

# MORFOMETRÍA Y PALEONTOLOGÍA HUMANA: CARENCIAS Y POSIBLES PERSPECTIVAS

Paul PALMQVIST<sup>1</sup>, Josep GIBERT<sup>2</sup>  
y Juan A. PÉREZ CLAROS<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Departamento de Geología y Ecología (Área de Paleontología),  
Facultad de Ciencias, Universidad de Málaga. 29071 Málaga.

<sup>2</sup> Institut Paleontològic "Dr. Miquel Crusafont". Diputació de Barcelona.  
Carrer de la Escola Industrial, 23. 08201 Sabadell.

## ABSTRACT

The role of morphometrics as a quantitative discipline in Human Palaeontology is discussed in this essay. As an example, comparisons are made between the relative position of reference points in the faces of the robust and hyper-robust australopithecines *A. robustus* and *A. boisei* (Rak, 1983), using principal warp analysis (Bookstein, 1991) and the computer programme TPSPLINE of F. James Rohlf. The results obtained in these transformations show a morphological change of equivalent magnitude (reflected by bending energy parameters, 0.976 and 0.908, respectively) to that required for shifting the lateral view of the skull of *Hyracotherium (Eohippus)* to the corresponding one in *Equus* (Fig. 2: bending energy 0.969), two steps in the evolution of horses which are separated in time by more than 50 Ma. (MacFadden, 1992). However, both transformations are exceeded in the case of strongly marked dimorphism as occurs in mandrills (Primates) (Fig. 3: bending energy 1.285). It is concluded that a reference framework is needed for a proper quantitative assessment of morphometric data before one may decide whether the overall differences between any pair of fossil hominids (e.g., KNM-ER 1470 and KNM-ER 1813, or *A. robustus* versus *A. boisei*) may be regarded as sufficiently important to warrant assignment to different species. A proper perspective can only be obtained from a full comparative study of morphometric data related to intraspecific variation in human populations, taking into account individual, ontogenetic and interpopulational differences as well as the sexual dimorphism in panids.

**Keywords:** Human Palaeontology, Morphometrics, robust australopithecines, fossil horses, sexual dimorphism, principal warp analysis.

## RESUMEN

En este ensayo se discute el papel que puede desempeñar la Morfometría en el desarrollo de la paleontología humana como disciplina de carácter cuantitativo. A modo de ejemplo, se efectúan comparaciones entre las posiciones relativas de puntos de referencia en los rostros de *A. robustus* y *A. boisei*, usando el método de las deformaciones principales. Los resultados obtenidos muestran un cambio morfológico de magnitud equivalente, según los valores de energía de curvamiento, a la transformación necesaria para pasar de la vista lateral del cráneo en *Hyracotherium* a la *Equus*, formas separadas en la evolución de los équidos por más de 50 Ma.; no obstante, ambas energías son superadas por un caso de acentuado dimorfismo sexual en primates (*Mandrillus*). La conclusión es que se necesita disponer de un marco de referencia que permita contrastar, cuantitativamente, si las diferencias existentes entre dos homínidos fósiles cualesquiera serían suficientes como para considerar que pertenecieron a especies distintas. Esta perspectiva sólo se podrá conseguir mediante un amplio estudio morfométrico comparado de poblaciones humanas y del dimorfismo sexual en los pánidos.

**Palabras clave:** Paleontología Humana, Morfometría, australopitecinos robustos, caballos fósiles, dimorfismo sexual, análisis de deformaciones principales.

## INTRODUCCIÓN

La paleontología humana ocupa una situación singular dentro del ámbito de las ciencias naturales, al ser una de las escasas disciplinas en las que prácticamente existen menos objetos de estudio (es decir, fósiles humanos) que especialistas dedicados a su investigación (esto es, paleoantropólogos). Tal carencia de material se ve, además, agravada por las frecuentes deficiencias en su conservación, motivadas tanto por razones bioestratégicas como fosildiagnéticas; así, por ejemplo, la mayor

parte de los cráneos de homínidos se encuentran incompletos, fragmentados y deformados.

Otra dificultad, que ya resulta generalizable a toda la paleontología de vertebrados, es de carácter metodológico: en buena parte de los estudios paleoantropológicos se suelen usar mayoritariamente criterios anatómicos no mensurables, lo que les confiere un cierto grado de subjetividad no deseable para una disciplina científica; una consecuencia de esta limitación puede ser la amplia repercusión que en esta disciplina ha tenido la cladística (véase Wood, 1992). Por otro lado, en los trabajos de índole biométrica, comparativamente más

escasos, las variables que se suelen emplear consisten en la estimación de distancias y ángulos. Ahora bien, estas variables de corte euclídeo clásico presentan toda una serie de inconvenientes, que desaconsejan su uso como descriptores morfométricos de los fósiles (Scott, 1980; Benson *et al.*, 1982; González Donoso y Palmqvist, 1990; Rohlf y Bookstein, 1990; Reyment, 1991), pues no diferencian adecuadamente entre los aspectos de la morfología relacionados con el tamaño y la forma, no tienen en cuenta las posiciones relativas que ocupan los puntos equivalentes en las figuras comparadas y no permiten acceder a la información contenida en la curvatura de los contornos biológicos, la cual resulta de extraordinaria importancia en el reconocimiento visual de las diferencias morfológicas. Además, un problema añadido es que en estos estudios biométricos no se suele seguir ningún tipo de planteamiento teórico previo respecto al diseño de las variables que se van a utilizar (esto es, conforme a qué se pretende en realidad medir), sino que simplemente se procede a tomar el mayor número posible de las mismas; el problema que se deriva de esta práctica es que en muchos casos tales variables resultan redundantes, al incluir unas a otras, en parte o en su totalidad, lo que afecta a los resultados obtenidos en los análisis multivariantes, dado que *a priori* ya se encuentran parcialmente correlacionadas.

Finalmente, una tercera limitación de la paleontología humana radica en que todavía no se dispone de un marco de referencia adecuado que permita contrastar si el conjunto de diferencias morfológicas existentes entre dos fósiles de homínidos cualesquiera serían indicativas de su probable pertenencia a especies distintas o si, por el contrario, se encontrarían comprendidas dentro del rango de valores interpretables en términos de variación intraespecífica, en el seno de una población (esto es, variación individual, ontogenética, por dimorfismo sexual, etc.) o interpoblacional (variación geográfica en sentido amplio). Tal perspectiva sólo se podrá adquirir tras un amplio estudio morfométrico comparado de las poblaciones modernas de *Homo*, así como mediante el análisis de la variación individual, ontogenética e intersexual en los hominoideos. Entre los escasos antecedentes biométricos, se pueden citar los trabajos de Froment (1992) y de Brauer y Rimbach (1990), donde se abordan algunos de estos problemas mediante análisis multivariantes de variables craneométricas clásicas con abundantes muestras de *Homo sapiens* moderno y arcaico, lo que permite relacionar las variaciones morfológicas con la distribución espacial, o el trabajo de Lieberman *et al.*, (1988), en el que se compara mediante este tipo de variables el dimorfismo sexual de los gorilas con las diferencias entre los cráneos KNM-ER 1470 (*H. habilis*) y KNM-ER 1813 (*H. rudolfensis*?). Un trabajo más avanzado metodológicamente es el recientemente publicado por O'Higgins y Dryden (1993), en el que se analiza el dimorfismo sexual en hominoideos mediante el análisis de deformaciones principales para la vista lateral del cráneo.

Las razones anteriormente expuestas, tomadas en conjunto, permiten explicar por qué prácticamente cualquier hallazgo paleoantropológico relevante o trabajo de síntesis son, en principio, susceptibles de múltiples interpretaciones, las cuales resultan a menudo fuertemente contradictorias entre sí, debido a sus diferentes implica-

ciones paleobiológicas, sistemáticas y evolutivas; a título de ejemplo, véanse las distintas filogenias propuestas para los homínidos y el número de especies que se distinguen en el clado (Foley, 1991; Lieberman *et al.*, 1988; Malgosa *et al.*, 1992; McHenry, 1991; Stringer, 1986; Tattersall, 1986; Wood, 1985, 1992). Por otra parte, si a la escasez de criterios y datos objetivos unimos el hecho de que las cuestiones sobre las que se discute afectan de forma muy directa tanto a los propios investigadores como a la sociedad en general (pues, en definitiva, se trata de establecer el origen, evolución y dispersión de nuestros antepasados), resulta entonces explicable (aun cuando no justificable) que los debates científicos en el seno de esta disciplina a menudo se encuentren impregnados de un fuerte componente de visceralidad y prejuicios (piénsese, por ejemplo, en la polémica suscitada en torno al "hombre de Orce").

## METODOLOGÍAS MORFOMÉTRICAS

De las dos limitaciones fundamentales con las que previsiblemente se enfrentará la paleontología humana del siglo XXI, la relativa a la escasez de fósiles y a las deficiencias en su conservación es de difícil, si no imposible, solución. Por el contrario, la referida al estudio de su morfología podrá ser solventada, al menos en parte, en la medida en que la paleoantropología incorpore los importantes desarrollos conceptuales y metodológicos que ha experimentado la morfometría durante el transcurso de las últimas décadas. Éste es un reto de enorme trascendencia para todo el conjunto de la paleontología, pues como afirmaba recientemente Temple (1992) "*there can be no doubt that palaeontology, if it is to survive into the next century as a serious branch of science, will do so only in so far as it has transformed itself into a quantitative discipline*".

La morfometría es la disciplina que se ocupa de describir y caracterizar la forma orgánica, utilizando información de naturaleza geométrica. Para ello se apoya, básicamente, en dos campos: los datos geométricos y los métodos bioestadísticos. Los primeros pueden incluir desde medidas convencionales de distancias y ángulos hasta coordenadas de puntos de referencia o *landmarks*, estimaciones sobre la curvatura de regiones equivalentes e información sobre la forma general de los contornos; los métodos bioestadísticos son normalmente las técnicas de tratamiento de datos numéricos propias de la estadística multivariante (Reyment *et al.*, 1984; Reyment y Jöreskog, 1993). Todo esto le confiere a la morfometría una amplia variedad metodológica y una flexibilidad empírica prácticamente ilimitada (Bookstein *et al.*, 1985).

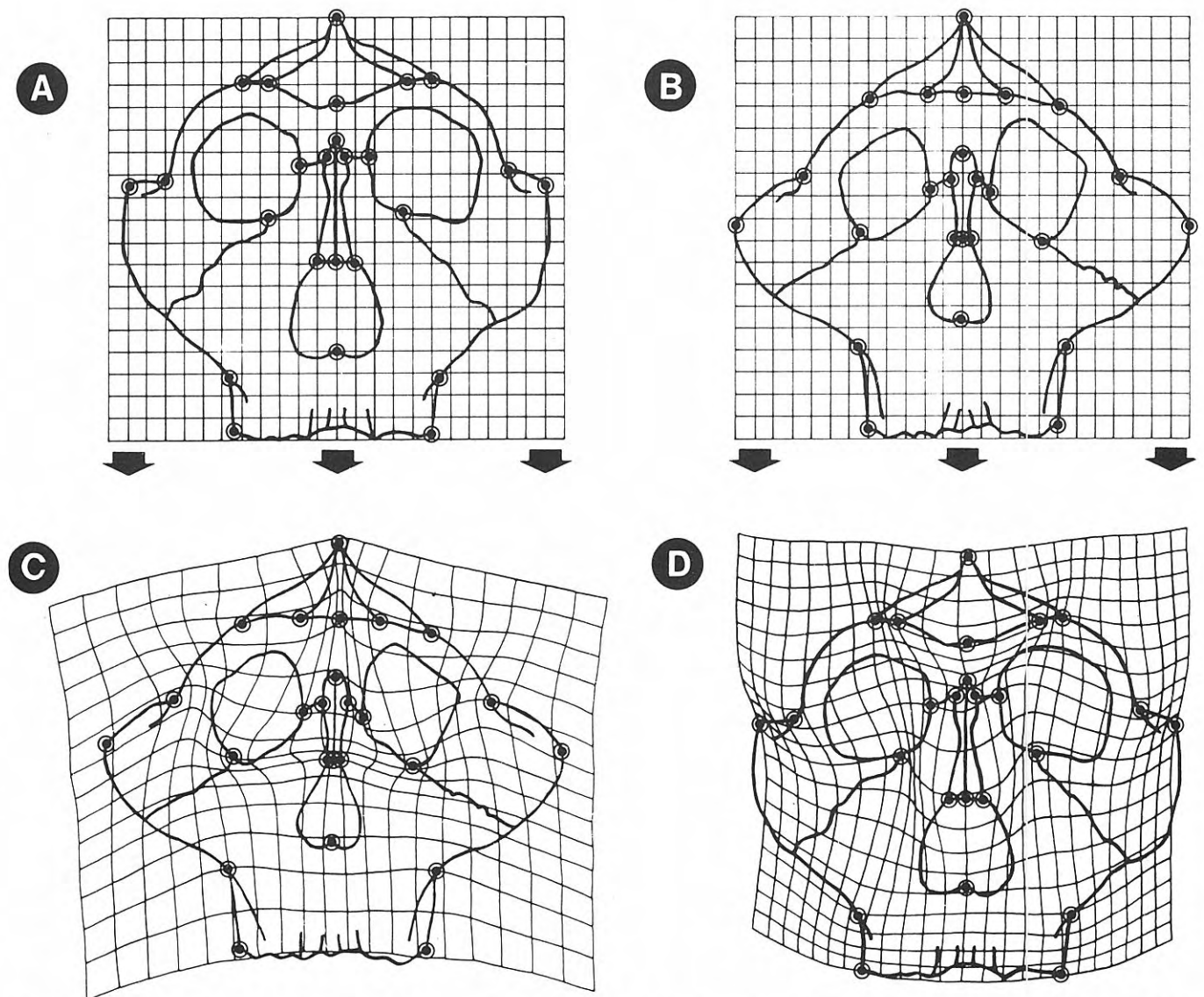
Las técnicas orientadas al análisis de los contornos comprenden, básicamente, a las series de Fourier de radios polares, al análisis elíptico de Fourier, al análisis *eigenshape*, a la obtención de ejes medios y a toda una serie de procedimientos relacionados (González Donoso y Palmqvist, 1990; Lohmann, 1983; Rohlf y Bookstein, 1990); entre los métodos de la moderna morfometría geométrica destacan la estimación de coordenadas morfológicas y el análisis tensorial de triángulos, así como el estudio de las deformaciones principales y la

técnica *RTFRA* (Benson *et al.*, 1982; Bookstein, 1991; Reyment, 1991; Rohlf y Bookstein, 1990); finalmente, la geometría fractal, de reciente aplicación en paleontología humana, permite la estimación de dimensiones en estructuras complejas como las suturas craneanas (Gibert y Palmqvist, 1994).

Efectuar siquiera una breve revisión de los fundamentos y aplicaciones potenciales de estas metodologías rebasaría ampliamente los límites fijados para esta nota. No obstante, a efectos de ilustrar cómo tales herramientas morfométricas pueden representar una contribución muy significativa en el campo de las investigaciones paleoantropológicas, se ha efectuado una comparación entre los rostros de los australopitecinos robustos (ver Fig. 1) mediante el análisis de deformaciones principales (*principal warps*; Bookstein, 1991).

## LAS DEFORMACIONES PRINCIPALES

Aunque conceptualmente la idea no es nueva, pudiendo remontarnos atrás hasta llegar a los intuitivos diagramas realizados de manera más o menos artesanal por D'Arcy Thompson (1917), quien a su vez se inspiró en los dibujos de Albrecht Durer (s. XVI) (véase Bookstein, 1993), esta metodología ha sido desarrollada recientemente en sus aspectos matemáticos (Bookstein, 1989, 1991). Su fundamento es, básicamente, el siguiente: cualquier cambio entre dos formas que afecte a la configuración bidimensional de un conjunto de *landmarks*, en términos de sus posiciones relativas en ambas figuras, se puede expresar (y caracterizar morfométricamente) mediante un componente afín y otro no afín. La parte afín se puede interpretar como cambios de escala

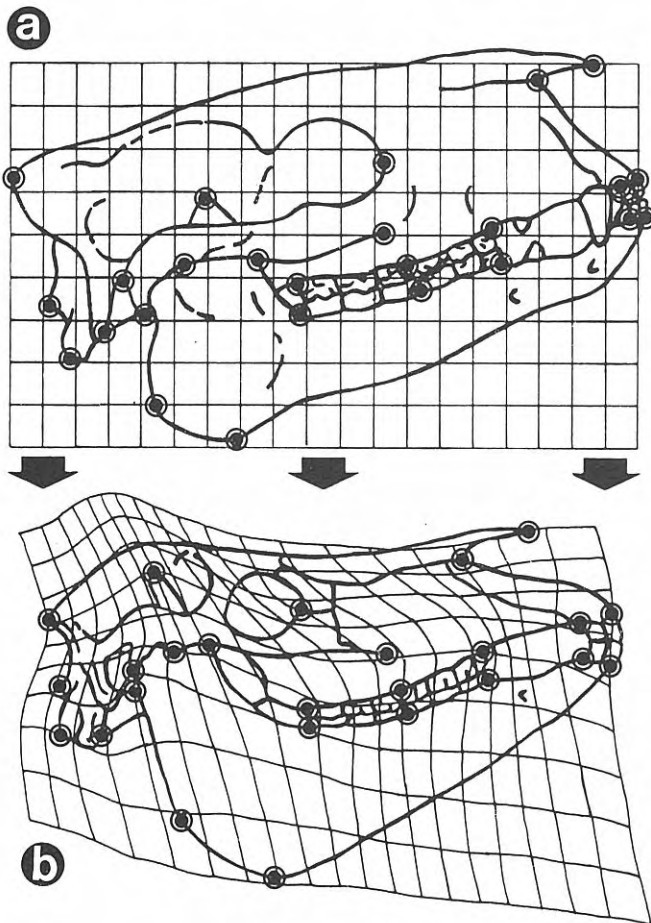


**Figura 1.** Comparación de los rostros de los australopitecinos robustos (tomados de Rak, 1983) mediante el método de las deformaciones principales (Bookstein, 1991), utilizando el programa informático *TPSPLINE*, desarrollado por F. James Rohlf. Los círculos indican los puntos homólogos o *landmarks* seleccionados en ambas figuras para efectuar las comparaciones. Se ha representado conjuntamente la transformación afín o uniforme y la no uniforme. **A-C:** deformación del plano cartesiano necesaria para que los *landmarks* pasen de la posición relativa que ocupan en *A. robustus* a la que muestran en *A. boisei*; la energía total de curvamiento (*bending energy*) asociada es de 0,976. **B-D:** diagrama de transformación del rostro de *A. boisei* en el de *A. robustus*; la energía de curvamiento es en este caso de 0,908.



efectuados sobre ejes biortogonales, lo que constituye una anisotropía (por ejemplo, una dilatación en una dirección y una contracción sobre la otra); este tipo de transformación deja a las líneas paralelas como tales, desplazando los *landmarks* de manera proporcional a su distancia original respecto a una línea de referencia, pero sin doblar el plano cartesiano sobre el que se sitúan, por lo que la energía de curvamiento que hay que transferir a este plano es nula. La parte no afín del cambio en las posiciones de los *landmarks* implica que el plano cartesiano que los contiene se deforme, curvándose localmente, lo que se puede expresar según una suma de deformaciones parciales (*partial warps*) que dan cuenta de los distintos componentes regionales de este cambio y son calculables como los vectores propios (*eigenvectors*) de la energía total de curvamiento, una vez extraída la variación afín o uniforme en las posiciones de los *landmarks*. Resulta interesante señalar que la energía mayor corresponde a los componentes que describen las deformaciones más localizadas, que afectan a las posiciones de *landmarks* próximos, por lo que tienen valores propios (*eigenvalues*) inferiores, mientras que los cambios más globales están asociados a los componentes con mayores autovalores y precisan entonces de una energía de curvamiento menor.

Los detalles matemáticos concretos de esta meto-



**Figura 2.** Transformación de la vista lateral del cráneo de *Hyracotherium* (a) en el de *Equus* (b) (tomados de MacFadden, 1992), formas separadas en la evolución de los caballos por más de 50 Ma. La energía total de curvamiento toma el valor 0,969.

dología se presentan resumidos en el apéndice; sus fundamentos y diversas aplicaciones paleobiológicas se pueden encontrar en Bookstein (1989, 1991), Rohlf (1993), Rohlf y Bookstein (1990), Reymont (1991, 1993), Reymont y Jöreskog (1993), O'Higgins y Dryden (1993) y Marcus *et al.* (1993). Los diagramas de transformación que se muestran en este artículo (Figs. 1, 2 y 3) han sido elaborados a partir de los resultados obtenidos mediante el programa informático *TPSPLINE*, desarrollado por F. James Rohlf (en Rohlf y Bookstein, 1990; Marcus *et al.*, 1993).

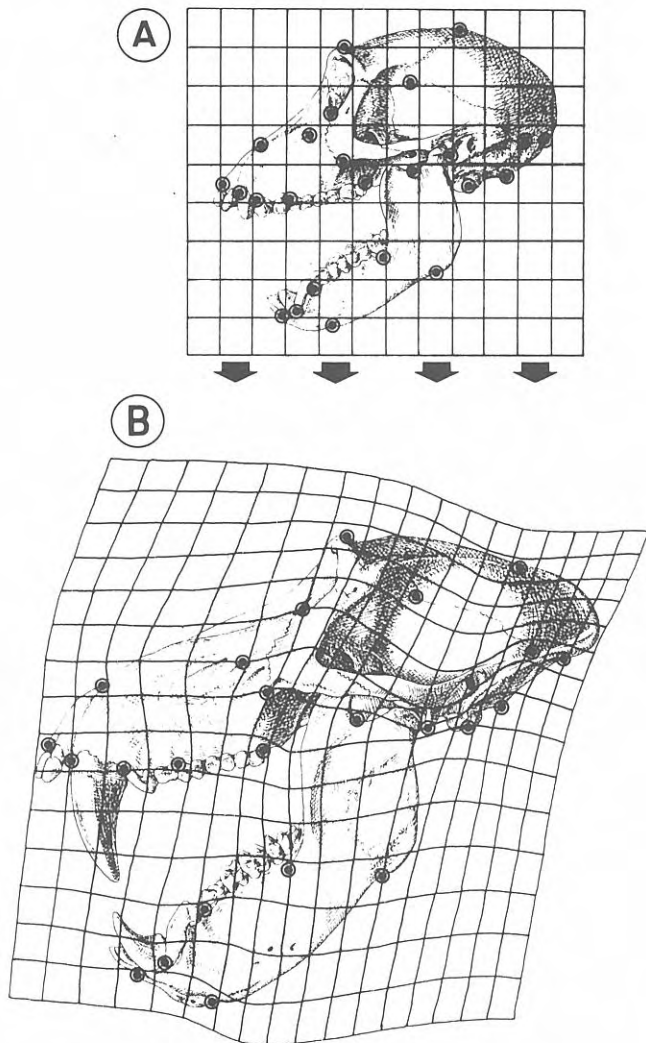
En la Fig. 1 se muestran los diagramas de transformación correspondientes al análisis de las posiciones relativas de 25 puntos (*landmarks* de los tipos I y II *sensu* Bookstein, 1991) tomados en el rostro de los australopitecinos robustos; los *landmarks* se eligieron de manera tal que se correspondiesen con puntos de relevancia anatómica, empleados comúnmente en craneometría (véase Shipman *et al.*, 1985). En los diagramas se ha representado simultáneamente la variación afín y la no afín. Desde un punto de vista gráfico, el poder resolutivo de los mismos resulta evidente, pues muestran claramente qué zonas han de ser comprimidas, dilatadas y/o curvadas localmente en cada transformación [Fig. 1A-C: *Australopithecus* (*Paranthropus*) *robustus* en *Australopithecus* (*Zinjanthropus*) *boisei*; Fig. 1B-D: *A. boisei* en *A. robustus*], a efectos de que los *landmarks* pasen de la configuración que tienen en una figura a su disposición en la otra (esto es, cómo hay que deformar el plano cartesiano para que, aun cambiando aparentemente sus posiciones, sigan manteniendo las mismas distancias entre ellos). De esta manera, los diagramas de transformación permiten identificar con facilidad las regiones del rostro donde el cambio es más dinámico o acusado frente a aquellas otras en las que se muestra más conservador; así, por ejemplo, en el paso de *A. robustus* a *A. boisei* la dilatación afecta principalmente a la zona de los arcos zigomáticos, que en el último se encuentran más desarrollados, formando una estructura tipo visor, mientras que la mayor contracción se produce a nivel del frontal y la cresta sagital, más cerrada sobre el torus supraorbitario (véase Rak, 1983).

Desde el punto de vista morfométrico, el componente afín de estas transformaciones se puede caracterizar mediante la anisotropía, que indica la relación de esfuerzos (*strain ratios*) sobre los ejes biortogonales de deformación, mientras que la parte no uniforme del cambio se puede expresar, globalmente, en la energía de curvamiento. En la transformación *A. robustus*-*A. boisei* la anisotropía es 1,308:1,004 y la energía de curvamiento 0,976; en la transformación *A. boisei*-*A. robustus* los valores son, respectivamente, 0,926:0,837 y 0,908.

Los resultados obtenidos para estos parámetros indican la existencia de acusadas diferencias morfológicas entre ambos rostros, pues la energía de curvamiento resulta similar a la necesaria para efectuar la transformación (Fig. 2) de la vista lateral del cráneo desde *Hyracotherium* (= *Eohippus*), el ancestral de los équidos en el Eoceno inferior, hasta *Equus*, los caballos modernos del Pliopleistoceno. En esta transformación, que da cuenta de más de 50 Ma. de evolución en el seno del clado (caracterizable por la existencia de numerosos eventos de especiación, la ocupación de nuevas zonas

adaptativas y el desarrollo de importantes tendencias macroevolutivas; véase MacFadden, 1992), la anisotropía es 1,385:1,190 y la energía de curvamiento toma el valor 0,969. En principio, ello podría sugerir que las diferencias morfológicas apreciadas entre ambas formas de australopitecinos robustos serían, cuanto menos, indicativas de su probable pertenencia a especies (e, incluso, géneros) diferentes.

Ahora bien, el análisis de un ejemplo de dimorfismo sexual extremo en primates, como el mostrado por *Mandrillus sphinx* (Fig. 3), podría hacernos reconsiderar esta idea; así, en la transformación de la vista lateral del cráneo de una hembra en el de un macho, los valores tanto de anisotropía (1,671:1,236) como de energía de curvamiento (1,285) son superiores a los obtenidos en las comparaciones precedentes. Resulta paradójico, cuanto menos, que las diferencias intersexuales en estos cercopitécidos, cuya base genética radica únicamente en una porción del cromosoma sexual Y, superen al cambio morfológico acontecido durante el curso de la evolución de los équidos.



**Figura 3.** Diagrama de transformación de la vista lateral del cráneo de un ejemplar hembra (A) de *Mandrillus sphinx* a uno macho (B). La energía de curvamiento que se necesita aplicar en la deformación es de 1,285.

No obstante, resulta preciso matizar que los resultados aportados con estos ejemplos se deberían considerar con cierta cautela, pues los análisis efectuados no son totalmente equiparables, en la medida en que no se han tomado en cada caso los mismos puntos homólogos o, incluso, las mismas vistas (frontal en los australopitecinos y laterales en las otras dos comparaciones), por lo que se atiende a diferentes aspectos de la variación en la forma. Por otra parte, la energía total de curvamiento es una métrica deficiente, en la medida en que da cuenta de la globalidad de la transformación y no caracteriza a los distintos componentes regionales del cambio (que se describen con los *partial warps*, cuya importancia relativa se puede valorar a partir de la fracción de energía asociada a cada uno); ahora bien, conviene precisar que éste no es un estudio de detalle, sino que en él sólo pretendemos mostrar que las diferencias totales entre dos fósiles de homínidos podrían ser tan considerables como las que median entre los caballos y sus ancestros.

## DISCUSIÓN

Las diversas metodologías de análisis morfométrico disponibles representan herramientas potentes para el estudio del cambio morfológico, aunque conllevan dos tipos de limitaciones de cara a su aplicación. Así, en el caso de las técnicas de la morfometría geométrica anteriormente discutidas, el simple hecho de situar *landmarks* que se encuentren regularmente distribuidos sobre la superficie de las figuras comparadas resultará tanto más difícil cuanto más hayan divergido éstas evolutivamente, debido a la aparición y pérdida de estructuras; por otra parte, estas técnicas no utilizan la información contenida en la curvatura de los contornos, aun cuando se puedan considerar como homólogas las regiones delimitadas entre dos o más *landmarks*. Por ello, al no existir ninguna metodología capaz de caracterizar globalmente la forma orgánica, se hace necesario utilizar diversos descriptores morfométricos que atiendan a los distintos aspectos del cambio morfológico (como los términos de las series de Fourier para los contornos y las coordenadas morfológicas para los *landmarks*). En segundo lugar, una limitación importante de estas técnicas radica en que las formas sólo se pueden analizar indirectamente, en la medida en que se usa aquella parte de la información de un objeto tridimensional que permanece tras su proyección en un plano, por lo que se hace necesario estudiar varias vistas del mismo; obviamente, en tales circunstancias no se pueden aportar descriptores morfométricos que atiendan al cambio en su conjunto.

Pese a estas limitaciones, las modernas metodologías morfométricas suponen un claro avance respecto a las técnicas clásicas con vistas a la caracterización de la forma orgánica, por lo que resulta necesario efectuar nuevos estudios comparativos de la variación morfológica en los hominoideos, que permitan interpretar las diferencias observables entre dos especímenes fósiles cualesquiera. De esta manera, volviendo al ejemplo inicial, si la energía de curvamiento obtenida en los dia-



gramas de transformación de los australopitecinos robustos (así como los valores de otros descriptores morfométricos de la forma del contorno de los cráneos, la complejidad de las suturas, etc.) fuese significativamente superior a la estimada necesaria para efectuar las transformaciones correspondientes entre la forma media del cráneo en las poblaciones humanas que resultasen globalmente más diferentes desde el punto de vista morfométrico, entonces —y sólo en tales circunstancias— se dispondría de criterios objetivos suficientes como para emitir la hipótesis de que ambas formas pertenecieron a especies distintas; en caso contrario (esto es, si la variabilidad en los humanos actuales superase a la de los fósiles) tales diferencias se deberían interpretar, de acuerdo con el principio de la parsimonia, como debidas a la variación geográfica en el seno de una única especie.

## CONCLUSIONES

De todo lo discutido previamente en este ensayo se pueden extraer dos conclusiones de carácter general:

1. Las diversas metodologías morfométricas hoy día existentes, junto a las que se encuentran en fase de desarrollo (por ejemplo, para el análisis matemático de la forma orgánica en tres dimensiones), pueden —y deben— desempeñar un papel relevante en la paleontología humana del próximo siglo, abriendo nuevos horizontes que permitan cuantificar con precisión las diferencias morfológicas observadas en los fósiles (y apreciar también las no aparentes a la inspección visual), así como estimar de manera objetiva si tales diferencias resultan estadísticamente significativas.

2. Hoy en día, cuando ya se empieza a disponer de un conjunto de restos suficiente como para documentar la evolución de los homínidos, al menos a grandes rasgos, se hace indispensable contar con un marco de referencia que permita contrastar si las diferencias morfológicas y dimensionales apreciables entre dos fósiles cualesquiera serían o no indicativas de que pertenecieron a especies distintas; tal perspectiva sólo se podrá conseguir mediante un amplio análisis morfométrico comparado entre poblaciones humanas y sobre el dimorfismo sexual en los pánidos.

## AGRADECIMIENTOS

Deseamos expresar nuestro agradecimiento a dos revisores anónimos, cuyos comentarios y sugerencias contribuyeron a mejorar diversos aspectos del manuscrito original. Este trabajo se ha realizado en el marco del proyecto PB-920044, financiado por la D.G.I.C.Y.T.

## BIBLIOGRAFÍA

- Benson, R. H., Chapman, R. E. and Siegel, A. F. 1982. On the measurement of morphology and its change. *Paleobiology*, **8**, 328-339.
- Bookstein, F. L. 1993. A brief history of the morphometrics synthesis. In: *Contributions to Morphometrics* (Eds. L. F. Marcus, E. Bello & A. García Valdecasas), 15-40. Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid.
- Bookstein, F. L. 1991. *Morphometric tools for landmark data*. Cambridge University Press, New York, 435 pp.
- 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.
- Bookstein, F. L., Chernoff, R., Elder, R., Humphries, J., Smith, G. and Strauss, R. 1985. *Morphometrics in evolutionary biology. The geometry of size and shape change, with examples from fishes*. The Academy of Natural Sciences of Philadelphia, Special Publication n.º 15, 277 pp.
- Braüer, G. and Rimbach, K. W. 1990. Late Archaic and modern *Homo sapiens* from Europe, Africa, and Southwest Asia: Craniometric comparisons and phylogenetic implications. *Journal of Human Evolution*, **19**, 789-807.
- Foley, R. A. 1991. How many species of hominid should there be? *Journal of Human Evolution*, **20**, 413-427.
- Froment, A. 1992. La différenciation morphologique de l'Homme moderne: congruence entre forme du crane et répartition géographique du peuplement. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, **315**, 323-329.
- Gibert, J. and Palmqvist, P. 1994. Fractal analysis of the Orce skull sutures. *Journal of Human Evolution*, **26**, in litt.
- González Donoso, J. M. y Palmqvist, P. 1990. Sobre la caracterización biométrica del crecimiento y la forma de los foraminíferos planctónicos. Aplicación de las series de Fourier al análisis de la forma de las cámaras. *Revista Española de Paleontología*, **5**, 81-90.
- Lieberman, D. E., Pilbeam, D. R. and Wood, B. A. 1988. A probabilistic approach to the problem of sexual dimorphism in *Homo habilis*: a comparison of KNM-ER 1470 and KNM-ER 1813. *Journal of Human Evolution*, **17**, 503-511.
- Lohmann, G. P. 1983. Eigenshape analysis of microfossils: a general morphometric procedure for describing changes in shape. *Mathematical Geology*, **15**, 659-672.
- MacFadden, B. J. 1992. *Fossil Horses: Systematics, Paleobiology, and Evolution of the Family Equidae*. Cambridge University Press, Cambridge, 369 pp.
- Malgosa, A., Ribot, F. y Gibert, J. 1992. Evolución y dispersión de los homínidos. In: *Proyecto Orce-Cueva Victoria (1988-1992). Presencia humana en el Pleistoceno inferior de Granada y Murcia* (Coord. J. Gibert), 479-500. Museo de Prehistoria José Gibert, Orce (Granada).
- Marcus, L. F., Bello, E. and García-Valdecasas, A. 1993. *Contributions to Morphometrics*. Monografías del Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid (C.S.I.C.), **8**, Madrid, 264 pp. + diskette.
- McHenry, H. M. 1991. Sexual dimorphism in *Australopithecus afarensis*. *Journal of Human Evolution*, **20**, 21-32.
- O'Higgins, P. and Dryden, I. L. 1993. Sexual dimorphism in hominoids: further studies of craniofacial shape differences in *Pan*, *Gorilla* and *Pongo*. *Journal of Human Evolution*, **24**, 183-205.
- Rak, Y. 1983. *The Australopithecine Face*. Academic Press, New York, 169 pp.
- Reyment, 1993. Ornamental and shape variation in *Hemicytherura fulva* McKenzie, Reyment and Reyment (Ostracoda; Eocene, Australia). *Revista Española de Paleontología*, **8**, 125-131.
- Reyment, R. A. 1991. *Multidimensional Palaeobiology*. Pergamon Press, Oxford, 377 pp. + diskette.

Reyment, R. A. and Jöreskog, K. G. 1993. *Applied Factor Analysis in the Natural Sciences*. Cambridge University Press, Cambridge, 371 pp. + diskette.

Reyment, R. A., Blackith, R. E. and Campbell, N. A. 1984. *Multivariate Morphometrics*. Academic Press, London, 233 pp.

Rohlf, F. J. and Bookstein, F. L. (Eds.) 1990. *Proceedings of the Michigan Morphometrics Workshop*. The University of Michigan Museum of Zoology, Special Publication n.º 2, 380 pp. + diskettes.

Rohlf, F. J. 1993. Relative warp analysis and an example of its application to mosquito wings. In: *Contributions to Morphometrics* (Eds. L. F. Marcus, E. Bello & A. García Valdecasas), 131-159. Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid.

Scott, G. H. 1980. The value of outline processing in the biometry and systematics of fossils. *Palaeontology*, **23**, 757-768.

Shipman, P., Walker, A. and Bichell, D. 1985. *The Human Skeleton*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, 343 pp.

Stringer, C. B. 1986. The credibility of *Homo habilis*. In: *Major Topics in Primate and Human Evolution* (Eds. B. A. Wood, L. Martin & P. Andrews), 266-294. Cambridge University Press, Cambridge.

Tattersall, I. 1986. Species recognition in human paleontology. *Journal of Human Evolution*, **15**, 165-175.

Temple, J. T. 1992. The progress of quantitative methods in palaeontology. *Palaeontology*, **35**, 475-484.

Thompson, D. W. 1917. *On growth and form*. Cambridge University Press, Cambridge, 1116 pp.

Wood, B. A. 1992. Origin and evolution of the genus *Homo*. *Nature*, **355**, 783-790.

Wood, B. A. 1985. Early *Homo* in Kenya, and its systematic relationships. In: *Ancestors: The Hard Evidence* (Ed. E. Delson), 206-214. A. R. Riss, New York.

Manuscrito recibido: 30 de junio, 1993  
 Manuscrito aceptado: 11 de noviembre, 1993

APÉNDICE

(aspectos matemáticos del método de las deformaciones principales)

Sean  $Z_1 = (X_1, Y_1)$ ,  $Z_2 = (X_2, Y_2)$ , ...,  $Z_k = (X_k, Y_k)$  las coordenadas cartesianas de  $K$  puntos tomados en la figura de referencia y  $Z'_1 = (X'_1, Y'_1)$ ,  $Z'_2 = (X'_2, Y'_2)$ , ...,  $Z'_k = (X'_k, Y'_k)$  las de los puntos equivalentes en la otra figura; se define la función  $U_{ij} = r_{ij}^2 \log r_{ij}$ , con  $r_{ij} = |Z_i - Z_j| = [(X_i - X_j)^2 + (Y_i - Y_j)^2]^{1/2}$  (esto es, la distancia euclídea entre los landmarks  $i$  y  $j$  en el ejemplar de referencia), y se construyen las siguientes matrices:

$$P_k = \begin{bmatrix} 0 & U(r_{12}) & \dots & U(r_{1k}) \\ U(r_{21}) & 0 & \dots & U(r_{2k}) \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ U(r_{k1}) & U(r_{k2}) & \dots & 0 \end{bmatrix}, K \times K$$

$$Q = \begin{bmatrix} 1 & X_1 & Y_1 \\ 1 & X_2 & Y_2 \\ \dots & \dots & \dots \\ 1 & X_k & Y_k \end{bmatrix}, K \times 3$$

$$V = \begin{bmatrix} X'_1 & X'_2 & \dots & X'_k \\ Y'_1 & Y'_2 & \dots & Y'_k \end{bmatrix}, 2 \times K$$

$$Y = [V \mid 0 \ 0 \ 0]$$

las cuales se combinan, a su vez, para formar la matriz:

$$L = \begin{bmatrix} P_k & Q \\ Q^T & O \end{bmatrix}, (K+3) \times (K+3)$$

donde  $Q^T$  es la matriz traspuesta de  $Q$  y  $O$  es una matriz de orden  $3 \times 3$ , cuyos elementos son ceros.

La energía de curvamiento necesaria para que los  $K$  puntos pasen de las posiciones  $(X, Y)$  en la figura de referencia a las  $(X', Y')$  que ocupan en la otra configuración es proporcional al producto  $VL_k^{-1}V^T$ , donde  $L_k^{-1}$  es la submatriz de orden  $K \times K$  tomada en la parte superior izquierda de  $L^{-1}$ , la matriz inversa de  $L$ . Usando los elementos de  $L^{-1}Y$  se puede definir la función:

$$f(x, y) = a_1 + a_x + x_y + \sum_{i=1}^K W_i U(|Z_i - (x, y)|),$$

donde  $f(x_i, y_i) = v_i$  permite interpolar la correspondencia entre las dos series de puntos homólogos  $(Z_i$  y  $Z'_i)$ . El producto  $VL_k^{-1}$  proporciona los coeficientes para la parte no afin de la transformación ( $W_i$ ) y los coeficientes afines ( $a_1, a_x, x_y$ ) vienen dados por  $VL_Q^{-1}$ , donde  $L_Q^{-1}$  es la submatriz de orden  $K \times 3$  tomada en la parte superior derecha de  $L^{-1}$ . La aplicación de  $L_k^{-1}$  y  $L_Q^{-1}$  sobre la primera fila de  $V$  especifica los coeficientes no afines y afines, respectivamente, para las coordenadas  $x$ , mientras que su aplicación sobre la segunda proporciona los de las coordenadas en  $y$ . La energía de curvamiento neta sería entonces calculable como la suma de las energías para las deformaciones en  $x$  y en  $y$ .

La matriz de energía de curvamiento se descompone según  $L_k^{-1} = EAE^T$ , donde  $A$  es una matriz diagonal de orden  $K \times K$  con los valores propios (*eigenvalues*) y  $E$  es una matriz  $K \times K$  de vectores propios (*eigenvectors*), cuyas columnas corresponden a los vectores propios normalizados y las filas a los *landmarks*. Los vectores propios o componentes principales de la matriz  $L_k^{-1}$  son las denominadas deformaciones principales (*principal warps*); esta matriz tiene los tres últimos componentes con valores propios cero, pues corresponden a desplazamientos de *landmarks* según transformaciones afines (traslación, rotación y dilatación), con energía nula.

Los *principal warps* se pueden plasmar en unos diagramas que representan el efecto de cada uno de ellos sobre la configuración de *landmarks* de partida e interpretarlos como distintos patrones de desplazamiento de éstos en el plano de la figura (*partial warps* o deformaciones parciales). La transformación no uniforme consiste en la suma algebraica de los *partial warps*, que junto al término afin suponen la deformación total (*total warp*). La energía de curvamiento asociada a cada deformación principal es inversamente proporcional a la magnitud de su valor propio, pues los mayores autovalores corresponden a vectores propios que describen características de orden menor en el cambio de la forma (esto es, desplazamientos no afines para *landmarks* que se encuentran próximos).