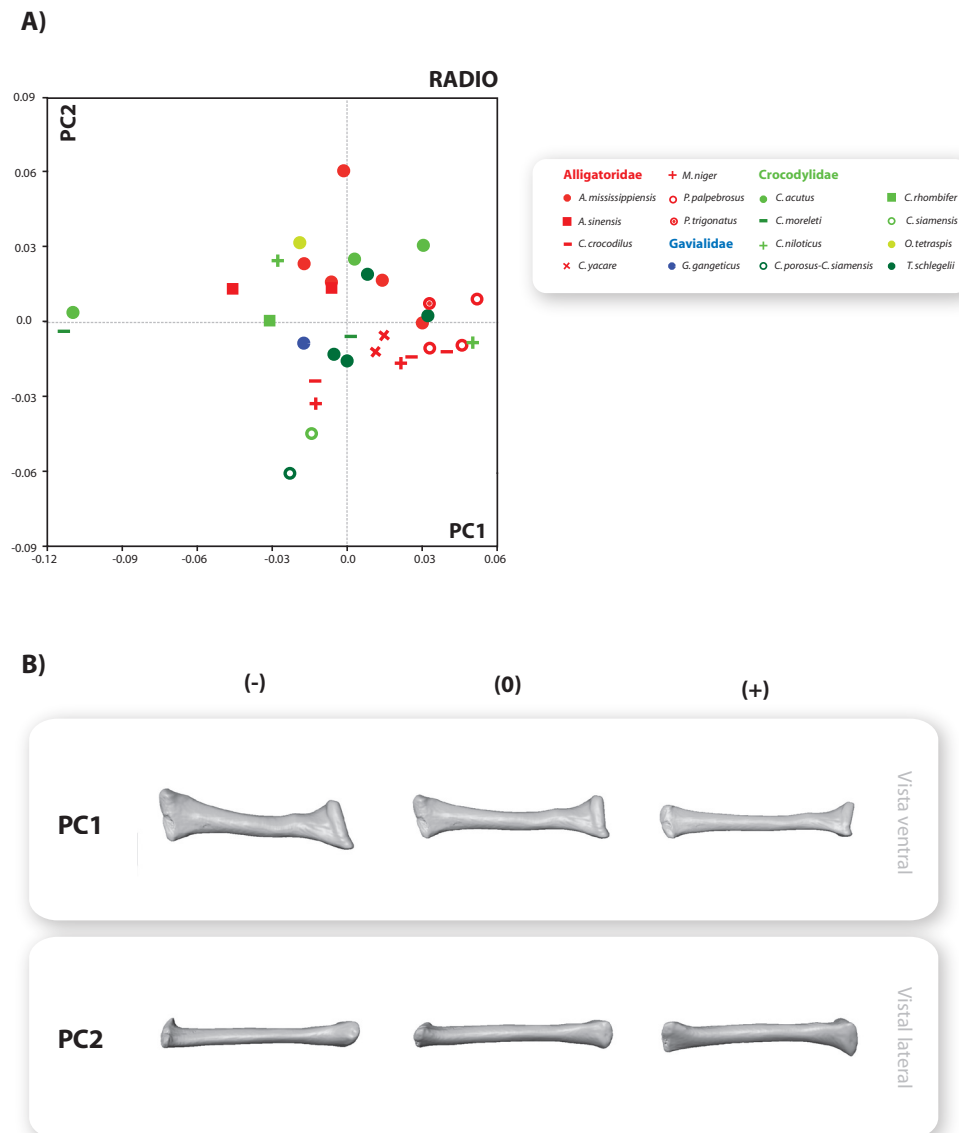


Figura 6.4. Resultados del PCA en el radio. **A)** Diagrama de dispersión del PC₁ frente al PC₂. **B)** Variación morfológica a lo largo de los PCs.

Ulna

Como en el radio, la distribución no muestra una señal taxonómica. Hacia los valores negativos del PC₁ el extremo proximal de la ulna es más ancho cráneo-caudalmente que hacia los valores positivos, además de ser el hueso, en general, más robusto (Fig. 6.5). En el PC₂, la constricción entre el extremo proximal y la diáfisis está más marcada hacia los valores positivos y, por lo tanto, la orientación de la superficie articular proximal es más oblicua con respecto al eje principal hacia los valores positivos que hacia los negativos. La comparación con el carácter propuesto por Brochu (c. 27; 1997b) en relación a la forma del proceso olecranon es complicada en este caso. Brochu (1997a) postula que en los taxones

actuales el olecranon es estrecho en la ontogenia temprana pero se vuelve redondeado y ancho latero-medialmente a medida que progresa la ontogenia. Algunos taxones fósiles como *Leidyosuchus* y *Bernissartia* tienen el proceso olecranon estrecho, como en la ontogenia temprana. Aunque no podemos comparar con las formas fósiles, nuestros resultados indican que entre los taxones actuales también hay un gradiente entre formas más anchas o más estrechas, aunque no se puede diferenciar entre las familias. Con respecto a la redondez del proceso olecranon, la cobertura de landmarks en nuestros datos no permite capturar ese tipo de transformación morfológica.

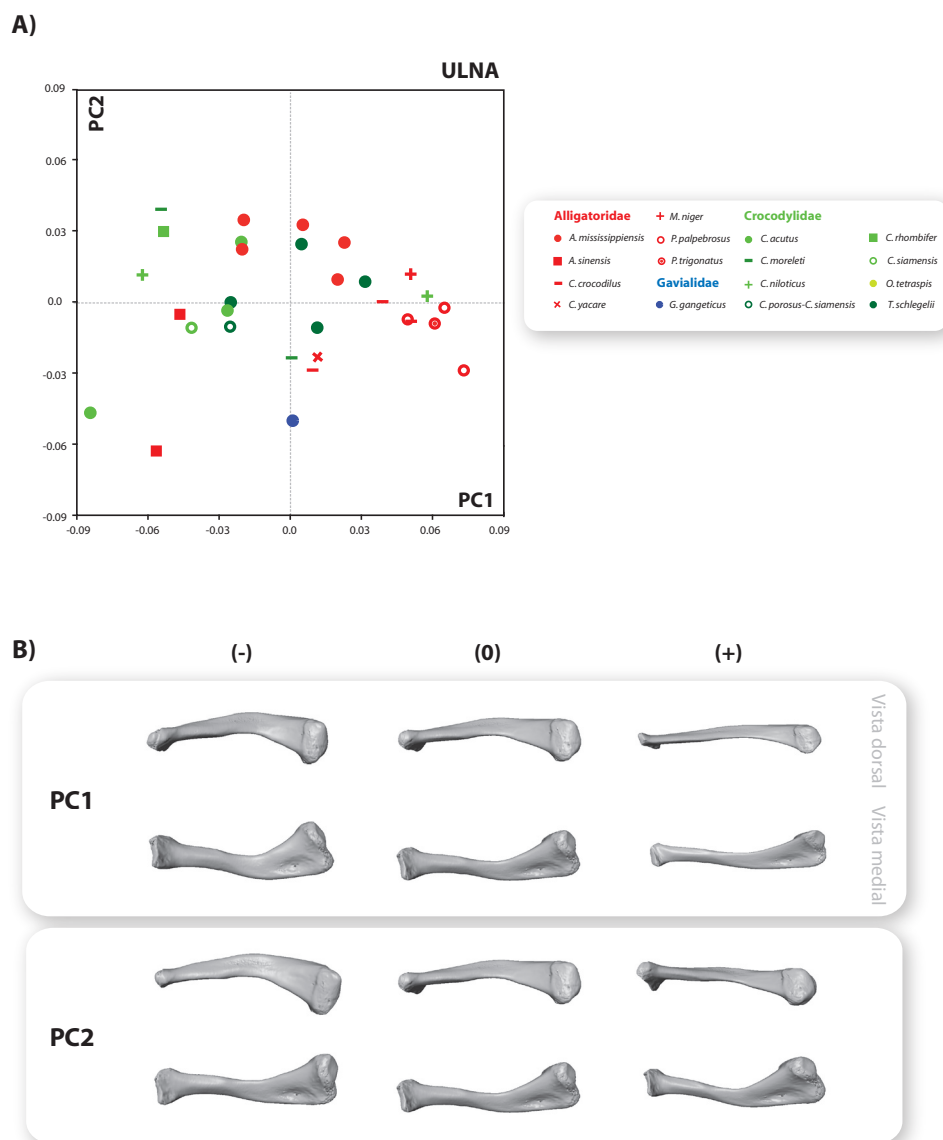


Figura 6.5. Resultados del PCA en la ulna. **A)** Diagrama de dispersión del PC₁ frente al PC₂ en la ulna. **B)** Variación morfológica a lo largo de los PCs en la ulna.

2. TAMAÑO

Para analizar la influencia del tamaño en la forma de los elementos de la cintura pectoral y la extremidad anterior, se han realizado análisis de regresión lineal para cada elemento tanto en la muestra inter-específica como en la de la ontogenia de *A. mississippiensis*.

Los resultados en la muestra inter-específica revelan que tan sólo en la escápula y la ulna hay una asociación alométrica estadísticamente significativa (Tabla 6.1). En contraposición, los mismos análisis sobre la muestra de la ontogenia de *A. mississippiensis* indican que hay una asociación estadísticamente significativa en todos los elementos menos en el coracoides. La influencia del tamaño es más alta en los elementos de la extremidad (húmero, radio y ulna) que en los de la cintura (escápula). Esto es, en los elementos de la cintura pectoral y la extremidad anterior existen diferentes patrones de alometría estática (diferencias debidas al tamaño entre especímenes de distintas especies) y dinámica (diferencias debidas al tamaño en el crecimiento).

En la escápula, a medida que aumenta el tamaño, el borde caudal se hace más cóncavo mientras que el craneal es más convexo y aumenta la superficie relativa cráneo-caudal de la constricción entre la lámina escapular y la cabeza articular. La superficie de articulación escapulo-coracoidea aumenta latero-medialmente y el ángulo entre la lámina escapular y la cabeza articular se hace más pronunciado. Esta alometría es similar en la muestra inter-específica (Fig. 6.6A) y en la ontogenia (Fig. 6.6B).

En la ulna, los patrones alométricos en la muestra inter-específica y en la ontogenia también son similares. Con el aumento de tamaño, el diámetro de la ulna es relativamente más ancho, pero sobre todo, aumenta el tamaño de la superficie de articulación proximal (Fig. 6.6C y 6.6D). Existe una relación entre el aumento de tamaño y la forma del proceso olecranon (Fig. 6.6D), lo que se traduce en que este proceso es estrecho en la ontogenia temprana (especímenes más pequeños) y tiende a aumentar relativamente su anchura a medida que progresa la ontogenia, tal y como propone Brochu (1997b).

INTER-ESPECÍFICA	ESCÁPULA	CORACOIDES	HÚMERO	RADIO	ULNA
% predicción tamaño	9,8454	9,2395	7,6953	7,2535	14,2243
p-valor	<0,001	0,003	0,008	0,031	<0,001
ONTOGENIA					
% predicción tamaño	14,6819	11,2158	39,4596	34,8665	39,0482
p-valor	<0,001	0,005	<0,001	<0,001	<0,001

Tabla 6.1. Resultados de las regresiones lineales del tamaño sobre la forma en la muestra inter-específica y en la ontogenia. En cada caso, se indica arriba el porcentaje de variación de la forma que explica el tamaño y abajo, la significación de la regresión ($P < 0,001$). En rojo se indican los resultados que no son significativos.

La alometría en el húmero y el radio, que es estadísticamente significativa tan sólo en la ontogenia, se caracteriza por un aumento de la anchura relativa del hueso, tanto en su diámetro como en ambas cabezas de articulación (Fig. 6.7A y 6.7B). En el húmero, además, aumenta el tamaño relativo de la cresta dectopeitoral (Fig. 6.7A).

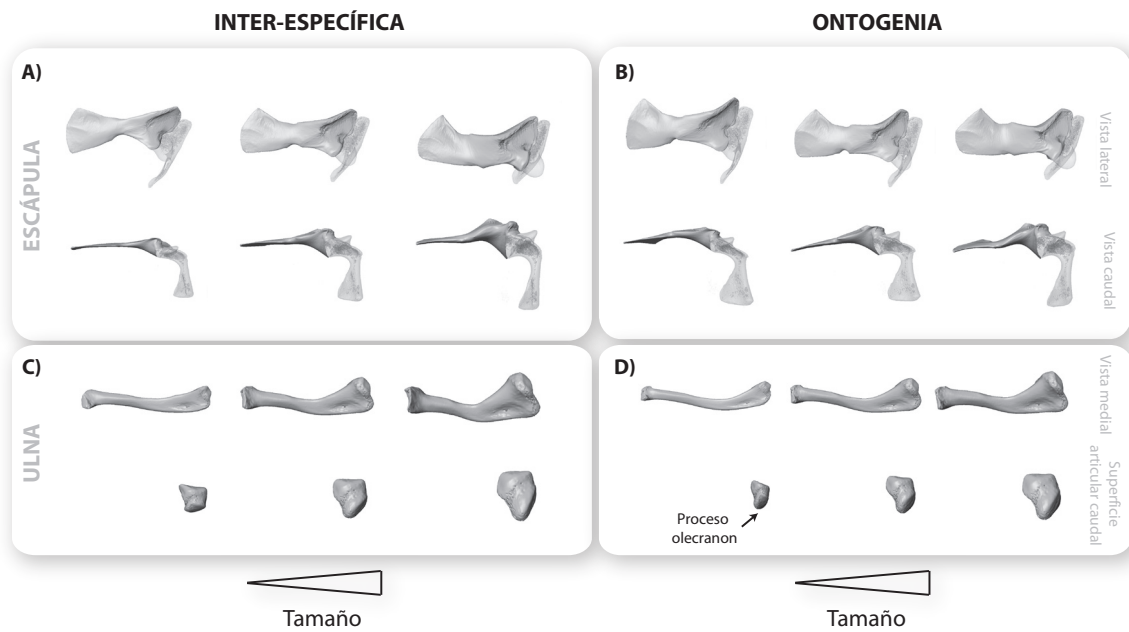


Figura 6.6. Patrones de alometría comunes en la muestra inter-específica y en la ontogenia. **A)** Alometría de la escápula en la muestra inter-específica. **B)** Alometría de la escápula en la ontogenia. **C)** Alometría de la ulna en la muestra inter-específica. **D)** Alometría de la ulna en la ontogenia.

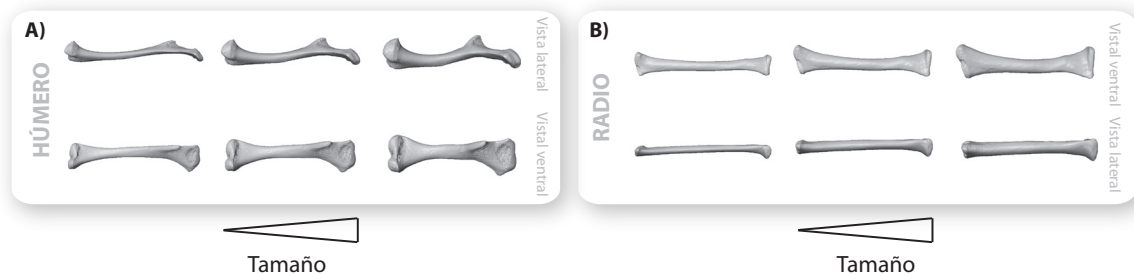


Figura 6.7. Patrones de alometría sólo significativos en la ontogenia. **A)** Alometría en el húmero. **B)** Alometría en el radio.

3. PATRONES DE COVARIACIÓN

3.1. Muestra inter-específica

La Tabla 6.2 muestra la significación (p-valor) y el grado de asociación (coeficiente RV) entre los pares de elementos en la muestra inter-específica. Los resultados indican que todos los pares están asociados estadísticamente de manera significativa menos escápula-húmero y coracoides-radio. Entre los pares significativamente correlacionados, las asociaciones más altas tienen lugar entre coracoides-húmero, radio-ulna y húmero-ulna, mientras que las menores se dan entre los pares donde interviene la escápula.

De los pares con grado de asociación más alta, el par coracoides-húmero tiene una señal taxonómica subyacente. El patrón de covariación de este par relaciona coracoides estrechos (ver valores negativos del PC_1 en Fig. 6.8B) con húmeros más esbeltos (con crestas deltopectorales más lisas orientadas medialmente), y coracoides expandidos dorsal y ventralmente con húmeros con un mayor grado de robustez (con crestas deltopectorales más abruptas y orientadas lateralmente). Los aligatóridos tienden a tener húmeros y coracoides más robustos que los cocodrílidos. Sin embargo, hay algunas excepciones: *O. tetraspis* y *C. rhombifer* se sitúan entre los aligatóridos mientras que *M. niger* está entre los cocodrílidos. El patrón de covariación en el resto de pares asociados significativamente es similar y se puede ejemplificar con el par radio-ulna. La covariación entre el par radio-ulna es general para todos los cocodrilos (es decir, no hay asociaciones particulares de forma para las diferentes familias como ocurre con el par coracoides-húmero). El patrón de covariación relaciona, por un lado, morfotipos más estrechos de ambos elementos (ver valores negativos en Fig. 6.8D) y, por otro lado, morfotipos más robustos. La única excepción es el coracoides-ulna, donde coracoides relativamente más alargados y flexionados se asocian con ulnas más robustas mientras que en el extremo opuesto, coracoides más cortos y rectos se asocian con ulnas más esbeltas.

	ESCÁPULA	CORACOIDES	HÚMERO	RADIO	ULNA
ESCÁPULA		0,436	0,3459	0,3769	0,4423
CORACOIDES	<0,0001		0,6023	0,3376	0,4661
HÚMERO	0,004	<0,0001		0,5118	0,6056
RADIO	<0,0001	0,008	<0,0001		0,6707
ULNA	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	

Tabla 6.2. Resultados de los análisis 2B-PLS en la muestra inter-específica. La tabla muestra en la esquina inferior-izquierda la significación (p-valor) de la covariación entre pares de elementos ($P < 0,001$) y en la superior-derecha, el grado de asociación (coeficiente RV) entre los pares. En rojo se indican los pares que no covarían significativamente (en gris, el coeficiente RV de dichos pares) y en negrita se indican los pares con un grado de asociación más alto.

Aunque es una de las asociaciones más bajas, la covariación entre la escápula y el coracoides también es significativa. Los extremos de la covariación de forma entre estos dos huesos están determinados por la morfología particular observada en la escápula de los caimanes y en *Gavialis*. En un extremo, donde se sitúan los caimanes, escápulas más estrechas se asocian con coracoides más anchos. Los demás aligatóridos tienden a estar caracterizados también por esta asociación. En el otro extremo, donde se sitúa *G. gangeticus*, escápulas más anchas están acopladas con coracoides más esbeltos. La covariación de forma entre la escápula y el coracoides en cocodrílidos tiende a ser similar que en *Gavialis*. Este tipo de distribución, donde los extremos vienen marcados por la morfología extrema de la escápula en *Gavialis*, en un extremo, y en caimanes, en el otro, se da también en el resto de pares donde interviene la escápula.

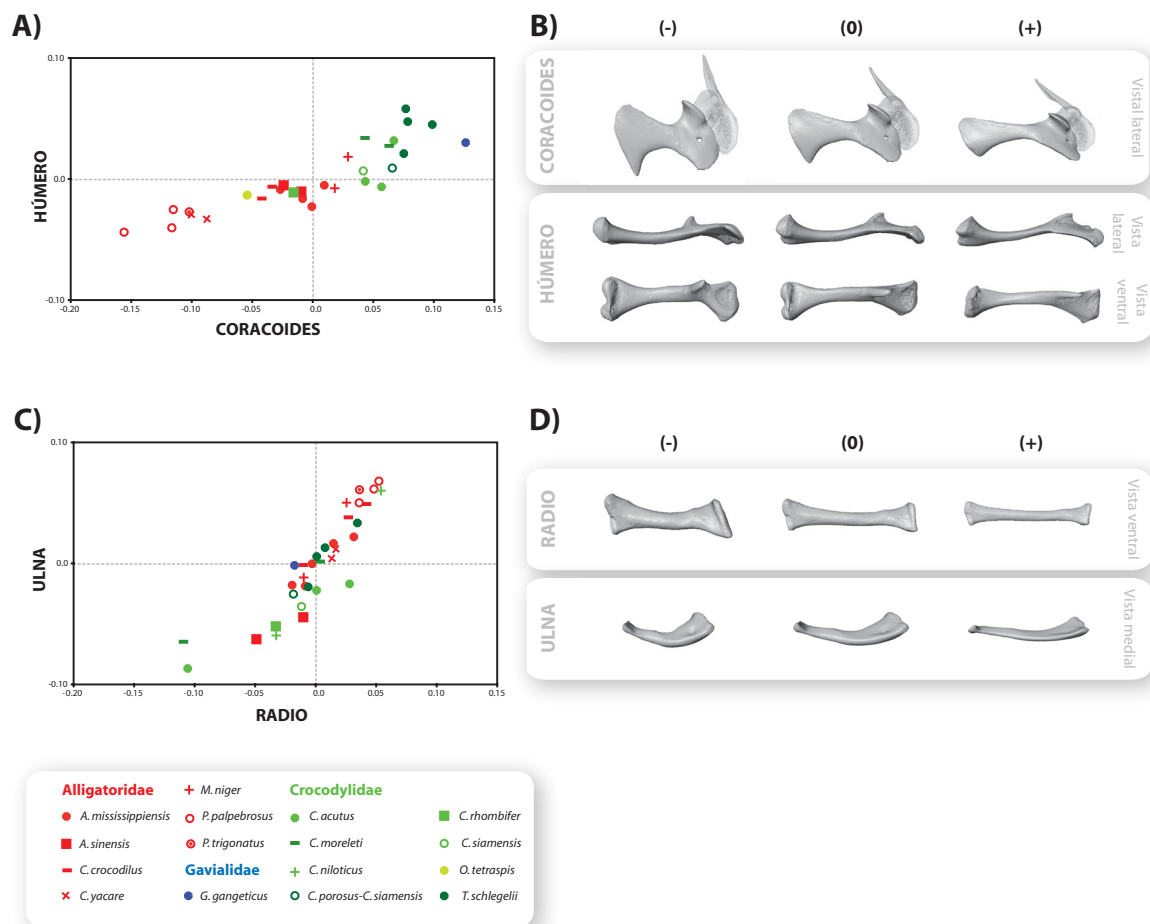


Figura 6.8. Patrones de covariación. **A)** Diagrama de dispersión entre los vectores de la primera dimensión de covariación del coracoides y del húmero. **B)** Asociación de formas entre el coracoides y el húmero. **C)** Diagrama de dispersión entre los vectores de la primera dimensión de covariación del radio y de la ulna. **D)** Asociación de formas entre el radio y la ulna.

3.2. Ontogenia

Los patrones de covariación en la ontogenia son distintos a los observados en la muestra inter-específica. A diferencia de la muestra inter-específica, tan sólo tres pares presentan una asociación significativa: escápula-húmero (que no estaba significativamente asociado en la muestra inter-específica), coracoides-húmero y húmero-ulna (Tabla 6.3). Es decir, sólo los pares donde interviene el húmero tienen una asociación estadísticamente significativa (a excepción del par húmero-radio). El único par que no presenta asociación significativa en ninguno de los dos casos (ni en la muestra inter-específica ni en la ontogenia) es el coracoides-radio. Como se ha visto en los patrones de alometría, la asociación entre el tamaño y la forma en la ontogenia es significativa, por lo que el tamaño puede estar influyendo en los patrones de covariación. Para comprobarlo, se han repetido los análisis de 2B-PLS utilizando los residuos de la regresión lineal, con lo que se elimina toda la influencia del tamaño sobre la forma. Estos resultados muestran que la asociación entre coracoides-húmero y húmero-ulna está altamente influida por el tamaño (al eliminar el tamaño, la covariación entre ellos deja de ser significativa; Tabla 6.4). Sólo se mantiene significativa la asociación entre la escápula-húmero.

	ESCÁPULA	CORACOIDES	HÚMERO	RADIO	ULNA
ESCÁPULA		0,5543	0,6149	0,759	0,412
CORACOIDES	0,012		0,548	0,9288	0,4454
HÚMERO	<0,0001	0,001		0,7929	0,575
RADIO	0,252	0,039	0,109		0,8193
ULNA	0,028	0,007	<0,0001	0,041	

Tabla 6.3. Resultados de los análisis 2B-PLS en la ontogenia. La tabla muestra en la esquina inferior-izquierda la significación (p-valor) de la covariación entre pares de elementos ($P < 0,001$) y en la superior-derecha, el grado de asociación (coeficiente RV) entre los pares. En rojo se indican los pares que no covarían significativamente (en gris, el coeficiente RV de dichos pares) y en negrita se indican los pares con un grado de asociación más alto.

	ESCÁPULA	CORACOIDES	HÚMERO	RADIO	ULNA
ESCÁPULA		0,4762	0,6114	0,5415	0,4166
CORACOIDES	0,3399		0,5255	0,5262	0,5557
HÚMERO	<0,0001	0,072		0,6148	0,4415
RADIO	0,003	0,135	0,002		0,424
ULNA	0,102	0,002	0,045	0,053	

Tabla 6.4. Resultados de los análisis 2B-PLS en la ontogenia sobre los residuos de la regresión. La tabla muestra en la esquina inferior-izquierda la significación (p-valor) de la covariación entre pares de elementos ($P < 0,001$) y en la superior-derecha, el grado de asociación (coeficiente RV) entre los pares. En rojo se indican los pares que no covarían significativamente (en gris, el coeficiente RV de dichos pares) y en negrita se indican los pares con un grado de asociación más alto.

DISCUSIÓN

El papel del tamaño: alometrías dinámica y estática

Estudios previos analizan la alometría a lo largo de la ontogenia de *A. mississippiensis* (Dodson, 1975; Livingston *et al.*, 2009). Desafortunadamente, la información arrojada por estos estudios es difícil de comparar con los resultados obtenidos en el presente análisis. Por un lado, los estudios previos se basan en medidas longitudinales por lo que no capturan la configuración morfológica tridimensional del hueso. Por otro lado, estos estudios se centran sobre todo en los huesos de la extremidad, descartando la información proporcionada por los elementos de la cintura pectoral. Tan sólo Dodson (1975) considera medidas relacionadas con la escápula pero no tiene en cuenta el coracoides. Los únicos estudios previos que utilizan técnicas de morfometría geométrica en 2D se limitan a analizar la morfología del fémur en *A. mississippiensis* (Bonan *et al.*, 2008).

Los patrones alométricos en la ontogenia de *A. mississippiensis* indican que existe una fuerte asociación entre el tamaño y la forma a lo largo del crecimiento en todos los elementos menos en el coracoides. A medida que aumenta el tamaño, los huesos tienden a ser relativamente más anchos, con una mayor superficie relativa, lo que implicaría que en los especímenes más grandes los elementos son más robustos con mayores áreas disponibles para la articulación y el anclaje muscular. El caso concreto del coracoides, donde no se detecta cambios debidos a alometría, podría estar reflejando un patrón de crecimiento isométrico. El coracoides participa tanto en la organización de la caja torácica como de la extremidad, por lo que tiene un papel estructural muy importante. Esta posición como elemento más inmóvil de la cintura pectoral implicaría una constricción en la forma. De esta manera, sería esperable que su estructura mantenga una relación isométrica con el aumento del tamaño. De hecho, los resultados sugieren que para aquellos elementos implicados en la organización estructural del cuerpo como la escápula (que participa en la sustentación del cuello y cráneo) y el coracoides (que ancla la cintura con caja torácica) el tamaño tiene un efecto menor sobre la forma.

Los resultados también muestran que existen diferencias entre los patrones de alometría dinámica (en la ontogenia) y estática (en la muestra inter-específica). Todos los elementos menos el coracoides muestran alometría dinámica mientras que tan sólo la escápula y la ulna muestran alometría estática.

En elementos relacionados con funciones de soporte y locomoción, como son los de la cintura pectoral y la extremidad anterior, es esperable los patrones alométricos estén caracterizados de tal manera que un aumento de tamaño implique un aumento del grosor relativo del hueso, para soportar con mayor eficacia el peso creciente del animal. Esto es

congruente con los patrones alométricos detectados por nuestros análisis en general en todos los elementos y en especial aquellas partes que sustentan inserciones musculares importantes: escápula y ulna.

Los especímenes con ulnas más robustas tienden a tener procesos de olecranon más anchos, lo cual es congruente con lo descrito por Brochu (1997b). El proceso olecranon es el punto de inserción del músculo *triceps brachii* que está implicado en la extensión del estilópodo (Meers, 2003). El patrón alométrico tridimensional detecta un aumento relativo mayor del tamaño del proceso olecranon comparado con la diáfisis de la ulna, lo cual tendría efectos significativos en las ventajas mecánicas del músculo *triceps brachii* (Livingston *et al.*, 2009).

Patrones de variación e integración morfológica

Para responder a la pregunta de si la cintura pectoral y el esqueleto apendicular anterior de *Crocodylia* son conservadores hay que tener en cuenta dos aspectos: 1) la variación morfológica de los elementos aislados y 2) el patrón de integración entre los elementos. En la presente memoria, se ha discutido el término conservador refiriéndose a una morfología ampliamente extendida y, por tanto, evolutivamente mantenida en los clados. Cuando se cuantifica la variación morfológica, ser conservador debería implicar un alto nivel de similitud sumado a un rango bajo de variación.

La interpretación de los datos morfométricos proporciona una resolución morfológica sin precedentes mostrando, por ejemplo, que la variación en cada elemento se concentra en dos dimensiones. En todos los elementos la variación morfológica principal se relaciona con la robustez relativa. Dicha robustez se expresa como un conjunto de variaciones de la forma relativos a un incremento relativo en el volumen de las epífisis de articulación (en los elementos de la extremidad anterior) y en la anchura cráneo-caudal (en los elementos de la cintura pectoral). La segunda dimensión de la variación captura cambios en la torsión relativa de las epífisis proximal y/o distal en los elementos de la extremidad anterior y en la flexión entre la lámina y la cabeza articular de los elementos de la cintura (Figs. 6.1-6.5). Además, nuestros análisis han detectado que ciertas características de variación de la forma en el coracoides y el húmero permiten segregar aligatóridos y cocodrílidos. No obstante, es difícil establecer si existe relación entre la variación de forma y las relaciones de parentesco entre *Alligatoridae* y *Crocodylidae* por las limitaciones del número de taxones utilizado.

La integración morfológica—o la tendencia de los elementos o caracteres a covariar—se usa para inferir conexiones filogenéticas, del desarrollo y/o funcionales subyacentes entre rasgos o elementos (Cheverud, 1996; Klingenberg, 2002). La estructura de integración morfológica de un complejo estructural—como el esqueleto de un vertebrado, en general, o sus extremidades, en particular—representa un sistema jerárquico de correlaciones (o

covariaciones) entre los elementos que lo componen. Diversos factores afectan a la estructura de integración a distintos niveles. En primer lugar, el tamaño funciona como un factor integrador general, generando un nivel básico de covariación entre todos los elementos del complejo. Los cambios de forma asociados al tamaño (es decir, los patrones alométricos) tienen a menudo importancia a nivel del desarrollo o funcional. Por ejemplo, la alometría general de los huesos largos implica un aumento relativo mayor del grosor que la longitud, lo que permite un soporte más efectivo del peso del cuerpo.

En los niveles más inclusivos de la estructura de integración morfológica, la covariación puede deberse a relaciones funcionales entre las estructuras, a constricciones impuestas de los procesos del desarrollo o a razones puramente de conexión o adyacencia. Teniendo en cuenta estos factores podemos hipotetizar de manera teórica este entramado de relaciones (Fig. 6.9). En principio, cabría esperar que la mayor integración se produjera entre los huesos adyacentes pertenecientes a campos del desarrollo equivalentes (p.ej. la escápula y el coracoides o los elementos de la extremidad; Chernoff y Magwene, 1999). Los elementos contiguos, además, tienen una relación funcional de articulación. Se esperaría, por tanto, cierta integración entre los elementos de la cintura pectoral y el húmero, ya que forman la articulación gleno-humeral. Finalmente, como se ha discutido, el tamaño es un factor integrador general de todos los elementos de la extremidad.

Integración y tamaño

Sin embargo, los patrones de integración en la extremidad muestran un escenario diferente a este modelo teórico. La covariación en la ontogenia está íntimamente relacionada con estructuras adyacentes. Los pares que covarían más son aquellos que cambian más según sus patrones alométricos: la escápula, el húmero y la ulna. El coracoides parece seguir un esquema diferente ya que su modelo de crecimiento sería isométrico como se comentó previamente. El radio es la única excepción, ya que con un patrón alométrico muy significativo, no tiene una covariación significativa con el resto de elementos. Esto puede deberse a que el radio es un elemento cuyas diáfisis están poco diferenciadas en comparación al resto de elementos de la cintura pectoral y la extremidad anterior, donde la conexión entre elementos es más compleja (por ejemplo, entre la escápula, coracoides y húmero, con la cavidad glenoidea o entre húmero y la ulna). Al eliminar el tamaño, el único par que covaría es la escápula-húmero. El gran número de conexiones musculares entre estos dos elementos es, probablemente, la causa subyacente de dicha asociación.

Integración considerando la filogenia

Por otra parte, los patrones de integración en la muestra inter-específica muestran que la correlación entre elementos adyacentes es estadísticamente significativa. Además, se han descrito resultados análogos en aves (Magwene, 2001) y en mamíferos (Young y Hallgrímsson, 2005). A nivel macroevolutivo por tanto, la hipótesis de que la correlación observada está controlada por factores del desarrollo parece probada por el hecho de que cada uno de los grupos naturales mencionados tiene su propio patrón de correlación en las extremidades (*i.e.*, en los elementos de la misma extremidad y entre las extremidades). Por ejemplo, los humanos, grandes simios y monos comparten patrones comunes de correlación entre las extremidades anteriores y posteriores, siendo diferentes a los de otros mamíferos (Young y Hallgrímsson, 2005; Young *et al.*, 2010).

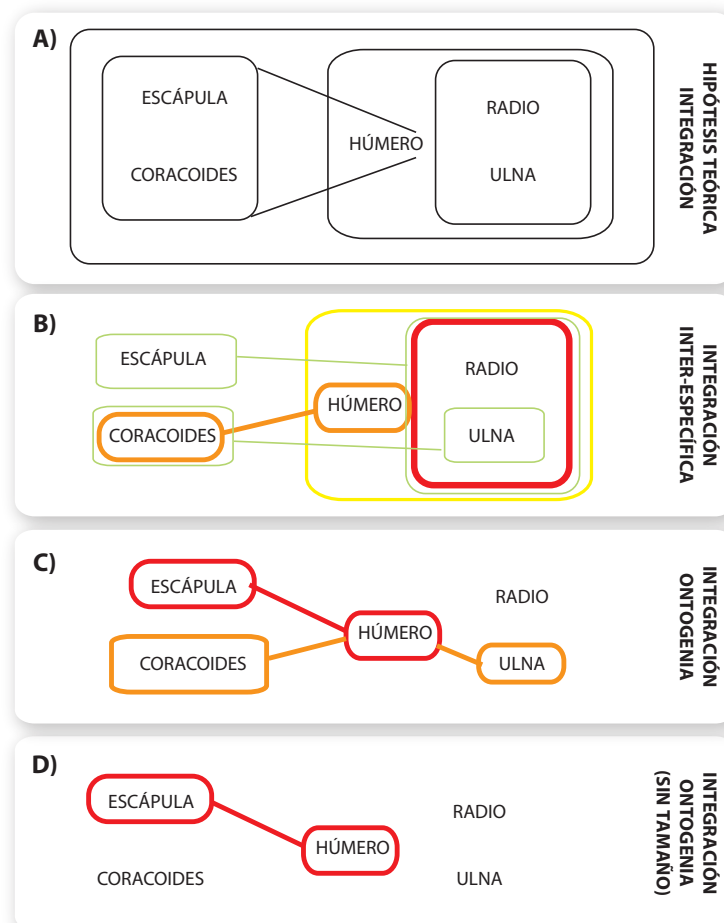


Figura 6.9. Patrones de integración morfológica en la cintura pectoral y la extremidad anterior. **A)** Hipótesis teórica teniendo en cuenta las relaciones de adyacencia, del desarrollo, funcionales y el tamaño. **B)** Resultados de los patrones de covariación en la muestra inter-específica. **C)** Resultados de los patrones de covariación en la ontogenia de *A. mississippiensis*. **D)** Resultados de los patrones de covariación en la ontogenia eliminando la alometría. Las líneas indican los pares que están significativamente asociados. El código de colores va desde los pares con un mayor grado de asociación (rojo), pasando por los pares con un grado de asociación intermedio (naranja y amarillo), hasta los que tienen el grado de asociación menor (verde).

A nivel inter-específico, el patrón de integración de los cocodrilos se caracteriza por la fuerte correlación entre la tríada húmero-ulna-radio y por el par radio-ulna formando, por tanto, un módulo estrechamente ensamblado de la extremidad anterior (véase el patrón lineal altamente constreñido entre el radio y la ulna, Fig. 6.8C). En base a los patrones inter-específicos de variación morfológica, los elementos de la extremidad anterior dentro de Crocodylia están apenas diferenciados. Una morfología indiferenciada de este tipo sugiere la falta de una trayectoria selectiva hacia especializaciones funcionales. En otras palabras, no hay diferenciación de la forma que pueda relacionarse con una función específica o un modo de vida particular dentro de Crocodylia. Por lo tanto, la integración de los elementos dentro de la extremidad en Crocodylia podría decirse que es consecuencia de una morfología conservadora y una evolución estable.

Inesperadamente, sin embargo, el húmero y el coracoides, y no el par escápula-coracoides, es uno de los pares más altamente integrados (ver Tabla 6.2). La integración de dicho par se expresa como un gradiente de robustez entre el húmero y el coracoides. La expansión relativa de los bordes dorsales y ventrales del coracoides se correlaciona con el mayor desarrollo de las epífisis distales y proximales del húmero. Esta disposición implica una configuración global robusta del par coracoides-húmero que está acoplada a la emergencia abrupta de una cresta dectopectoral en el húmero. Los análisis 2B-PLS muestran que la configuración es más robusta en aligatóridos que en cocodrílidos. Las especies longirostras *T. schlegelii* y *G. gangeticus* representan el extremo de la configuración esbelta que caracteriza a los cocodrílidos (Fig. 6.8A).

El gradiente de robustez que explica la covariación del par húmero-coracoides sugiere diferencias en los patrones de crecimiento y de osificación esquelética entre aligatóridos y cocodrílidos. De hecho, el gradiente observado es consistente con la posición de taxa como *O. tetraspis* y *C. rhombifer* (Fig. 6.8A)—dos cocodrílidos que tienen características convergentes con Alligatoridae (Sadleir y Mackovicky 2008; Piras *et al.*, 2009). La robustez de estos elementos post-craneales es congruente con otros aspectos de la evolución fenotípica de los aligatóridos, como la presencia de estructuras altamente osificadas (p.ej. cantos rostrales desarrollados en *Alligator*; la presencia de palpebrales en *Paleosuchus*; cuernos escamosos en *Ceratosuchus*; placas palatales gruesas en *Brachychampsa* y *Stangerochampsa*; escamas doblemente osificadas en *Diplocynodon* y *Caiman*).

Las diferencias observadas en el par húmero-coracoides denotan dos trayectorias de organización morfológica en Crocodylidae y Alligatoridae que deberían sumarse a la profunda divergencia encontrada en las dinámicas filogenéticas y ecológicas de estos clados (Piras *et al.*, 2009). A una escala macroevolutiva, la integración del húmero y el coracoides denota una evolución coordinada y, al mismo tiempo, define un módulo evolutivo. Por tanto, la emergencia de esta variabilidad coordinada podría ser interpretada como un acople

evolutivo (Chernoff y Magwene, 1999). Por ejemplo, dicha asociación tendría lugar en un nodo evolutivo de reorganizaciones esqueléticas críticas en Crocodylia—procelia, escudo dérmico seriado, reorganizaciones palatales y mandibulares (Fig. 6.10; Frey, 1988a; Norell, 1989; Busbey, 1995; Brochu 1997a; Salisbury *et al.*, 2006). En otras palabras, desde una perspectiva morfométrica el par evolutivo húmero-coracoides podría ser considerado una novedad más de Crocodylia. La hipótesis también se podría sustentar en el hecho de que este par engloba el mayor número de conexiones esqueléticas (*i.e.*, el esternón, la escápula y el zeugópodo). Por tanto, el par estaría implicado, por ejemplo, en cambios (de forma y volumen) de la caja torácica, un complejo esquelético del bauplan cocodriliano que permanece pobremente estudiado. En resumen, el reconocimiento del par húmero-coracoides como un módulo evolutivo podría implicar nuevas hipótesis biomecánicas a ser testadas en Crocodylia.

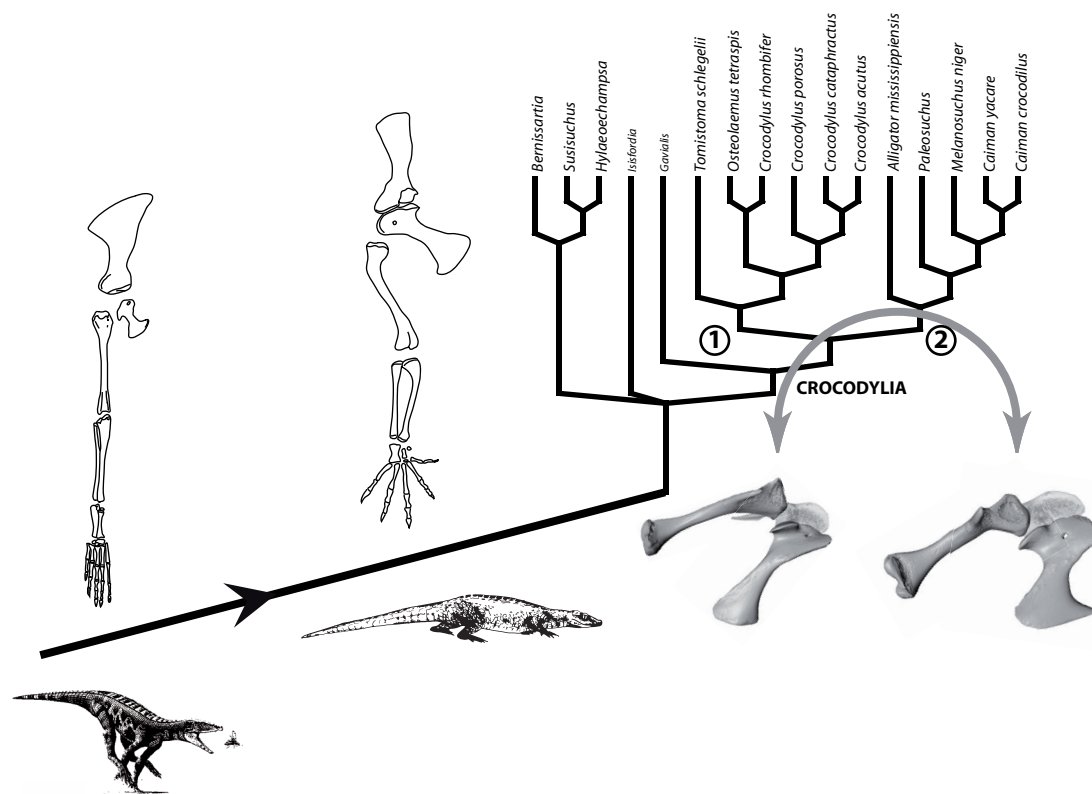


Figura 6.10. Cladograma de Crocodylia donde se representan los patrones morfológicos de la cintura pectoral y la extremidad anterior. Los cambios en la morfología de los elementos de la cintura pectoral y la extremidad anterior están relacionados con diferentes posturas y comportamientos locomotores. En la figura, estas diferencias están ejemplificadas en la mitad izquierda del esquema, con un cocodriforme basal (a la izquierda) y un Neosuchia (a la derecha). La robusta integración fenotípica entre el par húmero-coracoides está señalada como una novedad de Crocodylia. La integración del par se expresa como un gradiente de robustez entre ambos elementos. La configuración robusta de los aligatridos (2) difiere de la de los cocodrílidos (1). Los huesos (tanto los representados esquemáticamente como las imágenes de CT-scan) no están anatómicamente orientadas sino que han sido colocadas de manera que se puedan observar las diferencias morfológicas entre los elementos.

CAPÍTULO VII

Modelos morfológicos
en la cintura pectoral de
Neornithes

El esqueleto apendicular anterior de las aves, como el resto de arcosaurios bípedos, no participa en el soporte del peso del cuerpo. Por el contrario, las aves presentan un esqueleto altamente derivado especializado en la locomoción aérea, particularmente la cintura pectoral y la extremidad anterior. De hecho, el vuelo es sin duda la característica que condiciona en primer término la historia evolutiva de las aves. Las múltiples adaptaciones necesarias para desarrollar una locomoción tan compleja construyen un entramado que caracteriza no sólo la morfología musculo-esquelética del grupo sino su ecología y modo de vida. En las aves, el tamaño, los tipos de vuelo, el espectro de desarrollo altricial-precocial, el hábitat, los módulos locomotores, etc., no son variables independientes sino más bien representan espectros de variación continuos integrados entre sí (Dial, 2003). En el presente capítulo se ha estudiado la morfología de la cintura pectoral en aves y explorado la relación de dicha morfología con dos de estas características: los tipos de vuelo y el tamaño.

A pesar de su importancia evolutiva y en comparación con la extremidad anterior, la cintura pectoral en las aves está poco estudiada. El objetivo del presente capítulo es explorar cuantitativamente la morfología de la cintura pectoral de aves, con las herramientas de la morfometría geométrica, del mismo modo que se ha estudiado a los cocodrilos en capítulos anteriores. Para ello se ha analizado la morfología de la escápula y el coracoides de una muestra de 58 especies de Neornithes con una elevada diversidad taxonómica (pertenecen a 23 órdenes, según Livezey y Zusi, 2007; ver apartado 1.2; capítulo II). Por un lado, se han estudiado los patrones de variación morfológica, explorando los resultados de acuerdo con distintas hipótesis filogenéticas morfológicas (Livezey y Zusi, 2007) y moleculares (Hackett *et al.*, 2008) y con diversos tipos de vuelo (Dial, 2003). Por otro lado, se ha caracterizado la integración morfológica de la escápula y el coracoides, analizando el patrón de covariación entre la forma de los dos elementos.

Puesto que el tamaño es uno de los factores más condicionantes en el vuelo, es esperable que la alometría esté relacionada de algún modo con la variación morfológica y la integración de la cintura pectoral. Por ello, también se ha estudiado la alometría en sendos elementos de la cintura pectoral. Los resultados muestran que existe un patrón alométrico significativo en el coracoides pero no en la escápula. De hecho, la alometría influye sobre el patrón de covariación de ambos elementos, enmascarando la integración morfológica. En la morfología escapular, por otra parte, el factor adaptativo parece tener una influencia determinante, ya que se detectaron diferencias entre aves acuáticas y terrestres. Finalmente, se discuten los patrones de variación e integración morfológica en el contexto de la evolución arcosauriana, comparándolos con los resultados obtenidos para los cocodrilos.

METODOLOGÍA

Los análisis de la morfología de la escápula y el coracoides de aves se han desarrollado con la muestra y los métodos que se describen detalladamente en el capítulo II (Material y métodos). Los resultados obtenidos muestran la distribución de los individuos en el morfoespacio según: 1) grupos filogenéticos y 2) sus capacidades locomotoras previamente establecidas (según Dial, 2003). Por ello, es importante precisar ciertos aspectos relacionados con estos dos puntos.

Filogenia de aves

En la actualidad existen un gran número de trabajos que abordan la filogenia de las aves tanto desde el punto de vista morfológico (Mayr y Clark, 2003; Livezey y Zusi, 2007) como molecular (Sibley y Alquist, 1990; Ericson *et al.*, 2006; Hackett *et al.*, 2008), incluyendo un gran número de especies en las matrices. Sin embargo, sigue siendo difícil resolver las relaciones filogenéticas entre los principales grupos de aves modernas. Los únicos nodos que son taxonómicamente congruentes en ambas aproximaciones (morfológicas y moleculares) son la separación entre paleognatas (Tinamiformes y Ratites) de las neognatas, y el nodo que marca la dicotomía entre Galloanserae (Galliformes y Anseriformes) y Neoaves. Igualmente, aunque la mayor parte de la diversidad de las aves se concentra en el grupo de las Neoaves, las relaciones internas entre los grupos que las componen aún no están claramente resueltas (Hackett *et al.*, 2008).

En el presente capítulo se ha tomado como punto de partida la filogenia morfológica de Livezey y Zusi (2007), usando los órdenes que describen estos autores como grupos comparativos. Sin embargo, teniendo en cuenta la problemática descrita, también se han contrastado los patrones morfológicos detectados con la filogenia molecular de Hackett *et al.* (2008) que revela una serie de grupos robustos dentro de Neoaves (Fig. 7.1):

- Aves terrestres (*'land birds' sensu* Hackett *et al.*, 2008), que incluye a los Passeriformes (pájaros de patas prensiles), Piciformes (pájaros carpinteros y afines), Falconiformes (rapaces diurnas), Strigiiformes (rapaces nocturnas), Coraciiformes (martín pescador, cálaos, carracas y afines) y Psittaciformes (loros), entre otros.
- Charadriiformes (aves costeras, gaviotas y alcas).
- Aves acuáticas (*'water birds' sensu* Hackett *et al.*, 2008), que incluye miembros de Pelecaniformes (aves palmeadas), Ciconiiformes (cigüeñas y afines), Procellariiformes (albatros y afines), Sphenisciformes (pingüinos) y Gaviiformes (colimbos).
- Aves terrestres y arbóreas, entre las que se incluyen algunas Gruiformes (avutardas, grullas y afines) y Cuculiformes (cucos).

La filogenia molecular, además, introduce un sentido adaptativo a la sistemática aviana, ya que sugiere la diversificación entre divisiones ecológicas generales, como las aves acuáticas (*'water birds'*), las aves costeras (Charadriiformes) y las aves terrestres (*'land birds'*). Las aves acuáticas, por ejemplo, se caracterizan por adaptaciones locomotoras específicas, como el buceo propulsado por las extremidades anteriores o posteriores. Sin embargo, esta filogenia también sugiere que la conquista de medios como el acuático se dio en múltiples ocasiones, ya que aves adaptadas a este medio (como los flamencos o los somormujos) no entran dentro del clado de aves acuáticas *s.s.* (*'water birds'*).

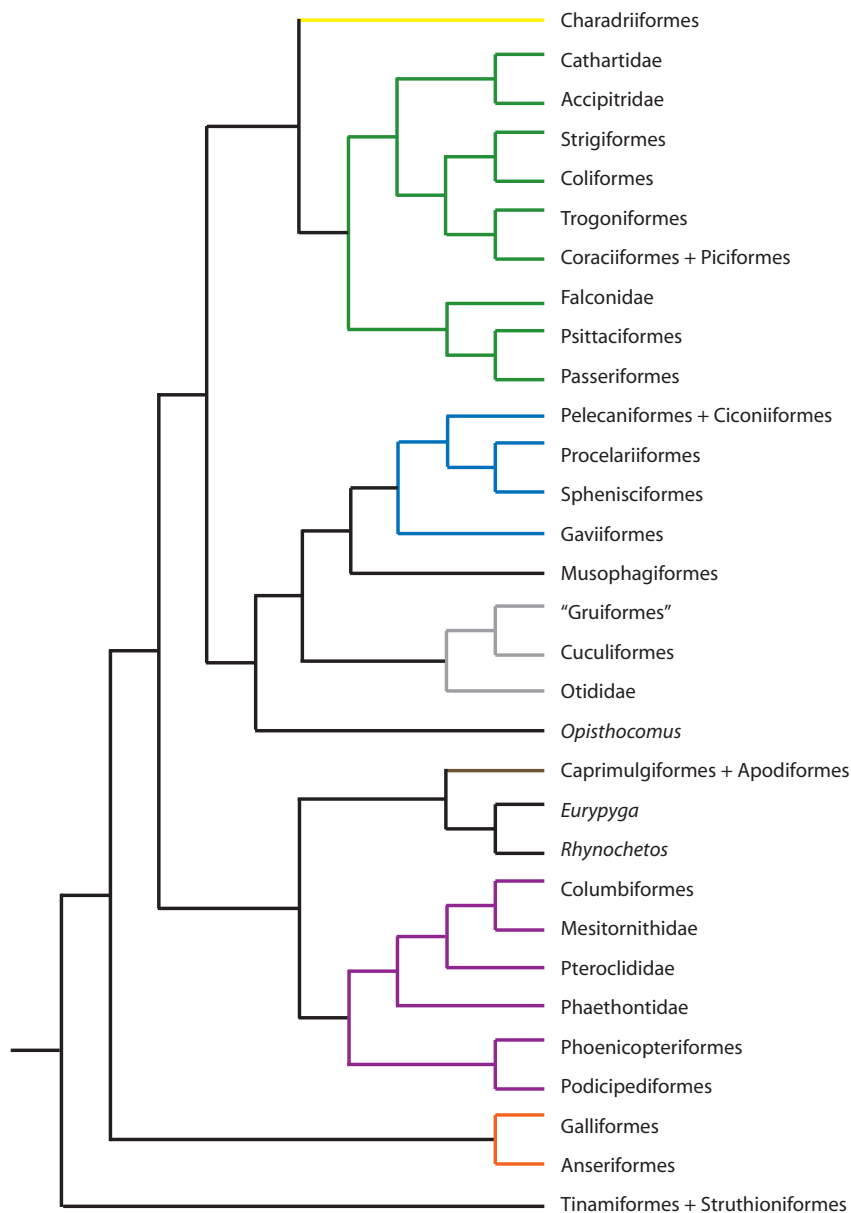


Figura 7.1. Filogenia molecular de las aves neornitas, simplificado de Hackett *et al.* (2008). Los colores de las ramas representan los clados robustos según esta filogenia: aves terrestres (*'land birds'*) en verde, Charadriiformes en amarillo, aves acuáticas (*'water birds'*) en azul, el núcleo de Gruiformes y los cucos en gris, Apodiformes y Caprimulgiformes en marrón, Phoenicopteridae, Podicipediformes y Columbiformes, en morado y Galloanserae en naranja.

Tipos de locomoción

Para caracterizar el tipo de locomoción en aves hay que tener en cuenta dos aspectos fundamentales. En primer lugar, a pesar de que existen modalidades locomotoras muy especializadas (como el buceo propulsado por las extremidades anteriores o posteriores), el espectro locomotor de las aves se caracteriza, en general, por un gradiente continuo de habilidades (Dial, 2003). Dicho gradiente va desde aves que han perdido el vuelo por completo y su locomoción depende de las extremidades posteriores (como las Struthioniformes), a aves que presentan una destreza de maniobra en el vuelo muy desarrollada (como las Apodiformes). La categorización de los distintos órdenes de aves por tipo de locomoción supone elaborar categorías discretas que son, por tanto, en cierto modo artificiales y no reflejan con precisión el gradiente de habilidades motoras en aves.

Asimismo, como se aprecia en la Figura 7.2, existen otras variables que están relacionadas con los patrones locomotores en aves: el tamaño, el tipo de desarrollo (*i.e.*, altricial-precocial; Starck, 1998), el hábitat, los módulos locomotores, e incluso el lugar de la puesta. Estas variables no son independientes entre sí, más bien forman un entramado complejo que conforman espectros de variación continuos e interrelacionados.

Teniendo en cuenta estos aspectos, se han caracterizado los tipos de vuelo en la muestra siguiendo la propuesta de Dial (2003; ver Tabla 2.5; capítulo II):

1. *No voladoras o poco voladoras*: por un lado incluye aves que han perdido el vuelo, como las ratites, caracterizadas por módulos locomotores posteriores predominantes y extremidades anteriores reducidas. Por otro lado, también incluye aves predominantemente cursoriales pero que son capaces de desarrollar un vuelo ‘repentino’ (*short-burst*). Estas aves tienen musculaturas de vuelo robustas pero con habilidades limitadas por su fisiología (sólo soportan períodos cortos de vuelo; p.ej. Galliformes, Tinamiformes).
2. *Con un rango limitado de estilos de vuelo*: son aves que están restringidas a un rango estrecho de velocidades de vuelo, caracterizándose por un vuelo rápido algunas (p.ej. Anseriformes, Gaviiformes, Podicipediformes, muchos Charadriiformes) y por un vuelo relativamente lento otras (p.ej. Ciconiiformes, Phoenicopteridae).
3. *Con un rango amplio de estilos de vuelo*: presentan cierta versatilidad en el desarrollo de las habilidades voladoras (p.ej. Psittaciformes, Coraciiformes, Piciformes)
4. *Voladores acrobáticos*: exhiben habilidades de maniobra excelentes y un amplio rango de velocidades y estilos de vuelo, así como una gran diversidad en las capacidades locomotoras de la extremidad posterior (p.ej. Passeriformes).
5. *Voladores con capacidad de maniobra extrema*: son los voladores con un mayor rendimiento aéreo (p.ej. vencejos y Apodiformes).

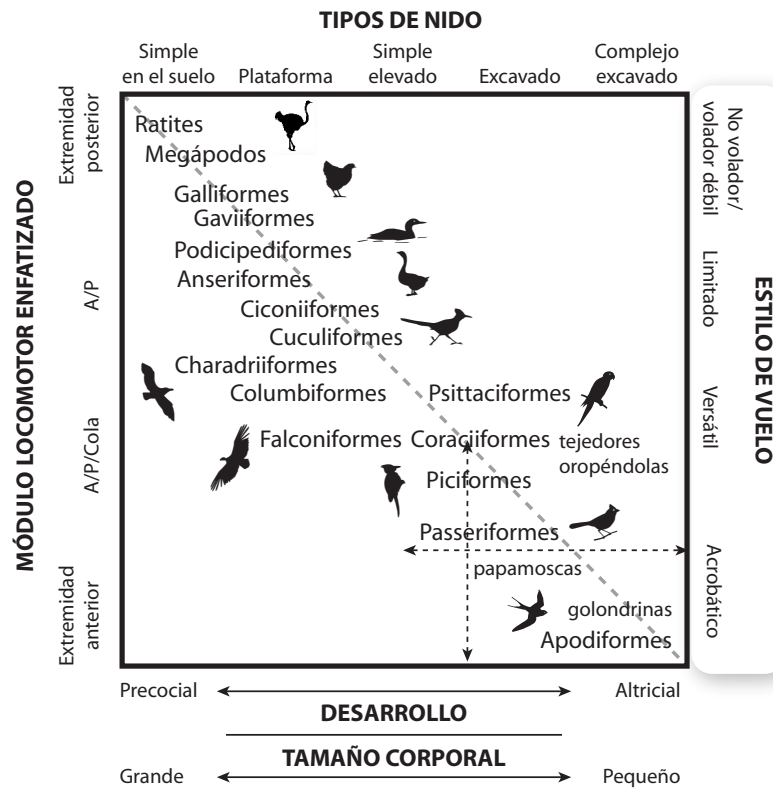


Figura 7.2. Relación compleja e integrada de las distintas variables de las estrategias vitales asociadas con la locomoción aviaria. La tendencia general para el conjunto de rasgos se asocia con el gradiente de destrezas motoras (estilo de vuelo) desde aves bípedas marchadoras a aves voladoras con alta maniobrabilidad. Esta última variable es la que se ha codificado en el presente capítulo. Modificado de Dial (2003).

RESULTADOS**1. PATRONES DE VARIACIÓN MORFOLÓGICA*****Escápula***

En el análisis de componentes principales (PCA) de la escápula, el 91% de la varianza se explica con 7 componentes principales (Tabla 7.1), aunque la varianza más representativa está explicada por los dos primeros ($PC_1=43,02\%$ y $PC_2=23,87\%$; Fig. 7.3). La variación inter-específica en el PC_1 se relaciona principalmente con la variación de lámina escapular. Hacia los valores negativos, la lámina escapular presenta una curvatura sagital muy marcada y es relativamente más ancha, mientras que hacia el extremo opuesto, la lámina escapular es recta y relativamente más estrecha. Para el PC_2 , por otro lado, la mayor parte de la variación se relaciona con la anchura general del hueso. Hacia valores positivos tanto la cabeza articular como la lámina escapular son más anchas, siendo la faceta de articulación humeral más grande también, mientras que hacia los valores negativos la escápula es más estilizada, con la lámina escapular y la cabeza articular (y la faceta humeral) más pequeñas. Además, hacia valores negativos, la lámina escapular tiene una curvatura más marcada y su extremo distal es más apuntado mientras que hacia los valores positivos, dicho extremo es redondeado.

En general, la variación morfológica explicada por el PC_1 discrimina entre aves fundamentalmente acuáticas (el grupo de aves acuáticas—‘*water birds*’— reconocidas por Hackett *et al.*, 2008, junto con Charadriiformes y Podicipediformes) de las aves terrestres (*sensu* Hackett *et al.*, 2008). Las aves acuáticas (*s.l.*) se caracterizan por escápulas más rectas y estrechas (extremo positivo del PC_1 ; Figs 7.3 y 7.4), mientras que las aves terrestres se caracterizan por escápulas curvadas sagitalmente. Esta distribución también se asocia con el vuelo, puesto que en dichos órdenes las aves con escápulas más rectas presentan rangos de vuelo limitados mientras que las aves con escápulas curvadas, presentan vuelos más especializados (Fig. 7.4B).

ESCÁPULA			
PC	Eigenvalues	% Varianza explicado	% Acumulado
1.	0,29943	43,02	43,02
2.	0,22305	23,87	66,89
3.	0,13162	8,31	75,25
4.	0,11517	6,36	81,57
5.	0,08915	3,81	85,38
6.	0,08486	3,46	88,84
7.	0,06877	2,27	91,1

Tabla 7.1. Resultados del PCA en la escápula.

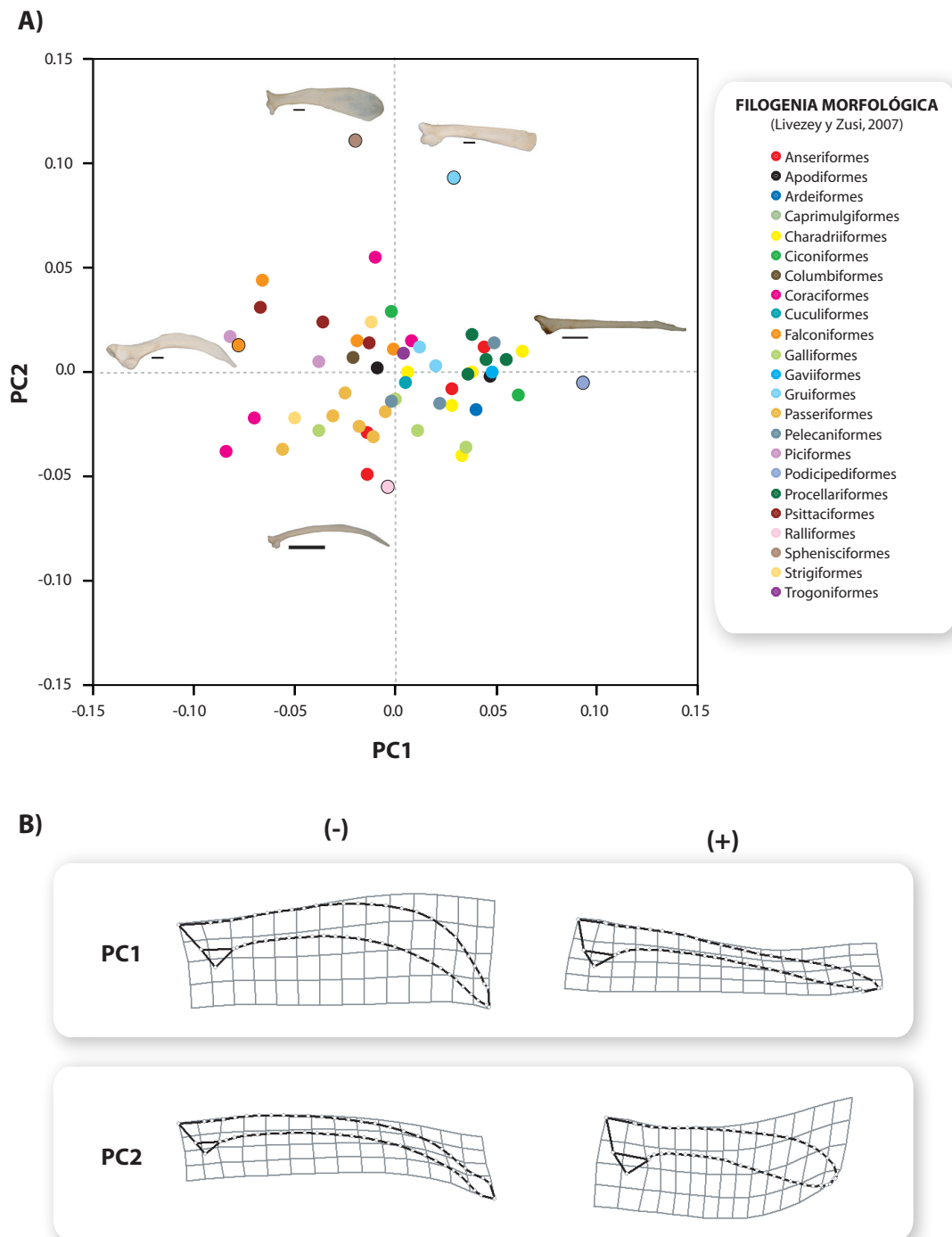


Figura 7.3. Diagrama de dispersión del PC_1 frente al PC_2 en la escápula. **A)** Diagrama de dispersión. En el diagrama también se han incluido fotografías de las escápulas de algunas de las especies (indicadas por puntos con borde negro): $PC_1(+)$: *Podiceps cristatus* (Podicipediformes); $PC_1(-)$: *Aegypius monachus* (Falconiformes); $PC_2(+)$: *Spheniscus humboldti* (Sphenisciformes; punto marrón) y *Otis tarda* (Gruiformes; punto azul claro); $PC_2(-)$: *Rallus aquaticus* (Ralliformes). La leyenda representa los órdenes definidos en la filogenia morfológica de Livezey y Zusi (2007). **B)** Variación en los extremos de ambos PCs representada mediante mallas de deformación.

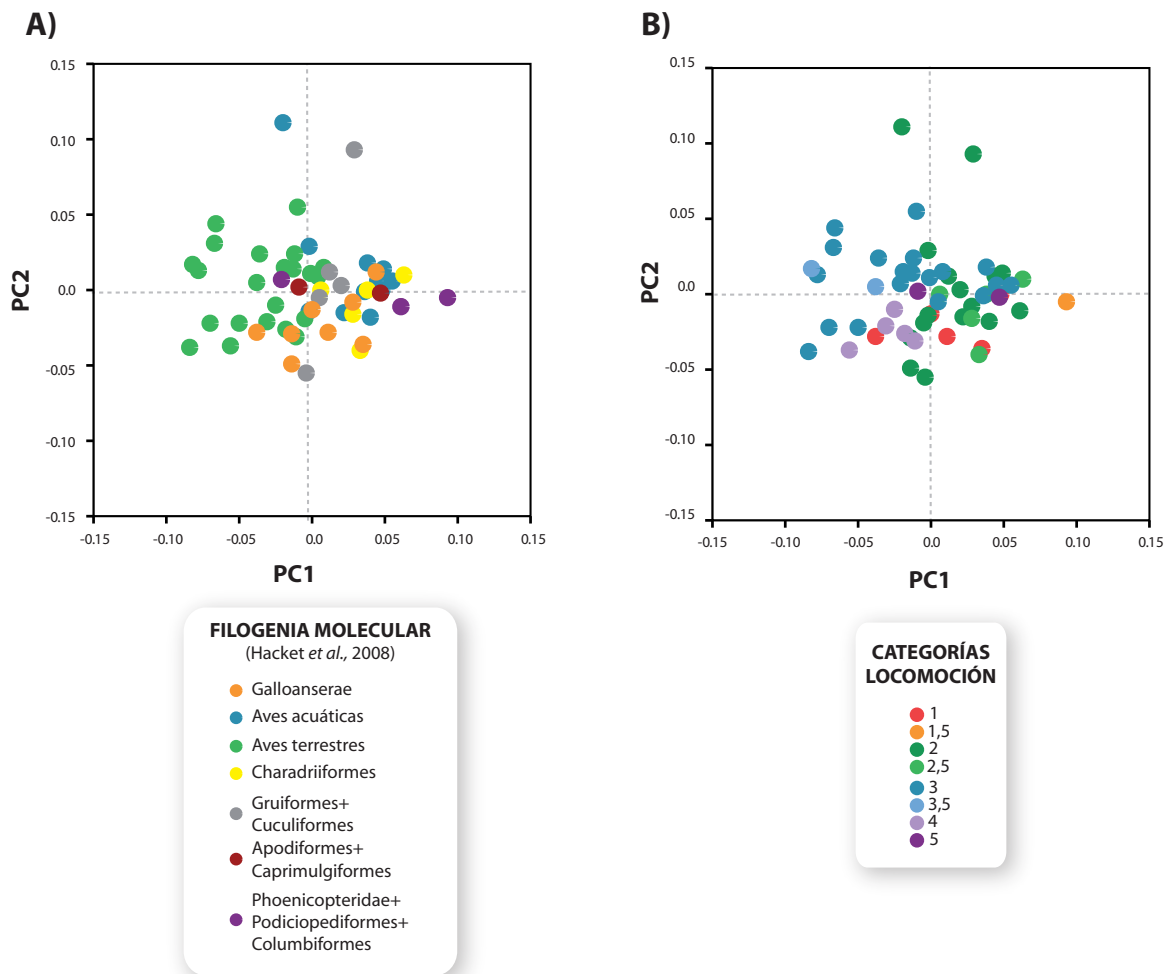


Figura 7.4. Diagrama de dispersión del PCA en la escápula. **A)** Se representa el mismo diagrama de dispersión que en la Figura 7.3 pero en este caso la leyenda representa los grupos más robustos de la filogenia molecular de Hackett *et al.* (2008). **B)** En este caso la leyenda se corresponde con los grupos locomotores de Dial (2003) desde no voladores o poco voladores (1) a voladores muy especializados (5; ver texto).

Hay varias excepciones con respecto a la distribución previamente descrita. Por un lado, el pingüino de Humboldt (*Spheniscus humboldti*) presenta una morfología que se aleja de la de otras neornitas acuáticas cercanamente emparentadas, ya que su escápula es relativamente más ancha y redondeada. Por otro lado, el vencejo (*Apus apus*) se caracteriza por un vuelo altamente desarrollado, con gran capacidad de maniobra. Su morfología escapular, sin embargo, la sitúa pareja con aves de vuelo limitado.

Coracoides

En el análisis de componentes principales del coracoides, el 91% de la varianza se explica con 5 componentes principales (Tabla 7.2), aunque la varianza más representativa está explicada por los dos primeros ($PC_1=55,54\%$ y $PC_2=15,76\%$; Fig. 7.5 y 7.6). La variación en el PC_1 se relaciona con la anchura relativa del hueso, desde coracoides más estilizados (en los valores negativos) a coracoides más robustos (en los valores positivos). Hacia valores positivos además, la lámina coracoidea está muy expandida en su borde ventral, la faceta articular esternal es relativamente más ancha y está orientada oblicuamente en sentido craneal al eje longitudinal coracoideo. La cabeza articular es relativamente más ancha cráneo-caudalmente, con una faceta de articulación humeral relativamente más grande. El aspecto general del coracoides es de un hueso relativamente más corto y robusto. Hacia valores negativos, la lámina coracoidea es mucho más estrecha y la superficie articular esternal tiene un ángulo menor y caudal al eje longitudinal coracoideo. La cabeza articular es relativamente más pequeña, así como la faceta de articulación humeral. El coracoides es relativamente más alargado y esbelto.

La variación del PC_2 se relaciona principalmente con el tamaño de la faceta humeral y el proceso lateral. Hacia los valores positivos la cabeza articular y la faceta humeral son relativamente más pequeñas y el proceso lateral, muy marcado, está orientado cranealmente. Por el contrario, hacia los valores negativos la cabeza articular y la faceta humeral son relativamente más grandes pero la lámina coracoidea es relativamente más pequeña. El proceso lateral es menos patente y se orienta siguiendo el eje que marca la faceta de articulación esternal. La distribución de los especímenes en el morfoespacio no parece estar relacionada con la filogenia o el tipo de vuelo, al contrario de lo que sucedía con la escápula.

CORACOIDES			
PC	Eigenvalues	% Varianza explicado	% Acumulado
1.	0,63202	55,54	55,54
2.	0,33662	15,76	71,29
3.	0,24818	8,56	79,86
4.	0,22089	6,78	86,64
5.	0,18572	4,8	91,44

Tabla 7.2. Resultados del PCA en el coracoides.

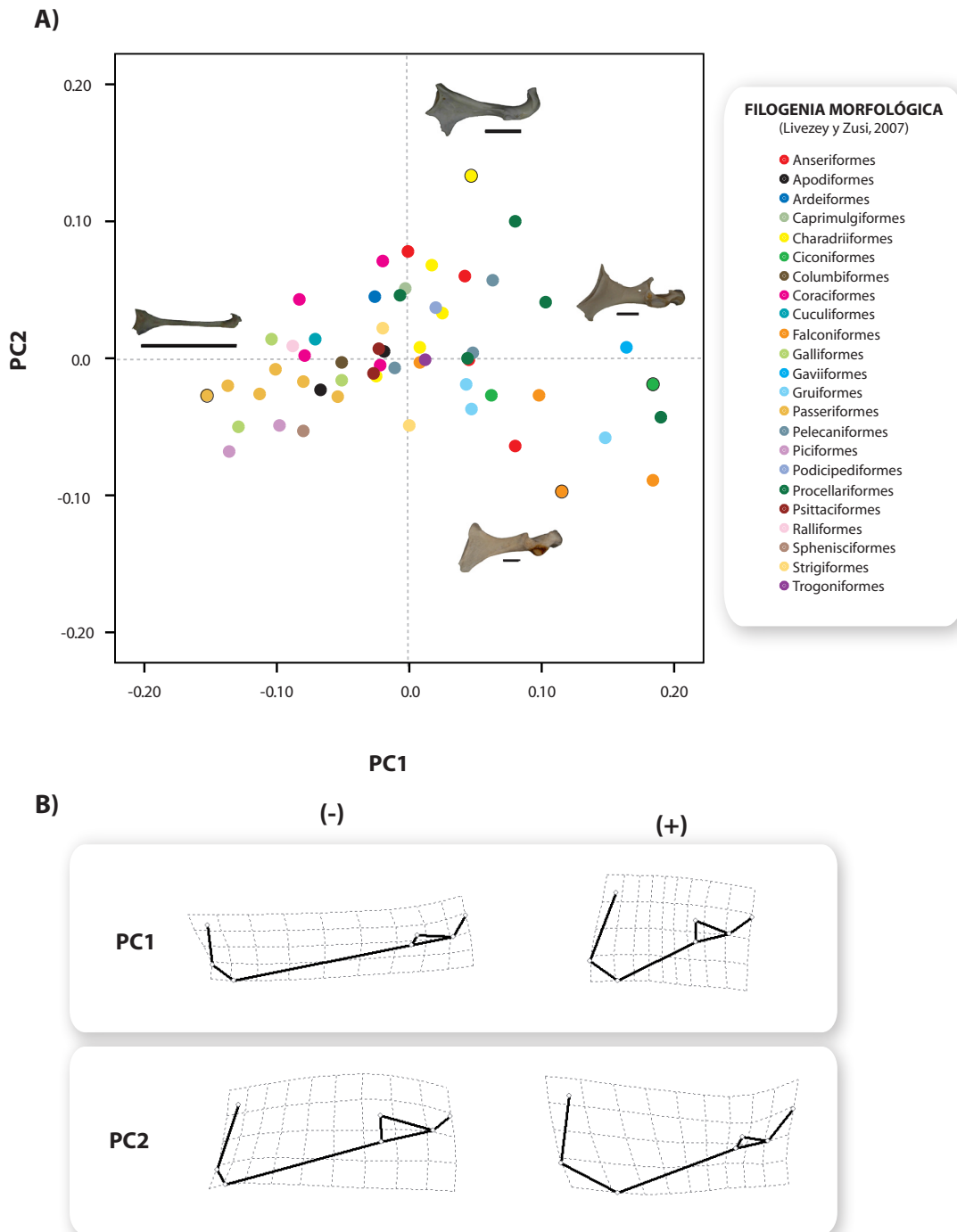


Figura 7.5. Diagrama de dispersión del PC₁ frente al PC₂ en el coracoides. **A)** Diagrama de dispersión. Se han incluido fotografías de las escápulas de algunas de las especies (indicadas por puntos con borde negro): PC₁(+): *Picus viridis* (Piciformes); PC₁(-): *Troglodytes troglodytes* (Passeriformes); PC₂(+): *Cephus grylle humboldti* (Charadriiformes); PC₂(-): *Sagittarius serpentarius* (Falconiformes). La leyenda representa los Órdenes definidos en la filogenia morfológica de Livezey y Zusi (2007). **B)** Variación en los extremos de ambos PCs representada mediante mallas de deformación.

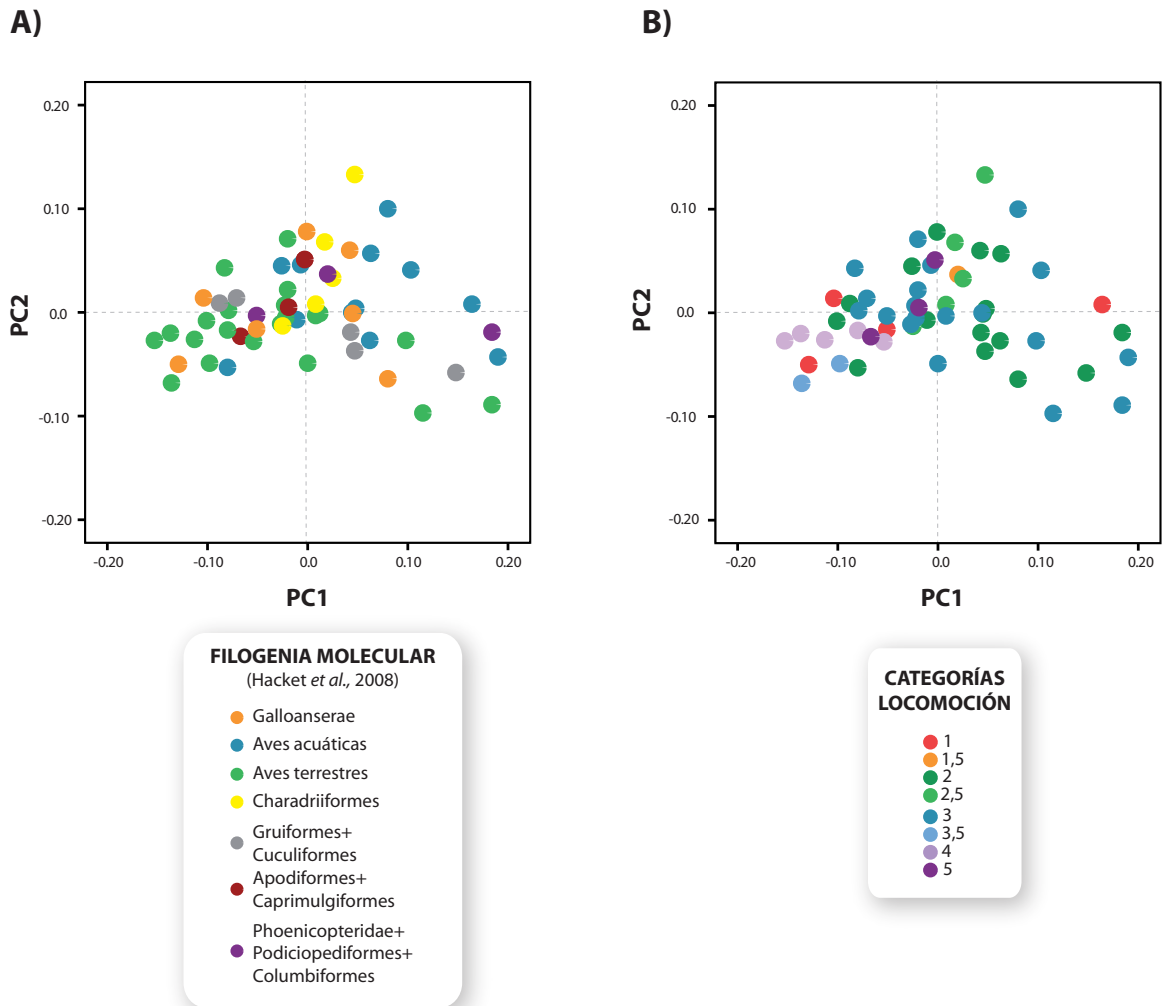


Figura 7.6. Diagrama de dispersión del PCA en el coracoides. **A)** Se representa el mismo diagrama de dispersión que en la Figura 7.5 pero en este caso la leyenda representa los grupos más robustos de la filogenia molecular de Hackett *et al.* (2008). **B)** En este caso la leyenda se corresponde con los grupos locomotores de Dial (2003) desde no voladores o poco voladores (1) a voladores muy especializados (5; ver texto).

2. TAMAÑO

Para analizar la alometría de los elementos de la cintura pectoral se han realizado análisis de regresión lineal multivariante usando como variables independientes el tamaño del centroide (CS) y el peso. El CS se calcula a partir de la configuración de landmarks y captura el tamaño del elemento estudiado en cuestión. Se ha complementado el análisis con el peso total medio de la especie, por la posible influencia que éste pueda tener en la morfología de la cintura.

Los resultados muestran que en la escápula la capacidad predictiva del tamaño sobre la forma no es significativa cuando se usa el CS ($p=0,0022$) o el peso ($p=0,062$). Sin embargo, en el coracoides sí es estadísticamente significativa ($p<0,0001$) y el tamaño predice un 16,90% y un 17,94% de la variación de la forma usando el CS y el peso, respectivamente.

Los cambios alométricos del coracoides son semejantes con ambos estimadores del tamaño (Fig. 7.7) de manera que a medida que aumenta el tamaño, el coracoides es relativamente más corto dorso-ventralmente y la faceta de articulación con el húmero es relativamente más grande. El ángulo que forma la faceta de articulación esternal con el eje longitudinal del coracoides es más oblicuo a medida que aumenta el tamaño. Esta alometría es comparable con la variación que captura el PC_1 , esto es, la principal variación morfológica del coracoides parece estar asociada con diferencias en el tamaño.

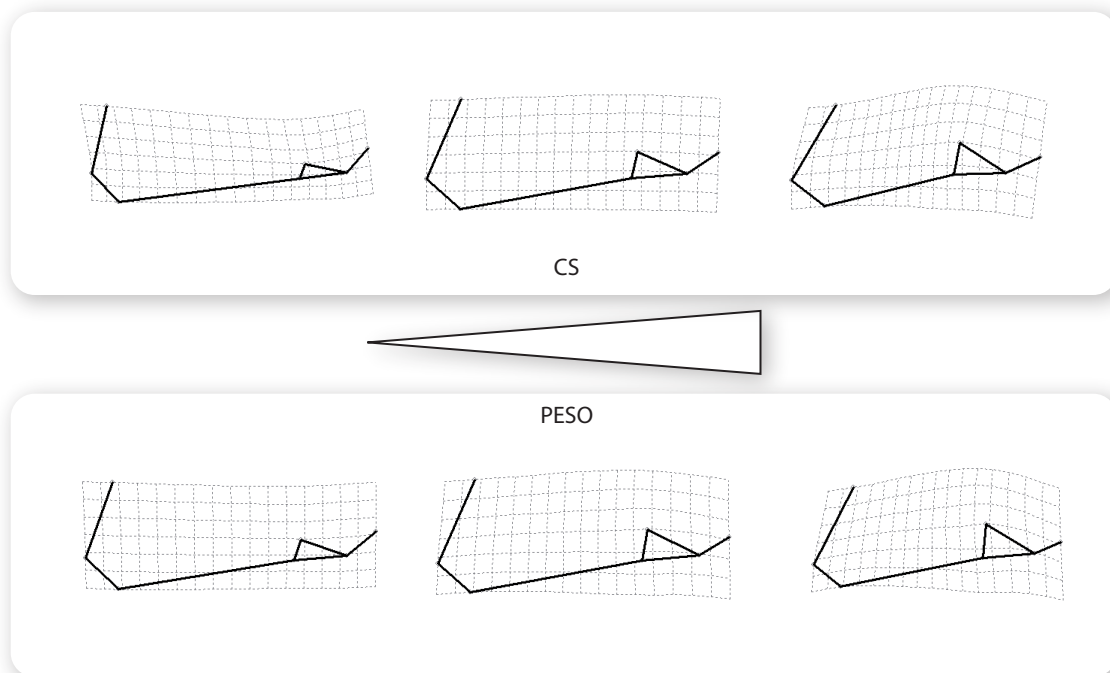


Figura 7.7. Patrones alométricos en el coracoides resultantes de la regresión de los residuos Procrustes con el tamaño del centroide (arriba) y el peso (abajo). El triángulo indica el cambio de tamaño: de más pequeños (vértice) a más grandes (base).

3. PATRONES DE COVARIACIÓN

Como se ha visto previamente, hay una asociación alométrica estadísticamente significativa en el coracoides. Por ello, se han realizado dos tipos de análisis de covariación, teniendo en cuenta el tamaño en el coracoides y ‘eliminándolo’³. En el primer caso se ha realizado el 2B-PLS con los residuos Procrustes (variables de forma *s.s.*) de la escápula y el coracoides. En el segundo caso, el conjunto de datos del coracoides son los residuos de la regresión lineal realizada sobre los residuos Procrustes (es decir, se ha retirado la variación morfológica del coracoides correlacionada con el tamaño). Ambos análisis muestran que la primera dimensión explica un alto porcentaje de la covarianza entre las dos estructuras (80,76%, en los análisis con tamaño y 88,62%, en los análisis sin tamaño). Sin embargo, además de explicar un porcentaje mayor de la covarianza, los resultados de los análisis sin tamaño pueden considerarse estadísticamente más significativos (ya que la probabilidad de que la covariación que explica dicha dimensión sea azarosa es mucho más baja—1,20%—que en el caso del análisis con tamaño—12,60%; relativo a 999 iteraciones en ambos casos). Estos resultados indican que el tamaño muy probablemente enmascara parte de la integración, por lo que a partir de ahora se tendrán sólo en cuenta los resultados de los análisis realizados sin tamaño.

La correlación entre los vectores de forma del 2B-PLS de la escápula y el coracoides en la primera dimensión de covariación es significativa ($r=0.540861$; Fig. 7.8 y 7.9). La tendencia de asociación en las formas de la escápula y el coracoides está marcada en el extremo negativo por escápulas con la lámina escapular dorsalmente curvada y una cabeza articular relativamente pequeña relacionadas a coracoides relativamente rectos y alargados mientras que hacia el extremo positivo, escápulas más rectas y estilizadas con la cabeza articular relativamente más grande asociadas a coracoides más cortos y robustos, con un ángulo en la fàceta esternal más marcado. En general, las aves acuáticas se sitúan hacia el extremo positivo (escápulas dobladas, coracoides alargados; exceptuando el pingüino) mientras que las terrestres se sitúan hacia el extremo negativo (escápulas rectas, coracoides robustos).

3. ‘Eliminar el tamaño’ significa trabajar estadísticamente con los residuos del ajuste de regresión lineal multivariante sobre los variables de forma *s.s.* (residuos Procrustes; Drake y Klingenberg, 2010).

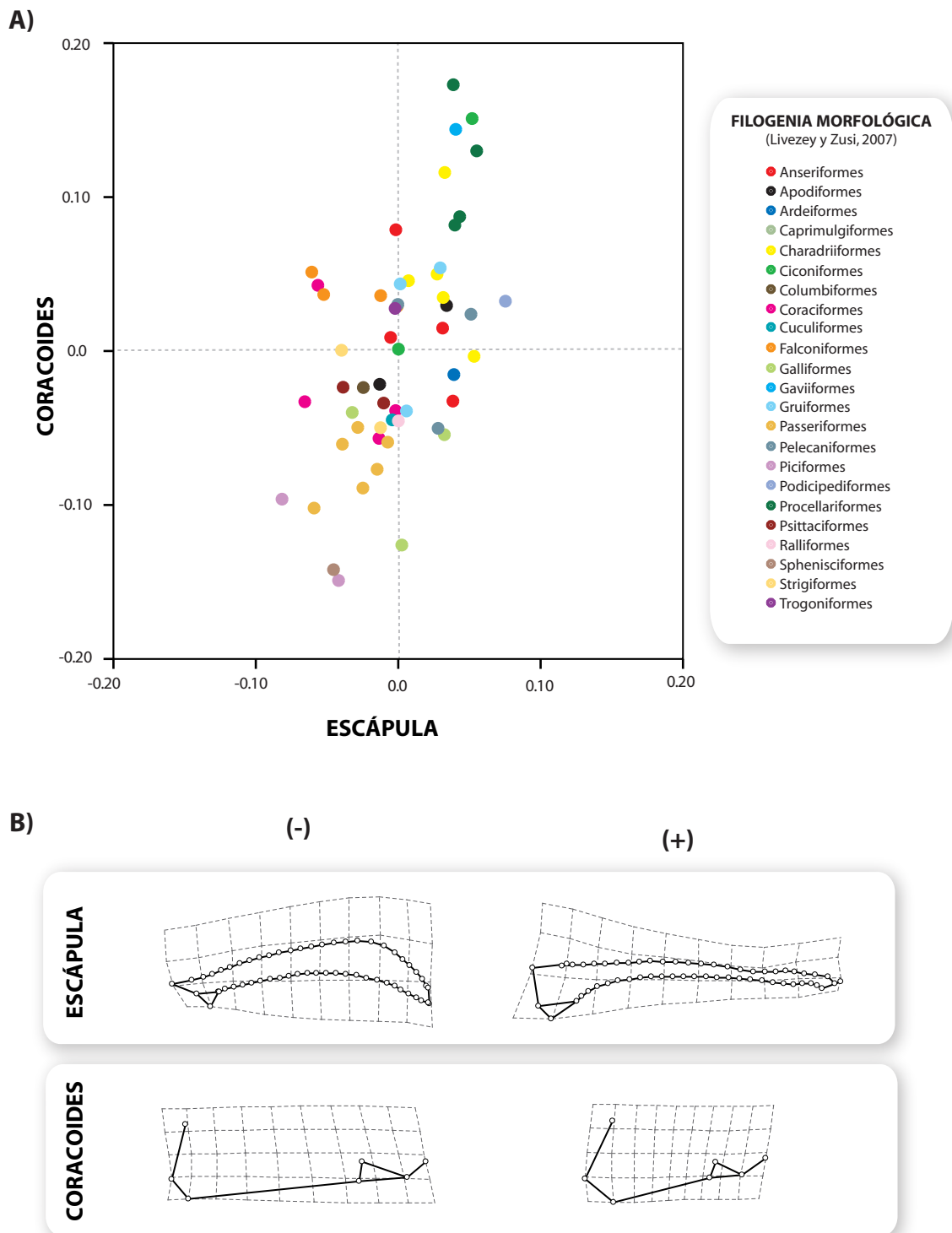


Figura 7.8. Diagrama de dispersión de los vectores de la primera dimensión de covariación entre la escápula y el coracoides sin tamaño (es decir, usando los residuos de la regresión lineal del coracoides). **A)** Diagrama de dispersión. La leyenda representa los órdenes definidos en la filogenia morfológica de Livezey y Zusi (2007). **B)** Variación en los extremos de los vectores representada mediante mallas de deformación.

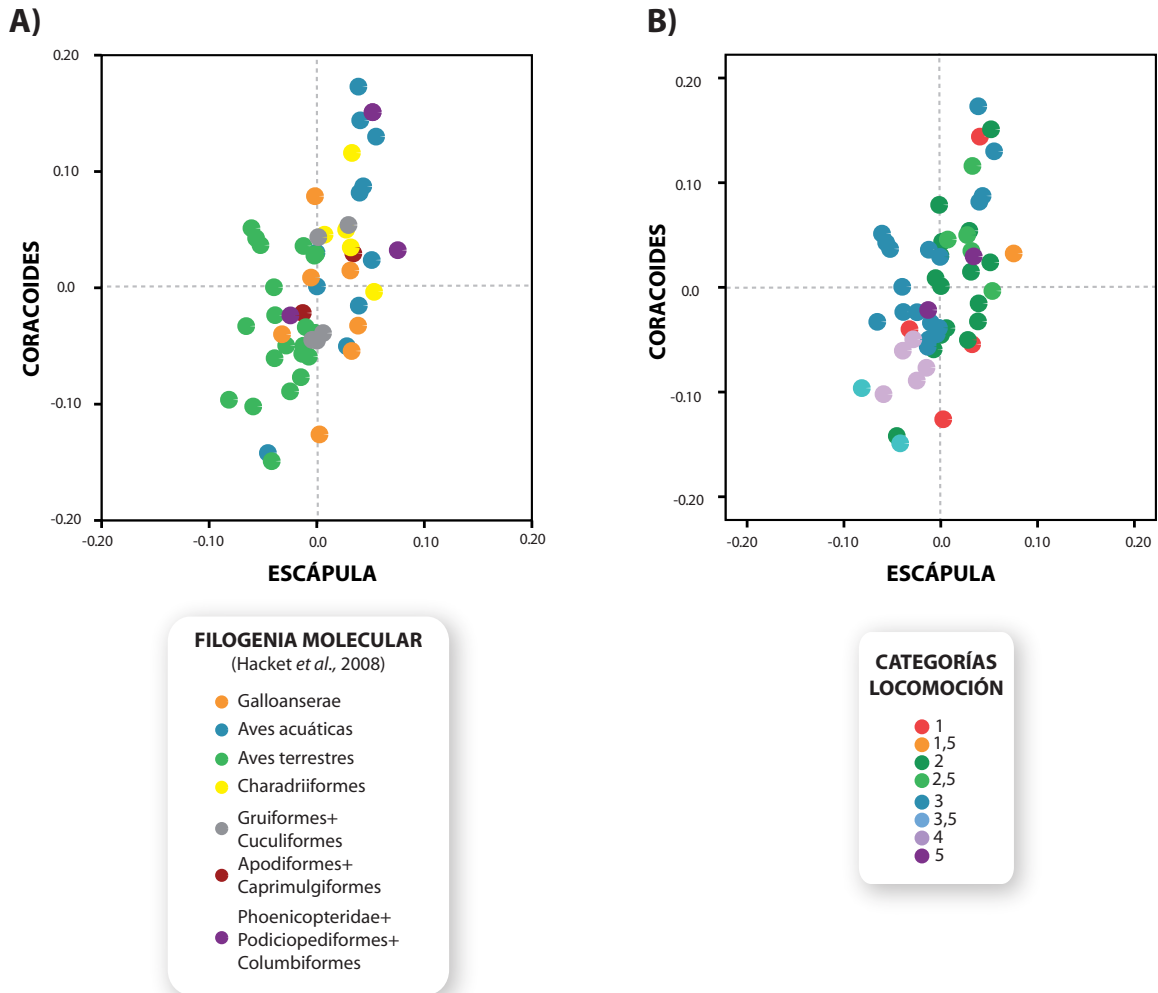


Figura 7.9. A) Se representa el mismo diagrama de dispersión que en la Figura 7.8 pero en este caso la leyenda representa los grupos más robustos de la filogenia molecular de Hackett *et al.* (2008). **B)** En este caso la leyenda se corresponde con los grupos locomotores de Dial (2003) desde no voladores o poco voladores (1) a voladores muy especializados (5; ver texto).

DISCUSIÓN

Los resultados muestran que en la cintura pectoral, la morfología de la escápula y el coracoides aviarios varían conjuntamente (es decir, están integrados), aunque este patrón se ve alterado por la alometría del coracoides. La morfología del coracoides está influida en gran medida por el tamaño mientras que la disparidad morfológica escápular parece reflejar adaptaciones ecológicas, ya que su morfología permite diferenciar entre aves acuáticas *s.l.*, con modos de vuelo más limitados, de aves terrestres las cuales presentan vuelos más especializados.

Los resultados sugieren que existen diferencias en la morfología escapular entre aves fundamentalmente acuáticas (*s.l.*; escápulas rectas) con aves terrestres (escápulas curvadas). Las aves acuáticas en este caso incluirían no sólo el clado reconocido por Hackett *et al.*, (2008), sino también el resto de aves adaptadas a dicho medio (Charadriiformes, Phoenicopteridae y Podicipediformes) que, según esta filogenia, no estarían directamente emparentados con el grupo de grupo de aves acuáticas *s.s.* ('*water birds*'; Fig. 7.1). Por tanto, además del factor filogenético (de acuerdo con la filogenia molecular), la variación morfológica de la escápula reúne a un conjunto de taxones con un sentido mayormente adaptativo. Además, la ordenación de los especímenes en el diagrama de dispersión según las categorías locomotoras muestra que las aves con estilo de vuelo más limitado se caracterizan por escápulas rectas (aves acuáticas *s.l.*) mientras que las aves con estilos de vuelo más especializado tienden a tener escápulas curvadas (aves terrestres).

Sin embargo, existen especializaciones adaptativas que no quedan explicadas por esta distribución como, por ejemplo, la del pingüino de Humboldt (*S. humboldti*). Su morfología escapular es muy distinta de la morfología de los grupos a los que pertenece (tanto por ser un ave acuática *s.s.* según Hackett *et al.*, 2008, como por su tipo de locomoción). La escápula de los pingüinos, con la lámina muy expandida, es probablemente una adaptación para el buceo propulsado por las alas. Los músculos que elevan dorsalmente el ala surgen principalmente de la escápula. En aves que se propulsan con las alas para el buceo, esta elevación del ala se efectúa contra el agua, con lo que una mayor superficie escapular para la inserción muscular favorece una mayor fuerza propulsiva (Olson, 1980). Sin embargo, nuestros resultados también muestran que otras aves adaptadas al buceo propulsado por las alas (pero que también vuelan como el arao aliblanco, *Cepphus grylle*) presentan escápulas más estrechas (Fig. 7.3 y 7.4). Los resultados indican que estas diferencias, además, no están asociadas al tamaño, ya que no existe alometría en el caso de la escápula. La posición del pingüino en el diagrama de dispersión en nuestros resultados podría explicarse como una adaptación extrema que implica una morfología muy diferenciada en un animal que ha perdido completamente el vuelo.

Respecto a las aves nadadoras, estudios previos han encontrado diferencias morfológicas en el esqueleto de las aves asociadas al tipo de locomoción. Zeffler *et al.* (2003) determinaron que las longitudes de los huesos de la extremidad posterior predicen el tipo de hábitat, sobre todo en aves nadadoras, vadeadoras y marchadoras, pero su estudio no incluye medidas de los elementos de la cintura pectoral y la extremidad anterior. Por su parte Hinic-Frlog y Motani (2009), a partir de datos métricos de todo el esqueleto post-craneal, determinan las características esqueléticas que son indicadoras de locomoción acuática y que permiten diferenciar entre las aves buceadoras de las nadadoras de superficie o las voladoras. Según dichos análisis, estas adaptaciones locomotoras no están relacionadas con la morfología de la escápula, lo cual sería incompatible con nuestros resultados. No obstante, la principal fuente de variación en la escápula según nuestros análisis es la curvatura de la lámina escapular, variación que ha de ser medida explícitamente con métodos tradicionales y es obviada en los estudios citados. Por tanto, la aplicación de la morfometría geométrica al estudio de la morfología de la cintura pectoral en aves permite revelar características cuantitativas de la forma global de la escápula que pasaron desapercibidas en análisis previos.

El patrón alométrico del coracoides indica que las aves pequeñas tienden a tener coracoides más estilizados y alargados, mientras que en aves más grandes, los coracoides tienden a ser más robustos. Si trazamos un paralelismo con la evolución de las aves desde sus ancestros terópodos no aviarios, el desarrollo del vuelo estuvo acompañado de diversas adaptaciones relacionadas con el coracoides (Sanz *et al.*, 1996). Por ejemplo, el alargamiento del coracoides, junto con el desarrollo del foramen trióseo, se asocia a la mejora del rendimiento en el vuelo, lo cual está acompañado también con una tendencia general a la disminución del tamaño (Poore *et al.*, 1997a; 1997b). Podría esperarse, por tanto, que aves con coracoides relativamente más alargados tuvieran vuelos más especializados. En general, los vuelos más acrobáticos y especializados se desarrollan en las aves más ligeras (p.ej. Apodiformes), con coracoides más estilizados según el patrón alométrico descrito. Sin embargo, nuestros resultados no muestran una asociación entre la morfología del coracoides y el rendimiento locomotor (entendiendo éste como categorías o rangos de vuelo; Fig. 7.6). Es decir, una vez que se alcanza el diseño del coracoides en las aves con aparato volador moderno, las modificaciones del mismo no están directamente relacionadas con mejoras en el rendimiento locomotor. Estos resultados no son contradictorios, ya que estamos trabajando en dos escalas comparativas diferentes: la escala morfológica de las aves modernas y el contexto evolutivo del grupo. A este respecto, sería interesante incluir datos de grupos fósiles para analizar la evolución morfológica del coracoides en las aves a lo largo de su historia evolutiva.

Cuando comparamos la organización morfológica de cocodrilos y aves es obvio que su cintura pectoral—muy modificada evolutivamente en aves—guarda relación con sus requerimientos biomecánicos. Además de su función locomotora, la cintura pectoral en

cocodrilos está implicada directamente en el soporte del peso del animal. Esto conlleva que su diseño está constreñido por el tamaño del individuo, el cual es soportado por la cintura pectoral, al tiempo que mantiene la capacidad de desarrollar una locomoción activa.

En las aves, por el contrario, ambos elementos están implicados principalmente en la locomoción, siendo sus funciones de sostén únicamente las relacionadas con el soporte de la caja torácica y el esqueleto del ala. Por tanto, comparativamente, el tamaño no parece un factor tan limitante para la morfología de la cintura pectoral de las aves. Por otro lado, la locomoción en aves es un mosaico de influencias adaptativas que intervienen en múltiples aspectos de la biología aviaria (Rayner, 1988; Dial, 2003). El vuelo en las aves es un rasgo tan especializado que caracteriza prácticamente todos los aspectos de la historia vital del grupo. El desarrollo de este tipo de locomoción conlleva una serie de transformaciones evolutivas en el sistema musculoesquelético, los patrones de crecimiento, la ecología, etc. La combinación de los distintos espectros de variación de estas características ha permitido a las aves explorar un amplio abanico de posibilidades, dando lugar a una elevada diversificación en tamaños, modos de vida, capacidades motoras, etc. Esto implica que no se pueden aislar los distintos factores que afectan el vuelo, lo que hace muy compleja la interpretación de la influencia de dichos factores sobre la morfología de los distintos elementos esqueléticos.

A pesar de ser un intento simplificado de analizar la morfología de la cintura pectoral en aves, el análisis presentado permite resaltar diversos puntos de elevado interés que merecen ser tratados en futuros estudios. Por ejemplo, sería necesario una categorización más precisa de los tipos de locomoción en aves para explorar la relación entre la morfología escapular y las adaptaciones ecológicas. Por otro lado como se ha mencionado, la inclusión de especies fósiles permitiría profundizar en las transformaciones evolutivas que ha sufrido dicho complejo a lo largo de la historia de la adquisición del vuelo.

CAPÍTULO VIII

Consideraciones finales y conclusiones

CONSIDERACIONES FINALES

Estas consideraciones generales incorporan aspectos relacionados con el sujeto de estudio, la muestra, los métodos analíticos utilizados y la generación de nuevas hipótesis. Con ello, este apartado pretende ser una reflexión integral sobre los problemas que han surgido a lo largo de la realización de la presente memoria y, asimismo, pretende valorar cuál sería la proyección futura que tienen sus resultados. Ya que el eje central de esta memoria es comprender la organización morfológica dentro del contexto evolutivo de arcosaurios y considerando la experiencia adquirida tras analizar partes anatómicas organizadas modularmente (esqueleto axial y apendicular), hemos creído conveniente incorporar un protocolo donde se relacionen entre sí los métodos utilizados. De este modo, se dispone de un esquema general a partir del cual los resultados obtenidos se imbrican, determinando cuáles son los patrones y los procesos evolutivos asociados a la organización morfológica que nos han conducido a generar nuevas hipótesis. Estas consideraciones generales permiten también justificar las conclusiones de esta memoria, que se listan al final de este capítulo.

1. SUJETO DE ESTUDIO

Cocodrilos y aves

La presente memoria se encuadra en el estudio de la historia evolutiva de los arcosaurios. Dentro de un contexto tan extenso, nos hemos centrado en estudiar la organización morfológica del esqueleto post-craneal anterior de los dos grupos con representantes actuales, aves y cocodrilos. Obviamente, para abordar cualquier aspecto de la evolución de un grupo tan diverso y dispar como los arcosaurios es necesario tener en cuenta no sólo las formas actuales sino también el resto de arcosaurios extintos. En la presente memoria, sin embargo, no se han incluido formas fósiles debido a la necesidad de acotar el sujeto de estudio para posibilitar su análisis. Una de las ventajas inmediatas al utilizar linajes actuales es la accesibilidad y resolución del material frente a formas fósiles. El número de individuos (aunque bastante más limitado de lo esperado en un principio) ha permitido realizar un análisis cuantitativo de la organización morfológica en cocodrilos y aves mediante morfometría geométrica. Además de caracterizar los modelos morfológicos en los linajes actuales, los resultados obtenidos nos han permitido hacer inferencias sobre los patrones evolutivos del post-cráneo de arcosaurios. Por ejemplo, nuestros resultados resaltan ciertos elementos claves, como el coracoides y el húmero, en la evolución de arcosaurios. En cocodrilos, los patrones de variación morfológica del coracoides y su integración con el húmero, indican una relación evolutiva en este complejo nunca antes tomada en cuenta. Por su parte, el papel crucial del

coracoides en la historia evolutiva de las aves no es algo nuevo, ya que su implicación en la aparición del vuelo ha sido ampliamente estudiada. Sin embargo, nuestros resultados revelan aspectos poco conocidos para las aves neornitas y a tener en cuenta a lo largo de la evolución aviaria, como la relación del coracoides con el tamaño. Las investigaciones futuras, por tanto, deberían tener en cuenta el análisis de los modelos morfológicos en los fósiles de los diferentes linajes de cocodrilos y aves. Ello permitirá contrastar el origen de los patrones observados y cómo éstos cambian a lo largo de las respectivas filogenias.

Esqueleto post-craneal

Con respecto a los elementos concretos analizados, es importante destacar la extensa y variada información que contiene el esqueleto post-craneal y que, frecuentemente, ha sido relegada a un segundo plano frente a la información craneal.

El estudio de la organización morfológica del esqueleto axial anterior en cocodrilos ha permitido relacionar los patrones de transición morfológica de las vértebras de la región cervical y cervico-torácica con procesos del desarrollo, vinculándolos con la expresión de los genes *Hox* implicados en la regionalización axial. La variación encontrada en cocodrilos se ha relacionado con factores funcionales, como la diferente movilidad del cuello dependiendo de la configuración de las costillas cervicales, los osteodermos y la musculatura que asocia el cráneo con la región cervical.

En el esqueleto apendicular anterior de cocodrilos existe una señal taxonómica que permite caracterizar morfológicamente las dos principales familias (Alligatoridae y Crocodylidae). En el caso de las aves, en la morfología escapular subyace una señal filogenética que está relacionada, además, con adaptaciones ecológicas de los distintos clados de neornitas, sobre todo con las especializaciones adquiridas para los modos de locomoción en el medio acuático.

El estudio de variables morfológicas cuantitativas, en el contexto operativo de la integración morfológica, proporciona la posibilidad de contrastar cuantitativamente los datos morfológicos con variables funcionales o del desarrollo. Por ello, otra línea de investigación interesante sería correlacionar bases de datos de variables biomecánicas o datos histológicos con los rangos de variación morfológica observados.

2. MUESTRA

La caracterización de los patrones de variación e integración morfológica en el post-cráneo de cocodrilos ha puesto de manifiesto la necesidad de incorporar una diversidad mayor de especies en los análisis. Principalmente, la muestra carece de especímenes de

G. gangeticus (limitada a un individuo juvenil) para completar el análisis de las tres familias de Crocodylia adecuadamente. A pesar de ello, los análisis han mostrado resultados novedosos con respecto a las diferencias entre aligatóridos y cocodrilidos.

La diversidad de especies en la muestra, por tanto, nos ha permitido caracterizar a grandes rasgos las diferencias taxonómicas en Crocodylia. Sin embargo, para controlar otros aspectos de la variación morfológica hay que tener en cuenta otros niveles de variación más inclusivos, como las diferencias entre sexos, la maduración o las diferencias entre ejemplares cautivos o salvajes.

Con respecto a la ontogenia, se han caracterizado los patrones morfológicos a lo largo del crecimiento post-natal de *Alligator mississippiensis*. A partir de este modelo, se ha inferido qué características tendrían el resto de especies de Crocodylia. Sin embargo, los resultados con respecto a los patrones de covariación en las vértebras cervicales y del esqueleto apendicular también sugieren que existen diferencias en los patrones de crecimiento entre aligatóridos y cocodrilidos. Esto refuerza la necesidad de complementar los estudios realizados en *A. mississippiensis* incorporando otras especies del resto de familias (Crocodylidae y Gavialidae) y especies de aligatóridos con características particulares de crecimiento, por ejemplo especies de pequeña talla, como *Caiman crocodilus* o *Alligator sinensis*.

3. MÉTODOS

Los conjuntos de landmarks utilizados en la presente memoria se diseñaron para capturar los rasgos anatómicos más relevantes de los huesos estudiados. Sin embargo, es evidente que las interpretaciones llevadas a cabo dependen de la elección de los landmarks. Estudios considerando las áreas de inserción muscular, por ejemplo, podrían aportar resultados que complementasen los realizados en la presente memoria. Como se ha visto, la morfometría geométrica es una herramienta muy útil para analizar la variación morfológica pero siempre teniendo en cuenta la limitación del modelo elegido en su interpretación. Así, la morfometría geométrica es una herramienta que nos permite estudiar el tamaño y la geometría como variables ‘independientes’ desde un punto de vista analítico. Sin embargo, esta separación es artificial, el tamaño y la geometría son aspectos integrados de la forma y, por tanto, a la hora de estudiar las transformaciones morfológicas en la naturaleza sólo tienen sentido en conjunto. Esto queda patente en la presente memoria. A pesar de ‘eliminar’ operativamente el tamaño hay patrones morfológicos que siguen mostrando su estrecha relación con el tamaño. Esto es más patente en la ontogenia donde los patrones de covariación entre elementos dependen de las variaciones morfológicas asociadas con el tamaño.

4. GENERACIÓN DE HIPÓTESIS

La hipótesis de partida de la presente memoria consideraba que los cocodrilos habrían de mostrar una alta integración entre los elementos de su esqueleto post-craneal que explicase su conservadurismo evolutivo. Esta hipótesis ha sido en parte sustentada, aunque los distintos niveles de estudio (elementos aislados o integrados; escala intra-específica o inter-específica) indican que esta integración no implica necesariamente la existencia de patrones morfológicos únicos en las familias analizadas. La metodología que se ha seguido muestra que existen diferencias y que éstas son la fuente para elaborar nuevas hipótesis en el estudio de arcosaurios.

Para abordar el estudio de la organización morfológica de los cocodrilos y las aves (mediante morfometría geométrica) hemos evaluado la configuración modular de distintas estructuras post-craneales basándonos en el esquema de la Figura 8.1. El esquema sigue la relación triangular propuesta por Buscalioni *et al.* (2005) para definir sistemas modulares. La organización morfológica se puede abordar desde diversos enfoques: sistemática filogenética, morfometría tradicional y geométrica, o mediante el estudio de la conectividad entre elementos. En el caso de la morfometría geométrica el objetivo primordial es caracterizar la variación y covariación de estructuras y sus partes. Por ello los vértices de la tríada muestran: 1) la estructura como sujeto de estudio; 2) las relaciones entre las partes desde el punto de vista de la integración y 3) la configuración del sistema modular.

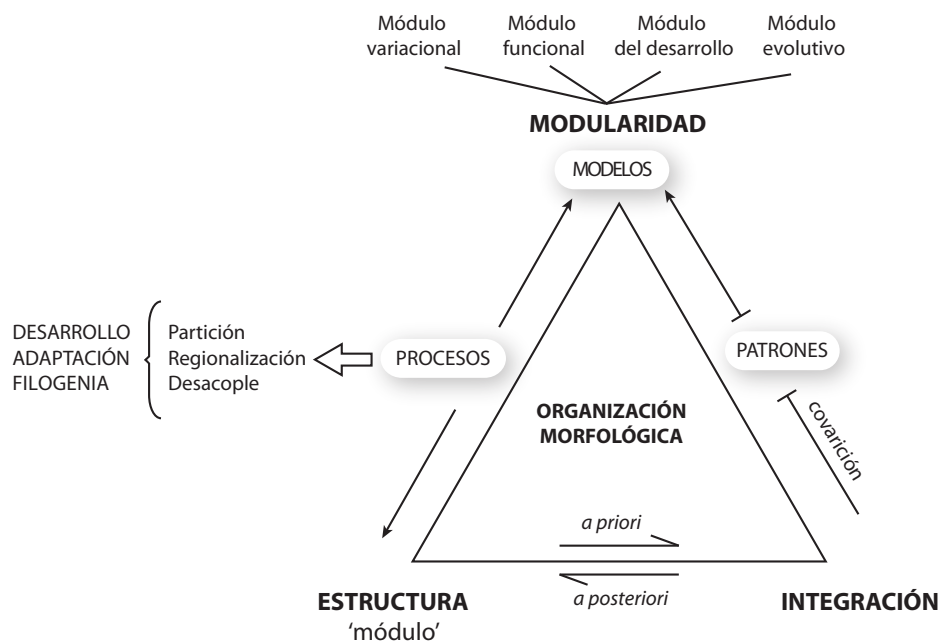


Figura 8.1. Marco conceptual usado como guía para interpretar los resultados de la presente memoria en el contexto de la organización morfológica de los arcosaurios. Las distintas estructuras post-craneales han sido evaluadas como ‘módulos’ *a priori* para contrastar posteriormente sus patrones de covariación. Alternativamente, la caracterización de los patrones de variación y covariación ha permitido proponer otros ‘módulos’ *a posteriori*, con un sentido evolutivo.

En nuestro caso particular las estructuras analizadas están supuestamente organizadas modularmente: series de elementos colineales o adyacentes (homología seriada), tal y como podemos comprender la disposición del esqueleto axial y apendicular incluyendo los elementos de la cintura pectoral. De este modo, las estructuras pueden ser tratadas *a priori* como ‘módulos’. Así se analiza el esqueleto axial, por ejemplo. Por otra parte, la caracterización de los patrones de variación y covariación morfológica nos ha permitido proponer ‘módulos’ *a posteriori*. Este es el caso del estudio que se presenta para el esqueleto apendicular.

Nuestra pregunta en el diseño de este estudio fue: ¿podemos tratar la columna como un supramódulo donde habría módulos elementales?, y el tal caso, ¿cuál sería la configuración de ese módulo? Para ello intentamos establecer la unidad modular evaluando los patrones covariación de ‘módulos’ configurados por un conjunto de landmarks. Estos se eligieron con criterios estructurales, funcionales o del desarrollo para encontrar el mayor o menor grado de integración (o de relativa independencia) entre las partes seleccionadas. Sin embargo, todos resultaron estar en cierta medida integrados, de modo que ninguna combinación de partes en una vértebra se puede definir como unidad básica organizativa de la columna, excepto la propia vértebra.

Este análisis mostró que el esqueleto axial de cocodrilos es una estructura seriada integrada pero con distintos niveles de organización. Dichos niveles emergieron al reconocer que, aunque una vértebra es un módulo integrado, las variaciones entre sus partes no son homogéneas entre sí. Esta cierta independencia de las partes queda reflejada en los análisis de variación resultando ser el esqueleto axial una serie caracterizada por un patrón morfológico gradual que, a la postre, cuando es analizada vértebra a vértebra, resulta subdividida en dos regiones. Estas dos subregiones tienen sentido evolutivo ya que se pueden relacionar con factores del desarrollo y tienen además un sentido biomecánico.

Estas fuentes de variación en la serie vertebral son claves en la evolución. Los patrones de integración entre vértebras determinan la existencia de dos modelos que tienen una explicación filogenética: el cuello de aligatóridos y el cuello de cocodrílidos. Son estos modelos a los que conferimos el valor de sistema modular, en cuanto que podemos discutir su existencia a partir de los factores que subyacen a los procesos evolutivos. De este modo entendemos que el sistema modular requiere de integración como condición necesaria, pero ha de contener una dimensión evolutiva como condición suficiente. En parte, esto se justifica porque los valores de covariación, al estar cuantificados, constituyen también un continuo.

Así, en el caso del esqueleto apendicular, en los elementos de la cintura pectoral y apendicular caracterizamos los patrones de integración entre los elementos. En general, dichos patrones mostraban que las covariaciones eran mayores entre elementos adyacentes. Sin embargo, la covariación entre húmero y el coracoides muestra claramente una señal filogenética, diferenciando Alligatoridae y Crocodylidae. De este modo, el par es considerado un modelo y, dado que tiene relevancia en la evolución de los cocodrilos, esto nos ha llevado a postular la hipótesis de que ambos elementos han de constituir un módulo evolutivo.

CONCLUSIONES

- Esta memoria sienta las bases para el estudio de la organización morfológica del esqueleto post-craneal anterior de arcosaurios, de modo que sus resultados son imprescindibles para el análisis del registro fósil de cocodrilos y aves, teniendo en cuenta que se han estudiado a partir de los grupos monofiléticos que caracterizan a cada *crown-group*.
- La aplicación de la morfometría geométrica permite detectar aspectos de la variación morfológica que pasan desapercibidos en otros estudios de morfometría tradicional.
- La morfología del esqueleto post-craneal en cocodrilos y aves contiene información taxonómica y filogenética relevante. Además, las variaciones morfológicas en los distintos elementos están relacionadas con factores funcionales, del desarrollo o adaptaciones ecológicas.
- El esqueleto post-craneal de cocodrilos muestra una alta integración entre sus partes, tanto en la región cervical y cervico-torácica del esqueleto axial, como en la cintura pectoral y extremidad anterior. Sin embargo, su morfología no es tan conservadora como se había considerando para Crocodylia. Los patrones morfológicos observados revelan diferencias entre aligatóridos y cocodrilidos, tanto en la morfología vertebral como en la del coracoides y el húmero.
- Las vértebras de cocodrilos son unidades altamente integradas desde un punto de vista estructural, funcional y del desarrollo. En la columna vertebral existen distintos niveles de organización y, según los métodos desarrollados en la presente memoria, no es posible determinar cuál sería la ‘unidad modular’ de la misma.
- Si consideramos únicamente la morfología vertebral sin tener en cuenta las estructuras anexas (costillas), la regionalización de la zona cervical de cocodrilos es distinta a lo considerado tradicionalmente. En la zona cervical y cervico-torácica de cocodrilos existen dos sub-regiones cuyas diferencias morfológicas se reflejan también en la estructura del conjunto musculo-esquelético (musculatura axial, osteodermos y costillas), en la biomecánica del cuello (movilidad diferencial) y en el desarrollo (patrones de expresión de los genes *Hox*).

- La integración vertebral en la ontogenia de *A. mississippiensis* está inducida por el tamaño, reflejando el patrón alométrico. Inter-específicamente, existen diferencias taxonómicas entre aligatóridos y cocodrílidos que implican una variación regional en el patrón de covariación.
- En los elementos de la cintura pectoral y la extremidad anterior de cocodrilos la variación morfológica fundamental está relacionada con un gradiente de robustez de los elementos.
- Los patrones de covariación del coracoides y el húmero en cocodrilos permiten reconocer este par como un módulo evolutivo.
- Los resultados de la presente tesis apoyan las asunciones previas de que existen diferencias en las tasas de crecimiento dentro de Crocodylia, aunque no se han podido determinar con precisión.
- En las neornitas, el tamaño tiene una influencia significativa sobre la morfología del coracoides mientras que las variaciones morfológicas observadas en la escápula están asociadas a adaptaciones ecológicas.

Referencias

- Abourachid, A. (2001)** Kinematic parameters of terrestrial locomotion in cursorial (ratites), swimming (ducks), and striding birds (quail and guinea fowl). *Comparative Biochemistry and Physiology Part A*, 131: 113-119.
- Adams, D.C., Rohlf, F.J. y Slice, D.E. (2004)** Geometric morphometrics: ten years of progress following the “revolution”. *Italian Journal of Zoology*, 71: 5-16.
- Aoyama, H. y Asamoto, K. (2000)** The developmental fate of the rostral/caudal half of a somite for vertebra and rib formation: experimental confirmation of the resegmentation theory using chick-quail chimeras. *Mechanisms of Development*, 99: 71-82.
- Bagnall, K. M., Higgins, S. J. y Sanders, E. J. (1988)** The contribution made by a single somite to the vertebral column: experimental evidence in support of resegmentation using the chick-quail chimaera model. *Development*, 103: 69-85.
- Barbosa, A. y Moreno, E. (1999)** Hindlimb morphology and locomotor performance in waders: an evolutionary approach. *Biological Journal of the Linnean Society*, 67: 313-330.
- Baumel, J. (1993)** *Handbook of avian anatomy: Nomina Anatomica avium*. 2ª Edición. Publications of the Nuttall Ornithological Club, Harvard University. 779 pp.
- Beaufrére, H. (2009)** A review of biomechanic and aerodynamic considerations of the avian thoracic limb. *Journal of Avian Medicine and Surgery*, 23(3): 173-185.
- Benton, M.J. (2005)** *Vertebrate Paleontology*. 3ª Edición. Blackwell Science Ltd. 455 pp.
- Benton, M.J. y Clark, J.M. (1988)** Archosaur phylogeny and the relationships of the Crocodylia. En: Benton, M.J. (Ed.) *The phylogeny and classification of the tetrapods. Volume 1: Amphibians, reptiles, birds. The Systematics Association Special Volumen*, 35A: 295-338. Clarendon Press, Oxford.
- Biewener, A.A. y Corning, W.R. (2001)** Dynamics of Mallard (*Anas platyrhynchos*) gastrocnemius function during swimming versus terrestrial locomotion. *The Journal of Experimental Biology*, 204: 1745-1756.
- Blob, R.W. y Biewener, A.A. (1999)** *In vivo* locomotor strain in the hindlimb bones of *Alligator mississippiensis* and *Iguana iguana*: implications for the evolution of limb bone safety factor and non-sprawling limb posture. *The Journal of Experimental Biology*, 202: 1023-1046.
- (2001) Mechanics of limb bone loading during terrestrial locomotion in the green iguana (*Iguana iguana*) and American alligator (*Alligator mississippiensis*). *The Journal of Experimental Biology*, 204: 1099-1122.
- Bolker, J.A. (2000)** Modularity in development and why it matters to Evo-Devo. *American Zoologist*, 40: 770-776.
- Bonnan, M.F., Farlow, J.O. y Masters, S.L. (2008)** Using linear and geometric morphometrics to detect intraspecific variability and sexual dimorphism in femoral shape in *Alligator mississippiensis* and its implications for sexing fossil archosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 28(2): 422-431.

- Bookstein, F.L. (1989)** Principal warps: thin plate splines and the decomposition of deformations. *IEEE Transactions on Pattern Analysis and Machine Intelligence*, 11: 567-585.
- **(1991)** *Morphometric tools for landmark data: geometry and biology*. Cambridge University Press, Cambridge. 435 pp.
- **(1997)** Landmark methods for forms without landmarks: morphometrics of group differences in outline shape. *Medical Image Analysis*, 1(3): 225-243.
- Bookstein, F.L., Streissguth, A.P., Sampson, P.D., Connor, P.D. y Barr, H.M. (2002)** Corpus callusum shape and neuropsychological deficits in adult males with heavy fetal alcohol exposure. *Neuroimage*, 15: 233-251.
- Bout, R.G. (1997)** Postures of the avian craniocervical column. *Journal of Morphology*, 231: 287-295.
- Bout, R.G. y Zweers, G.A. (2001)** The role of cranial kinesis in birds. *Comparative Biochemistry and Physiology – Part A: Molecular and Integrative Physiology*, 131(1): 197-205.
- Brochu, C.A. (1995)** Heterochrony in the crocodylian scapulocoracoid. *Journal of Herpetology*, 29(3): 464-468.
- **(1996)** Closure of neurocentral sutures during crocodylian ontogeny: implications for maturity assessment in fossil archosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 16(1): 49-62.
- **(1997a)** *Phylogenetic systematics and taxonomy of Crocodylia*. Unpublished PhD Thesis. The University of Texas at Austin. 467 pp.
- **(1997b)** Morphology, fossils, divergence timing, and the phylogenetic relationships of *Gavialis*. *Systematic Biology* 46(3): 479-522.
- **(1999)** Phylogeny, systematic, and historical biogeography of Alligatoroidea. *Society of Vertebrate Paleontology Memoir*, 6: 9-100.
- **(2001a)** Progress and future directions in archosaur phylogenetics. *Journal of Paleontology*, 75(6): 1185-1201.
- **(2001b)** Crocodylian snouts in space and time: phylogenetic approaches toward adaptive radiation. *American Zoologist*, 41: 564-585.
- **(2004)** Alligatorine phylogeny and the status of *Allognathosuchus* Mook, 1921. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 24(4): 857-873.
- Brusatte, S.L., Benton, M.J., Desojo, J.B. y Langer, M.C. (2010)** The higher-level phylogeny of Archosauria (Tetrapoda: Diapsida). *Journal of systematic Paleontology*, 8(1): 3-47.

- Bryant, H.N. y Russell, A.P. (1992)** The role of phylogenetic analysis in the inference of unpreserved attributes of extinct taxa. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, 337: 405-418.
- Burke, A.C., Nelson, C.E., Morgan, B.A. y Tabin, C. (1995)** *Hox* genes and the evolution of vertebrate axial morphology. *Development*, 121: 333-346.
- Busbey, A.B. (1995)** Structural consequences of skull flattening. En: Thomason JJ. *Functional Morphology in Vertebrate Paleontology*. Cambridge University Press, Nueva York, Estados Unidos. Pp 173-192.
- Buscalioni, A.D. y Chamero, B. (en prensa)** Crocodylomorpha. En: Poyato-Ariza, F., Buscalioni, A.D. y Fregenal-Martínez, M. (Eds) *Las Hoyas: a Cretaceous wetland. A multidisciplinary synthesis after 25 years of research on a exceptional fossil deposit from Spain. Honoring J.L. Sanz*. Pfeil Verlag Munchen.
- Buscalioni, A.D., Sanz, J.L., Casanovas, M.L. y Santafe, J.V. (1986)** An eusuchian crocodile from the Upper Cretaceous of Spain (Vilamitjana, Province of Lerida). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 6(3): 209-214.
- Buscalioni, A.D., Ortega, F., Pérez-Moreno, B.P. y Rasskin-Gutman, D. (1995)** The hand in the locomotion of terrestrial crocodiles. *II International Symposium on Litographic Limestones. Lleida-Cuenca (Spain)*. Extended Abstracts 53-56.
- Buscalioni, A.D., de la Iglesia, A., Delgado-Buscalioni, R. y Dejoan, A. (2005)** Modularity at the boundary between art and science. En: Callebaut, W. y Rasskin-Gutman, D. (Eds) *Modularity. Understanding the Development and Evolution of Natural Complex Systems*. MIT Press, Cambridge. Pp 283-304.
- Calder, W.A. (1984)** *Size, function and life history*. Harvard University Press, Cambridge. 431 pp.
- Callebaut, W. y Rasskin-Gutman, D. (2005)** *Modularity. Understanding the Development and Evolution of Natural Complex Systems*. MIT Press, Cambridge. 471 pp.
- Carrano, M.T. y Biewener, A.A. (1999)** Experimental alteration of limb posture in the chicken (*Gallus gallus*) and its bearing on the use of birds as analogs for dinosaur locomotion. *Journal of Morphology*, 240: 237-249.
- Carrier, D.R. y Farmer, C.G. (2000)** The evolution of pelvic aspiration in archosaurs. *Paleobiology*, 26(2): 271-293.
- Carroll, S.B., Grenier, J.K. y Weatherbee, S.D. (2005)** *From DNA to diversity. Molecular genetics and the evolution of animal design*. Blackwell Publishing, Oxford. 258 pp.
- Casinos, A. y Cubo, J. (2001)** Avian long bones, flight and bipedalism. *Comparative Biochemistry and Physiology – Part A: Molecular and Integrative Physiology*, 131(1): 159-167.

- Charig, A. (1972)** The evolution of the archosaur pelvis and hindlimb: an explanation in functional terms. En: Joysey, K.A. y Kemp, T.S. (Eds.) *Studies in Vertebrate Evolution*. Oliver & Boyd, Edimburgo. Pp: 121-155.
- Charuta, A., Bartyze, B., Karbowicz, M. y Kobryn, H. (2005)** Morphology and morphometry of the antebrachial skeleton and bones of hand of the domestic pekin duck. *Veterinaria ir Zootechnika*, 29(51): 26-30. SÓLO EN FIGURAS!
- Chernoff, B. y Magwene, P.M. (1999)** Morphological integration: forty years later. En: Olson, E.C. y Miller, R.L. *Morphological Integration*. University of Chicago Press, Chicago. Pp. 319-353.
- Cheverud, J.M. (1982)** Phenotypic, genetic, and environmental morphological integration in the cranium. *Evolution*, 36(3): 499-516.
- (1988) A comparison of genetic and phenotypic correlations. *Evolution*, 42(5): 958-968.
- (1996) Developmental integration and the evolution of pleiotropy. *American Zoologist*, 36: 44-50.
- Christ, B., Huang, R. y Wilting, J. (2000)** The development of the avian vertebral column. *Anatomy and Embriology*, 202: 179-194.
- Christian, A. y Preuschoft, H. (1996)** Deducing the body posture of extinct large vertebrates from the shape of the vertebral column. *Palaeontology*, 39(4): 801-812.
- Christiansen, P. (1998)** Strength indicator values of theropod long bones, with comments on limb proportions and cursorial potential. *Gaia*, 15: 241-255.
- Christiansen, P. y Bonde, N. (2002)** Limb proportions and avian terrestrial locomotion. *Journal of Ornithology*, 143: 356-371.
- Claessens, L. (2004)** Archosaurian respiration and the pelvic girdle aspiration breathing of crocodyliforms. *Proceedings of the Royal Society B*, 271: 1461-1465.
- (2009) A cineradiographic study of lung ventilation in *Alligator mississippiensis*. *Journal of Experimental Zoology*, 311A: 563-585.
- Claessens, L., Edwards, S. Drake, A., Martinez, R., Eckart, M. Kryzak, M. y Marcucci, M. (2009)** Aves 3D: a new online resource for digital avian skeletal anatomy. *Paleontologia i evolució*, memoria especial nº3: 45-46.
- Cong, L.Y., Hou, L.H., Wu, X.C. y Hou, J.F. (1998)** *The gross anatomy of Alligator sinensis* Fauvel. Academia Sinica, Beijing. 388 pp.
- Cubo, J., Menten, L. y Casinos, A. (1999)** Sagittal long bone curvature in birds. *Annales des Sceinces Naturelles – Zoologie et Biologie Animale*, 20(4): 153-159.
- Dequéant, M-L. y Pourquié, O. (2008)** Segmental patterning of the vertebrate embryonic axis. *Nature*, 9: 370-382.

- Dial, K.P. (1992)** Avian forelimb muscles and nonsteady flight: can birds fly without using the muscles in their wings? *The Auk*, 109: 874-885.
- (2003) Evolution of avian locomotion: correlates of flight style, locomotor modules, nesting biology, body size, development, and the origin of flapping flight. *The Auk*, 120(4): 941-952.
- Dodson, P. (1975)** Functional and ecological significance of relative growth in *Alligator*. *Journal of Zoology*, 175: 315-355.
- Drake, A.G. y Klingenberg, C.P. (2008)** The pace of morphological change: historical transformation of skull shape in St Bernard dogs. *Proceedings of the Royal Society B*, 275: 71-76.
- (2010) Large-scale diversification of skull shape in domestic dogs: disparity and modularity. *American Naturalist*, 175: 289-301.
- Drake, A., Kryzak, M., Ehlers, H., Martinez, R. y Claessens, L. (2009)** A preliminary geometric morphometric analysis of the ecomorphology of the avian sternum. *Paleontologia i evolució*, memoria especial nº3: 51-52.
- Dryden, I.L. y Mardia, K.V. (1998)** *Statistical shape analysis*. J.W. Wiley, Nueva York. 376 pp.
- Duboule, D. y Dollé, P. (1989)** The structural and functional organization of the murine HOX gene family resembles that of *Drosophila* homeotic genes. *The EMBO Journal*, 8(5): 1497-1505.
- Dzemski, G. y Christian, A. (2007)** Flexibility along the neck of the ostrich (*Struthio camelus*) and consequences for the reconstruction of dinosaurs with extreme neck length. *Journal of Morphology*, 268: 701-714.
- Eble, G.J. (2005)** Morphological modularity and macroevolution: conceptual and empirical aspects. En: Callebaut, W. y Rasskin-Gutman, D. (Eds.) *Modularity: understanding the development and evolution of natural complex systems*. MIT Press, Cambridge. Pp 221-238.
- Erickson, G.M., Lappin, A.K. y Vliet, K.A. (2003)** The ontogeny of bite-force performance in American alligator (*Alligator mississippiensis*). *Journal of Zoology*, 260: 317-327.
- Ericson, P.G.P., Anderson, C.L., Britton, T., Elzanowski, A., Johansson, U.S., Källersjö, M., Ohlson, J.I., Parsons, T.J., Zuccon, D. y Mayr, G. (2006)** Diversification of Neoaves: integration of molecular sequence data and fossils. *Biological Letters*, 2: 543-547.
- Farlow, J.O., Gatesy, S.M., Holtz, T.R.Jr., Hutchinson, J.R. y Robinson, J.M. (2000)** Theropod locomotion. *American Zoologist*, 40: 640-663.

- Favier, B. y Dollé, P. (1997)** Developmental functions of mammalian *Hox* genes. *Molecular Human Reproduction*, 3(2): 115-131.
- Fish, F.E. (1984)** Kinematics of undulatory swimming in the American alligator. *Copeia*, 4: 839-843.
- Foster, D.J., Podos, J. y Hendry, A.P. (2007)** A geometric morphometric appraisal of beak shape in Darwin's finches. *Journal of Evolutionary Biology*, 21: 263-275.
- Frey, E. (1988a)** Das Tragsystem der Krododile – eine biomechanische und phylogenetische Analyse. *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie A (Biologie)*, 426: 1-60.
- **(1988b)** Anatomie des Körperstammes von *Alligator mississippiensis* Daudin. *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde. Serie A (Biologie)*, 424 (106): 1-106.
- Frey, E. y Riess, J. (1989)** The axial musculature of recent crocodiles and its phyletic implications. *American Zoologist*, 29: 857-862.
- Frey, E. y Salisbury, S.W. (2001)** The kinematics of aquatic locomotion in *Osteolaemus tetraspis* Cope. En: Grigg, G. C., Seebacher, F. y Franklin, C.E. (Eds) *Crocodylian biology and evolution*. Surrey Beatty & Sons, Australia. Pp 165-179.
- Gatesy, S.M. (1990)** Caudofemoral musculature and the evolution of theropod locomotion. *Paleobiology*, 16(2): 170-186.
- **(1991a)** Hindlimb movements of the American alligator (*Alligator mississippiensis*) and postural grades. *Journal of Zoology, London*, 224: 557-588.
- **(1991b)** Hindlimb scaling in birds and other theropods: implications for terrestrial locomotion. *Journal of Morphology*, 209(1): 83-96.
- **(1997)** An electromyographic analysis of hindlimb function in *Alligator* during terrestrial locomotion. *Journal of Morphology*, 234(2): 197-212.
- Gatesy, S.M. y Biewener, A.A. (1991)** Bipedal locomotion: effects of speed, size and limb posture in birds and humans. *Journal of Zoology, London*, 224: 127-147.
- Gatesy, S.M. y Dial, K.P. (1996)** Locomotor modules and the evolution of avian flight. *Evolution*, 50(1): 331-340.
- Gatesy, S.M. y Middleton, K.M. (1997)** Bipedalism, flight, and the evolution of theropod locomotion. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 17(2): 308-329.
- Gauthier, J.A. (1986)** Saurischian monophyly and the origin of birds. *Memoirs of the California Academy of Sciences*, 8: 1-55.
- Gayon, J. (2000)** History of the concept allometry. *American Zoologist*, 40: 748-758.
- George, J. C. y Berger, A.J. (1966)** *Avian myology*. Academic Press, Nueva York, Londres. 500 pp.
- Gilbert, S.F. (2003)** *Developmental biology*. Sinauer Associates Inc., Sunderland. 835 pp.

- Goldstein, R. S. y Kalcheim, C. (1992)** Determination of epithelial half-somites in skeletal morphogenesis. *Development*, 116: 441-445.
- Gomez, C., Özbudak, E. M., Wunderlich, J., Baumann, D., Lewis, J. y Pourquié, O. (2008)** Control of segment number in vertebrate embryos. *Nature*, 454: 335-339.
- Goodrich, E. S. (1930)** *Studies on the structure and development of vertebrates*. Macmillan, Londres. 837 pp. **Gould, S.J. (1977)** *Ontogeny and phylogeny*. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, 501 pp.
- Gower, J.C. (1975)** Generalized Procrustes analysis. *Psychometrika*, 40: 33-51.
- Grant, T. y Kluge, A.G. (2004)** Transformation series as an ideographic character concept. *Cladistics* 20: 23-31.
- Hackett, S.J., Kimball, R.T., Reddy, D., Bowie, R.C., Braun, E.L., Braun, M.J., Chojnowski, J.L., Cox, W.A., Han, K., Harshman, J., Huddleston, C.J., Marks, B.D., Miglia, K.J., Moore, W. S., Sheldon, F.H., Steadman, D.W., Witt, C.C. y Yuri, T. (2008)** A phylogenomic study of birds reveals their evolutionary history. *Science*, 320: 1763-1768.
- Hall, B. K. (2005)** *Bones and cartilage. Developmental and evolutionary skeletal biology*. Elsevier Academic Press, San Diego. 760 pp.
- Heidweiller, J. (1989)** Post natal development of the neck system in the chicken (*Gallus domesticus*). *American Journal of Anatomy*, 186(3): 258-270.
- Heidweiller, J., Van der Leeuw, A.H.J. y Zweers, G.A. (1992)** Cervical kinematics during drinking in developing chickens. *The Journal of Experimental Zoology*, 262: 135-153.
- Higgins, G. M. (1923)** The development of the primitive reptilian vertebral column as shown by a study of *Alligator mississippiensis*. *American Journal of Anatomy*, 31: 373-407.
- Hildebrand, M. (1995)** *Analysis of vertebrate structure*. 4ª Edición. John Wiley & Sons, Inc, USA. 657 pp.
- Hinic-Frlog, S. y Motani, R. (2009)** Relationship between osteology and aquatic locomotion in birds: determining modes of locomotion in extinct Ornithurae. *Journal of Evolutionary Biology*, 23: 372-385.
- Hoffstetter, R. y Gasc, J.P (1969)** Vertebrae and ribs of modern reptiles. En: Gans, C., Bellairs, A. y Parsons, T.S. (Eds.), *Biology of the Reptilia. Volume 1*. Academic Press, Londres. Pp 201-310.
- Huang, R., Zhi, Q., Brand-Saberi, B. y Christ, B. (2000)** New experimental evidence for somite resegmentation. *Anatomy and Embriology*, 202: 195-200.
- Hutchinson, J.R. (2000)** Adductors, abductors, and the evolution of archosaur locomotion. *Paleobiology*, 26(4): 734-751.
- (2001a) The evolution of femoral osteology and soft tissues on the line to extant birds (Neornithes). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 131: 169-197.

- (2001b) The evolution of pelvic osteology and soft tissues on the line to extant birds. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 131: 123-168.
- (2006) The evolution of locomotion in archosaurs. *C.R. Palevol*, 5: 519-530.
- Huxley, J. (1972)** *Problems of relative growth*. Dover Publications, Inc., Nueva York. 276 pp.
- Jasinoski, S.C., Russell, A.P. y Currie, P.J. (2006)** An integrative phylogenetic and extrapolatory approach to the reconstruction of dromaeosaur (Theropoda: Eumaniraptora) shoulder musculature. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 146: 301-344.
- Jefferies, R.P.S. (1979)** The origin of chordates—a methodological essay. En: House, M.R. (Ed.) *The origin of major invertebrate groups. Spec. Vol. Syst. Ass.* 12: 1-515. Pp 443-477.
- Jenkins, F.A. (1993)** The evolution of the avian shoulder joint. *American Journal of Science*, 293A: 253-267.
- Jones, T.D., Farlow, J.O., Rube, J.A., Henderson, D.M. y Hillenius, W.J. (2000)** Cursoriality in bipedal archosaurs. *Nature*, 406: 716-718.
- Kappen, C. y Ruddle, F.H. (1993)** Evolution of a regulatory gene family: HOM/HOX genes. *Current opinion in genetics*, 3(6): 931-938.
- Kardong, K. V. (2007)** *Vertebrados. Anatomía comparada, función y evolución*. McGraw-Hill Interamericana, Madrid. 782 pp.
- Kessel, M. y Gruss, P. (1991)** Homeotic transformations of murine vertebrae and concomitant alteration of *Hox* codes induced by retinoic acid. *Cell*, 67: 89-104.
- Keynes, R J. y Stern, C. D. (1988)** Mechanism of vertebrate segmentation. *Development*, 103: 413-429.
- Klingenberg, C.P. (2002)** Morphometrics and the role of the phenotype in studies of the evolution of developmental mechanisms. *Gene*, 287: 3-10.
- (2008) **MorphoJ, version 1.02c**. http://www.flywings.org.uk/MorphoJ_page.htm.
- (2009) Morphometric integration and modularity in configurations of landmarks: tools for evaluating a priori hypotheses. *Evolution & Development*, 11(4): 405-421.
- Krumlauf, R. (1992)** Evolution of the vertebrate *Hox* Homeobox genes. *BioEssays*, 14(4): 245-251.
- Kubo, T. y Benton, M.J. (2007)** Evolution of hindlimb posture in archosaurs: limb stresses in extinct vertebrates. *Paleontology*, 50(6): 1519-1529.
- Kulemeyer, C., Asbahr, K., Gunz, P., Frahnert, S. y Bairlein, F. (2009)** Functional morphology and integration of corvid skulls – a 3D geometric morphometric approach. *Frontiers in Zoology*, 6:2.

- Lattin, J., Carrol, J.D. y Green, P.E. (2003)** *Analyzing multivariate data*. Thomson Learning, Inc. Canada. 556 pp.
- Lieberman, D.E., Ross, C.R. y Ravosa, M. (2000)** The primate cranial base: ontogeny, function and integration. *Yearbook of Physical Anthropology* 43: 117-169.
- Livezey, B.C. (1988)** Morphometrics of flightlessness in the alcidae. *The Auk*, 105: 681-698.
- Livezey, B.C. y Zusi, R.L. (2007)** Higher-order phylogeny of modern birds (Theropoda, Aves: Neornithes) based on comparative anatomy. II. Analysis and discussion. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 149: 1-95.
- Livingston, V.J., Bonnan, M.F., Elsey, R.M., Sandrik, J.L. y Wilhite, D.R. (2009)** Differential limb scaling in the American alligator (*Alligator mississippiensis*) and its implications for archosaur locomotor evolution. *The Anatomical Record*, 292: 787-797.
- Magwene, P.M. (2001)** New tools for studying integration and modularity. *Evolution*, 55(9): 1734-1745.
- Mansfield, J.H. y Abzhanov, A. (2010)** Hox expression in the American Alligator and evolution of archosaurian axial patterning. *Journal of Experimental Zoology*, 314B: 1-16.
- Marugán-Lobón, J. y Buscalioni, A.D. (2006)** Avian skull morphological evolution: exploring exo- and endocranial covariation with two-block partial least squares. *Zoology*, 109: 217-230.
- Marugán-Lobón, J. (2007)** *Disparidad e integración en el cráneo de Archosauria: aplicaciones de la morfometría teórica y la morfometría geométrica en macroevolución*. Tesis Doctoral. Universidad Autónoma de Madrid. 279 pp.
- Mayr, G. y Clark, J. (2003)** The deep divergences of neornithine birds: a phylogenetic analysis of morphological characters. *Cladistics*, 19: 527-553.
- McCall, R.A., Nee, S. y Harvey, P.H. (1999)** The role of wing length in the evolution of avian flightlessness. *Evolutionary Ecology*, 12(5): 569-580.
- McGonnell, I.M. (2001)** The evolution of the pectoral girdle. *Journal of Anatomy*, 199: 189-194.
- McGowan, C. (1999)** *A practical guide to vertebrate mechanics*. Cambridge University Press. 301 pp.
- McHenry, C.R., Clausen, P.D., Daniel, W.T., Meers, M.B. y Pendharkar, A. (2006)** Biomechanics of the rostrum in crocodylians: a comparative analysis using finite-element modelling. *The Anatomical Record Part A*, 288A: 827-849.
- Meers, M. B. (2002)** Cross-sectional geometric properties of the crocodylian humerus: an exception of Wolff's Law? *Journal of Zoology*, 258: 405-418

- (2003) Crocodylian forelimb musculature and its relevance to archosauria. *The Anatomical Record Part A*, 274A: 891-916.
- Metzger, K.A., Daniel W.J.T. y Ross, C.F. (2005)** Comparison of beam theory and finite-element analysis with in vivo bone strain data from the alligator cranium. *The Anatomical Record Part A*, 283A: 331-348.
- Middleton, K.M. y Gatesy, S.M. (2000)** Theropod forelimb design and evolution. *Zoological Journal of the Linnean Society*. 128: 149-187.
- Mitteroecker, P. y Bookstein, F. (2008)** The evolutionary role of modularity and integration in the hominoid cranium. *Evolution*, **62(4)**: 934-958.
- Mitteroecker, P. y Gunz, P. (2009)** Advances in geometric morphometrics. *Evolutionary Biology*, 36: 235-247.
- Monsoro-Burq, A.-H., Bontoux, M., Teillet, M.-A. y Le Douarin, N. M. (1994)** Heterogeneity in the development of the vertebra. *PNAS*, 91: 10435-10439.
- Monteiro, L. R. y Soares, M. (1997)** Allometric analysis of the ontogenetic variation and evolution of the skull in *Caiman* Spix, 1825 (Crocodylia: Alligatoridae). *Herpetologica*, 53(1): 62-69.
- Monteiro, L.R., Cavalcanti, M. J. y Sommer III, H. J. S. (1997)** Comparative ontogenetic shape changes in the skull of *Caiman* species (Crocodylia, Alligatoridae). *Journal of Morphology*, 231: 53-62.
- Mook, C.C. (1921)** Notes on the postcranial skeleton in the Crocodylia. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 44: 67-100.
- (1925) A revision of the Mesozoic crocodylia of North America. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 51: 319-432.
- Müller G.B. y Alberch P. (1990)** Ontogeny of the limb skeleton in *Alligator mississippiensis*: developmental invariance and change in the evolution of archosaur limbs. *Journal of Morphology* 203: 151-164.
- Müller, J., Scheyer, T. M., Head, J. J., Barret, P. Werneburg, I., Ercson, P. G. P., Pol, D. y Sánchez-Villagra M. R. (2010)** Homeotic effects, somitogenesis and the evolution of vertebral numbers in recent and fossil amniotes. *PNAS*, 107 (5): 2118-2123.
- Norell, M.A. (1989)** The higher level relationships of the extant Crocodylia. *Journal of Herpetology* 23:325-335.
- Nudds, R.L., Dyke, G.J. y Rayner, J.M. (2004)** Forelimb proportions and the evolutionary radiation of Neornithes. *Proceedings of the Royal Society of London B (Suppl.)*, 271: S324-S327.
- (2007) Avian brachial index and wing kinematics: putting movement back into bones. *Journal of Zoology*, 272(2): 218-226.

- O'Higgins, P. y Jones, N. (1998)** Facial growth in *Cercocebus torquatus*: an application of three-dimensional geometric morphometric techniques to the study of morphological variation. *Journal of Anatomy*, 193: 251-272.
- (2006) *Tools for statistical shape analysis*. Hull York Medical School. <http://sites-google.com/site/hymsfme/resources>.
- Olson, E.C. y Miller, R.L. (1958)** *Morphological Integration*. University of Chicago Press, Chicago. 376 pp.
- Olson, S.L. (1980)** A new genus of penguin-like peleciform bird from the Oligocene of Washington (Pelecaniformes: Plotopteridae). *Contrib. Sci. Natur. Hist. Mus. Los Angeles County*, 330: 51-57.
- Organ, C.L. (2006)** Thoracic epaxial muscles in living archosaurs and ornithomimid dinosaurs. *The Anatomical Record Part A*, 288A: 782-793.
- Parrish, J.M. (1986)** Locomotor adaptations in the hindlimb and pelvis of the Thecodontia. *Hunteria*, 1: 1-35.
- (1987) The origin of crocodylian locomotion. *Paleobiology*, 13(4): 396-414.
- (1993) Phylogeny of the Crocodylotarsi, with reference to archosaurian and crurotarsan monophyly. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 13(3): 287-308.
- Pierce, S.E., Angielczyk, K.D. y Rayfield, E.J. (2008)** Patterns of morphospace occupation and mechanical performance in extant crocodylian skulls: a combined geometric morphometric and finite element modeling approach. *Journal of Morphology*, 269: 840-864.
- Piras, P. (2007)** *Theoretical morphology of fossil and recent crocodile skull by means of 3 and 2-dimensional geometric morphometrics*. Tesis doctoral. Università degli Studi Roma Tre. 194 pp.
- Piras, P., Teresi, L., Buscalioni, A.D. y Cubo, J. (2009)** The shadow of forgotten ancestors differently constrains the fate of Alligatoroidea and Crocodyloidea. *Global Ecology and Biogeography*, 18: 30-40.
- Pirlot, P. (1976)** *Morfología evolutiva de los cordados*. Ediciones Omega S.A., Barcelona. 966 pp.
- Pol, D. (2005)** Postcranial remains of *Notosuchus terrestris* (Archosauria: Crocodyliformes) from the Upper Cretaceous of Patagonia, Argentina. *Ameghiniana* 42: 21-38.
- Poore, S.O., Ashcroft, A., Sánchez-Haiman, A. y Goslow, G.E. (1997s)** The contractile properties of the m. supracoracoideus in the pigeon and starling: a case for long-axis rotation of the humerus. *The Journal of Experimental Biology*, 200: 2987-3002.
- Poore, S.O., Sánchez-Haiman, A. y Goslow, G.E. (1997b)** Wing upstroke and the evolution of flapping flight. *Nature*, 387: 799-802.

- Porro, L.B., Holliday, C.M., Anapol, F., Ontiveros, L.C., Ontiveros, L.T. y Ross, C.F. (2010)** Free body analysis, beam machines, and finite element modeling in the mandible of *Alligator mississippiensis*. *Journal of Morphology*, 272: 910-937.
- Raikow, R.J. (1973)** Locomotor mechanisms in north american ducks. *The Wilson Bulletin*, 85(3): 295-307.
- **(1985)** Locomotor system. En: King, A.S. y McLelland, J. (Eds.) *Form and function in birds. Vol. 3*. Academic Press, Londres. Pp 57-147.
- Raikow, R.J., Bicanovsky, L. y Bledsoe, A.H. (1988)** Forelimb joint mobility and the evolution of wing-propelled diving in birds. *The Auk*, 105(3): 446-451.
- Rasskin-Gutman, D. (1996)** *Modelos geométricos y topológicos en morfología. Exploración de los límites del morfoespacio afín. Aplicaciones en paleobiología*. Tesis doctoral. Universidad Autónoma de Madrid. 226 pp.
- Rasskin-Gutman, D. y Buscalioni, A.D. (2001)** Theoretical morphology of the Archosaur (Reptilia: Diapsida) pelvic girdle. *Paleobiology*, 27(1): 59-78.
- Rayner, J.M.V. (1988)** Form and function in avian flight. En: Johnston, R.F. (Ed.) *Current ornithology, vol. 5*. Plenum. Nueva York. Pp. 1-66.
- Reilly, S.M. y Blob, R.W. (2003)** Motor control of locomotor hindlimb posture in the American alligator (*Alligator mississippiensis*). *Journal of Experimental Biology*, 206: 4327-4340.
- Reilly, S.M. y Elias, J.A. (1998)** Locomotion in *Alligator mississippiensis*: kinematic effects of speed and posture and their relevance to the sprawling-to-erect paradigm. *The Journal of Experimental Biology*, 201: 2559-2574.
- Reilly, S.M., Willey, J.S., Biknevičius, A.R. y Blob, R.W. (2005)** Hindlimb function in the alligator: integrating movements, motor patterns, ground reaction forces and bone strain of terrestrial locomotion. *The Journal of Experimental Biology*, 208: 993-1009.
- Remak, R. (1855)**. *Untersuchungen über die Entwicklung der Wirbeltiere*. Reimer, Berlin. 371 pp.
- Renous, S., Gasc, J.P., Bels, V.L. y Wicker, R. (2002)** Asymmetrical gaits of juvenile *Crocodylus johnstoni*, galloping Australian crocodiles. *Journal of Zoology*, 256: 311-325.
- Richardson, M. K. (1999)** Vertebrate evolution: the developmental origins of adult variation. *BioEssays*, 21: 604-613.
- Rieppel, O. (1993)** Studies on skeleton formation in reptiles. V. Patterns of ossification in the skeleton of *Alligator mississippiensis* DAUDIN (Reptilia, Crocodylia). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 109: 301-325.
- Rohlf, F.J. (1993)** Relative warps analysis and an example of its application to mosquito wings. En: Marcus, L.F., Bello, E. y García-Valdecasas, A. (Eds.) *Contributions to*

- morphometrics*. Monografías del Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC, Madrid. Pp 131-158.
- (1998) On applications of geometric morphometrics to studies of ontogeny and phylogeny. *Systematic Biology* 47(1): 147-158.
- (2004) *TpsRegr, version 1.29*. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook.
- (2005) *TpsRelw, version 1.42; TpsPLS, version 1.14*. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook.
- (2010) *TpsDig, digitize landmarks and outlines, version 2.16*. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook.
- Rohlf, F. J. y Corti, M. (2000)** Use of two-block partial least-squares to study covariation in shape. *Systematic Biology*, 49(4): 740-753.
- Rohlf, F.J. y Marcus, L.F. (1993)** A revolution in morphometrics. *Trends in Ecology and Evolution*, 8(4): 129-132.
- Rohlf, F.J. y Slice, D.E. (1990)** Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. *Systematic Zoology*, 39: 40-59.
- Romer, A. S. (1956)** *The osteology of the reptiles*. The University of Chicago Press, Chicago. 772 pp.
- Russell, E.S. (1916)** *Form and function*. John Murray, Londres, Reino Unido. Pp 383.
- Rylander, M.K. y Bolen, E.G. (1974)** Analysis and comparison of gaits in whistling ducks (*Dendrocygna*). *The Wilson Bulletin*, 86(3): 237-245.
- Sadleir, R.W. y Makovicky, P.J. (2008)** Cranial shape and correlated characters in crocodylian evolution. *Journal of Evolutionary Biology* 21: 1578-1596.
- Salisbury, S. W. (2001)** A biomechanical transformation model of the evolution of the eusuchian-type bracing system. Unpublished PhD Thesis, University of South Wales, Sydney. 554 pp.
- Salisbury, S. W. y Frey, E. (2001)** A biomechanical transformation model for the evolution of semi-spheroidal articulations between adjoining vertebral bodies in crocodylians. En: Grigg, G. C., Seebacher, F. y Franklin, C.E. (Eds) *Crocodylian biology and evolution*. Surrey Beatty & Sons, Australia. 85-134 pp.
- Salisbury, S.W., Molnar, R.E., Frey, E. y Willis, P.M.A. (2006)** The origin of modern crocodyliforms: new evidence from the Cretaceous of Australia. *Proceedings of the Royal Society B* 273: 2439-2448.
- Sampson, P.D., Bookstein, F.L., Sheehan, H. y Bolson, E.L. (1996)** Eigenshape analysis of left ventricular outlines from contrast ventriculograms. En: Marcus, L.F., Corti,

- M., Loy, A., Naylor, G.J.P. y Slice, D.E. (Eds.) *Advances in morphometrics*. Nato ASI Series, Series A: Life Science, Vol. 284. Plenum, Nueva York. Pp. 131-152.
- Sanz, J.L., Chiappe, L.M., Pérez-Moreno, B., Buscalioni, A.D., Moratalla, J.J., Ortega, F. y Poyato-Ariza, F.J. (1996)** An Early Cretaceous bird from Spain and its implications for the evolution of avian flight. *Nature*, 382: 442-445.
- Schmidt-Nielsen, K. (1984)** *Scaling: why is animal size so important?* Cambridge University Press, Nueva York. 256 pp.
- Schwarz, D., Frey, E. y Meyer, C. (2007)** Pneumaticity and soft-tissue reconstructions in the neck of diplodocid and dicraeosaurid sauropods. *Acta Paleontologica Polonica*, 52(1): 167-188.
- Schwarz-Wings, D. (2009)** Reconstruction of the thoracic epaxial musculature of diplodocid and dicraeosaurid sauropods. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 29(2): 517-534.
- Schwarz-Wings, D., Frey, E. y Martin, T. (2009)** Reconstruction of the bracing system of the trunk and tail in hyposaurine dyrosaurids (Crocodylomorpha; Mesoeucrocodylia). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 29(2): 453-472.
- Seebacher, F., Elsworth, P.G. y Franklin, C.E. (2003)** Ontogenetic changes of swimming in a semi-aquatic reptile (*Crocodylus porosus*). *Australian Journal of Zoology*, 51: 15-24.
- Seidel, M. R. (1978)** *The somatic musculature of the cervical and occipital regions of Alligator mississippiensis*. Unpublished PhD Thesis. The City University of New York. 654 pp.
- Sereno, P.C. (1991)** Basal archosaurs: phylogenetic relationships and functional implications. *Society of Vertebrate Paleontology Memoir*, 2: 1-53.
- Sheets, H.D., Keonho, K. y Mitchell, C.E. (2004)** A combined landmark and outlined-based approach to ontogenetic shape change in the Ordovician Trilobite *Triarthrus becki*. En: Elewa, A. (Ed.) *Applications of morphometrics in paleontology and biology*. Springer, Nueva York. Pp. 67-81.
- Sibley, C.G. y Ahlquist, J.E. (1990)** *Phylogeny and classification of birds: a study in molecular evolution*. CT: Yale University Press, New Haven. 976 pp.
- Slice, D.E. (2005)** *Modern morphometrics in physical anthropology*. Kluwer Academic Publishers, Nueva York, Estados Unidos. 383 pp.
- Snively, E. y Russell, A.P. (2007)** Functional morphology of neck musculature in the Tyrannosauridae (Dinosauria, Theropoda) as determined via hierarchical inferential approach. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 151: 759-808.
- Smith, K.K. (1996)** Integration of craniofacial structures during development in mammals. *American Zoologist* 36: 70-79.
- Starck, J.M. (1998)** Structural variants and invariants in avian embryonic and postnatal development. En: Starck, J.M. y Ricklefs, R.E. (Eds) *Avian growth and development*.

- Evolution within the altricial-precocial spectrum*. Oxford University Press. Nueva York, Oxford. Pp. 59-88.
- Takahashi, Y., Monsoro-Burq, A.-H., Bontoux, M. y Le Douarin, N. M. (1992)** A role for *Quox-8* in the establishment of the dorsoventral pattern during vertebrate development. *PNAS*, 89: 10237-10241.
- Tsuihiji, T. (2005)** Homologies of the *transversospinalis* muscles in the anterior presacral region of sauria (crown Diapsida). *Journal of Morphology*, 263: 151-178.
- (2007) Homologies of the *longissimus*, *iliocostalis* and hypaxial muscles in the anterior presacral region of extant Diapsida. *Journal of Morphology*, 268: 986-1020.
- Van der Leeuw, A.H.J. (2002)** *Evolutionary morphology of the neck in anseriforms. Neck movement as an adaptation to the aquatic environment*. Unpublished PhD Thesis. Leiden University, The Netherlands. 240 pp.
- Van der Leeuw, A.H.J., Bout, R.G. y Zweers, G.A. (2001a)** Evolutionary morphology of the neck system in ratites, fowl and waterfowl. *Netherlands Journal of Zoology*, 51(2): 243-262.
- (2001b) Control of the cranio-cervical system during feeding in birds. *American Zoologist*, 41: 1352-1363.
- Verbout, A. J. (1985)** The development of the vertebral column. *Advances in Anatomy, Embriology and Cell Biology*, 90: 1-122.
- Vickaryous, M.K. y Hall, B.K. (2006)** Homology of the reptilian coracoid and a reapraisal of the evolution and development of the amniote pectoral apparatus. *Journal of Anatomy*, 208: 263-285.
- Wagner, G.P., Pavlicev, M. y Cheverud, J.M. (2007)** The road to modularity. *Nature*, 8: 921-931.
- Warrick, D.R., Bundle, M.W. y Dial, K.P. (2002)** Bird maneuvering flight: blurred bodies, clear heads. *Integrative and Comparative Biology*, 42: 141-148.
- Wellik, D.M. (2007)** *Hox* patterning of the vertebrate axial skeleton. *Developmental Dynamics*, 236: 2454-2463.
- Wiley, D.F. (2006)** *Landmark Editor 3.0*. <http://graphics.idav.ucdavis.edu/research/EvoMorph>.
- Wiley, D.F., Amenta, N., Alcantara, D.A., Ghosh, D., Kil, Y.J., Delson, E., Harcourt-Smith, W., Rohlf, F.J., John, K.St. y Hamann, B. (2005)** Evolutionary morphing. *Proceedings of IEEE Visualization 2005*.
- Wilkins, A.S. (2002)** *The evolution of developmental pathways*. Sinauer Associates Inc., Sunderland, EEUU. 603 pp.
- Willey, J.S., Biknevicus, A.R., Reilly, S.M. y Earls, K.D. (2004)** The tale of the tail: limb function and locomotor mechanics in *Alligator mississippiensis*. *The Journal of Experimental Biology*, 207: 553-563.

- Williams, E. E. (1959)** Gadow's arcualia and the development of tetrapod vertebrae. *The Quarterly Review of Biology*, 34 (1): 1-32.
- Winther, R.G. (2001)** Varieties of modules: kinds, levels, origins, and behaviors. *Journal of Experimental Zoology (Mol Dev Evol)*, 291: 116-129.
- Witmer, L.M. (1995)** The Extant Phylogenetic Bracket and the importance of reconstructing soft tissue in fossils. En: Thomason, J.J. (Ed.) *Functional morphology in vertebrate paleontology*. Cambridge University Press, Cambridge. Pp. 19-33.
- Young, N.M. y Hallgrímsson, B. (2005)** Serial homology and the evolution of mammalian limb covariation structure. *Evolution* 59(12): 2691-2704.
- Young, N.M., Wagner, G.P. y Hallgrímsson, B. (2010)** Developmental and the evolvability of human limbs. *PNAS* 107(8): 3400-3405.
- Zeffer, A. y Norberg, U.M.L. (2003)** Leg morphology and locomotion in birds: requirements for force and speed during ankle flexion. *The Journal of Experimental Biology*, 206: 1085-1097.
- Zeffer, A., Johansson, C. y Marmebro, A. (2003)** Functional correlation between habitat use and leg morphology in birds (*Aves*). *Biological Journal of the Linnean Society*, 73: 461-484.
- Zelditch, M.L., Swiderski, D., Sheets, D. y Fink, W. (2004)** *Geometric morphometrics for biologist: a primer*. Elsevier, Londres. 443 pp.
- Zusi, R.L. (1962)** Structural adaptations of the head and neck in the black skimmer, *Rynchops nigra*. *Publications of the Nuttall Ornithological Club*, 3(1): 1-101.
- (1984) Functional and evolutionary analysis of rynchokinesis in birds. *Smithsonian Contributions to Zoology*, 395: 1-40.
- Zweers, G.A., Vanden Berge, J.C. y Koppendraier, R. (1987)** Avian cranio-cervical systems. Part I: Anatomy of the cervical column in the chicken (*Gallus gallus* L.). *Acta Morphologica NeerlandoScandinavica*, 25(3): 131-155.