

# PALEOBIOLOGÍA: UN PROGRAMA DE INVESTIGACIÓN EN MARCHA

*Antonio ROSAS<sup>1</sup> y Angela D. BUSCALIONI<sup>2</sup>*

<sup>1</sup> Departamento de Paleobiología. Museo Nacional de Ciencias Naturales. José Gutiérrez Abascal, 2. 28006 Madrid

<sup>2</sup> Departamento de Biología. Unidad de Paleontología. Universidad Autónoma de Madrid. Cantoblanco, 28049 Madrid.

Rosas, A. y Buscalioni, A.D. 1997. Paleobiología: un Programa de Investigación en marcha. [Paleobiology: An ongoing Research Program]. *Revista Española de Paleontología*, **12** (1), 23-42. ISSN 0213-6937.

## ABSTRACT

This paper put forwards the idea that the paleobiological research should be articulated around Research Programs related to prevailing biological questions. In this way, it is proposed the study of morphogenetic processes in the fossil record from a developmental program concept. To this end, a methodology based on the use of models of morphogenesis, following its application to the fossils is advanced. The proposed framework allows to check hypothesis of morphological change from the study of fragmentary or isolated fossil specimens. The Research Program is illustrated in this paper with the study of two charismatic fossils from the human and archosaurian paleontology fields: the Mauer mandible and the crocodile from Las Hoyas, respectively.

**Keywords:** Paleobiology, Research Program, ontogeny, phylogeny, Hominidae, Archosauria.

## RESUMEN

Este trabajo plantea la necesidad de articular la investigación paleobiológica en torno a Programas de Investigación próximos a problemas vigentes de la biología. Se propone el estudio de procesos de morfogénesis en el registro fósil desde la noción de programa de desarrollo. Para ello, se desarrolla una metodología basada en la elaboración de modelos de morfogénesis y su posterior aplicación a los fósiles. El marco propuesto permite la contrastación de hipótesis de transformación morfológica desde el estudio de restos fósiles aislados o fragmentarios. El Programa de Investigación propuesto se ilustra con el estudio de dos fósiles carismáticos en las áreas de la paleontología humana y la paleontología de arcosaurios: la mandíbula de Mauer y el cocodrilo de Las Hoyas, respectivamente.

**Palabras clave:** Paleobiología, Programa de Investigación, ontogenia, filogenia, Hominidae, Archosauria.

## INTRODUCCIÓN

Hay que admitir que un amplio sector de la comunidad científica percibe la paleobiología como una disciplina obsoleta, desconectada de alguna manera, de las actuales corrientes de investigación. A simple vista, el carácter fragmentario del registro fósil y lo fortuito de sus descubrimientos hacen de ella una ciencia especulativa, siendo considerada una disciplina con poco rigor científico. Más que seguir nutriendo esta concepción de la paleobiología, sentimos cada vez más la necesidad de que nuestra disciplina se articule en torno a Programas de Investigación que acerquen el estudio de los fósiles a problemas vigentes de la biología. De este modo, se equiparará nuestra actividad a la desarrollada en otras disciplinas cuyos métodos se han revestido de una mayor

capacidad predictiva y cuyos objetivos se han orientado hacia resultados con componentes de aplicabilidad y utilidad.

La investigación biológica se interesa cada vez más en los problemas relacionados con la organización de los organismos, alejándose de las relaciones lineales gen-carácter. Así, entre los retos actuales de la biología se encuentra el descifrar cómo la organización genética de los organismos se relaciona con su organización fenotípica (Tabin, 1992). Resulta evidente que un mejor conocimiento de los procesos de evolución juega un papel destacado en esta tarea ya que permite definir los márgenes de plasticidad de los distintos patrones genéticos. Sin embargo, el concurso en esta labor de disciplinas como la genética molecular, la embriología, la anatomía comparada, la paleobiología, etc. ha generado

una multiplicidad de teorías y métodos que han sumido a la teoría evolutiva en una compleja red de conceptos, términos y métodos. Por ello, y paralelamente, la biología se ve obligada a conciliar el pluralismo de sus teorías y sus métodos.

En esta vertiente, el rechazo de una ciencia “teóricamente plural” (Beatty, 1994) ha producido en la biología brechas que han dado origen a posturas poco conciliadoras y disgregadoras. Bajo el calificativo de poco conciliador se encuentran aquellas aproximaciones de la biología que han tendido al reduccionismo, constriñendo razonamientos a fin de hacer prevalecer una “unidad teórica”. Esta unidad teórica supone la omisión de uno de los términos de la relación Teoría–Método que nutre los postulados de cualquier dominio de una disciplina científica. Por ejemplo, el debate del programa adaptacionista frente a una visión integradora de organismo (Gould y Lewontin, 1979), donde ha prevalecido el enfoque teórico sobre el metodológico. Y en el otro extremo, el debate de los cladistas transformados donde prevalece sobremedido el método al rechazar supuestos de la teoría evolutiva en la construcción de una hipótesis filogenética (Kluge y Strauss, 1985; Sober, 1988). Por otra parte, la actitud disgregadora frena la búsqueda de conexiones que permitan establecer nexos de interdependencia entre las teorías y los métodos en múltiples dominios. Este segundo calificativo, disgregador, por lo tanto, aísla las teorías y métodos de un dominio de los restantes, generando fronteras infranqueables sobre problemas tales como el concepto de especie, o el concepto de carácter aplicable en sistemática y en ontogenia (Alberch, 1985).

El presente trabajo intenta hacer copartícipe a la paleobiología de este reto de la biología actual. Entendemos que los datos paleobiológicos deben jugar un papel crucial en la contrastación y reformulación de teorías evolutivas (Rosas, 1989; Gould, 1995), bajo la exigencia de aportar y recibir información útil de otras ramas de la biología, tanto básica como aplicada. Con este fin, planteamos un programa de investigación basado en el estudio de las relaciones entre ontogenia y filogenia desde el estudio de los fósiles, donde se establezcan nexos entre aspectos teóricos y metodológicos de ambas aproximaciones. Para ilustrar el alcance y método de este programa presentamos el estudio de dos problemas evolutivos capitalizados por dos fósiles carismáticos en los campos de la paleobiología humana y arcosauriana: la mandíbula de Mauer y el cocodrilo de Las Hoyas, respectivamente.

## **BASES TEÓRICAS Y METODOLÓGICAS DEL PROGRAMA DE INVESTIGACIÓN**

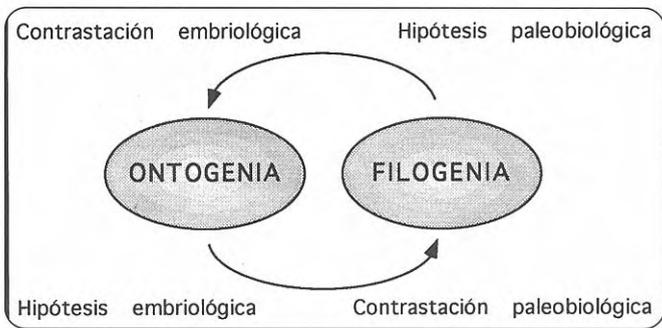
Conocer la organización fenotípica de los organismos implica comprender cómo se construyen sus estructuras morfológicas, tarea ésta desempeñada a través del estudio de la morfogénesis. Desde una perspectiva dinámica, el estudio de las modificaciones morfológicas a escala evolutiva se convierte en el estudio de la evolución de la

morfogénesis. Inspirada en las nociones de paisaje y trayectoria epigenética (Waddington, 1968), durante los años ochenta se generó una nueva concepción teórica de la evolución como modificación de los procesos dinámicos del desarrollo (Alberch, 1982a; 1985; 1989; Oster y Alberch, 1982; Oster *et al.*, 1988; Wake, 1990). La noción fundamental que inspira esta teoría es la de “programa de desarrollo”, definido como un conjunto de reglas morfogenéticas que determinan la estructura y cauces de variación de las entidades biológicas.

Las propiedades básicas de los programas de desarrollo son, de acuerdo con Alberch (1982b): a) Canalización: las alteraciones genéticas o ambientales son acomodadas dentro de unos dominios fenotípicos bien definidos. b) Fenómenos umbral: umbrales en los procesos de desarrollo pueden implicar discontinuidades en las transformaciones morfológicas. Y c) direccionalidad: existe una probabilidad diferencial en las posibles transformaciones del sistema. La noción de programa de desarrollo implica, por consiguiente, una organización. Aplicando el principio estructuralista que afirma que las correlaciones internas de una organización se desvelan en la transformación (Piaget, 1974), entonces, el estudio de las modificaciones evolutivas nos introduce en la propia organización del sistema. Adoptando como concepto central la noción y las propiedades de “programa de desarrollo”, las pautas de evolución morfológica revelan las posibilidades de cambio de una entidad organizada. En este contexto, la comprensión de la organización biológica pasa por la acotación de las limitaciones formales e históricas de la diversidad orgánica.

La noción más extendida que surge de la aproximación sistémica al desarrollo es la noción de “restricción” a las posibilidades de desarrollo (traducido del término inglés *constraint*), en la que se incorpora la idea de limitaciones internas de los organismos ante el cambio (ver Gould, 1989 y 1995 para una amplia discusión del tema). Desde esta perspectiva, la variabilidad, supra o infraespecífica, puede entenderse como las fluctuaciones de un programa de desarrollo, con múltiples resultados posibles, pero todos ellos girando en torno a una combinación finita de procesos morfogenéticos. Así, la heterocronía pasa a ser el mecanismo básico de regulación de las secuencias procesuales de un programa de desarrollo. La noción de historia significa que la solución a un conflicto en unas circunstancias dadas no actúa de novo para generar soluciones desde una materia prima indefinidamente plástica. La relevancia del estudio de la evolución orgánica desde una visión desarrollista se fundamenta en el hecho de que los aspectos formales e históricos de los organismos se expresan con especial énfasis en la ontogenia (Gould, 1977; 1989).

A nuestro juicio, éstas son las ideas que sirven de partida y desde las que se plantea un trabajo empírico encaminado al conocimiento de las relaciones entre la organización individual (ontogenia) y las pautas de cambio evolutivo (filogenia) observadas en el registro fósil. El objetivo de este Programa de Investigación

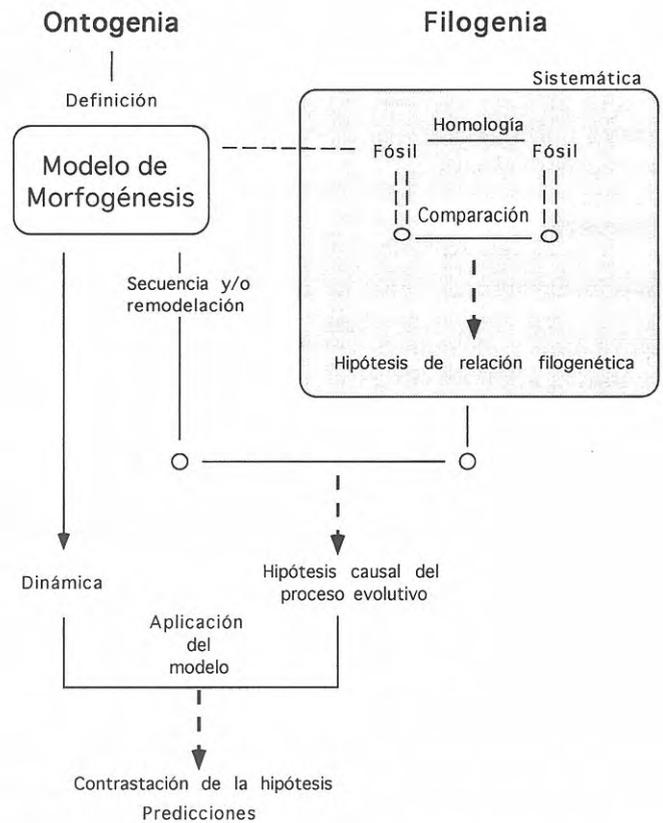


**Figura 1.** Marco conceptual de integración de la paleobiología en el estudio de las relaciones ontogenia/filogenia. Dicha integración se realiza mediante la proposición recíproca de hipótesis y criterios de contrastación.

consiste, por tanto, en aportar conocimiento sobre morfogénesis desde el estudio de los fósiles. Con este fin, perseguimos articular la noción de fósil como una herramienta de contrastación de hipótesis morfogenéticas (Fig. 1).

El registro paleontológico nos proporciona principalmente la forma estática de determinadas partes de los organismos del pasado. La solución metodológica propuesta para la integración de formas estáticas fosilizadas y procesos dinámicos morfogenéticos consiste en la elaboración y contrastación de modelos de morfogénesis (Rosas, 1992). Los sucesivos pasos de esta metodología están resumidos en el esquema de la figura 2. Proponemos el estudio de los sistemas anatómicos en función de modelos de morfogénesis que recojan las interacciones ontogenéticas básicas del sistema bajo estudio. La comparación entre entidades biológicas, tanto del pasado como actuales, permite la proposición de hipótesis de modificación evolutiva (hipótesis filogenética). La comparación de la transformación evolutiva con la secuencia ontogenética aportada por el modelo de morfogénesis permite la proposición de una hipótesis causal sobre los procesos que rigen la transformación. Dicha hipótesis causal se contrasta mediante la predicción acerca de como otras estructuras del sistema se integran e interactúan con la estructura bajo estudio; lo que llamamos aplicación del modelo. Con ello se persigue explorar las modificaciones necesarias que hay que introducir en el modelo para explicar la organización de la forma problema.

De la aplicación del modelo deben surgir, necesariamente, predicciones sobre el comportamiento de otras unidades del sistema no disponibles por limitaciones del registro en un instante dado. Así, el subsiguiente desarrollo de la investigación paleobiológica estará guiado por y para la contrastación de las predicciones. Por otro lado, en el caso de que la base procesual de la hipótesis de modificación evolutiva no estuviera recogida en el modelo, su propuesta debe inducir criterios de contrastación en otras áreas. El desarrollo de esta metodología establece una reciprocidad entre ontogenia y filogenia expresada en la figura 1.



**Figura 2.** El esquema recoge los pasos metodológicos propuestos en el Programa de Investigación. En él se sitúan en paralelo los aspectos derivados de la filogenia y de la ontogenia del sistema morfológico bajo estudio. A la derecha, el ejercicio de comparación da lugar a la propuesta de hipótesis de relación filogenética. Esta hipótesis es puesta en relación con el modelo de morfogénesis, previamente definido. En primera instancia se consideran los aspectos más inmediatos de la ontogenia, ya sea la secuencia ontogenética ya el patrón de remodelación. De esta segunda comparación se derivan hipótesis sobre las causas del proceso evolutivo. La contrastación de las hipótesis causales se realiza mediante la predicción acerca de como otras estructuras del sistema se integran e interactúan con la estructura bajo estudio; lo que llamamos aplicación del modelo. Con ello se persigue explorar las modificaciones necesarias que hay que introducir en el modelo para explicar la organización de la forma problema.

A continuación se ofrecen dos ejemplos en los que se recoge el programa de investigación propuesto.

## LA MANDÍBULA DE MAUER Y LA EVOLUCIÓN HUMANA EN EUROPA

El creciente interés por la evolución humana en Europa reabre de nuevo el debate sobre el significado filogenético de los neandertales y su relación con otras

poblaciones humanas fósiles y actuales. El estudio de la morfogénesis de la mandíbula de Mauer sirve de base para discutir la diferencia entre especializaciones funcionales intraespecíficas y procesos evolutivos de mayor entidad que llevan a la diferenciación de especies en el género *Homo*.

### Escenario evolutivo

La evolución del género *Homo* ha sido percibida hasta muy recientemente según un proceso anagenético en el que la especie *Homo habilis*, de pequeño tamaño encefálico y elevado desarrollo de la cara, define la condición primitiva del género. En calidad de intermedio se situaba la especie *Homo erectus*, caracterizada por un incremento del encéfalo, mientras que *Homo sapiens*, con un gran volumen encefálico y una acusada reducción del esplanocráneo, sería el representante actual del género *Homo*. Entre tanto, los conocidos neandertales de Europa ocupaban una incierta posición filogenética. La intrigante combinación de un acentuado prognatismo facial asociado a un volumen encefálico similar al de nuestra especie, proporcionaba una de las incógnitas más persistentes de la paleontología humana.

La explicación de los procesos biológicos responsables de la morfología de los neandertales ha girado en torno a dos vías de interpretación: la fisiológica y la biomecánica, esta última con diferentes modalidades. La interpretación fisiológica se basa en una proyección anterior del aparato nasal como una adaptación a climas fríos (Coon, 1962; Wolpoff, 1980). La aproximación biomecánica basa su interpretación en un adelantamiento de las arcadas alveolares (Howells, 1975), como respuesta a un inusual esfuerzo masticatorio sobre la dentición anterior (Rak, 1986), y con mantenimiento de la superficie oclusal de los molares (Spencer y Demes, 1993). En opinión de Trinkaus (1983; 1987), sin embargo, el prognatismo mediofacial sería consecuencia de una migración posterior de las regiones zigomáticas y de la parte anterior de la rama, más que del adelantamiento de las arcadas dentarias.

Gracias al espectacular aumento de la documentación fósil en los últimos años, el modelo clásico de evolución anagenética del género *Homo* se está transformando en un esquema diversificado en el que se reconocen diferentes líneas filéticas. Una de estas líneas se desarrolló en Europa durante el Pleistoceno Medio, dando lugar a la diferenciación evolutiva de los neandertales (Stringer *et al.*, 1984; Trinkaus, 1988; Hublin, 1988; Rosas *et al.*, 1991). Sobre esta nueva base, se plantea la cuestión de si los diferentes linajes del Pleistoceno responden a variedades fisiológicas o funcionales de una única especie. O, por el contrario, la evolución *Homo* procede a través de procesos de mayor entidad que llevan a la especiación. En este sentido, la línea europea ofrece un interesante ejemplo para el estudio de estas cuestiones.

La morfología de los neandertales se define por un patrón morfológico claramente derivado, cuyo proceso más característico es el aumento del prognatismo mediofacial. Dicho proceso se hace particularmente evidente en la mandíbula, con la aparición de apomorfías



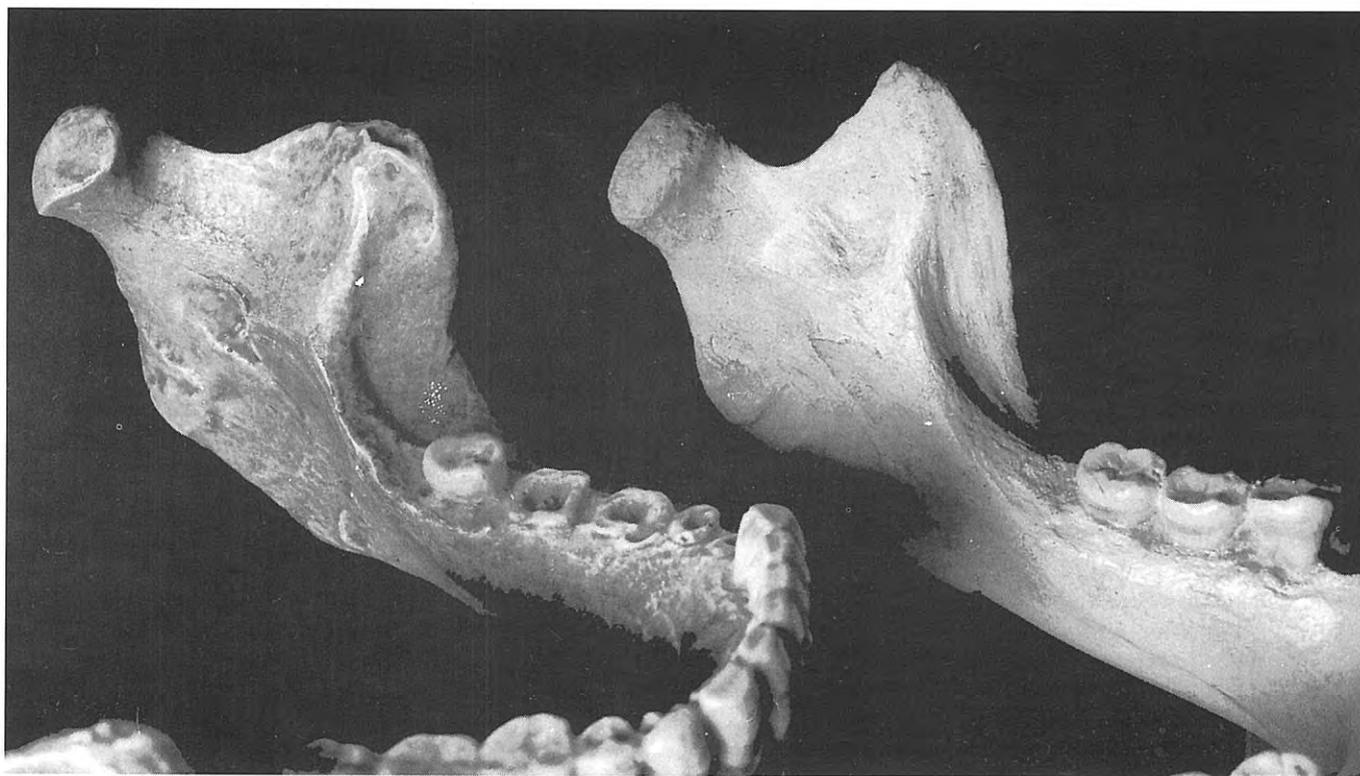
**Figura 3.** Vista lateral de la mandíbula de Mauer (Heilderberg, Alemania). En la imagen se aprecia la gran anchura de la rama y los acentuados relieves del borde basal, donde destacan el tubérculo marginal anterior y la escotadura submentoniana.

tales como la reducción de la anchura de la rama, con la formación de un amplio espacio retromolar. Una relación filética entre las poblaciones mesopleistocenas de Europa y los neandertales encuentra evidencia paleontológica sólida en restos de edades posteriores a los 0,4 ma. Un claro ejemplo de esta relación se encuentra en la muestra de la Sima de los Huesos, Atapuerca, de una edad cercana a los 0,3 ma (Arsuaga *et al.*, 1993). Los escasos restos anteriores a esta fecha, entre los que destaca la mandíbula de Mauer (Fig. 3), no presentan ninguna de las apomorfías clásicamente reconocidas para el clado europeo. Por el contrario, el aspecto robusto y primitivo de este espécimen ha llevado a diferenciarlo taxonómicamente de las poblaciones posteriores del Pleistoceno Medio (Cook *et al.*, 1982). Mauer presenta, sin embargo, una serie de caracteres únicos, por ejemplo, una rama ascendente excepcionalmente ancha, que ha llevado a otros autores a ver en ellos una similitud estructural con las muestras mesopleistocenas de Europa (Howell, 1960; Aguirre y de Lumley, 1978; Rosas, 1987). La posibilidad de establecer una relación causal entre la singular morfología de la mandíbula de Mauer, y el proceso de diferenciación de los neandertales, aportaría, sin duda, una valiosa información sobre la naturaleza de la diversificación del género *Homo*. Abordamos este problema con el análisis de la morfogénesis de la mandíbula de Mauer, centrándonos en la explicación de la anchura de la rama y formación del espacio retromolar.

### Comparación morfológica

Para entender los mecanismos que dan lugar al espacio retromolar hay que distinguir dos aspectos morfológicos. Por un lado, la posición del borde anterior de la rama, que define la anchura de la rama, y, por otro, la posición del frente anterior del toro triangular.

Todas las mandíbulas de Pleistoceno Medio de Europa se caracterizan por tener retrasado el frente anterior del toro triangular respecto a la cara distal del M3 (Rosas, en preparación). La variación se centra fundamentalmente en la posición del borde anterior de la



**Figura 4.** Comparación de la cara interna de la mandíbula de Mauer y la mandíbula AT-605 de Atapuerca. En ella se evidencia la similitud en la posición del frente anterior del toro triangular y la diferencia en la posición del borde anterior de la rama.

rama. La comparación de las mandíbulas de Mauer y AT-605 (Rosas, 1995) muestra claramente esta diferencia (ver Fig. 4). El *torus triangularis* mantiene una posición similar en ambos casos. La mandíbula de Mauer presenta por detrás del último molar un amplio espacio, aunque el borde anterior de la rama se prolonga anteriormente, proporcionando a la rama una fuerte anchura y tapando en vista lateral el espacio retromolar. En la mandíbula de Atapuerca se presenta una situación similar, con la diferencia de que el borde anterior de la rama se sitúa en una posición más retrasada respecto al toro triangular.

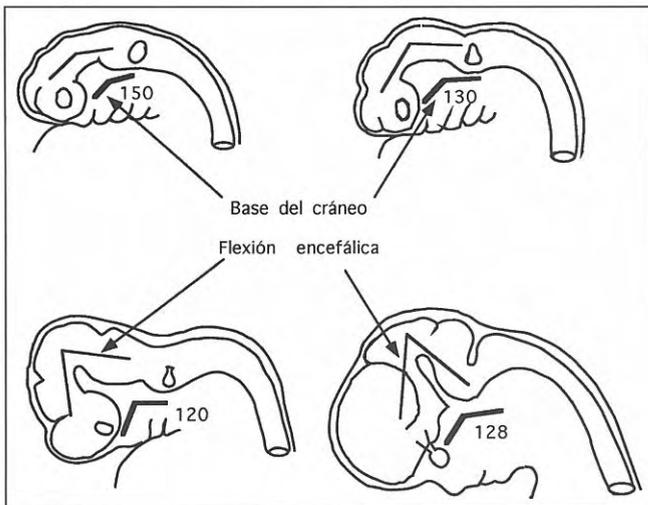
Por tanto, se propone que en la evolución del clado europeo tienen lugar dos procesos. Uno más general, que afecta a la posición del toro triangular y otro más variable, que da lugar al retraso del borde anterior de la rama y aparición de las apomorfías neandertales clásicas. Esta hipótesis de modificación morfológica será contrastada frente al modelo de morfogénesis. Para ello introducimos previamente unas nociones de crecimiento craneofacial, referidas particularmente a *Homo sapiens*.

#### **Modelo de morfogénesis de la mandíbula en su contexto craneofacial**

Dos grandes regiones definen la estructura general de la cabeza: el neurocráneo y la cara. Internamente, la base del cráneo representa la plataforma sobre la que se asientan ambas regiones y desempeña un papel relevante en la red de interacciones ontogénicas craneofaciales.

Durante la embriogénesis temprana, el crecimiento diferencial de las distintas áreas neuronales da lugar a flexiones de la masa encefálica en desarrollo. Entre éstas, la flexión pónica origina la basculación postero-inferior del basicráneo cartilaginoso (Fig. 5). En este tiempo, la futura mandíbula, el cartílago de Meckel, está fusionada al basicráneo a través de su contacto con las cápsulas óticas, pasando a formar parte de una estructura única por debajo del cerebro. La flexión pónica provoca el giro en dirección ventral y anterior de la unidad constituida por el cartílago basioccipital, las cápsulas óticas y el cartílago de Meckel y nervio dentario (Anthony, 1954; Dambricout-Malassé, 1987; 1988; 1989). Los diferentes sistemas craneofaciales actúan, en esta fase de la ontogenia, como una unidad sometida a configuración espacial de los elementos del sistema nervioso. Un patrón específico de desarrollo en la intensidad y dirección de las flexiones del encéfalo configura una topología embrionaria básica de los elementos esqueléticos subordinados al encéfalo. Sobre una topología embrionaria específica se producirán posteriormente procesos de crecimiento que, en gran medida, son comunes a diferentes grupos humanos (Björk *et al.*, 1984) y especies de primates (Björk, 1991).

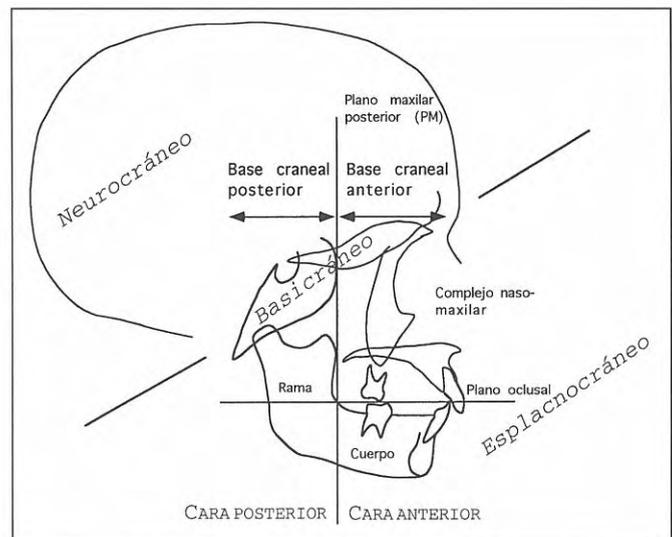
De acuerdo con Enlow (1968; 1991), el crecimiento craneofacial se organiza mediante el incremento coordinado de pares de elementos estructurales complementarios. En la cara anterior (Fig. 6), el crecimiento del lóbulo frontal se acompaña de un incremento equivalente de la base anterior del cráneo. Este incremento afecta al complejo nasomaxilar y éste, a



**Figura 5.** Flexiones e incurvaciones del encéfalo durante el desarrollo embrionario (modificado de Sperber, 1989). El marcado crecimiento diferencial de las distintas áreas neuronales da lugar a la modificación geométrica de la masa encefálica, la cual provoca, a su vez, la flexión ventral de la base del cráneo.

su vez, se coordina con el incremento del cuerpo de la mandíbula (Enlow *et al.*, 1988). De modo similar, el crecimiento de la base posterior del cráneo se acomoda al desarrollo del lóbulo temporal del cerebro. Ambas estructuras delimitan el tamaño del espacio faríngeo, que lateralmente es cubierto por la rama ascendente de la mandíbula (Enlow *et al.*, 1971a). Según este modelo, la función esquelética de la rama es puentear el espacio faríngeo con el fin de mantener el contacto oclusal (Enlow, 1991). La amplitud del espacio faríngeo la establece la anchura en proyección de la fosa craneal posterior, cuyo límite anterior determina la posición del plano maxilar posterior (PM). Este hecho establece la anchura de la rama como una función de la configuración espacial de la base posterior del cráneo a través de la posición del PM. Cualquier modificación ontogenética y/o filogenética en la configuración espacial de la base posterior del cráneo se ve acompañada de una modificación equivalente de la anchura de rama (Enlow *et al.*, 1971b). Un ejemplo actual que ilustra estas relaciones lo encontramos en la rama ascendente de las poblaciones negroides, cuya característica anchura se asocia a una inclinación anterior de la base del cráneo (Enlow *et al.*, 1982).

En el contexto de una topología embriológica específica, el crecimiento craneofacial se realiza a través de la adecuación de los elementos esqueléticos a la matriz de tejidos blandos que los envuelven (Moss, 1972). El núcleo óseo *-corpus-* y los tejidos blandos que lo recubren *-matriz-* deben ser entendidos como dos sistemas capaces de crecimiento autónomo (Björk y Skieller, 1983; Björk, 1991). La matriz de tejidos blandos de la mandíbula está formada por los músculos de la masticación, que están conectados mediante una máscara

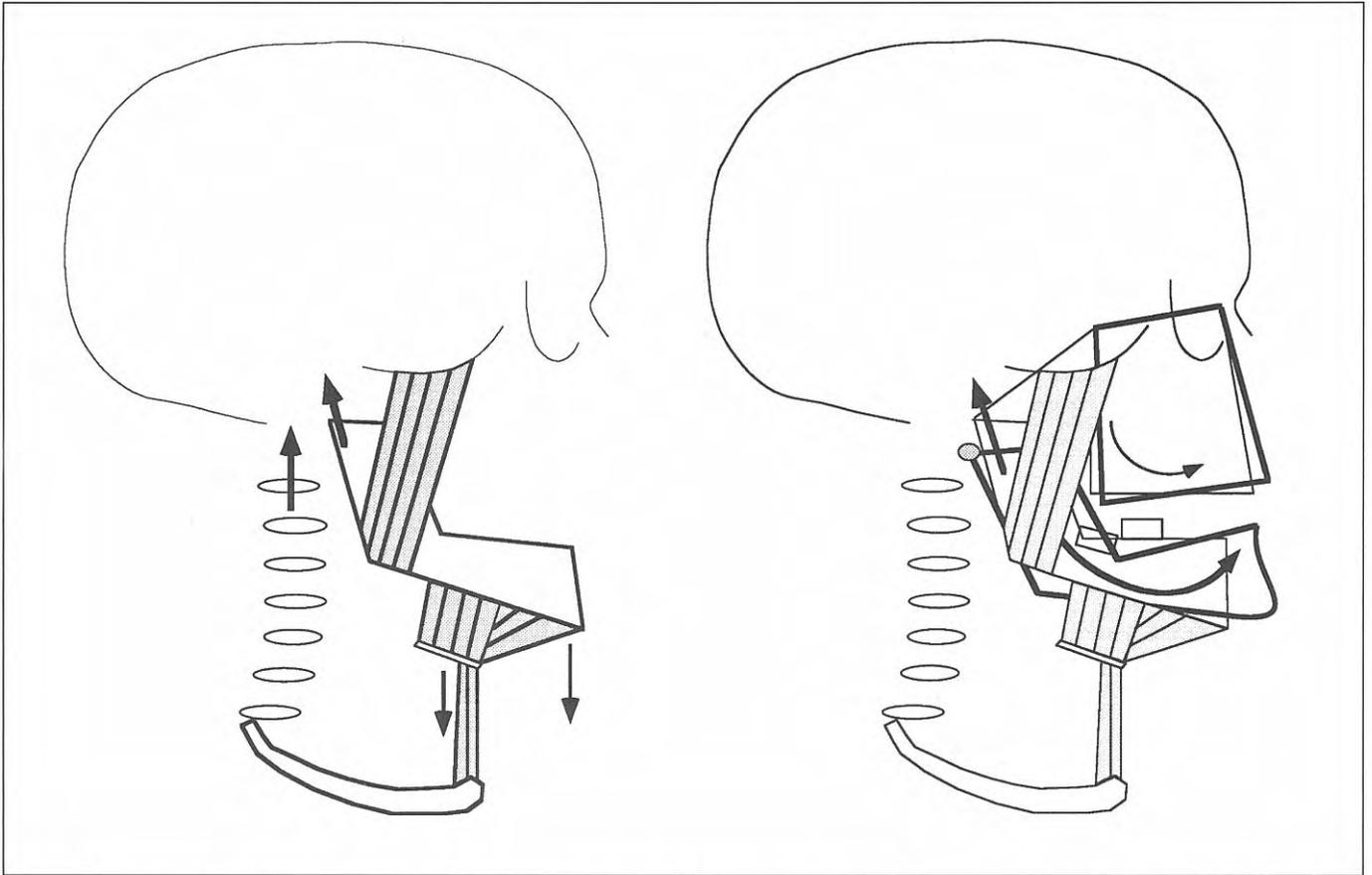


**Figura 6.** Regiones constituyentes del complejo craneofacial. La base del cráneo está dividida en un segmento anterior, donde se aloja el lóbulo frontal, y un segmento posterior, donde se alojan los lóbulos temporales. Las dos regiones de la base del cráneo organizan al esqueleto facial en dos grandes regiones morfogénéticas: la cara anterior y la cara posterior, con el plano maxilar posterior (PM) actuando como una frontera natural entre ambas regiones. En la mandíbula, el PM divide este hueso en sus dos regiones morfogénéticas principales: el cuerpo y la rama.

facial, con los músculos infra y suprahioides, dando lugar a una cadena que une el cráneo, la mandíbula, el hioides y la cintura escapular (Fig. 7). Crecimiento diferencial de la cadena muscular que conecta la mandíbula con la cintura escapular y de las vértebras cervicales da lugar a un incremento desigual de las porciones anterior y posterior de la cara (Houston, 1988).

Un mayor crecimiento de la región posterior de la cara da lugar a una rotación del complejo facial en contra de las agujas del reloj (en vista lateral derecha) (Björk y Skieller, 1976). La mandíbula participa en este proceso mediante una rotación anteroascendente, describiendo, al crecer, una trayectoria curvilínea (Moss y Salentijn, 1970; Ricketts, 1972; Björk y Skieller, 1983), como mecanismo de regulación que aproxima la dentición a su equilibrio oclusal (Lavergne y Gasson, 1976; Houston, 1988) (Fig. 7).

Durante este proceso, la rotación anterior de la mandíbula, por lo general, excede al crecimiento de la matriz de tejidos blandos, produciendo el desajuste de la superficie del hueso en relación a su envuelta perióstica. Este desajuste es permanentemente equilibrado mediante remodelación diferencial de la superficie del hueso; proceso conocido como rotación intramatricial (Björk y Skieller, 1983). El proceso de rotación intramatricial se fundamenta en la noción de "matriz funcional" (Moss, 1973), según la cual, el crecimiento craneofacial se organiza en una serie de espacios funcionales entre los



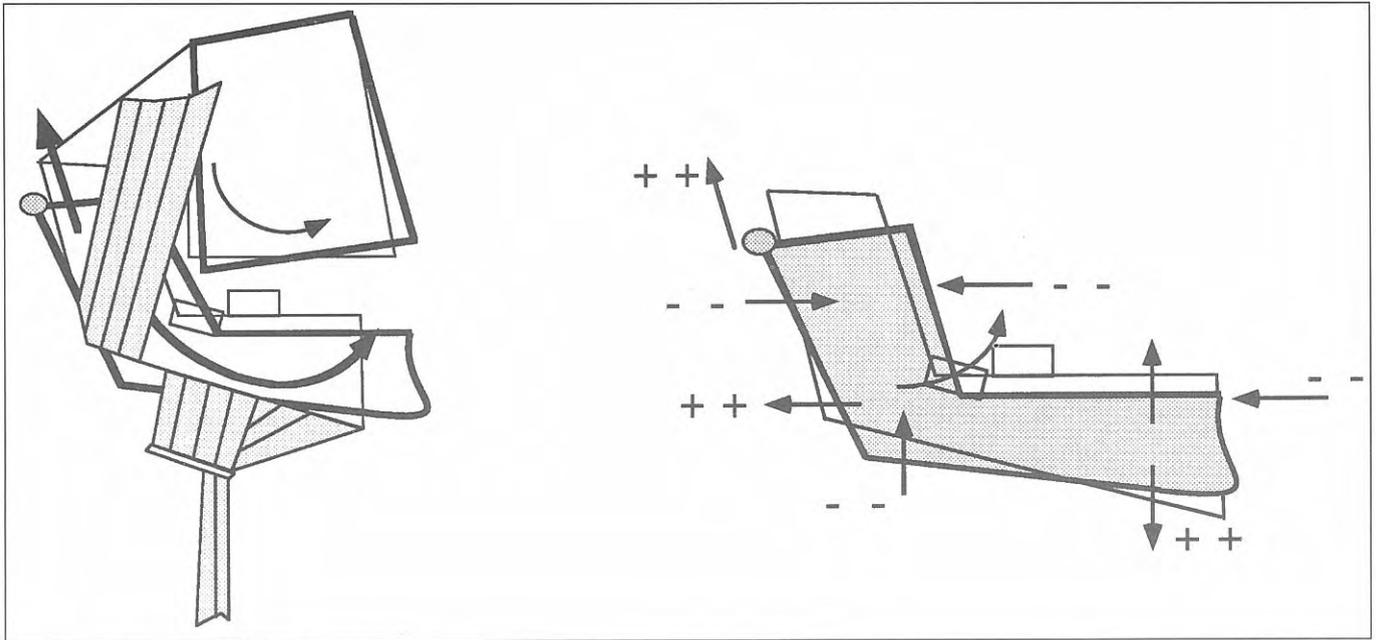
**Figura 7.** Conexiones espaciales de la mandíbula y envuelta de tejidos blandos. A la izquierda, posición de la mandíbula entre el neurocráneo y la cintura escapular, conectada a través de los músculos de la masticación y músculos supra e infrahioideos. El crecimiento diferencial de esta cadena de conexión y el crecimiento del cuello van a determinar la posición de la matriz de tejidos blandos que envuelven la mandíbula, y que será determinante para el patrón de remodelación del hueso. A la derecha se presenta el crecimiento del núcleo óseo de la mandíbula en el interior de la matriz de tejidos blandos. El núcleo óseo al crecer experimenta una rotación anterior y ascendente que provoca el deslizamiento del hueso en el interior de su matriz. El aporte de crecimiento que compensa el desplazamiento anterior del cuerpo de la mandíbula procede de un fuerte incremento en la altura de la rama a través del crecimiento de los cóndilos (flecha vertical).

cuales existen fronteras morfogenéticas. Así, cuando por interacción entre sistemas las unidades esqueléticas se desplazan fuera de sus matrices funcionales, todas las porciones desplazadas experimentan remodelación a fin de mantener el límite de su matriz (Björk, 1991). Estos mecanismos permiten entender mejor la complicada remodelación de la mandíbula (Fig. 8).

Cuando la mandíbula rota anteriormente con el crecimiento conjunto de la cara, se abre un espacio entre los cóndilos y las fosas glenoides. Este desplazamiento se compensa por el crecimiento vertico-posterior del cóndilo e incrementos en el borde posterior de la rama. Simultáneamente, se produce una remodelación en toda la superficie del hueso. Por ejemplo, la parte anterior del borde basal se aleja de su matriz, estirando el periostio, lo que ocasiona el relleno de este espacio mediante aposición de hueso. De modo contrario, en la parte posterior, la rotación del núcleo óseo aleja al hueso de la posición de la matriz, con lo que el periostio reabsorbe hueso para equilibrar el desfase. Por su parte, el frente

anterior de la rama reabsorbe hueso para permitir la elongación del cuerpo y desarrollo de la dentición (Fig. 8). La cantidad de remodelación del frente anterior de la rama depende, sin embargo, de la diferencia entre la rotación de la cara y el crecimiento de la matriz. Cuando el borde anterior de la rama sobrepasa ampliamente el límite de su matriz, entonces se produce remodelación. Cuando la rotación de la mandíbula es muy cerrada, su crecimiento se traduce fundamentalmente en incremento vertical de la rama, sin que el límite anterior sobrepase su matriz. En estos casos, la erupción dentaria se acompaña de una marcada deriva mesial de la dentición.

En resumen, la morfología de la mandíbula se explica por la combinación de diferentes procesos morfogenéticos. Entre ellos destacamos la dirección y magnitud del crecimiento de la matriz, la dirección y magnitud del crecimiento del núcleo óseo, y finalmente, los procesos de remodelación compensatoria que tienen lugar para equilibrar las dos rotaciones de la mandíbula. En el estudio de restos fósiles, lo que se persigue es interpretar los



**Figura 8.** Pautas de remodelación de la mandíbula. A la izquierda, aislados de su contexto cefálico, la matriz y el núcleo óseo, reflejando el deslizamiento del núcleo óseo en el interior de su matriz. A la derecha aparecen los procesos de remodelación de la superficie del hueso (en sombreado) encaminados al ajuste continuo de la superficie del hueso con la posición de su matriz. Destacamos la remodelación del borde basal y, fundamentalmente, la remodelación de los bordes anterior y posterior de la rama, responsables de la anchura de la misma.

caracteres a la luz de estos procesos. A continuación pasamos al análisis de la mandíbula de Mauer.

### Aplicación del modelo

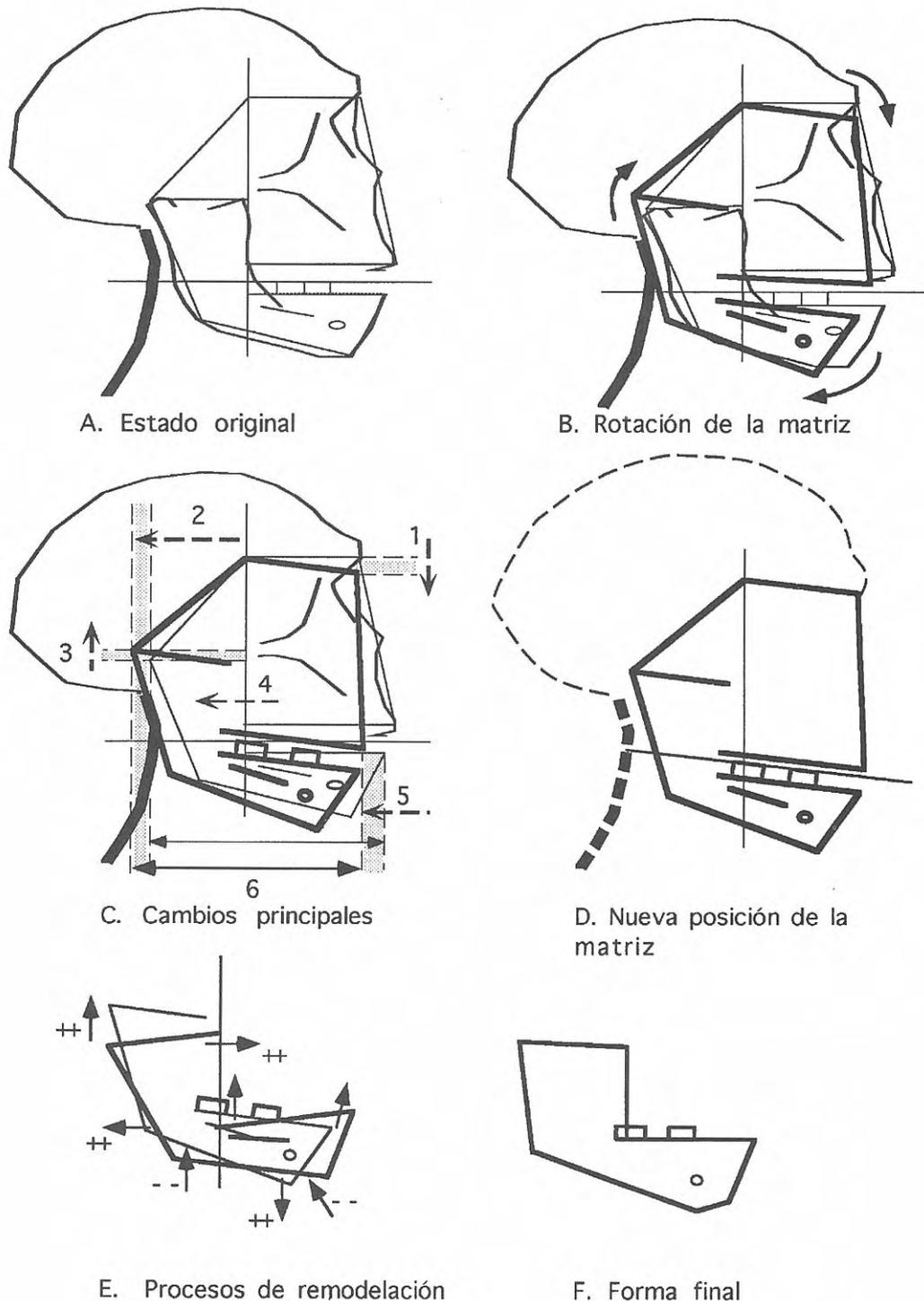
Si recordamos, la principal característica de Mauer es su extraordinaria anchura de la rama, en asociación con caracteres del borde basal, tales como el tubérculo marginal anterior o la escotadura submentoniana (Fig. 3). Según las relaciones descritas, la anchura de la rama nos informa de la relación espacial de la mandíbula con respecto a la base del cráneo. Por otro lado, la remodelación del borde anterior de la rama y borde basal nos informa de la remodelación asociada a la rotación intramatricial.

El desarrollo conjunto de los factores morfogenéticos que concurren en la morfología de este espécimen sólo es explicable por un cambio en la topología embrionaria básica. La figura 9 recoge la hipótesis de modificación del complejo craneofacial necesaria para desarrollar la morfología detectada en la mandíbula de Mauer.

El esquema comienza con una situación genérica asimilada a la morfología de *Homo ergaster*, hipotético antecesor de las poblaciones mesopleitocenas de Europa (Aguirre y de Lumley, 1978; Rosas, 1987). Un incremento en la anchura de la rama desde esta condición primitiva exige un incremento en la anchura transversal de la base posterior del cráneo. Por su parte, los caracteres del borde basal exigen una situación particular de la matriz. Estas características encuentran explicación bajo una basculación anterior y descendente de la base del cráneo. Según el modelo planteado, las causas que determinan grandes cambios en la configuración de la

base del cráneo radican en el crecimiento diferencial de las áreas neuronales. Así, la basculación propuesta puede obedecer a una reorganización del encéfalo que, en fases tempranas de la ontogenia, determinaría una rotación de todo el sistema en la dirección indicada (Fig. 9b). Como consecuencia de esta modificación de la base del cráneo, todo el complejo craneofacial experimenta cambios en sus posiciones espaciales relativas. Estas modificaciones espaciales estarán asociadas a cambios en la morfología del adulto con el fin de adaptarse a su nueva situación. En la figura 9c se indican las principales modificaciones del sistema. Éstas incluyen: 1) cambios en la morfología de las arcadas superciliares. Es predecible una situación más baja de la glabella con pérdida de la proyección del toro. 2) Incremento en la anchura de la rama, situación contrastada en la mandíbula de Mauer. 3) Ascenso de la articulación temporomandibular. Esta modificación permite predecir cambios sustantivos en la morfología del temporal y su relación con el occipital. 4) Retraso de la región pterigomaxilar. Este proceso da soporte morfogenético a la explicación propuesta por Trinkaus (1987). 5) Retraso y retrusión matricial de la mandíbula, aumentando la inclinación de la mandíbula, lo que acentuará la rotación intramatricial para mantener el equilibrio oclusal. Y 6) mantenimiento de la longitud de la cara, de nuevo congruente con la explicación de Trinkaus (1987). La nueva situación de la matriz queda recogida en la figura 9d. La validez de la hipótesis de modificación es claramente contrastable a través de las predicciones enunciadas.

Sobre esta nueva situación estructural tendrán lugar los procesos de crecimiento previamente descritos en el



**Figura 9.** Hipótesis de la transformación morfogénica evolutiva del clado europeo, ejemplificada en la mandíbula de Mauer. A. Inicio del proceso desde una situación asimilada a la morfología de *Homo ergaster*, hipotético antecesor de las poblaciones mesopleistocenas de Europa. B. Basculación anterior y descendente de la base del cráneo y rotación del complejo facial causada por un crecimiento diferencial específico de las áreas neuronales. Esta situación da lugar a una nueva topología embrionaria básica. C. Cambios en la posición espacial de diferentes regiones del complejo cráneo facial. D. Nueva situación espacial de la matriz o topología embrionaria básica. E. Procesos de crecimiento instaurados sobre la nueva situación estructural, caracterizados por una marcada rotación anterior del sistema óseo. F. Perfil característico de la mandíbula de Mauer resultante de los procesos de remodelación. Destaca la proyección anterior del borde anterior de la rama y la situación retrasada del toro triangular. En el borde basal, la aparición de una zona de reabsorción por debajo de la sínfisis, que explica la profunda escotadura submentoniana de la mandíbula de Mauer. Igualmente, la fuerte remodelación del borde basal explica la formación del tubérculo marginal anterior y, más hacia el gonion, la formación de una profunda escotadura preangular (ver Fig. 3).

modelo de morfogénesis. En la figura 9e se presenta una marcada rotación anterior del sistema óseo, instaurada sobre la nueva topología de la matriz. La acomodación de las superficies del hueso da lugar a la remodelación indicada, destacando la proyección anterior del borde anterior de la rama con el mantenimiento de una situación retrasada del toro triangular. En el borde basal, observamos la aparición de una zona de reabsorción por debajo de la sínfisis, que explica la profunda escotadura submental de la mandíbula de Mauer. Igualmente, la fuerte remodelación del borde basal explica la formación del tubérculo marginal anterior y, más hacia el gonion, la formación de una profunda escotadura preangular. El resultado morfológico de estos procesos queda esquematizado en la figura 9f, donde se presenta el perfil característico de la mandíbula de Mauer.

La aplicación del modelo pone de manifiesto que la mandíbula de Mauer presenta una dinámica morfogenética claramente distinta a la de *Homo sapiens*. Esta dinámica determina una topología embrionaria diferente, que da soporte a unos procesos de crecimiento y remodelación responsables de las características específicas de Mauer. A su vez, la mandíbula de Mauer permite predecir las condiciones estructurales sobre las que posteriores modificaciones, fundamentalmente de la matriz, posibilitarán la aparición de las apomorfías del clado europeo. La matriz que establece el frente de osificación de la rama se asocia a la posición de los músculos que se insertan en la región pterigomaxilar, que como vimos quedaba en una posición retrasada. Una acentuación de los procesos morfogenéticos asociados a la topología básica descrita, en particular los caracteres asociados a una elevada remodelación de la rama, permite explicar la aparición de apomorfías tales como el espacio retromolar. Así, la evolución del clado europeo se inicia por un cambio específico en la topología embrionaria básica de la base del cráneo.

La explicación última de estas dinámicas encontraría su base en un patrón específico en la diferenciación neuronal. Es un dato empírico la presencia de grandes volúmenes encefálicos en las formas finales del proceso filético. El clado neandertal estaría por tanto regido por un importante proceso morfogenético asociado a un patrón específico de diferenciación neuronal, cuya intensificación dará lugar a una paulatina acentuación del crecimiento diferencial de la matriz y el sistema óseo. La temprana determinación embriogénica de este proceso y sus importantes consecuencias morfológicas definen una cualidad que, a nuestro juicio, responde a una diferenciación específica para el clado. Dicha especie *H. neanderthalensis*, vendría definida no por las características morfológicas estáticas recogidas en un instante dado de las dinámicas de remodelación. Por el contrario, la cualidad específica encontraría su base en los procesos morfogenéticos que dan lugar a una topología embrionaria distinta. Sobre ésta se instauran procesos de crecimiento que originan una amplia variedad morfológica, asociados a las interacciones epigenéticas más superficiales de un sistema en desarrollo. A la luz del ejemplo estudiado, la evolución

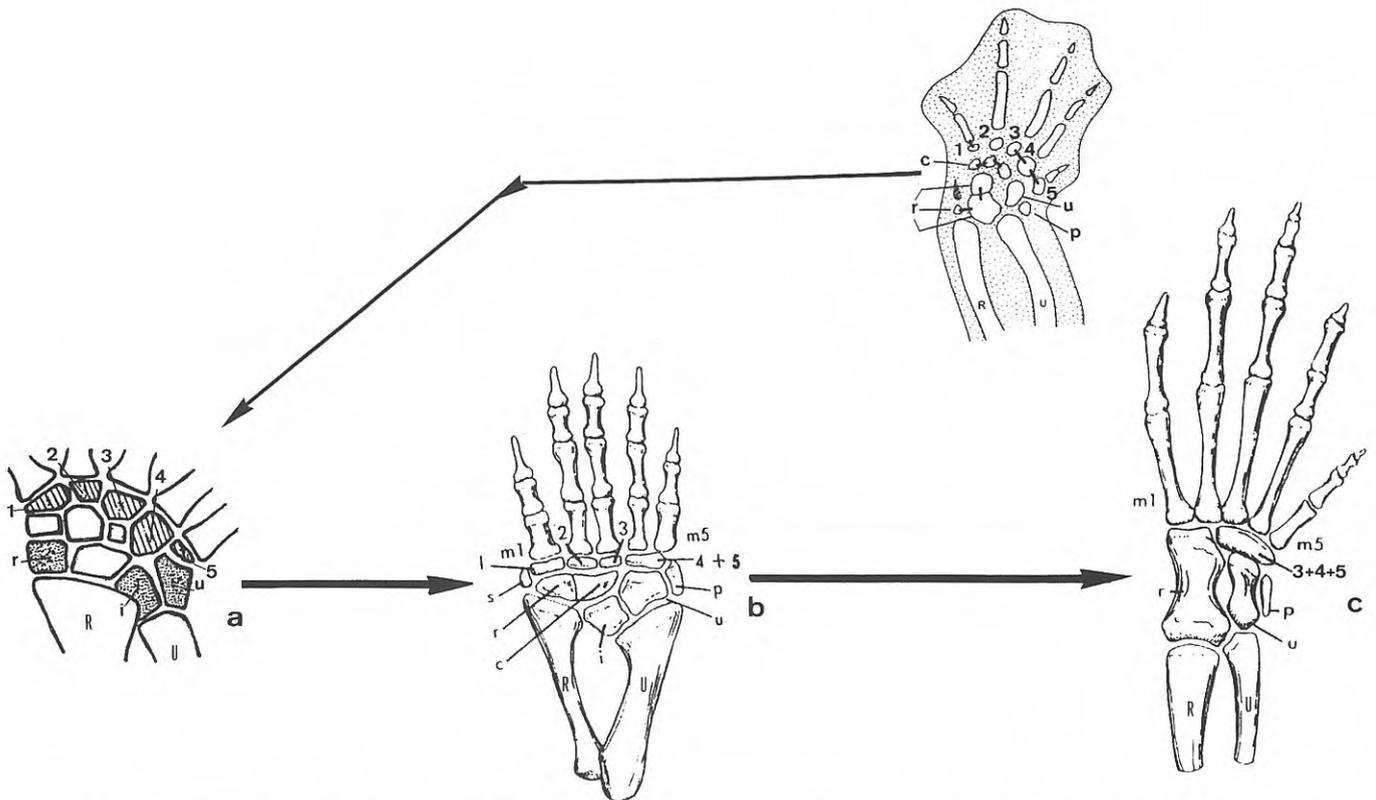
del género *Homo* puede entenderse como la diversificación de una pauta común de incremento encefálico en diferentes patrones específicos de desarrollo neuronal, cuyas profundas consecuencias en la biología de los organismos llevan a la aparición de cualidades específicas.

Finalmente, aunque la morfología de la mandíbula humana se interpreta generalmente en términos de su adecuación mecánica a las funciones de la masticación (Vogel, 1961; Biegert, 1963; Cronin *et al.*, 1981), los agentes morfogenéticos que determinan su morfología son instrumentos muy útiles para una mejor comprensión de los procesos evolutivos que transgreden los límites físicos de este elemento esquelético (Rosas, 1992).

### PÉRDIDA DE CARPALES EN LA EVOLUCIÓN DE LOS COCODRILOS

En este ejemplo se discute la evolución del autópodo anterior de los cocodrilos, introduciendo datos procedentes de su registro fósil, un cocodrilo enano del Barremiense superior, y de la ontogenia de la especie actual *Alligator mississippiensis*. Se integran datos de distinta naturaleza para poner de manifiesto el cambio morfológico evolutivo. El estudio del cambio morfológico se plantea conjugando las bases de la biología comparada, de modo que se comparan entidades estáticas que son producto de los procesos dinámicos de la ontogenia y de la filogenia. La comparación entre estas entidades estáticas, es decir, entre los estadios ontogenéticos y adultos de los taxones de una filogenia se plantea a partir de modelos morfológicos. Estos modelos son abstracciones de las estructuras estudiadas y están representados a partir de grafos (Rasskin-Gutman, 1995). Esta condición abstracta de los modelos morfológicos introduce una vía de acceso a la comparación lógica entre ambas secuencias. Los resultados provenientes de esta comparación entre pautas o secuencias sientan los precedentes idóneos para refutar o abrir nuevas hipótesis sobre el cambio morfológico evolutivo de una estructura como es la mano arcosauriana.

A lo largo de este ejemplo se discuten dos enfoques diferentes sobre el cambio morfológico evolutivo, que se basan en dos paradigmas distintos de jerarquía natural (Rieppel, 1985). Cada paradigma genera, en consecuencia, explicaciones drásticamente diferentes sobre el proceso evolutivo que da origen a la arquitectura de la mano de estos arcosaurios. El primer paradigma está basado en el concepto de transformación continua de los organismos, donde se entronca la idea tradicional de recapitulación. A partir de éste, se ha tendido a explicar la arquitectura de las manos de los cocodrilos como estructuras conservadoras, típicas de organismos con una locomoción primitiva. El segundo paradigma persigue la definición de discontinuidades en la organización de los organismos. Aquí se entroncarían las posturas estructuralistas que, a diferencia del caso anterior, interpretan la extremidad y locomoción de cocodrilos actuales como una estructura altamente diferenciada



**Figura 10.** Esquema explicativo de la pérdida de los carpales en cocodrilos según la hipótesis de recapitulación. Los distintos grupos de reptiles están relacionados en una cadena lineal y secuenciada de ancestro-descendiente: a, ancestro anfíbio de tetrápodos (13 carpales); b, quelonio (10 carpales); c, cocodrilo actual (6 carpales). Según esta hipótesis, el número y disposición de las condensaciones precondrogénicas que dan lugar a los elementos del basipodio recapitula la condición ancestral (a). En el autopodio embrionario de un cocodrilo actual (dibujo superior derecho), las barras representan un conjunto de fusiones entre los distintos elementos del basipodio que caracterizarían la configuración del basipodio del adulto (c). Nótese que el radial del adulto proviene de la fusión de tres elementos: el intermedio, un central y radial. En el arquetipo (tomado de Romer, 1956), los centrales están en blanco (a). En la tortuga (tomado de Kent, 1987) s y c representan los centrales 1 y 4 (b). En el cocodrilo actual (modificado de Kent, 1987) sólo están figurados los elementos osificados del basipodio (c). La mano embrionaria está modificada de Müller y Alberch (1990). Abreviaturas: 1-5, carpales distales; m1 y m5, metacarpales 1 y 5; r, radial; u, ulnar; p, pisiforme; R, radio; U, ulna.

respecto a la de sus ancestros. Es en este punto, de conflicto entre hipótesis, donde tiene mayor sentido la aplicación de datos paleobiológicos y su contrastación en el ámbito de la ontogenia.

La tradición paleontológica siempre contrapuso el bipedismo de dinosaurios y aves a la cuadrupedia de cocodrilos, siendo esta última discutida como la postura primitiva de arcosaurios (Romer, 1968; Charig, 1979). Frente a la serie de conspicuas transformaciones sufridas en las extremidades de dinosaurios y aves se consideró que el linaje de los cocodrilos, dentro del conjunto de arcosaurios, era en sí mismo altamente conservador. Los cocodrilos habrían conservado desde el Triásico Superior la misma arquitectura en sus extremidades (Romer, 1956), salvo diferencias filogenéticas e interespecíficas mínimas basadas en diferencias en la longitud de algunos elementos. Bajo este supuesto, los estudiosos del registro fósil de cocodrilos no prestaron nunca atención a las peculiaridades morfológicas de las manos de los distintos

linajes crocodilianos, a lo que hay que añadir una preservación muchas veces deficiente de elementos desarticulados. Esta propuesta que propugnaba el conservadurismo evolutivo de las manos de los cocodrilos tenía su origen en las interpretaciones embriológicas del momento (Holmgren, 1933).

Esta hipótesis sobre la evolución de la extremidad en cocodrilos se ha de comprender a partir del paradigma que concibe la jerarquía natural como una cadena de transformación lineal y secuenciada de organismos. La secuencia lineal parte de una morfología general que representa el esqueleto autopodial del adulto de los primeros tetrápodos. Este patrón general o arquetipo es la situación de partida de cualquiera de las morfogénesis de las manos de la secuencia de organismos presentada en la figura 10. De este modo, se defendía que la condrogénesis de las especies vivas de cocodrilos recapitulaba, en número de elementos y disposición, la condición ancestral de tetrápodos (Romer, 1956; Holmgren, 1933). Desde el

arquétipo, la mano del adulto se explica como producto de una serie de procesos de fusión entre elementos del carpo hasta alcanzarse la reducción en el número de elementos que caracteriza a las especies vivas de cocodrilos: 2 carpales distales, sólo uno de ellos osificado, un único carpal central sin osificar, y tres carpales proximales osificados (radial, ulnar y pisiforme). Las fusiones entre elementos se propusieron como única explicación para generar la morfología del adulto (Fig. 10). Como puede seguirse a partir del esquema que representa el número de condensaciones condrogenéticas y patrones de fusión de la figura 10, la serie de fusiones afecta a los carpales centrales, proximales y distales. No obstante, la relación entre los carpales distales ha sido el principal foco de atención en torno al debate de la embriología del carpo cocodriliano. Dicho debate se ha centrado en el reconocimiento e identificación de dichos elementos. En dicho esquema (Fig. 10) el carpal distal (dc) 1 se fusiona a su metacarpal, el dc 2 es un elemento individualizado que formará una lamela cartilaginosa en el adulto, mientras que la fusión de los carpales distales 3, 4 y 5 da origen al único elemento osificado de la mano adulta de los cocodrilos.

Sin embargo, de la secuencia de fusiones planteadas no existe ninguna evidencia directa en el registro fósil, es decir, no hay evidencia alguna de morfologías intermedias que reforzasen posibles secuencias de fusiones. De este modo, se consideró que la mano cocodriliana era una estructura conservadora y común para todo el linaje. Toda la serie de transformaciones ontogenéticas deberían ser compartidas por todos sus ancestros, incluso los más remotos.

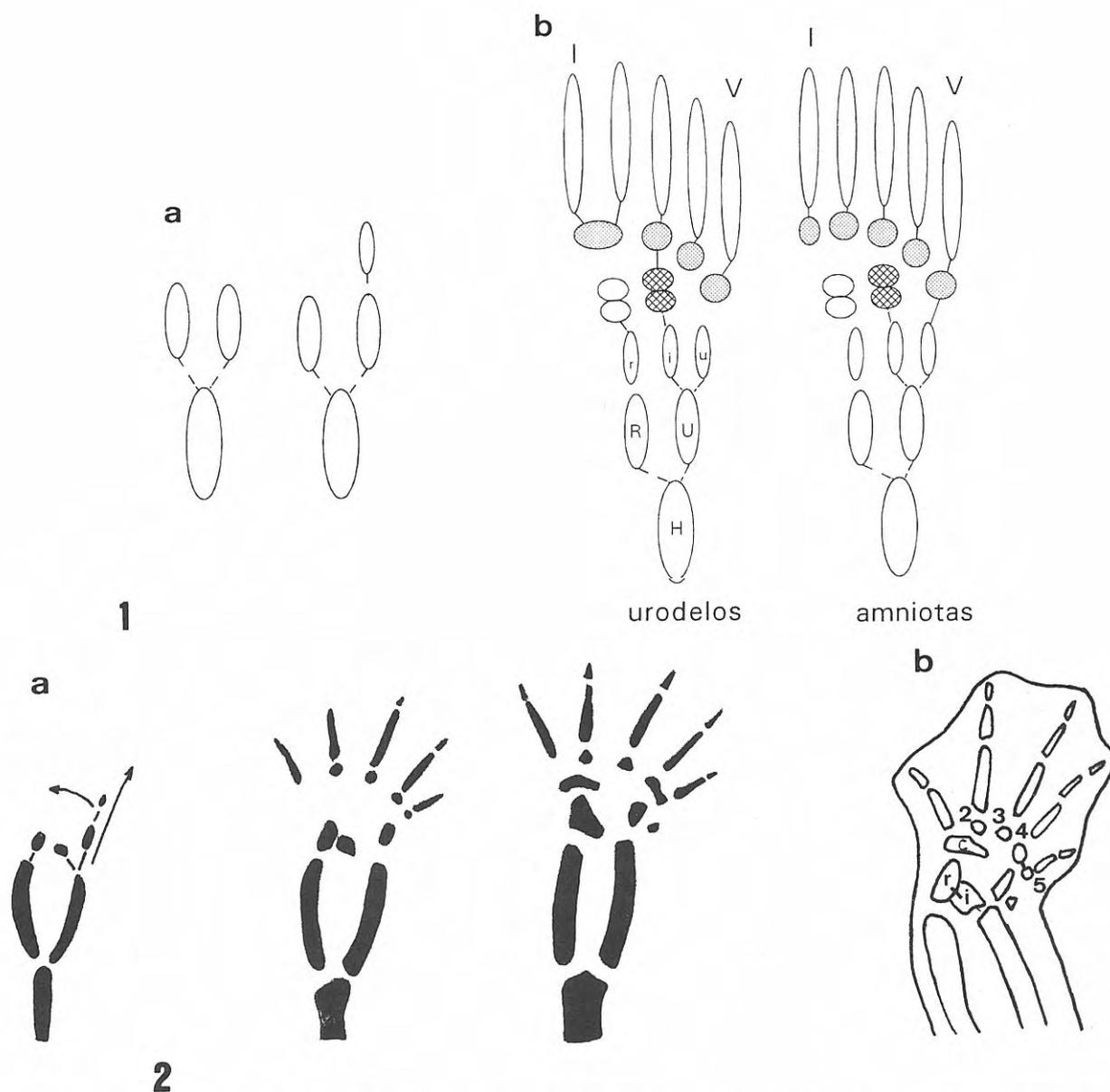
La segunda hipótesis sustenta que las manos de los cocodrilos son estructuras altamente diferenciadas respecto a la condición ancestral reptiliana. Esta hipótesis se ha de comprender bajo un paradigma de jerarquía natural cuyo objetivo es resaltar secuencias divergentes de organización; persigue, pues, el reconocimiento de discontinuidades en la organización de los organismos, enfatizando la estabilidad de una estructura y sus dificultades de cambio. La recapitulación no es aquí una condición necesaria para explicar la jerarquía, sino una de las posibles explicaciones. La hipótesis alternativa al cambio morfológico de las manos de cocodrilos surge de observaciones ontogenéticas y se fundamenta en los supuestos estructuralistas planteados y recopilados por Alberch (1989). Desde esta perspectiva, Shubin y Alberch (1986) han explorado el desarrollo del esqueleto apendicular cartilaginoso de tetrápodos, evidenciando una serie de reglas invariantes y espaciales de los focos de condensación condrogenéticos. El desarrollo de una extremidad está sujeto a tres reglas morfogenéticas: condensación focal *de novo*, bifurcación y segmentación (Fig. 11, 1). Esta aproximación permite definir las homologías de los elementos desde un modelo dinámico del desarrollo elaborado a partir de las variables que operan en los procesos de la morfogénesis (Oster *et al.*, 1988). Desde esta perspectiva, Müller y Alberch (1990) y más tarde Müller (1991) describen la ontogenia del esqueleto apendicular del cocodrilo de Florida *Alligator*

*mississippiensis*, llegando a la conclusión de que la mano de cocodrilos posee un menor número de focos de condensación respecto a la condición primitiva reptiliana representada por las tortugas (Fig. 11, 2).

La situación de partida es diferente en esta segunda hipótesis. Los autores caracterizan dos organizaciones diferentes (tortugas y cocodrilos), que resultan de las peculiaridades en su desarrollo y que dan como resultado dos patrones de conectividad diferentes. Los cocodrilos quedan diferenciados básicamente en dos aspectos principales. Atendiendo al modelo morfogenético, el eje preaxial (el radio) no se bifurca; en los cocodrilos, el radial aparece como un foco producido por segmentación distal del foco del radio. El radial que describimos anatómicamente en el adulto es producto de la combinación de dos focos condrogenéticos que se unen durante el desarrollo. La segunda diferencia se refiere al arco digital; los dígitos 1 y 5 aparentemente no tienen conexión con dicho arco y surgen como condensaciones *de novo*. Los carpales distales 4, 3 y 2 son parte del arco digital que surgen como resultado de una secuencia de bifurcación. La morfología del adulto se alcanza partiendo, pues, de una situación ya diferenciada que durante su ontogenia sufre adicionalmente una serie de modificaciones secundarias. Dichas modificaciones están esquematizadas en la figura 11, donde se aprecia la ausencia del dc1; dc2 y dc3 son elementos independientes que en los últimos estadios ontogenéticos y postnatales se fusionan, formando una lamela cartilaginosa, mientras que dc4 y dc5 se fusionan y desarrollan un núcleo osificado.

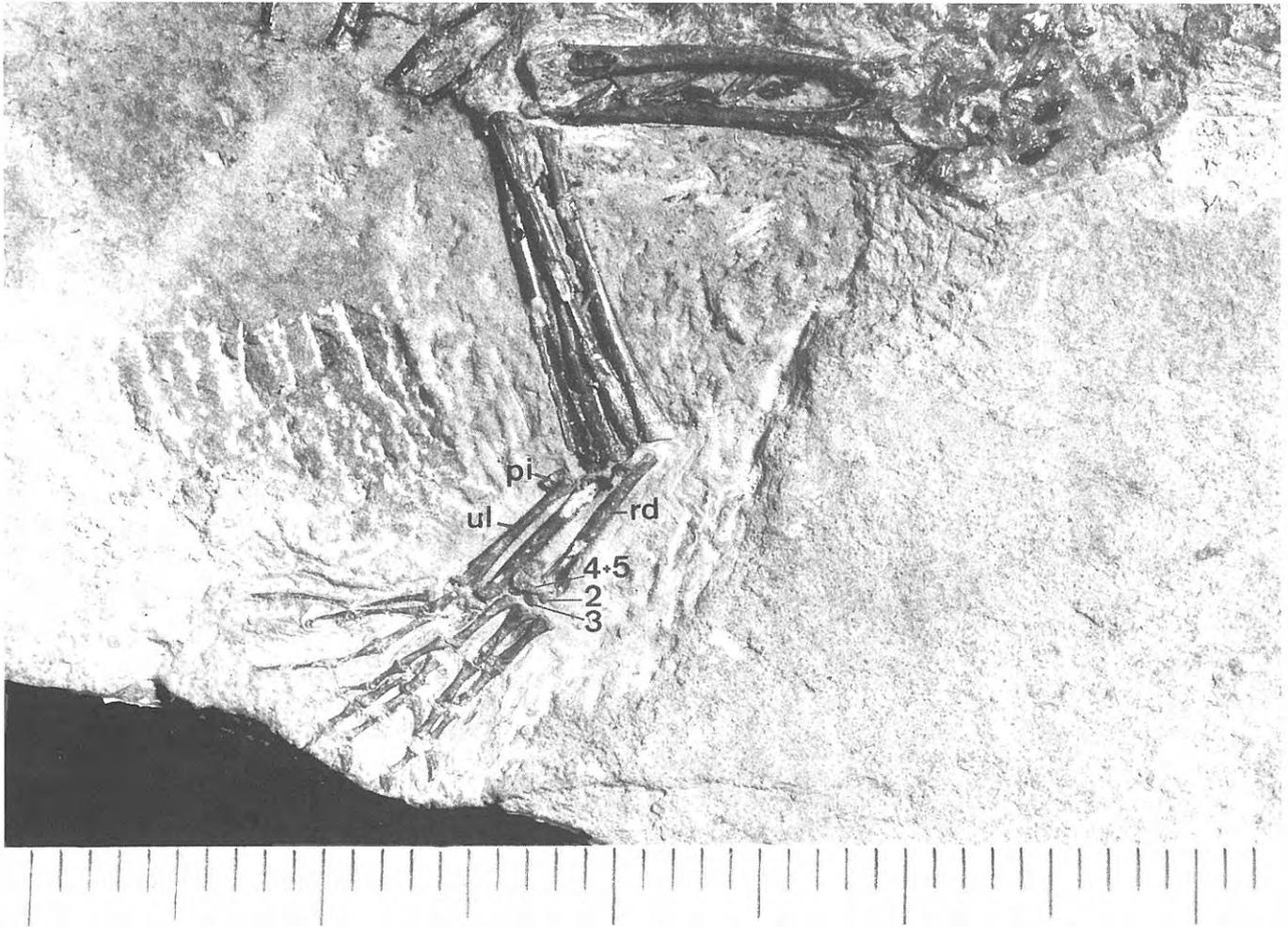
Las observaciones de Müller y Alberch (*op. cit.*) y la redefinición del número y disposición de los elementos del basipodio tienen varias implicaciones. La más evidente es una revisión de las hipótesis de homologías de los elementos involucrados, pero, obviamente, los resultados introducen una nueva interpretación del proceso evolutivo. Desde esta perspectiva, los autores concluyen que las manos de los cocodrilos actuales son altamente derivadas respecto al ancestro reptiliano propuesto (Chelonia). No obstante, como se mostrará más adelante, la introducción del fósil y la resolución filogenética permiten precisar esta afirmación dentro de *Crocodylomorpha*, es decir, permiten precisar la condición derivada de los cocodrilos actuales respecto al propio grupo monofilético. Los autores consideran el aspecto derivado de las manos de los cocodrilos respecto a la condición reptiliana, pero no tratan evidencias fósiles propias del linaje de los cocodrilos. En cierto modo, están implícitamente estimando, una vez más, que la mano de los cocodrilos es una estructura conservadora dentro del propio linaje. La concisión en este sentido determina, como veremos, los futuros planteamientos sobre cómo es el cambio evolutivo en *Crocodylomorpha*, una vez examinado el factor histórico.

Es en este punto donde el registro fósil y la paleobiología evolutiva deberían ser capaces de contrastar hipótesis ¿Cómo contrastar las hipótesis ontogenéticas? Tradicionalmente las hipótesis ontogenéticas han sido contrastadas en la filogenia



**Figura 11.** 1. Esquema de la morfogénesis del esqueleto apendicular de tetrápodos. a) Basándose en observaciones empíricas, Shubin y Alberch (1986) propusieron que la morfogénesis de las extremidades en tetrápodos se rige por una serie de reglas. Las extremidades se construyen a partir de tres tipos básicos de condensaciones cartilaginosas: la formación *de novo* de un foco de condensación, la bifurcación de un foco en dos elementos o, alternativamente, la segmentación en dos o más elementos. La morfogénesis de la extremidad en tetrápodos sigue un eje próximo-distal, denominado eje primario. El eje incluye al húmero, al elemento postaxial ulna y se extiende hasta el carpal proximal ulnar. Dicho eje se modifica distalmente para formar el arco digital. b) Las perturbaciones de los parámetros celulares que determinan estas reglas producen alteraciones en las secuencias de bifurcación o segmentación, configurando diversos patrones de conectividad. Los esquemas de urodelos y amniotas (tomado de Shubin, 1991) se diferencian en el número de elementos carpales distales y la conexión entre la serie de carpales centrales y el arco digital (en sombreado, arco digital; en negro, serie del carpales centrales e intermedio; y en punteado el eje primario).

2. a) Representación esquemática de la secuencia ontogenética de *Alligator mississippiensis* (según Müller y Alberch, 1990). Se muestran los patrones de conectividad y la aparición de focos de condensación condrogenética. Las flechas indican el eje primario y el arco digital. b) Dibujo de la mano embrionaria donde se representa el número de focos condrogenéticos y el conjunto de fusiones (señalado por barras) que producen la mano del adulto (tomado de Müller y Alberch, 1990). En esta hipótesis la mano embrionaria presenta un número menor de carpales respecto a la condición ancestral (quelonios). Compárese este esquema con el de la figura 10; nótese que el carpal distal 1 no se diferencia en el arco digital, que sólo existe un elemento central y que, además, el radial se forma por la fusión de este elemento con el intermedio.



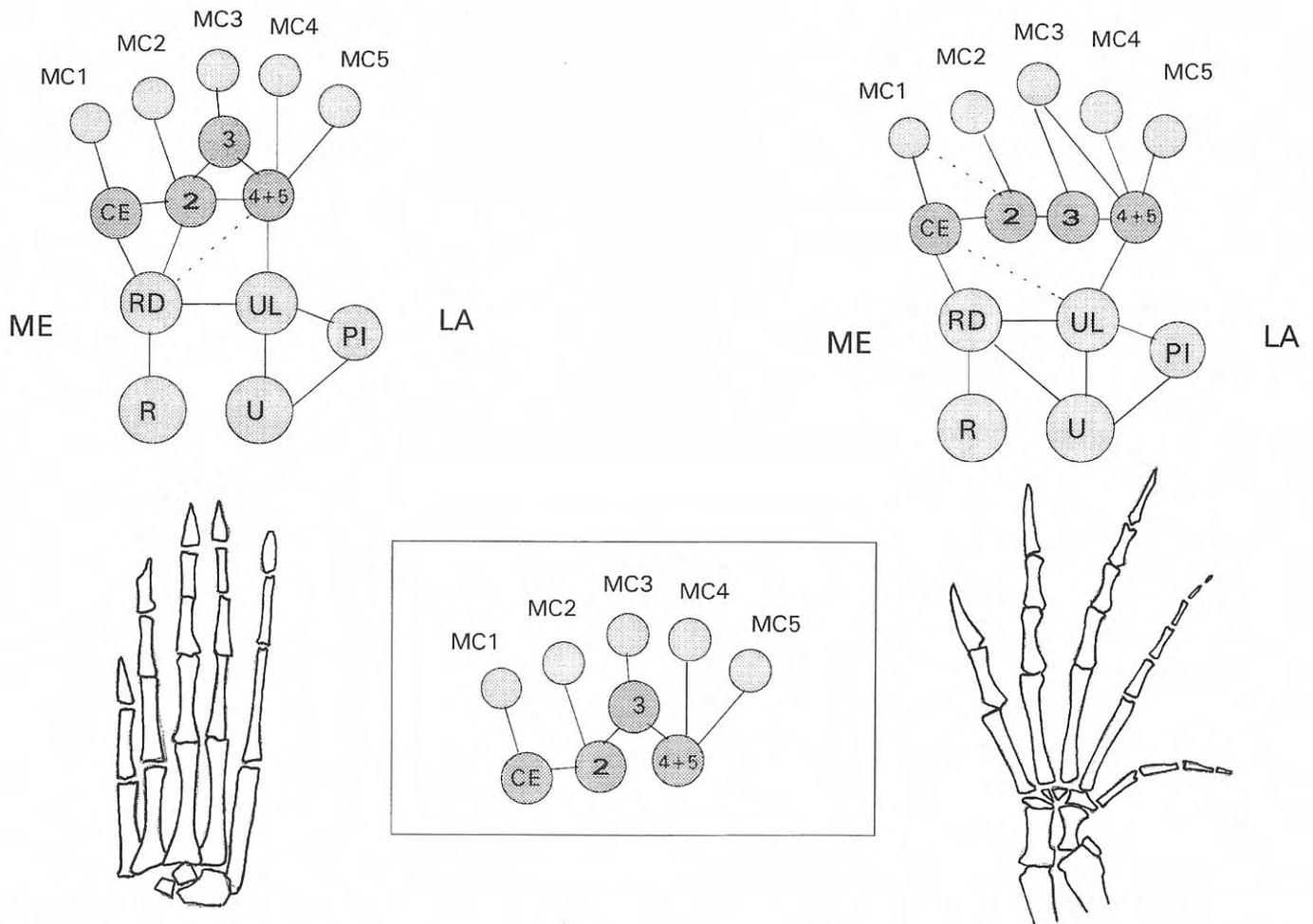
**Figura 12.** Esqueleto apendicular anterior del pequeño cocodrilo de Las Hoyas (Cretácico Inferior del yacimiento de Las Hoyas, provincia de Cuenca, España). Escala en cm. Abreviaturas: rd, radial; ul, ulnar; pi, pisiforme 2, 3, y 4+5 carpales distales.

utilizando para ello secuencias equivalentes registradas (distintos fósiles en distintos estadios ontogenéticos). Obviamente, esto permite una relación 1:1 de elementos, no sólo en su posición sino en la dinámica de su aparición. En cambio, esta situación es excepcional en el registro fósil, aunque no imposible; ejemplo de ello lo encontramos en el registro de lepidosaurios (Caldwell, 1994) y terápsidos no-mamíferos (Hopson, 1995). ¿Cómo podríamos contrastar hipótesis ontogenéticas a partir de un único ejemplar fósil adulto? Si partiéramos de la siguiente hipótesis (desarrollada a partir de Rieppel, 1985; 1988; 1990): al transcribir las secuencias ordenadas de entidades estáticas de la ontogenia o la filogenia, algún tipo de relación cabría esperar entre la hipótesis de modificación evolutiva y la dinámica derivada del modelo morfogenético. Se trata, pues, de comparar dos secuencias que contienen unidades de distinta naturaleza. Tiene sentido, pues, plantearse una serie de objetivos: a) el marco a partir del cual establecemos las semejanzas entre entidades estáticas, b) la elección de los estadios ontogenéticos a comparar, teniendo en cuenta que la ontogenia es una secuencia continua y c) cómo deducir las modificaciones secundarias resultantes de la

embriogénesis propuestas en la hipótesis ontogenética a partir de un único dato procedente del registro fósil.

El pequeño cocodrilo de Las Hoyas (LH 7991) del Barremiense superior muestra todos los elementos de la mano en articulación (Buscalioni *et al.*, 1996). La preservación de esta estructura permite evidenciar no sólo detalles morfológicos (Fig. 12) sino reconstruir sus relaciones en el basipodio.

El marco de comparación entre el fósil y los estadios ontogenéticos lo establecemos proponiendo el modelo morfológico abstracto que represente las relaciones espaciales entre los elementos constitutivos de la mano. Este modelo se representa mediante un modelo de grafo, donde se resaltan las relaciones topológicas de los carpales distales respecto a los metacarpales (Fig. 13). De este modo, las semejanzas que podemos establecer entre el fósil y los estadios ontogenéticos no se basan en caracteres morfológicos discretos, sino relacionales. La comparación entre los grafos de la mano del pequeño cocodrilo de Las Hoyas con la secuencia de estadios ontogenéticos de *Alligator mississippiensis* nos permitiría retener o falsar la hipótesis de Müller y Alberch. Por consiguiente, bajo este supuesto se eligen aquellos



**Figura 13.** Grafos que representan las relaciones topológicas de los autopodios del pequeño cocodrilo de Las Hoyas (figurado en la izquierda) y el estadio 24 de la ontogenia de *Alligator* (figurado en la derecha). En la parte inferior, se reproduce el grafo que pone de manifiesto las semejanzas que comparten ambos autopodios en cuanto a la relación topológica de los carpales distales y metacarpales. Nótese que algunas de las relaciones han sido eliminadas.

estadios ontogenéticos que cumplan las mismas relaciones topológicas que el ejemplar fósil.

En efecto, el pequeño cocodrilo de Las Hoyas muestra una disposición espacial de carpales semejante a la de la mano del cocodrilo de Florida en sus estadios embriológicos finales (18-24) (Figs. 13 y 14). En ambos casos, los carpales distales más pequeños son independientes y se hayan asociados a los metacarpales 2 y 3. Por otra parte, el carpal distal de mayor tamaño relacionado con los metacarpales 4 y 5 es un elemento único que, al igual que en *A. mississippiensis*, procedería de la fusión única de los carpales distales 4 y 5. Estos supuestos de semejanza confirman la hipótesis de homología propuesta por Müller y Alberch para los carpales distales en cocodrilos. Esta relación entre carpales distales descarta cualquier escenario propuesto por las hipótesis tradicionales tales como: la fusión de dc2 y dc1 o el carpal distal 2 como único elemento que produce la lamela cartilaginosa del adulto. El pequeño cocodrilo fósil refuta estas modificaciones, ya que dc2 y dc3 son elementos independientes que están en este caso osificados, a diferencia del adulto de *A. mississippiensis*.

De igual modo sucede con el carpal distal de mayor tamaño, que en la propuesta tradicional se suponía que procedía de la fusión de dc3+dc4+dc5. La independencia de dc3 en el fósil indica que el carpal distal de mayor tamaño está constituido por la fusión de dc 4+5.

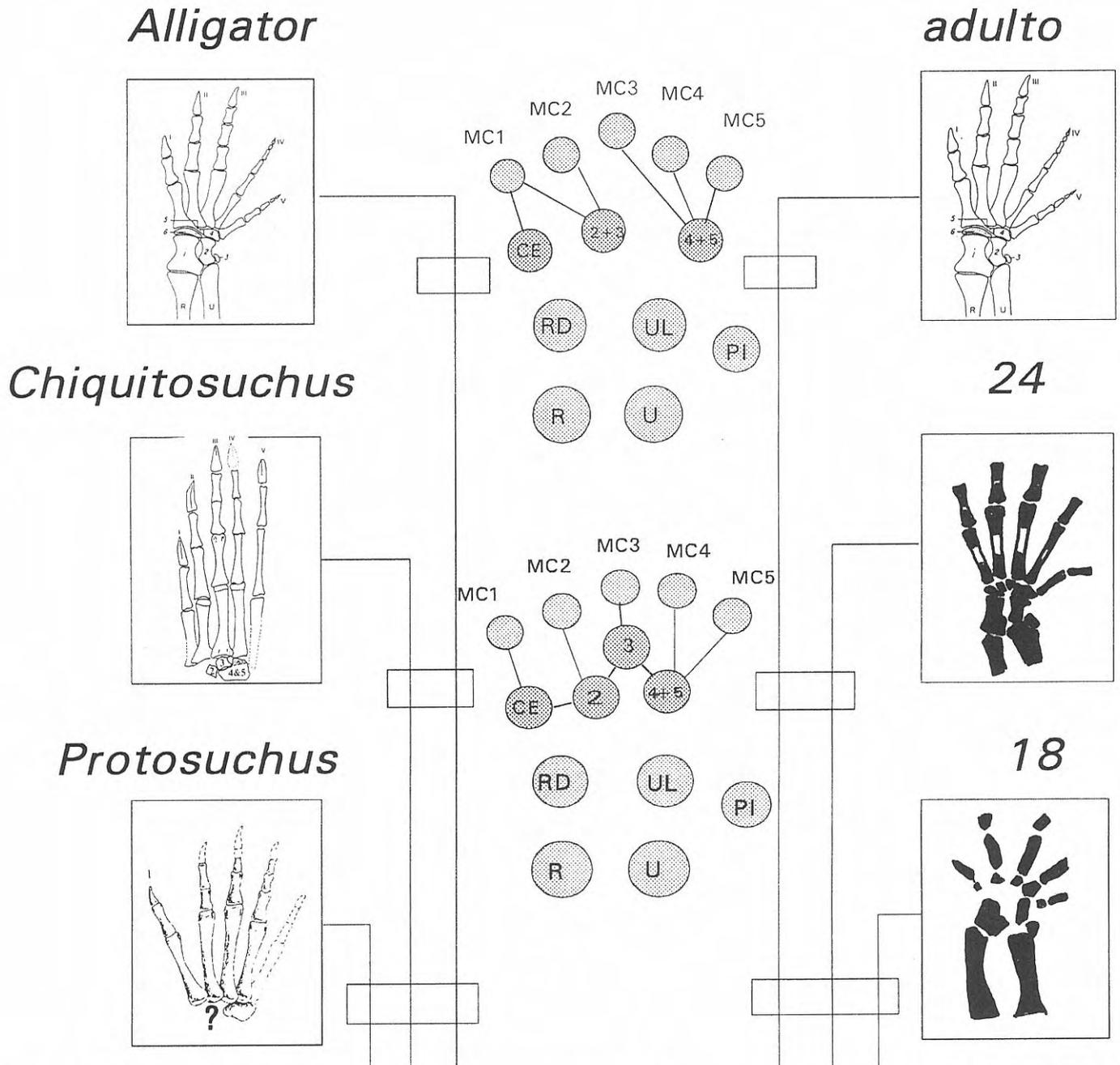
Pero, ¿no podría ser el pequeño cocodrilo de Las Hoyas un caso especial, un cocodrilo de manos diferenciadas independientemente del resto de los linajes de cocodrilos? Si ésta fuese la situación, las semejanzas observadas sólo estarían obedeciendo a un caso de convergencia morfológica y, en tal caso, no podríamos establecer una relación entre las secuencias ontogenéticas y filogenéticas. Establecer las conexiones adecuadas para deducir las modificaciones secundarias resultantes de la embriogénesis, propuestas en la hipótesis ontogenética, pasa inicialmente por el ejercicio de comparar la congruencia entre ambas secuencias. La comparación entre secuencias (Fig. 14) revela un paralelismo. A partir del autopodio del ejemplar LH 7991 de Las Hoyas y los estadios ontogenéticos elegidos se puede generalizar un modelo común (homólogo). Ambas secuencias tienen jerarquías equivalentes; las modificaciones secundarias

**FILOGENIA**

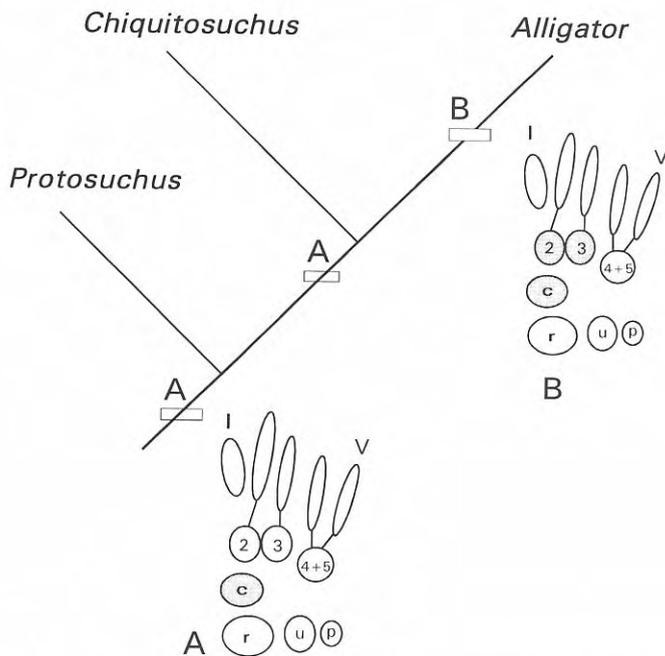
**ONTOGENIA**

*Crocodylomorpha*

*Alligator*



**Figura 14.** Secuencias de la ontogenia de *Alligator mississippiensis* y de la filogenia de Crocodyliformes. Para establecer la comparación entre el cocodrilo de Las Hoyas y los distintos estadios ontogenéticos de *Alligator* (17-24) se ha utilizado el modelo de grafos (situados en el centro del esquema, véase también Fig. 13). La jerarquía filogenética esta caracterizada por dos taxones y representa muy sucintamente al clado Crocodyliformes (nodo 1 del recuadro). La jerarquía ontogenética está representada por una serie de estadios (modificados de Müller y Alberch, 1990). Las diferencias entre los grafos centrales inferior y superior permiten evidenciar de un modo claro las modificaciones secundarias que sufre el basipodio en ambas jerarquías: reducción en número de los carpales distales. Abreviaturas: c, central; mc1-5, metacarpales; ra, radial; ul, ulnar; 2, 3, 4+5 carpales distales; I-V, dígitos.



**Figura 15.** Esquema filogenético de Crocodyliformes donde se distribuyen la condición primitiva (A) y la condición derivada (B) reconocidas en los autopodios de cocodrilos. En los esquemas de las manos en sombreado aparecen los elementos que permanecen cartilagosos en el adulto. En (A) sólo el central permanece cartilaginoso en el adulto, mientras que en (B), además del central, tampoco osifican los carpales distales 2 y 3. El proceso de cambio morfológico del autopodio que se aprecia en la evolución de los cocodrilos está relacionado con un proceso de heterocronía. Los cocodrilos modernos sufren una truncación del proceso de desarrollo del autopodio respecto a sus ancestros, en el ejemplo representados por la condición del cocodrilo de Las Hoyas. Abreviaturas: 2, 3, 4+5 carpales distales; c, central; r, radial; u, ulnar; p, pisiforme.

(remodelación y osificación) del basipodio de cocodrilos modernos son situaciones terminales en ambas pautas y pueden considerarse como “novedades” ontogenéticas o evolutivas para los representantes vivos de los cocodrilos. Si ambas relaciones están bien establecidas, podemos, finalmente, asumir el causalismo derivado del modelo morfogenético.

El pequeño cocodrilo de Las Hoyas provee de argumentos paleobiológicos las homologías propuestas a partir de los estudios basados en modelos morfogenéticos de desarrollo, refutando la hipótesis tradicional. De este modo se justifica ontogenética y filogenéticamente la diferenciación que caracteriza la mano de cocodrilos frente a una condición primitiva reptiliana. Sin embargo, cuando se compara la mano del cocodrilo de Las Hoyas con la especie viva *Alligator mississippiensis*, precisando la posición filogenética de ambos, este cocodrilo enano permite además poner de manifiesto cómo se produce el cambio evolutivo de esta estructura en el linaje de los

cocodrilos. Al comparar el fósil con su descendiente, se pone de manifiesto un proceso de heterocronía subyacente en el de la esquelotogénesis de las formas actuales (Fig. 15) (Buscalioni *et al.*, 1996). El proceso filogenético que explicaría la evolución de la mano en cocodrilos estaría limitado por un fenómeno de paedomorfosis, caracterizado por un retardo en la osificación de los carpales distales 2 y 3 en los cocodrilos actuales eusuquios respecto a su condición ancestral representada por el pequeño cocodrilo de Las Hoyas.

El ejemplar de Las Hoyas abre una línea de investigación en el estudio del proceso evolutivo sobre el cambio morfológico de la extremidad anterior en cocodrilos. Este ejemplo nos permite desembocar en una primera conclusión que servirá de punto de partida para el futuro desarrollo de este problema. Esta conclusión reemplaza a la visión tradicional sobre la evolución del esqueleto apendicular en cocodrilos. La arquitectura y postura de la extremidad de los cocodrilos actuales debe ser explicada, a partir de los resultados que se han presentado, como una estructura altamente modificada y derivada respecto al conjunto de arcosaurios.

## DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Los ejemplos previamente desarrollados ilustran un programa de investigación que persigue integrar el estudio directo de los fósiles en el marco de las relaciones ontogenia/filogenia (Figs. 1 y 2). Este programa de investigación establece un nexo sistematizado entre fósil y morfogénesis, y resalta la necesidad de que los datos paleobiológicos se orienten a incentivar la elaboración y contrastación de modelos de morfogénesis.

A nuestro entender, la investigación en paleobiología debe contemplar como uno de sus principales objetivos el estudio de las restricciones de la diversidad orgánica y su relación con la organización genética. Tanto la preocupación creciente por la denominada biodiversidad, como el interés por descifrar el control genético del desarrollo son unas de las grandes preocupaciones de nuestro tiempo. Desde las bases teóricas apuntadas en este artículo, entendemos que ambos aspectos presentan un substrato histórico imposible de dilucidar únicamente desde la biología del presente. Por ello, el conocimiento de los factores históricos que subyacen tanto a la biodiversidad como a la organización del desarrollo es imprescindible. Es en éste terreno donde entendemos que la paleobiología tiene un importante campo de actuación.

En nuestra propuesta, el nexo entre la organización fenotípica y su control genético lo encontramos en el fenómeno de la morfogénesis. A nivel evolutivo, el nexo entre organización e historia lo encontramos en las relaciones ontogenia/filogenia. Y a nivel empírico, la fuente de información la encontramos en el registro paleontológico. De ser capaces de integrar estos aspectos, nuestra disciplina puede y debe adquirir una línea de vanguardia, en la actualidad perdida. Para ello, la articulación de programas de investigación en paleobiología requiere una idea clara de los objetivos a

alcanzar y un diseño acertado de las líneas de observación y experimentación, con el control de las variables biológicas previamente diseñadas.

En los ejemplos prácticos propuestos nos hemos centrado en el problema de la organización embrionaria y sus implicaciones en la interpretación del registro fósil. Hemos visto cómo, la peculiar morfología la mandíbula de Mauer, interpretada tradicionalmente en términos estrictamente funcionales y con un *status* taxonómico de *incertae sedis*, cobra sentido en el contexto de las interacciones morfológicas del cráneo humano. Además, la búsqueda del significado morfológico de sus peculiaridades morfológicas nos ha permitido su ubicación filogenética, relacionando a Mauer con el grupo humano de los neandertales y enriqueciendo nuestra perspectiva sobre la diversificación del género *Homo*.

A otra escala, el estudio de la evolución del linaje de los cocodrilos, que abarca un periodo de 230 ma, incide en aspectos macroevolutivos relacionados con la morfogénesis y diferenciación filogenética del autopodio. Los datos paleobiológicos permiten, al introducir aspectos filogenéticos, contrastar de modo independiente modelos de morfogénesis propuestos para explicar la embriogénesis de arcosaurios (Patterson, 1981).

Otra de las consecuencias de la aplicación del esquema de investigación en paleobiología aquí presentado, es la relación entre el recuadro de la figura 2 denominado "sistemática" y modelos morfológicos. En este sentido, la producción de un modelo morfológico abstracto basado en criterios topológicos (Rosas, 1992; Rasskin-Gutman y Buscalioni, 1994; Rasskin-Gutman, 1995) es el elemento operativo clave para establecer los nexos entre morfogénesis y sistemática. Estos modelos han de contener necesariamente los caracteres morfológicos de detalle que, de un modo reduccionista, han capitalizado la tradición taxonómica y sistemática. En el ejemplo de la mandíbula de Mauer, el modelo morfológico genérico (topología embriológica específica) representativo de *Homo ergaster*, permite desarrollar el patrón dinámico de la interacción entre los sistemas involucrados y de los procesos de remodelación. Este modelo sienta las bases para la explicación de los caracteres que definen el linaje de los neandertales y propone una secuencia de acontecimientos que es falsada mediante el registro fósil. En el ejemplo de las manos de los cocodrilos, el modelo morfológico es un modelo de grafos, donde se ponen de manifiesto las relaciones topológicas entre los elementos carpales distales y metacarpales. Este modelo permite establecer el marco de referencia para poder comparar el autopodio de los adultos de los cocodrilos fósiles con los distintos estadios ontogénicos de las especies vivas.

En resumen, los paleobiólogos debemos acercarnos cada vez más a los problemas suscitados en la biología. Esto significa que los datos elaborados desde el registro fósil han de trascender fuera del contexto de nuestra propia disciplina. Así, el Programa de Investigación expuesto persigue un intercambio activo de los datos históricos extraídos del registro fósil con otras ramas de

las ciencias biológicas. Siguiendo a Gould (1995), una ciencia sólo adquiere su mayoría de edad cuando es capaz de exportar información más allá de sus límites.

## AGRADECIMIENTOS

Agradecemos muy sinceramente a los miembros de nuestros respectivos equipos de trabajo el apoyo y colaboración que obtenemos a diario. Gracias a los doctores M<sup>a</sup> L. Martínez Chacón, Sixto Fernández López, N. López Martínez y a los miembros de la Unidad de Paleontología de la UAM por sus útiles comentarios en la lectura crítica del manuscrito. La investigación de los autores se inscribe en los proyectos de la DIGICYT PB-93-066-CO3-03 (AR) y PB93-0284 (AB), así como en el proyecto 93-0164 de la EU Human Capital and Mobility (AB).

## BIBLIOGRAFÍA

- Aguirre, E. and de Lumley, M.A. 1978. Fossil man from Atapuerca, Spain: their bearing on human evolution in the Middle Pleistocene. *Journal Human Evolution*, **6**, 681-738.
- Alberch, P. 1982a. The generative and regulatory roles of development in evolution. In: *Environmental adaptation and evolution* (Eds. D. Mossakowski and G. Roth). Gustav Fischer, Stuttgart, 19-36.
- Alberch, P. 1982b. Developmental constraints in Evolutionary Process. In: *Evolution and Development* (Ed. J.T. Bonner). Springer-Verlag, Berlin, 313-332.
- Alberch, P. 1985. Problems with the interpretation of developmental sequences. *Systematic Zoology*, **34**, 46-58.
- Alberch, P. 1989. The logic monsters: evidence for internal constraint in development and evolution. *Geobios, Memoire Special*, **12**, 21-57.
- Anthony, J. 1954. L'influence des facteurs encéphaliques sur la brisure de la base du crâne chez les Primates. *Annales Paléontologie*, **58**, 3-11.
- Arsuaga, J.L., Martínez, I., Gracia, A., Carretero, J.M. and Carbonell, E. 1993. Three new human skulls from the Sima de los Huesos Middle Pleistocene site in Sierra de Atapuerca, Spain. *Nature*, **362**, 534-537.
- Beatty, J. 1994. Theoretical Pluralism in Biology, Including Systematics. In: *Interpreting the Hierarchy of Nature* (Eds. L. Grande and O. Rieppel). Academic Press, 33-60.
- Biegert, J. 1963. The evaluation of characteristics of the skull, hands and feet for Primate Taxonomy. In: *Classification and Human Evolution*. Aldine Pub. Co., Chicago, 371 pp.
- Björk, A. 1991. Facial growth rotation -reflections on definition and cause. *Proceedings Finnish Dental Society*, **87**, 51-58.
- Björk, A. and Skieller, V. 1976. Postnatal growth and development of the maxillary complex. In: *Factors affecting the growth of the midface* (Ed. J. A. McNamara). Center for Human Growth and Development, The University of Michigan, Ann Arbor, Michigan, 61-99.

- Björk, A. and Skieller, V. 1983. Normal and abnormal growth of the mandible. A synthesis of longitudinal cephalometric implant studies over a period of 25 years. *European Journal Orthodontics*, **5**, 1-46.
- Björk, A., Brown, T. and Skieller, V. 1984. Comparison of craniofacial growth in an Australian Aboriginal and Danes, illustrated by longitudinal cephalometric analyses. *European Journal Orthodontics*, **6**, 1-14.
- Buscalioni, A. D., Rasskin-Gutman, D. and Rosas, A. 1996. Morphogenetic models corroborated by paleobiological data. *Abstracts Fifth International Congress of Systematic and Evolutionary Biology*, Budapest, 234.
- Caldwell, M. W. 1994. Developmental constraints and limb evolution in permian and extant lepidosauromorphs diapsids. *Journal Vertebrate Paleontology*, **14** (4), 459-471.
- Charig, A. 1979. *A New look at the dinosaurs*. Heinemann, London, 160 pp.
- Cook, J., Stringer, C.B., Curren, A.P. and Schwarcz, H.P. 1982. A review of the chronology of the european Middle Pleistocene Hominid record. *YearBook of Physical Anthropology*, **25**, 19-65.
- Coon, C.S. 1962 *The Origin of Races*. New York, Knopf, 724 pp.
- Cronin, J.E., Boaz, N.T., Stringer, C.B. and Rak, Y. 1981. Tempo and mode in hominid evolution. *Nature*, **292**, 113-122.
- Dambricourt-Malassé, A. 1987. *Ontogénèses, Paléontogénèses et Phylogénèse du corps mandibulaire Catarrhinien. Nouvelle interprétation de la mécanique humanisante. Théorie de la foetalisation (Bolk, 1926)*. Thèse Doctorat du MNHN, Institut de Paleontologie Humaine, Paris, 426 pp.
- Dambricourt-Malassé, A. 1988. Hominisation et foetalisation (Bolk, 1926). *Comptes Rendus Academie Sciences Paris*, **307** (II), 199-204.
- Dambricourt-Malassé, A. 1989. Les relations ontogenetiques entre le neurocrane et le corps mandibulaire du primate primitif a l'homme. *Société d'études et de recherches prehistoriques Les Eyzies*, **38**, 7-31.
- Enlow, D.H. 1968. *The human face*. Harper and Row, New York, 423 pp.
- Enlow, D.H. 1991. *Facial Growth*. W. B. Saunders Company, Philadelphia, 3rd Edition, 423 pp.
- Enlow, D.H., Kuroda, T. and Lewis, A.B. 1971a. The morphological and morphogenetic basis for craniofacial form and pattern. *Angle Orthodontics*, **41**, 161-188.
- Enlow, D.H., Kuroda, T. and Lewis, A.B. 1971b. Intrinsic craniofacial compensations. *Angle Orthodontics*, **41**, 271-285.
- Enlow, D.H., Pfister, C., Richardson, E. and Kuroda, T. 1982. An analysis of black and caucasian craniofacial patterns. *Angle Orthodontics*, **51**, 279-287.
- Enlow, D.H., DiGangi, D., McNamara, J.A. and Mina, M. 1988. An evaluation of the morphogenetic and anatomic effects of the functional regulator utilizing the counterpart analysis. *European Journal Orthodontics*, **10**, 192-202.
- Gould, S.J. 1977. *Ontogeny and Phylogeny*. Harvard University Press, 501 pp.
- Gould, S.J. 1989. A developmental constraint in *Cerion*, with comments on the definition and interpretation of constraint in evolution. *Evolution*, **43**, 516-539.
- Gould, S. J. 1995. A task for Paleobiology at the threshold of majority. *Paleobiology*, **21**, 1-14.
- Gould, S. J. and Lewontin, R. C. 1979. The Spandrels of San Marco and the Panglossian Paradigm: A critique of Adaptationist Programme. In: *Conceptual issues in Evolutionary Biology* (Ed. E. Sorber). The Mit Press, Cambridge, Massachusetts, London, 252-270.
- Holmgren, N. 1933. On the origin of the tetrapod limb. *Acta Zoologica*, **14**, 185-295.
- Hopson, J. A. 1995. Patterns of evolution in the manus and pes of non-mammalian therapsids. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **15** (3), 615-639.
- Houston, W.J. 1988. Mandibular growth rotations -their mechanisms and importance. *European Journal Orthodontics*, **10**, 369-373.
- Howell, F.C. 1960. European and North West african Middle Pleistocene hominids. *Current Anthropology*, **1**, 195-232.
- Howells, W.W. 1975. Neanthertal man: facts and figures. In: *Paleoanthropology: Morphology and Ecology* (Ed. R.H. Tuttle). Mouton, Paris, 389-407.
- Hublin, J.J. 1988. Les presapiens europeens. *L'Homme de Neandertal. L'Anatomie*. Liège, 75-80.
- Kent, G. C. 1987. *Comparative Anatomy of the Vertebrates*. Times Mirror/ Mosby. St. Louis, Toronto, Santa Clara, 604 pp.
- Kluge, A. G. and Strauss, R. E. 1985. Ontogeny and Systematics. *Annual Review Ecology and Systematics*, **16**, 247-268.
- Lavergne, J. and Gasson, N. 1976. A metal implant study of mandibular rotation. *Angle Orthodontics*, **46**, 144-150.
- Moss, M.L. 1972. The regulation of the skeletal growth. In: *Regulation of organ and tissue growth* (Ed. R.J. Gross). Academic Press Inc, New York, 127-142.
- Moss, M.L. 1973. A functional cranial analysis of Primate Craniofacial Growth. *Symposium IVth International Congress Primatology*, vol. 3: Craniofacial Biology of Primates, 191-208.
- Moss, M.L. and Salentijn, L. 1970. The logarithmic growth of the human mandible. *Acta Anatomica*, **77**, 341-360.
- Müller, G. B., 1991. Evolutionary transformation of limb pattern: heterocrony and secondary fusion. In: *Developmental patterning of Vertebrate limb*. (Eds. J.R. Hinchliffe, J.M. Hurlle and D. Smmerbell). Plenum Press, London, New York, 395-405.
- Müller, G.B. and 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.
- Oster, G.F. and Alberch, P. 1982. Evolution and bifurcation of developmental programs. *Evolution*, **36**, 444-459.
- Oster, G.F., Shubin, N, Murray, J.D., and Alberch, P. 1988. Evolution and morphogenetic rules: the shape of the vertebrate limb in ontogeny and phylogeny. *Evolution*, **42**, 862-884.
- Patterson, C. P. 1981. Significance of fossils in determining evolutionary relationships. *Annual Review Ecology and Systematics*, **12**, 195-223.

- Piaget, J. 1974. *El Estructuralismo*. Oikos-tau, S.A. Barcelona, 166 pp.
- Rak, Y. 1986. The Neandertal: a new look at an the old face. *Journal Human Evolution*, **15**, 151-164.
- Rasskin-Gutman, D. 1995. *Modelos geométricos y topológicos en morfología. Exploración de los límites del morfoespacio afín. Aplicaciones en Paleobiología*. Tesis Doctoral, Universidad Autónoma de Madrid, 415 pp.
- Rasskin-Gutman, D. and Buscalioni, A. D. 1994. Simulating restrictive geometrical paths between a non-avian theropod and bird pelvis. *XIIIth Meeting of Willi Henning Society*, Copenhagen, Dinamarca, 21.
- Ricketts, R.M. 1972. A principle of arcial growth of the mandible. *Angle Orthodontics*, **42**, 368-373.
- Rieppel, O. 1985. Ontogeny and the hierarchy of types. *Cladistics*, **1**, 234-246.
- Rieppel, O. 1988. *Fundamentals of Comparative Biology*. Birkhäuser Verlag. Basel, Boston, Berlin, 202 pp.
- Rieppel, O. 1990. Structuralism, Functionalism, and the Four Aristotelian Causes. *Journal of the History of Biology*, **23** (2), 291-320.
- Romer, A. S. 1956. *Osteology of Reptiles*. Chicago Univ. Press, 772 pp.
- Romer, A. S. 1968. *Notes and comments on Vertebrate Paleontology*. The Univ. Chicago Press, Chicago and London, 304 pp.
- Rosas, A. 1987. Two new mandibular fragments from Atapuerca/Ibeas (SH site). A re-assessment of the affinities of the Ibeas mandibles sample. *Journal Human Evolution*, **16**, 417-427.
- Rosas, A. 1989. Paleontología, Ontogenia y Heterocronía. In: *Nuevas Tendencias. Paleontología* (Coord. E. Aguirre). Servicio de Publicaciones del CSIC, 83-107.
- Rosas, A. 1992. *Ontogenia y Filogenia de la mandíbula en la evolución de los homínidos. Aplicación de un modelo de morfogénesis a las mandíbulas fósiles de Atapuerca*. Tesis Doctoral, Universidad Complutense, Madrid, 551 pp.
- Rosas, A. 1995. 17 New Mandibular specimens from the Atapuerca/Ibeas Middle Pleistocene Hominids sample (1985-1992). *Journal Human Evolution*, **28**, 533-559.
- Rosas, A. Bermúdez de Castro, J.M. et Aguirre, E. 1991. Mandibules et dents D'Ibeas (Espagne) dans le contexte de l'évolution humaine en Europe. *L'Anthropologie*, **4**, 89-102.
- Shubin, N. H. 1991. The implications of "The Bauplan" for development and evolution of the tetrapod limb. In: *Developmental Patterning of the Vertebrate Limb*. (Eds. J.R. Hinchliffe, J.M. Hurlle and D. Smmerbell). Nato ASI Series. Series A.: Life Science, Vol. 205. Plenum Press, New York and London, 452 pp.
- Shubin, N. H. and Alberch, P. 1986. A morphogenetic approach to the origin and basic organization of the tetrapod limb. *Evolutionary Biology*, **20**, 319-387.
- Sober, E. 1988. *Reconstructing the past. Parsimony, Evolution, and Inference*. The Mit Press, Cambridge, Massachusetts, London, England, 265 pp.
- Spencer, M.A. and Demes, B. 1993. Biomechanical analysis of the masticatory system configuration in Neandertals and Inuits. *American Journal Physical Anthropology*, **91**, 1-20.
- Sperber, G.H. 1989. *Craniofacial Embriology*. Wright, London, 246 pp.
- Stringer, C.B., Hublin, J.J. and Vandermeersch, B. 1984. The origin of anatomically modern humans in western Europe. In: *The Origins of Modern Humans: A World Survey of the Fossil Evidence*. Alan R. Liss, Inc., New York, 51-135.
- Tabin, C. 1992. Why we have only five finger per hand: hox genes and evolution of the paired limbs. *Development*, **116**, 289-296.
- Trinkaus, E. 1983. *The shanidar Neandertals*. Academic Press, New York, 502 pp.
- Trinkaus, E. 1987. The Neandertal face: Evolutionary and functional perspectives on a recent hominid face. *Journal Human Evolution*, **16**, 429-443.
- Trinkaus, E. 1988. The evolutionary origins of the neandertals or, why where there neandertals? *L'Homme de Neandertal. L'Anatomie*. Liège, 11-29.
- Vogel, H. 1961. Über den phylogenetischen Wert von Mandibelmerkmalen bei höheren Primaten. *Zeitschrift Morphologie und Anthropologie*, **51**, 275-288.
- Waddington, C.H. 1968. Las ideas básicas de la biología. In: *Hacia una Biología Teórica*. Alianza Editorial, S.A., Madrid, 17-65.
- Wake, D.B. 1990. Heirarchical perspectives on constraints and novelty in evolution. In: *Workshop on Reference Points in Evolution* (Eds. P. Alberch and G.A. Dover). Fundación Juan March, Serie Universitaria 255, Madrid, 64.
- Wolpoff, M. H. 1980. *Paleoanthropology*. Alfred A. Knopf, New York, 379 pp.

Manuscrito recibido: 19 de abril, 1996

Manuscrito aceptado: 24 de octubre, 1996