

# INTERPRETACIÓN DE LOS CAMBIOS MORFOLÓGICOS OBSERVADOS EN TRES POBLACIONES SUCESIVAS DE *Mimomys medasensis* DE CASABLANCA (CASTELLÓN) EN FUNCIÓN DE HETEROCRONÍAS DEL DESARROLLO

Paloma SEVILLA, Javier ESTEBAN AENLLE y Nieves LÓPEZ MARTÍNEZ

Departamento de Paleontología. Facultad de Ciencias Geológicas e Instituto de Geología Económica (CSIC). Universidad Complutense. 28040 Madrid.

## ABSTRACT

The morphological changes observed in three consecutive populations of *Mimomys medasensis* from the Upper Pliocene locality of Casablanca are interpreted in terms of developmental heterochronies. The processes implied are the same Chaline & Sevilla (1987) observed in the phyletic line *Mimomys occitanus-Arvicola*. In this new interpretation intrapopulation variability is considered, and the problem of the acceptance of a certain phyletic line does not arise, for consecutive populations of the same species are compared.

**Keywords:** Heterochronies, *Mimomys medasensis*, Pliocene, Spain.

## RESUMEN

Se presenta un intento de interpretación en términos de heterocronías del desarrollo para explicar los cambios morfológicos observados en tres poblaciones sucesivas de *Mimomys medasensis* procedentes del yacimiento de Casablanca. Los procesos implicados son los mismos que los observados por Chaline & Sevilla (1987) para la línea *Mimomys occitanus-Arvicola*. La novedad que presenta el actual estudio es que por un lado se contempla la variabilidad dentro de las poblaciones, y por otro lado, queda excluido el problema de la aceptación o no de una línea evolutiva concreta, al comparar poblaciones sucesivas de una misma especie.

**Palabras clave:** Heterocronías, *Mimomys medasensis*, Plioceno, España.

## INTRODUCCIÓN Y ANTECEDENTES

La evolución de los Arvicolídeos a lo largo del Plioceno y Pleistoceno se caracteriza por un aumento de la hipsodoncia de sus molares, aumento que tiene lugar con una intensidad variable en las diferentes líneas evolutivas, de modo que, en algunas de ellas se llega a alcanzar el crecimiento continuo con la consiguiente pérdida de las raíces (Chaline, 1987). Así, por ejemplo, los géneros actuales *Arvicola*, *Microtus* y *Pitymys* nunca llegan a desarrollar raíces y la corona crece durante toda la vida del animal.

En cambio, en otras líneas evolutivas, aunque se observa un aumento de la hipsodoncia, en un momento anterior o posterior del desarrollo, los molares acaban desarrollando raíces, deteniéndose por tanto el crecimiento de la corona. Así ocurre, por ejemplo, en las especies pertenecientes al género *Clethrionomys*.

El aumento de la hipsodoncia de los Arvicolídeos va acompañado de otra serie de cambios como la sustitución de morfologías oclusales en la corona y cambios en la morfología de la línea sinuosa.

Estos cambios que se observan en la evolución de los Arvicolídeos han sido interpretados, en ocasiones, como relacionados con cuestiones del desarrollo.

Así, ya Chaline (1974) hablaba de neotenia y palingénesis al describir la evolución de algunos Arvicolídeos. Chaline y Sevilla (1987) interpretan la evolución de la línea *Mimomys occitanus-Arvicola* a partir del análisis de heterocronías del desarrollo. El conjunto de los cambios que se observaban en esta línea evolutiva podían explicarse como consecuencia de hiper morfosis y aceleración de la ontogenia del diente.

En este trabajo se presenta un nuevo intento de interpretación en términos de heterocronías de los cambios observados en *Mimomys medasensis* Michaux, procedente del yacimiento de Casablanca en Castellón, con el fin de introducir el factor variabilidad en la interpretación. Al tratarse de poblaciones sucesivas dentro de una misma especie, no se plantea el problema de las relaciones filogenéticas existentes entre ellas.

## MATERIAL Y MÉTODOS

Las poblaciones estudiadas proceden de tres niveles superpuestos estratigráficamente, siendo éstos, de más antiguo a más moderno C2N2, C1N10 y C1N6A. La descripción sistemática del material y las características geológicas del yacimiento están publi-



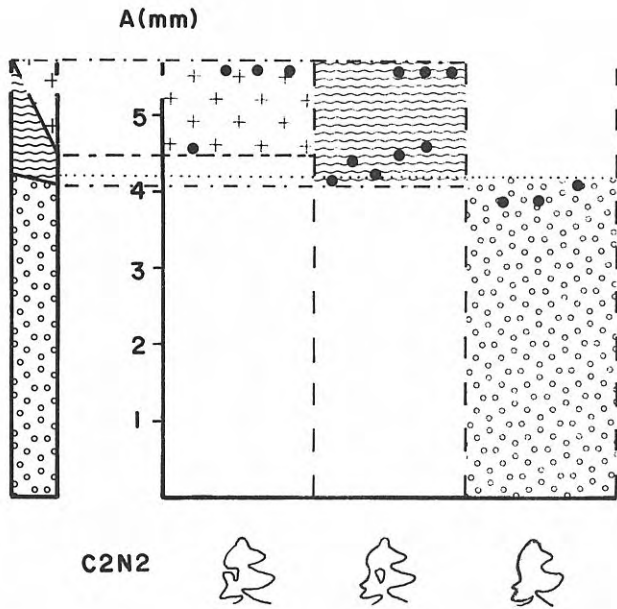


Figura 4. Construcción del diagrama representante de la población del nivel C2N2.

población. El criterio que se adopta para la elección de los ejemplares es el de tomar aquellos que presenten las morfologías inicial o intermedia a un máximo o un mínimo de altura.

De este modo, cada población se puede representar mediante un diagrama en el que quedan reflejados la altura de la corona y la distribución de las sucesivas morfologías oclusales en ésta. Estos diagramas permiten comparar las poblaciones sucesivas y observar la existencia de cambios en la distribución de las morfologías oclusales. Asimismo, los diagramas permiten reconstruir las hipotéticas trayectorias de la ontogenia de la corona del diente en cada población. Estas se han reconstruido, siguiendo la metodología propuesta por Alberch *et al.* (1979), en función de la forma ( $\sigma$ ) y el tiempo (t). Como la medida directa del tiempo no es posible, éste se ha

sustituído por la altura de la corona (A), que se ha tomado como aproximación al tiempo.

La trayectoria de la población antecesora se representa como una línea recta, con una inclinación arbitraria, de modo que su proyección en el eje horizontal (A) se corresponda con la longitud del diagrama que la representa. La extensión de las morfologías oclusales en el antecesor permiten definir en el eje vertical (eje forma,  $\sigma$ ) las transiciones de una morfología a la siguiente. Las trayectorias de las poblaciones descendientes se levantan a partir de los diagramas que las representan, de modo que la proyección de la línea que representa la trayectoria ontogénica del descendiente se corresponda con el diagrama de la población.

Comparando las trayectorias ontogénicas de una población antecesora con la de una población descendiente, pueden interpretarse los cambios observados en éstas como consecuencia de alteraciones heterocronicas de la ontogenia.

Los procesos implicados se pueden deducir al analizar estos cambios. Así, los cambios en la pendiente y longitud de la trayectoria son relacionables con procesos heterocronicos concretos. Por ejemplo, el incremento de pendiente en la trayectoria ontogénica de un descendiente respecto a la del antecesor se puede interpretar como correspondiente a un proceso de aceleración; la disminución de pendiente a un proceso que conduce a neotenia, y la prolongación de la trayectoria a procesos de hipermorfofosis.

La relación de estos cambios con los diferentes procesos heterocronicos y su significado evolutivo se describe de forma detallada en Alberch *et al.* (1979).

## RESULTADOS

La Fig. 5 representa la distribución de la isleta de esmalte, línea sinuosa y raíces de los  $M_1$  en las tres poblaciones estudiadas, en función de la altura. Como puede observarse en esta figura, *Mimomys*

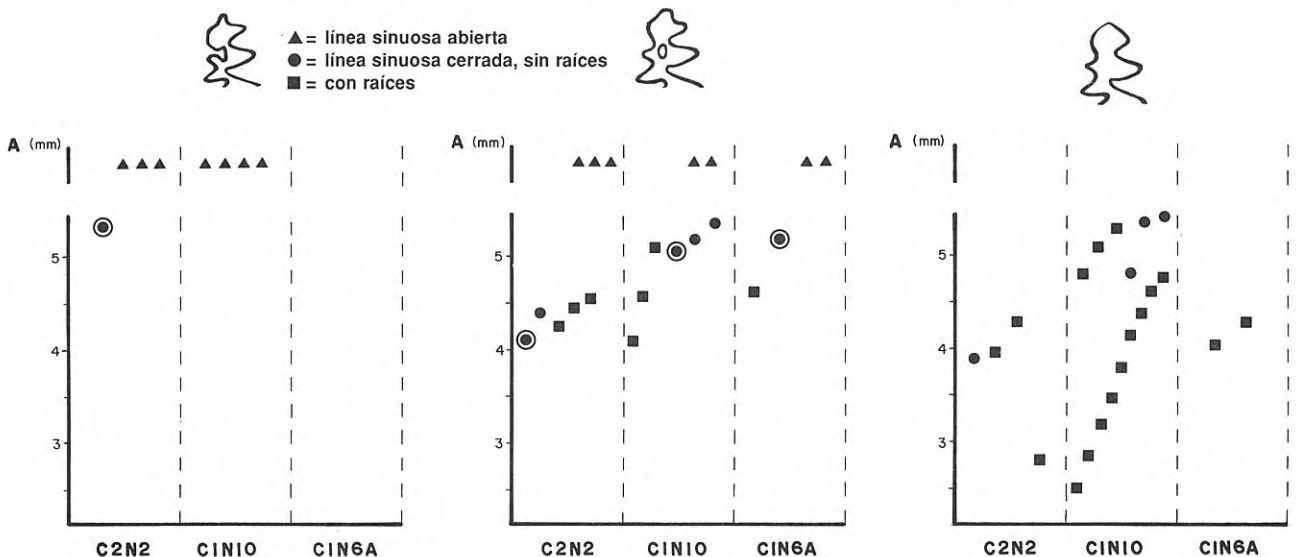


Figura 5. Distribución de las morfologías oclusales en función de la altura (A) en las tres poblaciones de *Mimomys medasensis* de Casablanca. Enmarcados en un círculo, los ejemplares pulidos.

*medasensis* no presenta crecimiento continuo, existiendo ejemplares con raíces en las tres poblaciones, incluida la más reciente. El porcentaje de ejemplares con raíces tampoco parece variar de forma significativa, de modo que este carácter no ha sido incluido en el análisis.

En cuanto a la línea sinuosa, los cambios en su morfología se detectan sobre todo cuando hay un aumento importante en la hipsodoncia. Este aumento no se observa al comparar las poblaciones consideradas, de modo que al igual que con las raíces, se ha prescindido de considerar este carácter en el análisis.

La variabilidad en la distribución de las morfologías oclusales en las tres poblaciones fue valorada por los dos mecanismos expuestos en el apartado anterior. Los ejemplares que están señalados en la Fig. 5 enmarcados en un círculo, fueron pulidos desde la superficie oclusal en dirección a las raíces, simulando el desgaste natural, comprobándose cada 0,5mm la morfología que presentaba la nueva superficie oclusal. El resultado de este proceso permitió

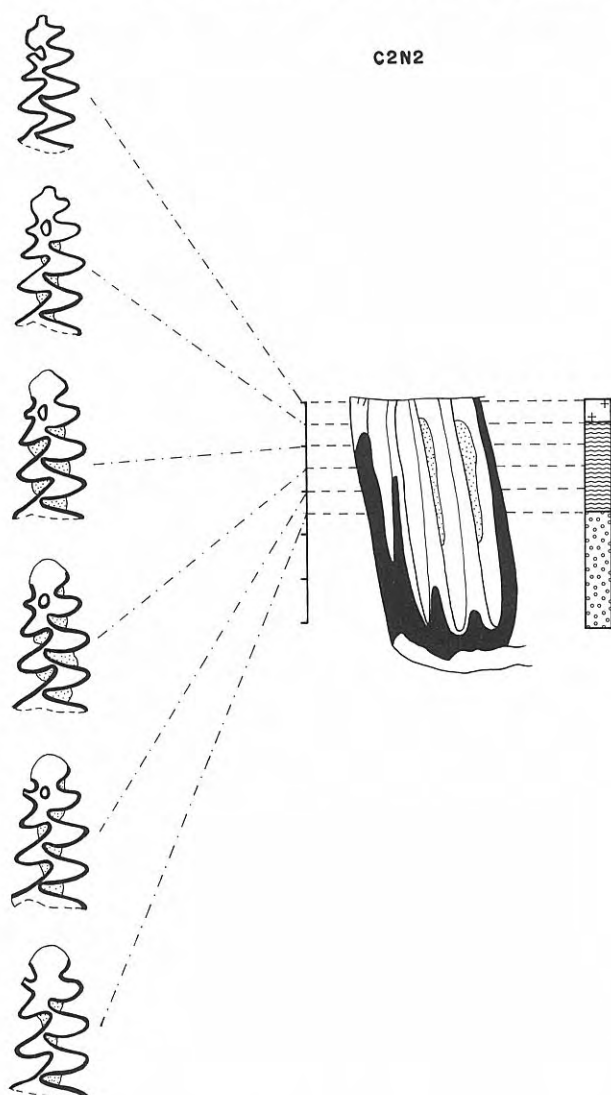


Figura 6. Reconstrucción del diagrama representante de un ejemplar del nivel C2N2 por medio de la técnica de pulido.

representar cada uno de estos dientes mediante un diagrama similar a los que representan cada población (Fig. 6).

La combinación de los diagramas de los ejemplares pulidos con los de sus respectivas poblaciones, permitió construir un nuevo diagrama que representa la variabilidad total observada en cada población (Fig. 7).

Comparando los diagramas de la Fig. 7, se observa que la morfología final tiende a ocupar una mayor extensión en la corona en las poblaciones más recientes, y que la población más moderna carece de ejemplares con la morfología inicial. Estos cambios son interpretables como consecuencia de alteraciones heterocrónicas que afectan a la ontogenia del diente y que tienden a eliminar el desarrollo de la morfología oclusal inicial e incrementar el desarrollo de la morfología final.

La Fig. 8 muestra las hipotéticas trayectorias de la ontogenia del  $M_1$  en cada una de las poblaciones estudiadas, y construidas a partir de los diagramas representativos de cada población, tomando los mínimos de variabilidad. La trayectoria que representa a la población C1N10 es una línea curva en la que la pendiente inicial es superior a la de la trayectoria que representa a la población antecesora, la C2N2, teniendo como consecuencia la disminución de la primera morfología. A continuación, la trayectoria de C1N10 pierde pendiente, llegando a ser inferior a la del C2N2. Esto se ve reflejado en el aumento de la extensión que alcanzan en la corona las morfologías intermedia y final. Entre la población C1N10 y la C1N6A no se observan cambios importantes, salvo la ausencia total de ejemplares con la morfología inicial, aunque ésta podría deberse al bajo número de individuos en esta población.

En cuanto a la hipsodoncia, parece observarse un ligero aumento de ésta en la población C2N2 con respecto a la población C1N10. Entre esta última población y la más reciente, se observa una ligera disminución de la altura máxima, que puede deberse también al bajo número de ejemplares de que disponemos de esa población.

## CONCLUSIÓN

La interpretación de los cambios observados entre estas tres poblaciones de *Mimomys medasensis* implica a los mismos procesos de heterocronía que aquellos mencionados para la línea *Mimomys occitanus-Arvicola*. La menor intensidad observada en los procesos es atribuible al menor intervalo de tiempo geológico existente entre las poblaciones estudiadas, todas ellas dentro del Villaniense (Plioceno superior), frente al intervalo Plioceno-actualidad contemplado en el análisis de la línea *Mimomys occitanus* (Plioceno)-*Arvicola* (actualidad).

Por otro lado es muy posible que sean estos mismos procesos de heterocronía los que de forma general estén condicionando la evolución de los Arvicolinos en el Plioceno y Pleistoceno, siendo las diferencias en la intensidad de los procesos implicados las responsables de la adquisición en unos grupos y en otros no del crecimiento continuo en los molares.

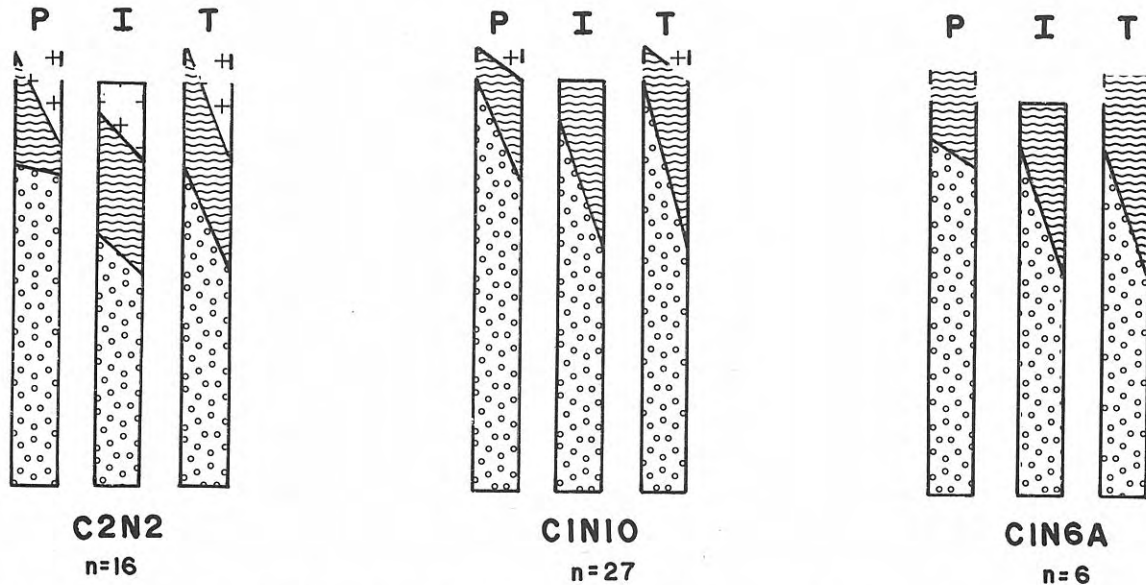


Figura 7. Diagrama representando las tres poblaciones de *Mimomys medasensis* de Casablanca. P: diagrama obtenido con cada población; I: diagrama obtenido con los individuos pulidos; T: diagrama conjunto obtenido con la combinación de los diagramas P e I.

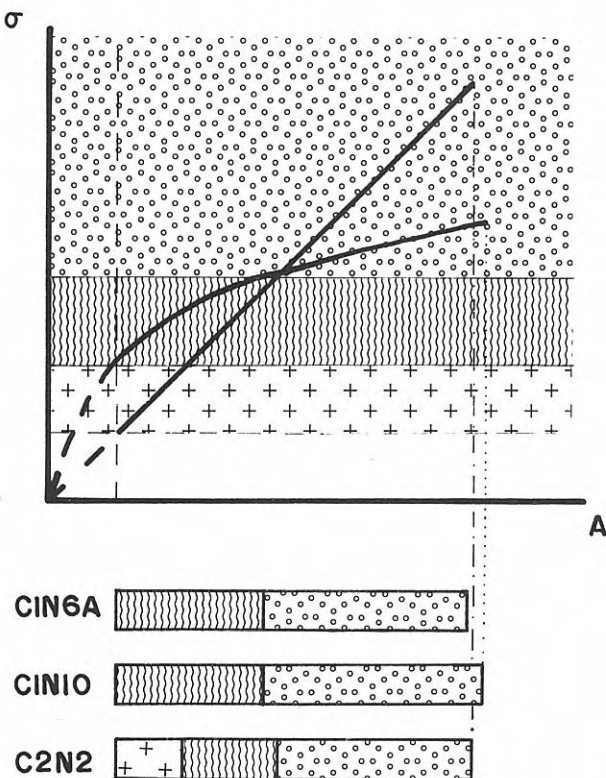


Figura 8. Reconstrucción de las hipotéticas trayectorias ontogénicas de los  $M_1$  de *Mimomys medasensis* de las tres poblaciones de Casablanca (explicación en el texto).

## AGRADECIMIENTOS

Los autores desean expresar su agradecimiento a los Dres. José María Bermúdez de Castro, Fernando García Joral y Antonio Rosas quienes, con sus discusiones sobre mecanismos de evolución y

heterocronías del desarrollo, han contribuido a la mejora de este artículo. Este trabajo forma parte de los resultados del proyecto PB-88-0120 de la DGICYT.

## BIBLIOGRAFÍA

- Alberch, P., Gould, S.J., Oster, G.F. and Wake, D.B. 1979. Size and shape in ontogeny and phylogeny. *Paleobiology*, 5, 296-317.
- Chaline, J. 1974. Palingenèse et phylogenèse chez les Campagnols (Arvicolidae, Rodentia). *Compte Rendu de l'Académie des Sciences de Paris Série D*, 278, 437-440.
- Chaline, J. 1987. Arvicolid Data (Arvicolidae, Rodentia) and Evolutionary Concepts. In: *Evolutionary Biology* (eds. M.K. Hecht, B. Wallace & G.T. Prance), 21. Plenum Publishing Corporation, 237-310.
- Chaline, J. & Sevilla, P. 1987. Phyletic gradualism and developmental heterochronies in an European Plio-Pleistocene *Mimomys* lineage (Arvicolidae, Rodentia). *International Meeting on Evolution, Phylogeny and Biostratigraphy of Arvicolids (Rodentia, Mammalia)*. Rohanov (Checoslovaquia), Mayo 1987.
- Esteban Aenlle, J. 1985. *Estudio Paleontológico de los Arvicolidos (Rodentia, Mammalia) del Plioceno Superior del yacimiento de Casablanca I (Almenara, Castellón)*. Universidad Complutense, Tesis de Licenciatura, ined. 105 págs.
- Esteban Aenlle, J. & López Martínez, N. 1987. Les Arvicolidés (Rodentia, Mammalia) du Villanyen récent de Casablanca I (Castellón, Espagne). *Geobios*, 20, 591-623.
- Gil, E. y Sesé, C. 1984. Micromamíferos del nuevo yacimiento Villafranquiense de Casablanca I (Almenara, Prov. de Castellón). *Estudios geológicos*, 40, 243-249.
- Gil, E. y Sesé, C. 1985. Micromamíferos (Insectivora, Rodentia y Lagomorpha) del nuevo yacimiento Villafranquiense de Casablanca B (Almenara, prov. de Castellón). *Estudios geológicos*, 41, 495-501.

Manuscrito recibido: 27 de diciembre, 1989  
Manuscrito aceptado: 8 de junio, 1990