



UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA

Herencia Epigenética y Evolución de la Socialidad en Cánidos: Un Modelo Conceptual Macroevolutivo

Ludwig Van Jiménez Campos

Universidad Nacional de Colombia
Facultad de Ciencias, Departamento de Biología
Bogotá, Colombia
2012
Ciudad, Colombia
Año

Herencia Epigenética y Evolución de la Socialidad en Cánidos: Un Modelo Conceptual Macroevolutivo

Ludwig Van Jiménez Campos

Tesis o trabajo de investigación presentado como requisito parcial para optar al título de:

Magister en Ciencias-Biología

Director:
(Ph.D.) Joao Muñoz Durán
Codirector (a):
(MsC.) Eugenio Andrade

Línea de Investigación:

Ecología evolutiva

Grupo de Investigación:

Grupo de ecología evolutiva de la universidad Nacional de Colombia

Universidad Nacional de Colombia

Facultad de ciencias, Departamento de Biología

Ciudad de Bogotá, Colombia

2012

“We have acquired a habit of renouncing coherence and unity for the sake of deeper details and stronger tools for specific purposes. It is possible, nevertheless, to advocate a coherent picture in which crucial differences between physical, biological, psychological and sociological processes all can be seen within one ontology, which is non-reductionist with irreducible levels of organization, and where the existence of emerging properties on different levels does not contradict the evolutionary continuity between them”.

Claus Emmeche

“Living entities are not meant to be ontological units since their individuality is relative and arises only within the limit of the observer’s discriminating capacity”.

Eugenio Andrade

Agradecimientos

La lista de las personas a las que debo infinita gratitud en estos años de Maestría es muy grande y desearía poder incluirlos a todos sin temer omitir a alguien.

En primer lugar a mi familia, los que están y los que ya partieron. A mi mamá (qepd) que es el motor de mi deseo de ser un buen ser humano y le debo todo.

Agradezco al grupo de Ecología Evolutiva de la universidad Nacional cuyas discusiones y trabajo hicieron posible gran parte de lo consignado aquí, debo nombrar a sus integrantes: Jesualdo Fuentes, Jimmy Quintero, Carlos Morantes, Vanessa Pérez, Andrea Márquez, Paul Gil, Luisa Pallares y Lucía Sanabria y Yacta Rojas. En especial en la última etapa por su amistad y la gran colaboración de Jair Mora cuyo apoyo y consejo fue decisivo, Rodrigo González Florián por su disposición a escuchar siempre las mismas teorías.

Agradezco al líder del grupo El profesor Joao Muñoz por su paciencia, amistad y generosidad para compartir sus amplios conocimientos y por permitirme participar de este maravilloso proyecto en un momento difícil de mi vida en el que lo necesitaba. Al profesor Eugenio Andrade que durante todos los años de formación bajo su tutoría, de charlas bio-teóricas y de amistad me ha ofrecido una visión fascinante del fenómeno de la vida, que me continúa sorprendiendo y que se ha vuelto una de las causas para seguir en la búsqueda de respuestas.

A mis amigos, Johan Calderón, Jorge Moreno, Jairo Gonzalez, Patricia Andrade, Martha Molina, Liliana corzo, Juan pablo Gonzales Jennifer Insuaty y Oscar Rojas en quienes siempre he encontrado la fuerza cuando la he perdido.

Gracias a la universidad Nacional de Colombia, y a todos los que imperdonablemente olvide agradecer.

Resumen

El fenómeno de la socialidad en carnívoros como los Cánidos es aceptado teóricamente como un carácter o rasgo emergente a nivel de las especies; esto es, en términos operativos, que las consecuencias evolutivas de este rasgo o propiedad no dependen de cómo se generan a niveles inferiores de la organización jerárquica, es una característica que no se manifiesta como el promedio estadístico de la condición de sus organismos individuales, y que por dicha condición de emergencia posee dinámicas que pueden alterar la estructura cladogenética del grupo de organismos que la expresan. Dado que la socialidad no deja una clara impronta en el registro fósil ha sido esquiva a mediciones cuantitativas que permitan corroborar estos supuestos y predicciones teóricas. A través de los métodos desarrollados en las últimas décadas de morfometría geométrica, como los análisis de Procrustes y de las deformaciones relativas se estimó el grado de heredabilidad de la conformación Cráneo-dental, la cual está fuertemente correlacionada con la socialidad, permitiendo encontrar evidencia de que este rasgo morfológico, si bien de carácter agregado presenta niveles altos de herencia en la vista palatal y lateral, significando que especies cercanamente emparentadas son más parecidas entre ellas y sus ancestros que lo esperado por azar; Dato que apunta a que la Socialidad evaluada a través de la morfología craneal de los canidos se hereda a nivel de las especies. si bien esto último no es concluyente, muestra la factibilidad de hacer análisis de selección a nivel de especies en este linaje.

Palabras clave: Heredabilidad, rasgo emergente, selección de grupo, Cánidae, morfometría geométrica. Sorting.

”.

Abstract

The phenomenon of sociality in carnivores like Canidae is theoretically accepted as an emergent property at the species level. Thus, sociality is not merely a statistical average of organismic level traits. Previous research has also shown that carnivoran lineages that live in complex social groups have, from an statistical point of view, extinction rates that are significantly higher than those estimated for carnivorans lineages that live in solitary or small family groups. Thus sociality seems to affect the relative evolutionary success of lineages that express this trait in different degrees. Since sociality does not leave a clear imprint in the fossil record, it has been difficult to test additional assumptions, such as the inheritability of this trait at the species level. Through the use of geometric morphometrics and phylogenetic comparative methods we were able to establish a significant correlation between cranial shape variability and different levels of sociality in extant canids. With this, we then estimated the heritability of Cranio-dental shape traits. Results show high levels of inheritance of palatal and lateral skull regions associated with sociality, meaning that closely related species are more similar between them and their ancestors than expected by chance. This is among the very few attempts to estimate the heritability of a group level trait and may contribute to the debate on levels of selection.

Keywords: Heritability, emergent properties, Group selection, *Canidae*, Geometric morphometrics, Sorting.

Contenido

	Pág.
Resumen	IX
Lista de figuras.....	XII
Lista de tablas	XIII
Introducción	1
Hipotesis.....	4
Objetivos.....	4
1. Marco teórico.....	5
1.1 Selección de Grupo	6
2. Materiales y Métodos	11
2.1 Muestra	11
2.2 Morfometría geométrica.....	14
2.3 Heredabilidad	21
2.3.1 Consideraciones teóricas del análisis de morfometría geométrica y heredabilidad.....	22
3. Resultados.....	27
4. Discusión.....	35
5. Conclusiones y recomendaciones.....	43
5.1 Conclusiones	43
5.2 Recomendaciones	44
A. Anexo: Especímenes fotografiados para cada especie	45
B. Anexo: análisis de repetitividad.....	61
Bibliografía	63

Lista de figuras

	Pág.
Figura 2-1: <i>Landmarks</i> utilizados para la Vista palatal.	15
Figura 2-2: <i>Landmarks</i> empleados para la Vista denominada lateral total.....	16
Figura 2-3: <i>Landmarks</i> empleados para la Vista lateral generalizado.	16
Figura 2-4: <i>Landmarks</i> utilizados para la Vista Lateral Parcial 1, región del rostro del cráneo.....	17
Figura 2-5: <i>Landmarks</i> empleados para la Vista Lateral Parcial 2, región del arco zigomático.....	18
Figura 2-6: <i>Landmarks</i> empleados para la vista del dentario.	18
Figura 2-7: Filogenia modificada de 31 especies de canidos actuales, (Muñoz-Duran y Fuentes, 2011).....	20
Figura 3-1: Gráfico de dispersión para la vista Palatal. Se muestran los pares de especies hermanas existentes.	29
Figura 3-2: Gráfica de dispersión para la vista Latera Total con la aproximación de pares de especies hermanas y especies con HTUs en el análisis Lateral Total	31
Figura 3-3: Gráfica de dispersión para la vista lateral generalizado para pares de especies actuales con 7 pares de especies ver Gráfica 3-2.....	32

Lista de tablas

	Pág.
Tabla 2-1: Abreviaciones (Abrev) de las especies de Cánidos actuales utilizadas en la investigación [14].....	12
Tabla 2-2: Descripción de las medidas tomadas durante la captura de las fotografías a los ejemplares para escalar y la ubicación de la regleta de respaldo.....	13
Tabla 2-3: Pares de especies hermanas para calcular heredabilidad	24
Tabla 2-4: Parejas de datos utilizadas para la aproximación de heredabilidad usando HTUs. Las especies están por su abreviatura y las parejas se establecieron por su filogenia.....	25
Tabla 3-1. Coeficientes de correlación y de regresión para el índice de socialidad calculado para la vista palatal.....	27
Tabla 3-2: Coeficientes de correlación y de regresión para el índice de socialidad calculado para la vista Lateral.	30
Tabla 3-3: Coeficientes de correlación y de regresión para el índice de socialidad calculado para la vista del Dentario.	33

Introducción

El fenómeno de la socialidad ha llamado la atención como un importante parámetro macro evolutivo, se ha argumentado que puede ser un carácter o rasgo a nivel de las especies más que de los individuos y que por esto está involucrado en procesos de ordenación y estructuración a niveles más inclusivos que el del organismo como grupos de organismos que cooperan, especies o incluso linajes de especies (Jablonski, 2008; Gould, 2002; Muñoz-duran, 2010; Okasha, 2003).

Decir que la socialidad, por ejemplo en carnívoros como los cánidos, es un fenómeno que podría considerarse como emergente significa que, para una especie en particular, no es posible explicar las dinámicas sociales en términos de las propiedades o atributos biológicos de sus individuos constituyentes. Aspectos tales como la información genética, conformación morfológica, rasgos fisiológicos y repertorios comportamentales de los individuos aportan elementos necesarios pero no suficientes para entender el fenómeno de la socialidad. Los organismos que cooperan y viven en grupos sociales conforman un nivel de organización superior que posee características propias o “emergentes” que resultan de sus interacciones. La emergencia de la socialidad a su vez impone restricciones sobre el desarrollo de cada individuo que la compone y sobre el grupo de individuos que la expresan (Muñoz-Durán, 2009).

Los Carnívoros sociales parecen haber evolucionado como respuesta adaptativa para acceder a fuentes de alimentación antes no disponibles (i.e, presas de gran tamaño y gregarias) mientras que respondían a las complejas interacciones intragremiales. En comparación con las especies no sociales, aquellas que presentan socialidad afectan notoriamente las tasas de especiación y extinción de sus presas y otros depredadores con los que compiten (Muñoz-Durán, 2002), de esta forma, la socialidad tiene profundas implicaciones evolutivas y ecológicas tanto para los linajes que la presentan como para las especies que interactúan con ellos, es un importante rasgo en la diversificación y extinción de especies tanto de presas como de depredadores. Los pocos análisis hechos en este campo indican que, depredadores altamente sociales presentan significativas

tasas de extinción que linajes de carnívoros solitarios o que viven en pequeños grupos familiares (Muñoz-Durán, 2002).

Por ser la socialidad un fuerte modelador de la estructura y organización de las comunidades actuales y ancestrales de mamíferos son pertinentes preguntas acerca del origen del rasgo en los linajes, ¿Cómo se mantiene y qué efectos tiene a nivel macroevolutivo?, además, dado que se acepta ampliamente que la socialidad corresponde a un rasgo emergente a nivel de las especies (Jablonski, 2008), su estudio permite profundizar en el conocimiento de la naturaleza de dichas propiedades en el cuerpo conceptual de la biología. El estudio de la aparición y persistencia de la socialidad es un tema de gran interés biológico a nivel teórico, Jhon Maynard Smith y Eörs Szathmáry (2001) argumentan que la formación de colonias y grupos sociales a partir de individuos solitarios es una de las ocho principales transiciones evolutivas en la historia en la vida en la tierra, y que al igual que en otras transiciones emergieron nuevas propiedades que cohesionaban el sistema dando lugar a nuevas clases de individuos antes no existentes y que cuya coherencia interna impedía a sus partes que volver al estado de vida libre previo a la transición.

En el campo teórico las definiciones de carácter emergente, niveles jerárquicos y selección a múltiples niveles siguen siendo abstractas y de difícil consenso. En el campo empírico la difícil aplicabilidad de los conceptos no ha evitado que por ejemplo se describan algunas propiedades emergentes al nivel de especies como la socialidad o el rango geográfico, sin embargo, su cuantificación se ha dificultado dada la complejidad de los datos requeridos para evaluar este tipo de hipótesis (West *et al* 2008).

Desde la década de los años sesenta la discusión de los niveles de selección y en particular la selección a nivel de especies es un tema de intenso debate sin que se logre un consenso entre las facciones a favor y en contra (Kohn, 2008). Sin embargo, con el trabajo de Lewontin (1970) que presenta los requisitos necesarios para la acción de la selección natural en una conceptualización puramente abstracta, la noción de “selección de grupo” quedó establecida como una parte lógica del conjunto del sistema de la teoría de la selección natural. Tanto para Lewontin (1970) como para Maynard Smith (1978) un sistema evolucionara por selección natural si presenta Variación Fenotípica de las unidades biológicas, la cual está asociada a una eficacia biológica diferencial y si dicha variación es Heredable. En este marco conceptual el nivel del organismo no es indispensable, cualquier sistema biológico independiente del nivel o jerarquía a la que pertenezca puede evolucionar si presenta estos tres factores.

En este sentido, la búsqueda de datos empíricos que respalden la selección al nivel de los grupos o especies debe estar enfocada en características emergentes a nivel grupal y que expresen los tres requisitos mencionados, selección variación y herencia. El bien documentado registro fósil de los Cánidos y la condición de socialidad ampliamente distribuida en el linaje junto al conocimiento de variables ecológicas y comportamentales convierten a este linaje en objeto de estudio ideal para abordar estas preguntas de gran interés teórico y empírico.

Una de las principales limitaciones para el establecimiento de una teoría de selección simultánea en diferentes niveles de organización biológica es la de explicar el mecanismo mediante el cual se heredan los rasgos emergentes a niveles supraorganísmicos. Aunque se han planteado modelos de herencia epigenética, estos se refieren más a efectos maternos y de contexto celular (Jablonka y Lamb 2006). Sin embargo, la herencia de caracteres emergentes a nivel de organismos que cooperan no ha sido explorada ni cuantificada.

Esta investigación se perfila como un primer intento de medir cuantitativamente un rasgo emergente, la socialidad, a través del proxy de la anatomía cráneodental, fueron tres líneas de conocimiento las empleadas para este propósito, la primera corresponde a la morfometría geométrica que permitió extraer de los ejemplares de colecciones de museo la información morfológica y sumado esto la aplicación de un desarrollo en cuanto a la posibilidad de medir la herencia de la configuración anatómica en términos unidimensionales, reduciendo la dimensionalidad de los resultados morfo-métricos que son intrínsecamente multidimensionales (Monteiro *et al.* 2002), proporcionamos unos resultados comparables a como se acostumbra citar por la genética cuantitativa (Falconer y Mackay, 1996) y que nunca se han tratado de cuantificar al nivel de especie. La segunda línea de conocimiento es la del actual estado de la teoría evolutiva que ha generado un fuerte consenso en lo concerniente a la posibilidad de selección a múltiples niveles en la jerarquía de los sistemas biológicos y como tercero y en consonancia con lo anterior la aproximación de Jablonski (1987) quien fue el primero que cuantificó a través de análisis de regresión y correlación grados de heredabilidad en una propiedad que él le atribuye a las especies y que sigue permaneciendo como el ejemplo mejor documentado de propiedades de las especies que no son explicadas al nivel de los organismos de que están compuestas, esta propiedad es el rango geográfico que para el caso de moluscos del cretácico encontró grados de heredabilidad a nivel de especie.

Con lo anterior, esta investigación pretende evaluar la hipótesis de que parejas de especies que descienden de un mismo ancestro común son más semejantes en términos de rasgos de conformación craneal asociada con socialidad que parejas de especies que descienden de diferentes ancestros. Constituyéndose esto en una medida de la heredabilidad del rasgo de la socialidad a nivel de especies de ser significativa esta semejanza.

Hipótesis

Parejas de especies que descienden de un mismo ancestro común son más semejantes en términos de rasgos de conformación craneal asociados con la socialidad que parejas de especies seleccionadas al azar.

Objetivos

General

Demostrar que la socialidad, un carácter que se argumenta es emergente al nivel de grupos de organismos puede ser heredado al nivel de grupos de organismos.

Específicos

- Desarrollar un método que permita cuantificar la herencia de la socialidad controlando por el efecto filogenético y utilizando datos de morfometría geométrica.
- Cuantificar la heredabilidad de la socialidad en la historia evolutiva de la subfamilia Caninae.

1. Marco teórico

Evolución de los carnívoros sociales (Familia Canidae)

El fenómeno de la socialidad en mamíferos tiene profundas implicaciones evolutivas tanto para los linajes que la presentan como para las especies que interactúan con ellos. En comparación con las especies no sociales, aquellas que presentan socialidad afectan más notoriamente las probabilidades de especiación y extinción de sus presas y otros depredadores con los que compiten (Muñoz-Durán, 2002). De esta manera, la socialidad pudo ser un fuerte modelador de la estructura y organización de las comunidades ancestrales de mamíferos.

Durante el mioceno tardío ocurrió en Norteamérica y Eurasia la evolución de los linajes de carnívoros sociales actuales. Este evento está relacionado con el aumento de los ecosistemas de praderas y la consolidación del comportamiento de manada de los ungulados (Muñoz-Durán, 2002). Se sugiere la posibilidad de que los carnívoros sociales evolucionaron en respuesta adaptativa para la depredación de ungulados de gran tamaño y gregarios, además, como forma de competencia con otros carnívoros simpátricos (MacDonald 1983; Martin, 1989; Fanshawe y Fitzgibbon 1993; Muñoz-Durán, 2002). Si bien la socialidad en carnívoros brinda ventajas ecológicas, el efecto combinado de los bajos tamaños efectivos de población, la intensa competencia intragremial, el efecto Allee, además de altos niveles de especialización trófica (Muñoz-Durán, 2002) hacen que los carnívoros sociales sean más proclives a la extinción local comparados con carnívoros solitarios o que viven en pequeños grupos familiares.

Los cánidos son un grupo conveniente para el estudio de la evolución de la socialidad debido a que es una característica común en el linaje y su registro fósil es abundante y ampliamente documentado. El origen de los cánidos data del Eoceno medio y su evolución se ha caracterizado por la radiación sucesiva de tres sub-familias: Hesperocyoninae, Borophaginae y Caninae (Wang, 1994; Tedford *et al.*, 1995; Wang *et al.*, 1999). La tendencia evolutiva dentro de estos tres linajes parece ser a la aparición tardía de especies hípercarnívoras y durofágicas de gran tamaño respecto a las más

ancestrales (Wang et al, 1999; Munthe, 1998; Van Valkenburgh *et al.*, 2003), este patrón morfológico podría estar relacionado con altos niveles de socialidad en los cánidos actuales, la subfamilia Caninae, (Van Valkenburgh y Koepfli, 1993). Sin embargo, hasta el momento no ha sido posible encontrar resultados concluyentes, que incluyan a todas las especies de Canidae y que permitan establecer una relación significativa entre aspectos de la morfología y la socialidad. Sin embargo, para la subfamilia Caninae, todos los cánidos actuales Muñoz-Duran y Fuentes (2011) encontraron fuerte evidencia que correlaciona la anatomía cráneo-dental y la socialidad, razón por la cual este trabajo utiliza la anatomía craneana de estas 31 especies de cánidos actuales como medio de abordar el rasgo de la socialidad y poder determinar su heredabilidad a nivel de las especies

1.1 Selección de Grupo

El nivel de organización biológica al cual actúa la selección natural fue y aun es un tema de activo debate científico, en el centro de la controversia se ubica la paradoja de si la selección natural causa que los rasgos o caracteres evolucionen porque son buenos, en términos de eficacia biológica, para el grupo en el que ocurren o si la selección es la causa de la evolución de los rasgos ventajosos para la reproducción y sobrevivencia en los organismos individuales que los poseen. El problema del nivel al cual opera la selección se configuro cuando fue evidente para muchos investigadores que había un antagonismo muy fuerte entre la selección a nivel individual y la selección a nivel grupal. La historia del debate se puede remontar desde el mismo Darwin que acepto la hipótesis de la selección de grupo como válida para rasgos como la moralidad humana, el aguijón dentado de las abejas y los trabajadores estériles en insectos sociales pero pareció rechazarla al contrario de Wallace para explicar el rasgo de la esterilidad de los híbridos.

Desde los inicios del Neodarwinismo con los trabajos de Fisher se postulo la posibilidad de que la selección natural operara en niveles diferentes a los del organismo, sin embargo, La síntesis Neodarwiniana producto de la unión de la genética y la teoría evolutiva basada en la selección natural propicio el surgimiento de una teoría que manifestó su preferencia por los estudios poblacionales y su aproximación matemática le dio preferencia a los genes y organismos como los principales actores de la evolución. De esta manera para Fisher y en general para el Neodarwinismo procesos de selección operando en varios niveles de la organización biológica si bien eran teóricamente

posibles eran muy improbables debido a la fuerza hegemónica de la selección de rasgos en los organismos individuales sobre otras fuerzas selectivas actuando a otros niveles superiores como por ejemplo grupos de organismos cooperadores, poblaciones, demes o especies. Pese a esta improbabilidad sugerida por los modelos teóricos iniciales del Neodarwinismo los Biólogos se movieron fácilmente entre explicaciones seleccionistas a nivel individual tanto como a nivel grupal dependiendo de sus intereses sin que pareciera haber problemas con ello. Así, la selección a múltiples niveles continuó estando dentro de las herramientas explicativas de la biología hasta la década de los años sesenta cuando se formalizó una crítica a la selección a nivel de grupo por parte de varios segmentos de la comunidad científica, críticas que quedaron plasmadas por Williams (1966), y desde entonces el tema de los niveles de selección se ubica como una de las principales cuestiones a resolver por la biología evolutiva.

Las críticas de Williams se centraron en dos aspectos en general, uno de carácter empírico y otro enfocado a los mecanismos propios de la acción de la selección natural, este último aspecto lo considero más relevante y con sus argumentación pretendió demostrar que la selección de grupo no seguía rigurosamente la lógica básica del Darwinismo y por tanto era una hipótesis no válida desde el cuerpo teórico Neodarwiniano (Williams, 1966).

Las críticas de Williams tuvieron un gran impacto en la comunidad científica y hubo un acuerdo generalizado a favor de sus posturas no solo por las críticas hacia la selección de grupos sino también porque caracteres o rasgos que antes se pensaban requerían de la selección grupal empezaron a explicarse en términos de teorías que parecían dejar de lado la hipótesis de la selección de grupo, este es el caso de la teoría del altruismo recíproco (Trivers, 1971), la de la eficacia inclusiva (Hamilton, 1971) y la teoría de la lógica del conflicto animal basada en la teoría de juegos (Maynard-Smith y Price, 1973).

El trabajo de Williams en contra de la selección multinivel junto con los desarrollos teóricos para caracteres altruistas hizo que se viera la exclusión de la hipótesis de selección de grupos como un gran adelanto en la biología evolutiva. Sin embargo, el debate cobró vigencia de nuevo con el replanteamiento de Lewontin (1970) de la evolución.

En su trabajo Lewontin describe en términos abstractos el proceso de la selección natural, y como consecuencia de ello, la hipótesis de la selección a nivel de grupo la ve como una posibilidad lógica del mecanismo de acción de la selección y no como una contradicción profunda con el Darwinismo. Además, argumentó acerca de dos ejemplos bien documentados de selección de grupos, el impulso meiótico del ratón doméstico y la reducción de la virulencia del virus myxoma en la población de conejos invasores del continente australiano (Lewontin, 1970).

En términos de Lewontin la evolución por selección natural requiere variación heredable en rasgos que tengan influencia en el índice de adecuación, tanto reproductiva como de sobrevivencia, para las unidades a cada nivel biológico dado. La evolución de esta forma involucra tanto la replicación que es la reproducción de las unidades con heredabilidad y el *Fitness* diferencial o el grado de adecuación variable entre individuos. Así, muchos autores argumentan desde entonces que la interacción de estos dos procesos pueden modelar los linajes a cualquier nivel jerárquico dado. (Lewontin, 1970; Gould, 2002, Eldredge, 1985, Grantham, 1995; Jablonsky, 2000).

Desde que se adopte una perspectiva Multinivel para la acción de la selección natural el análisis jerárquico de los niveles entra en discusión con lo cual se abren nuevos debates como cuales niveles han de ser relevantes para un análisis de selección a varios niveles, otro no menos importante es el de los caracteres emergentes. La definición más comúnmente aceptada y empleada para este trabajo es la de que una característica o rasgo a nivel de población debería ser llamado emergente solo si este no puede ser obtenido combinando valores de rasgos de los organismos individuales (Damuth y Heisler, 1988)

Otro aspecto de principal relevancia dentro del análisis jerárquico es que el individuo se convierte en una entidad de propiedades mucho más generales, muchas de las cuales están determinadas por las propiedades de la escala jerárquica propia donde se define la entidad (e.g. las especies o un grupo de organismos cooperadores). Estos están sometidos a una serie de eventos contingentes que hacen que tenga un desarrollo en el tiempo de forma irreversible, esto es, los individuos jerárquicos, de la misma forma que organismos biológicos, tienen un nacimiento, desarrollo y una muerte o degradación del orden establecido, la interpretación en este sentido del equilibrio puntuado descubierto por Gould y Eldredge constituye una de las fuertes evidencias a favor de estos modelos .

Esta última conclusión es de suma importancia en el tratamiento del problema de los aumentos de complejidad en evolución o de las principales transiciones evolutivas, como es el caso de la aparición de la socialidad. La cual desde este marco conceptual, es vista como producto de la dinámica autoorganizante que sufren las entidades en todos los niveles jerárquicos. Así la investigación de las dinámicas de interacción, recolección y transferencia de información en sentido biológico queda soportada teóricamente y es posible estudiar la herencia de la información biológica en diversos niveles jerárquicos además del genético. Jablonka y Lamb (2006) describen al menos cuatro niveles en los que se observan sistemas de herencia biológica con dinámicas propias y evidencia empírica de su existencia y su potencial evolutivo. Estos sistemas son el sistema genético, el epigenético, el comportamental y la variación simbólica típicamente humana pero con fuertes raíces en el fenómeno de la socialidad en general.

Sin embargo, el problema central de esta perspectiva no basada en los genes y los organismos como base del proceso biológico es la dificultad de delimitar las unidades a otros niveles. La literatura filosófica a menudo contiene muchos criterios teóricos para el concepto de emergencia, a menudo relacionados con la distinción mente-cuerpo (Wimsatt 2007 y Grantham 2007) los cuales son en general de difícil aplicación a la dinámica de un clado en particular.

Un enfoque operativo sencillo para determinar una característica como emergente que puede ser de utilidad, será que una característica es emergente si sus consecuencias evolutivas no dependen sobre cómo la función se genera en los niveles inferiores (Waldrom, 2007; Jablonski, 2008; Jablonski y Hunt, 2006). Así, la socialidad es una propiedad a nivel de especies, no simplemente porque los niveles de socialidad en cada especie están determinados por la distribución promedio de los niveles de socialidad de los individuos sociales que la componen sino mas bien por las consecuencias macroevolutivas que se observan en tiempo geológico, esto es, la correlación entre la socialidad y el éxito evolutivo independientemente de cómo ese nivel de socialidad es alcanzado en el nivel de los organismos.

2. Materiales y Métodos

Para medir cuantitativamente la socialidad en las especies actuales de Cánidos y posteriormente estimar la heredabilidad de dicho rasgo en el linaje como un carácter emergente a nivel de las especies, se recurrió a los análisis de morfometría geométrica. A partir de los datos multidimensionales arrojados por las estructuras cráneodentales referenciadas en puntos topológicos de importancia biológica y funcional que se encontraron correlacionados con aspectos de la dieta y relacionados con la socialidad, se construyó una medida unidimensional para cada una de las 31 especies de Cánidos presentes en el estudio.

2.1 Muestra

Los análisis de morfometría geométrica se realizaron sobre imágenes fotográficas tomadas a cráneos de colecciones científicas de museos de Alemania, París, Inglaterra, Estados Unidos y Colombia, la relación de los cráneos muestreados y el museo se detalla en el anexo (ver anexo A), la muestra incluyó 970 especímenes de 31 especies de Cánidos actuales, en la tabla 1 se relacionan las especies incluidas en la presente investigación y su respectiva abreviatura.

Tabla 2-1: Abreviaciones (Abrv) de las especies de Cánidos actuales utilizadas en la investigación [14].

Especie	Abrv	Especie	Abrv
<i>Nyctereutes procyonoides</i>	Npr	<i>Pseudalopex sechurae</i>	Pse
<i>Otocyon megalotis</i>	Ome	<i>Pseudalopex vetulus</i>	Pve
<i>Urocyon cinereoargenteus</i>	Uci	<i>Pseudalopex fulvipes</i>	Pfu
<i>Vulpes bengalensis</i>	Vbe	<i>Pseudalopex gymnocercus</i>	Pgy
<i>Vulpes chama</i>	Vch	<i>Pseudalopex culpaeus</i>	Pcu
<i>Vulpes pallida</i>	Vpa	<i>Pseudalopex griseus</i>	Pgr
<i>Vulpes rueppelli</i>	Vru	<i>Canis adustus</i>	Cad
<i>Vulpes zerda</i>	Vze	<i>Canis mesomelas</i>	Cme
<i>Vulpes vulpes</i>	Vvu	<i>Cuon alpinus</i>	Cal
<i>Vulpes lagopus</i>	Vla	<i>Lycaon pictus</i>	Lpi
<i>Vulpes ferrilata</i>	Vfe	<i>Speothos venaticus</i>	Sve
<i>Vulpes macrotis</i>	Vma	<i>Canis simensis</i>	Csi
<i>Vulpes velox</i>	Vve	<i>Canis aureus</i>	Cau
<i>Chrysocyon brachyurus</i>	Cbr	<i>Canis latrans</i>	Cla
<i>Atelocynus microtis</i>	Ami	<i>Canis lupus</i>	Clu
<i>Cerdocyon thous</i>	Cth		

Las fotografías fueron tomadas con una cámara digital Canon Rebel XTi haciendo uso de un trípode y conectada a un computador para obturar a distancia evitando movimientos y manteniendo constante en lo posible las condiciones de captura, las cuales fueron en general, el mantenimiento de una distancia focal de 40 cm y el ángulo de tiro para cada vista craneal. Debido a la variación en el tamaño de los cráneos, se hizo uso de la función de acercamiento (zoom) con el fin de maximizar el tamaño del cráneo en el área de la fotografía; El ángulo de tiro se mantuvo constante para controlar el error de paralaje producto de capturar un objeto tridimensional en una imagen bidimensional, además los cráneos fueron alineados con respecto a la cámara usando la misma regleta cuadrículada. Las fotografías fueron tomadas por un solo miembro del grupo de investigación. Debido a que las condiciones de iluminación iban a ser diferentes en los diferentes museos la apertura y la velocidad de disparo variaron por el uso de la función automática de la cámara, sin embargo, se trato en lo posible de usar iluminación natural y fondo oscuro para las vistas lateral y dentario de los cráneos.

Para establecer la escala de la fotografía en el momento de la captura de esta fue tomada una medida de referencia en estructuras del ejemplar examinado haciendo uso

de una regla o pie de rey digital con resolución de 0.01 mm, además, se posiciono una regla de respaldo en el momento de la toma al lado del ejemplar tratando de que esta quedara en el plano focal de la toma, esto se hizo como respaldo y para los ejemplares que debido a una mala conservación (i.e. perdidas de fragmentos óseos) no eran factibles de realizar las medidas.

Las medidas para escalar las fotografías se describen en la tabla 2, tanto para las tomas como para los análisis morfo métricos se asumió la condición de simetría dada por ser organismos bilaterios (Hickman *et al.* 2002)

Tabla 2-2: Descripción de las medidas tomadas durante la captura de las fotografías a los ejemplares para escalar y la ubicación de la regleta de respaldo.

Vista	Medida tomada	Preferencia para medir	Ubicación de la regleta
Lateral	Distancia máxima dorso – ventral, medida desde el borde dorsal del punto de fusión entre el yugal y el escamoso, siguiendo una línea perpendicular hasta el borde ventral correspondiente en el arco zigomático.	El lado izquierdo del cráneo.	A nivel del temporal.
Dentario	Longitud máxima antero – posterior, medida entre la margen anterior del canino hasta el borde posterior del cóndilo mandibular.	El lado derecho.	A nivel de la superficie de la cara expuesta del dentario.
Palatal	Longitud máxima antero – posterior del basicráneo, medida entre el borde más anterior de la línea media del palatal sobre el punto de convergencia entre el premaxilar derecho e izquierdo y el extremo distal (posterior) del cóndilo occipital derecho	Cuando este cóndilo se encontró fragmentado la medida se tomo sobre el cóndilo occipital izquierdo.	Al nivel del paladar.

2.2 Morfometría geométrica

Digitalización de *Landmarks*

En cada una de las tres vistas analizadas (Lateral, Palatal y dentario) se seleccionaron puntos de importancia topológica o *Landmarks* bajo el criterio de importancia funcional-biomecánica en la masticación y que fueran biológicamente homólogos, siendo entonces heredados del mismo ancestro (Van der Molen *et al.* 2007). Para extraer la información relevante de las estructuras anatómicas, evitar la redundancia y mantener bajos el número de *Landmarks* para no transgredir los requerimientos muestrales se procedió a dividir algunas vistas en varias combinaciones de puntos. De esta forma se consolidaron 6 conformaciones de *Landmarks* así: un grupo para la vista palatal, dos grupos para el dentario, y tres para la vista lateral.

En la selección de los puntos se prefirieron los *Landmarks* tipo I sobre los tipo II o III (Bookstein, 1991). Estos *Landmarks* tipo I son también llamados tradicionales o anatómicos, son puntos cuya homología se encuentra respaldada por una sólida evidencia posicional y por significado biológico (e.g. suturas craneales, inserción de aletas o forámenes), dado que estos puntos en la anatomía craneal son escasos se recurrió a algunos puntos tipo II, cuya homología entre individuos es respaldada únicamente por la geometría y algunos tipo III que son puntos localizados en cualquier lugar del contorno del objeto (*pseudoLandmarks*). Si bien los análisis morfogeométricos permiten referenciar estos puntos para controlar la variación que agregan a los análisis Muñoz-Duran y Fuentes (2011) no encontraron diferencias significativas para estos mismos *Landmarks* al usar estos puntos II y III como tipo I. Por tanto, para esta investigación las matrices utilizadas en los análisis serán las arrojadas por los juegos de coordenadas tomados como *Landmarks* tipo I. Los Puntos seleccionados en las vistas analizadas se describen en las graficas 1 a 6.

Utilizando el programa Tps Dig2 (Rohlf 2006), los puntos anatómicos seleccionados se ubicaron en las imágenes de los cráneos y se les asignó la escala medida previamente a cada archivo fotográfico, una vez ubicados los puntos el programa arrojó una matriz de coordenadas que fue posteriormente exportada al programa TpsRelw (Rohlf 2007) para hacer el análisis generalizado de Procrustes (GPA) y que a su vez generó las variables multidimensionales de tamaño y conformación, que serían utilizadas para los análisis morfométricos, reconstrucción de la conformación de los nodos de la filogenia

ancestrales y por último los análisis de heredabilidad propósito de esta investigación. Con el programa Tpsutil (Rohlf 2008) se gestiono el manejo de la diversidad de archivos que arrojan estos programas.

Figura 2-1: *Landmarks* utilizados para la Vista palatal.

Se muestran los 5 *Landmarks* para los para esta vista: 1. Región de la Esquina posterior-medial palatal, 2. Unión entre la parte posterior de la muela carnacial y la parte anterior de la primera muela postcarnacial en la región labial, 3. Punto medio entre las fosas del segundo y tercer premolar superior, parte más posterior del segundo premolar y mas anterior del tercer premolar, 4. Sutura entre la maxila y pre maxila marcada sobre el borde lingual de la fosa del canino, 5. Borde anterior de la sutura entre la pre maxila derecha e izquierda, extremo mas antero posterior del incisivo.



Figura 2-2: Landmarks empleados para la Vista denominada lateral total.

Se muestran los 14 Landmarks para esta vista: 1. Región más anterior de la fosa del incisivo, 2. Región del premaxilar, 3. Sutura entre el frontal y parietal sobre la cresta sagital, 4. Sutura de unión entre el occipital y parietal sobre la cresta nugal, 5. Orificio del meato auditivo, 6. Cóndilo del escamoso, 7. Unión posterior entre en yugal y el escamoso, 8. Sutura de unión entre el frontal y el parietal, 9. Unión anterior entre el yugal y el escamoso, 10. Sutura de unión entre el yugal, lacrimal y el maxilar, 11. Punto de Inflexión anterior del yugal y unión al maxilar, 12. Región más posterior de la segunda muela postcarnacial, 13. Región más posterior de la muela postcarnacial, 14. Punto más anterior del canino.

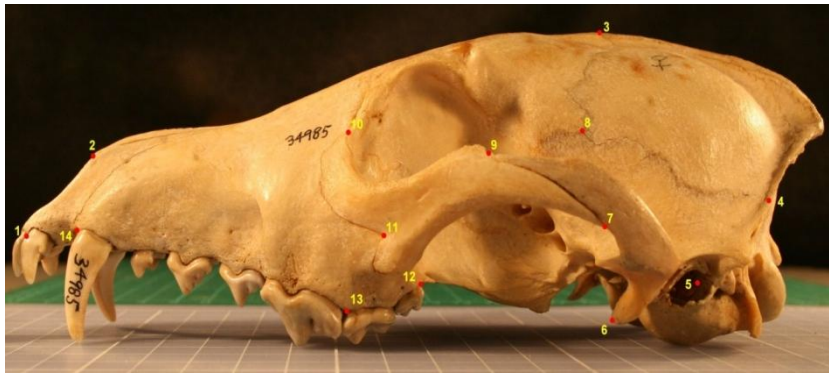


Figura 2-3: Landmarks empleados para la Vista lateral generalizado.

Fueron utilizados siete Landmarks para los analisis de morfometría geométrica para esta vista: 1. Región más anterior de la fosa del incisivo, 2. Región del premaxilar, 3. Sutura entre el frontal y parietal sobre la cresta sagital, 4. Sutura de unión entre el occipital y parietal sobre la cresta nugal 5. Cóndilo del escamoso, 6. Unión anterior entre el yugal y el escamoso, 7. Región más posterior de la segunda muela postcarnacial.



Figura 2-4: *Landmarks* utilizados para la Vista Lateral Parcial 1, región del rostro del cráneo.

Fueron utilizados seis *Landmarks* para los análisis de morfometría geométrica para esta vista: 1. Región más anterior de la fosa del incisivo, 2. Región del premaxilar, 3. Sutura de unión entre el yugal, lacrimal y el maxilar, 4. Región más posterior de la segunda muela postcarnacial, 5. Región más posterior de la muela postcarnacial, 6. Región más anterior de la fosa del canino o sutura de unión entre el premaxila y maxilar



Figura 2-5: *Landmarks* empleados para la Vista Lateral Parcial 2, región del arco zigomático.

Fueron utilizados seis *Landmarks* para los análisis de morfometría geométrica para esta vista: 1. Sutura de unión entre el occipital y parietal sobre la cresta nugal, 2. Cóndilo del escamoso, 3. Unión posterior entre en yugal y el escamoso, 4. Unión anterior entre el yugal y el escamoso, 5. Sutura de unión entre el yugal, lacrimal y el maxilar, 6. Punto de Inflexión anterior del yugal y unión al maxilar.

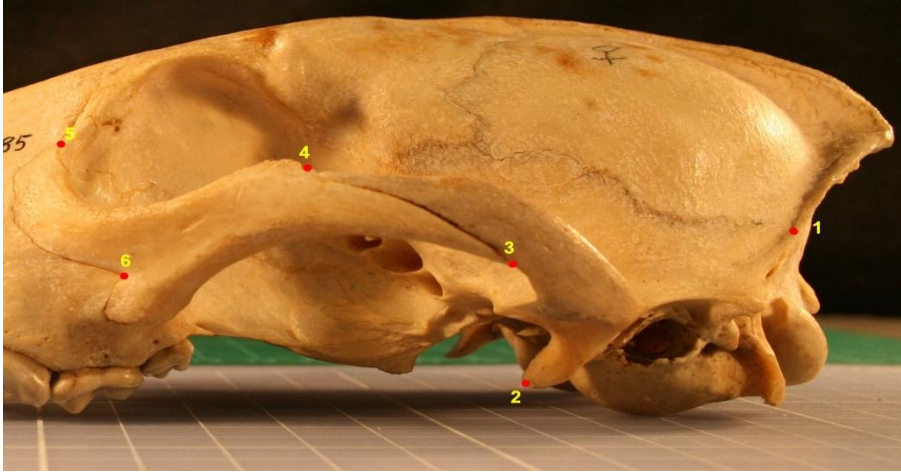


Figura 2-6: *Landmarks* empleados para la vista del dentario.

Se muestran los ocho *Landmarks* para esta vista: 1. Región de la sínfisis mentonaria y parte más anterior del ancho del canino, 2 y 3. Parte más posterior del ancho del canino y el diastema post canino, 4. El punto medio de la muela carnacial, 5. Punto más posterior del último molar postcarnacial, 6. Proceso coronoideo y cresta coronoidea, 7. Cóndilo mandibular, 8. Punto medio de la base de la mandíbula perpendicular al punto medio de la muela postcarnacial. El análisis de seis *Landmarks* se realizó suprimiendo el punto 4, el punto medio de la muela carnacial y el punto 7, la región más posterior del cóndilo mandibular.



La validez de los puntos seleccionados como puntos de referencia topológica y la precisión con que se ubicaron los *landmarks* en las fotografías se evaluó mediante los análisis de repetitividad, los cuales permiten establecer qué tanta correlación existe entre dos medidas del mismo individuo y de esta manera evitar y controlar la variación debida a sesgos del experimentador y mala definición de los *landmarks* dejando solo la variación debida a efectos biológicos. Se tomó una submuestra aleatoria de cincuenta individuos para cada una de las tres vistas utilizando el programa Tps Util y se reposicionaron los puntos bajo los mismos criterios. Las dos matrices generadas, en la que se habían puesto los puntos originalmente y en la que se habían vuelto a ubicar fueron comparadas mediante el empleo de los programas TET (Dujardin 2002c), MOG (Dujardin 2003a), y VAR (Dujardin 2003b), los dos primeros en la gestión de las matrices, alineación de coordenadas y análisis de Procrustes sobre estas matrices alineadas, con el programa VAR fue con el que a partir de los datos arrojados por MOG se estableció el grado de repetitividad de los puntos usados considerando la prueba satisfactoria si superaba el 90 % de repetitividad. Ver anexo 2.

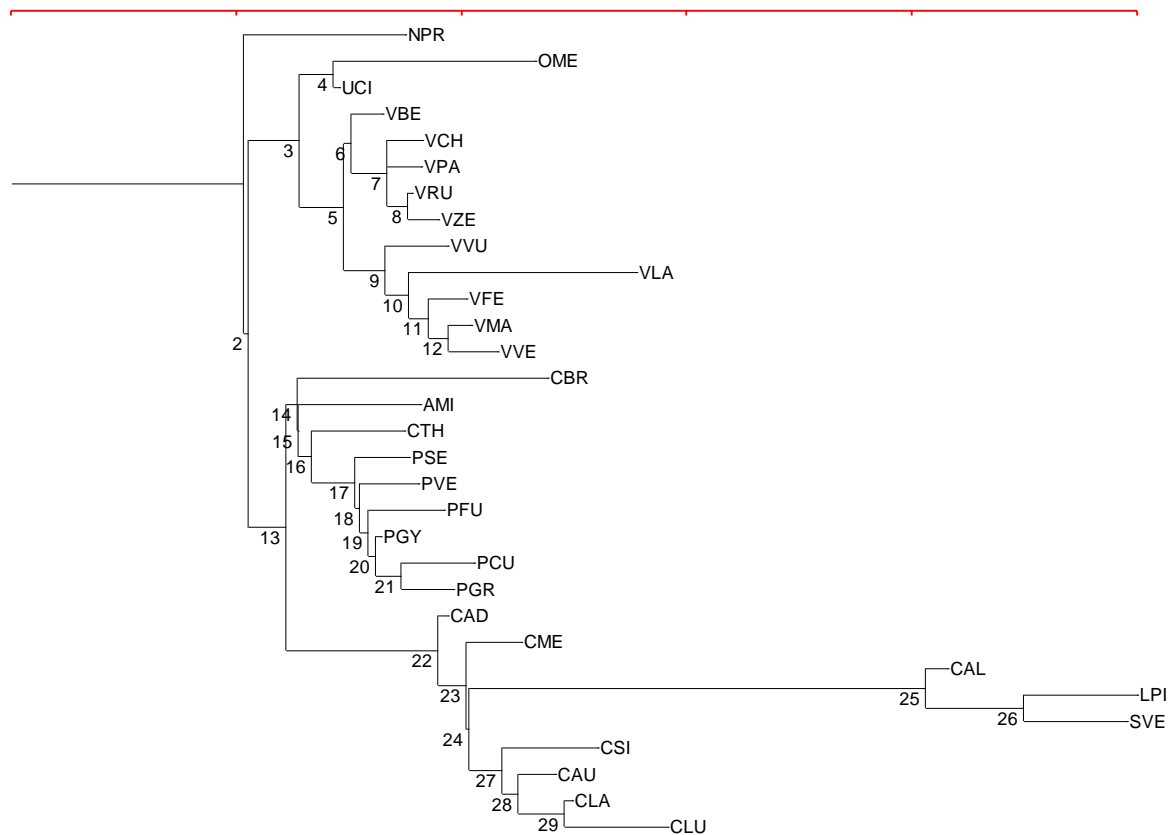
Utilizando el programa TpsRelw (Rohlf 2007), para cada una de las especies y para cada vista se estableció una configuración de referencia, la cual resume la conformación de cada especie, Este resumen o configuración consenso es el sistema de coordenadas de los *Landmarks* pero ahora por especie, los archivos generados por todas las especies se concatenaron obteniendo un archivo ahora con 31 individuos (las 31 especies) disminuyendo la nube de puntos. A estos consensos concatenados se les realizó el análisis generalizado de Procrustes con TpsRelw y se obtuvo la matriz de pesos (Weight matrix) de dichas conformaciones consenso para las especies actuales de Cánidos.

Reconstrucción de los estados ancestrales de las vistas del cráneo

Para hacer los análisis de heredabilidad de la anatomía craneodental relacionada con la socialidad se requerían datos de la conformación consenso de las especies actuales pero además sería de gran interés las de los nodos ancestrales en una hipótesis filogenética dada, La hipótesis empleada en este trabajo fue la que se muestra en la figura 7. La filogenia de la subfamilia Caninae de Fuentes y Muñoz-Duran (2012) en donde se

abordaron las relaciones filogenéticas de las 35 especies de cánidos existentes mediante análisis de congruencia de caracteres bajo máxima parsimonia y utilizando tanto datos morfológicos, moleculares, citogenéticos, de historia de vida, ecológicos y comportamentales.

Figura 2-7: Filogenia modificada de 31 especies de canidos actuales, (Muñoz-Duran y Fuentes, 2011)



Con respecto a las conformaciones de los nodos ancestrales para comparar, esta investigación no tiene el propósito de explorar dichas conformaciones ancestrales en términos funcionales, lo que sí es el trabajos de Mora y Muñoz-Duran (2012) sin embargo, a partir de las matrices de peso obtenidas por Mora para las configuraciones ancestrales con el mismo conjunto de datos de partida (i.e, los mismos *Landmarks* digitalizados) se pudieron integrar estas matrices en los análisis de heredabilidad.

En términos generales las conformaciones de los nodos ancestrales se calculan utilizando la misma artillería de herramientas de la morfometría geométrica, con el programa tpsTree (Rohlf 2007b) el cual a partir de las conformaciones consenso por cada especie y la filogenia (aditiva o ultramétrica y en el formato nexus) que se le ingresa calcula las conformaciones de los nodos ancestrales o unidades taxonómicas hipotéticas (HTU). Estas configuraciones son también factibles de análisis generalizado de Procrustes el cual calculará las deformaciones parciales (Partial warp) y las pondrá en la matriz de pesos (Weight matrix) para los nodos de la filogenia, en otras palabras son los valores estimados de las deformaciones relativas para los HTUs o ancestros hipotéticos (Rohlf y Slice, 1990; McArdle y Rodrigo, 1994).

2.3 Heredabilidad

Dado que la medición de la heredabilidad para individuos y poblaciones naturales de un rasgo no es frecuente con análisis de morfometría geométrica si bien se han descrito los lineamientos teóricos y se han estimado casos de herencia para caracteres morfológicos en poblaciones naturales (Monteiro et al, 2002), el empleo de métodos morfométricos para estimar la heredabilidad de un rasgo a nivel de las especies es virtualmente inexistente. Para esta investigación se adoptó la aproximación de Jablonski (Jablonski,1987; Jablonski y Hunt,2006; Hunt 2005) en la cual se correlacionaban los datos de pares de especies cercanamente relacionadas filogenéticamente para un rasgo, en el caso de Jablonski el rango geográfico de especies de moluscos del cretácico, y por métodos de remuestreo se determinaba el grado de asociación de estas parejas ordenadas frente a distribuciones aleatorias. Para hacer esto con datos morfométricos se implementaron algunos de los desarrollos teóricos propuestos en el procedimiento de morfometría Geométrica de Monteiro y colaboradores (Monteiro et al, 2002) con el fin de convertir los datos multidimensionales arrojados por el análisis de Procrustes en datos unidimensionales, la razón para proceder de esta manera, es que los métodos disponibles para estimar la heredabilidad pueden solo manejar caracteres cuantitativos univariados, de mas fácil tratamiento y también por ser estos estimados comparables con la heredabilidades reportadas en la bibliografía para otros rasgos (Falconer y Mackay, 1996)

2.3.1 Consideraciones teóricas del análisis de morfometría geométrica y heredabilidad

El argumento fundamental por el cual se tomó en esta investigación la decisión de abordar la herencia de la conformación craneal relacionada a la socialidad con los métodos de morfometría geométrica, y no con los de morfometría tradicional, es la clara definición y separación matemática que ofrece la morfometría geométrica de los conceptos de forma y de tamaño. La forma en estos términos se refiere a la información geométrica que es invariante a tres procesos: traslación, rotación y escalamiento. El tamaño entonces se define como cualquier función real positiva de configuración de puntos topológicos (*Landmarks*) X que satisfaga la condición $g[aX] = ag[X]$ donde sea “a” cualquier escalar positivo (Dryden y Mardia, 1998).

Las técnicas de morfometría geométrica miden la diferencia entre formas y se basan en una distancia métrica conocida como la distancia de Procrustes (Rohlf, 1999), dicha entidad matemática se define habitualmente como una distancia circular en un espacio hemisférico el cual es generado por la superposición de formas entorno a una unidad denominada tamaño centroide que se coordina en el origen (Rohlf, 1999). Después de los procesos de traslación, rotación y escalamiento se genera un espacio esférico de formas llamado espacio de formas de Kendall (Kendall, 1977).

Para medir la heredabilidad de la conformación craneal de las especies de cánidos se adoptó la opción de los análisis de las deformaciones relativas, estas deformaciones relativas son proyecciones del espacio esférico de formas a un espacio tangencial basado en vectores propios (eigenvectors) de una matriz dada en función de la distancia entre puntos topológicos a un espécimen referencial (Monteiro, 2002; Rohlf, 1996). La metodología propuesta por Monteiro (2002) es analizar los ejes principales de variación del espacio tangente en lo que se conoce como análisis de deformaciones relativas (Rohlf, 1993). Monteiro concluye que el primer componente de deformación relativa puede ser analizado como una variable singular dado que es el primer eje que explica en mayor porcentaje la variación en la forma y así este componente puede ser usado para los métodos estándares para la estimación de la heredabilidad tanto para la aproximación entre hermanos como para la aproximación parentales-hijos.

Dado que en esta investigación se adopta la homologación de especie a individuo, la aplicación de los métodos de genética cuantitativa se simplifican porque la ramificación

de especies se homologa mas a una reproducción Clonal que a la reproducción sexual (Jablonski,1987, Gould, 1977).

De esta manera, a partir de las matrices generadas para cada vista y cada análisis de puntos por los análisis de Procrustes mediante los programas Tps, se obtuvieron matrices de deformaciones parciales y componentes uniformes a los cuales se les aplico análisis de componentes Principales (análisis de componentes relativos) mediante el uso de el programa Statgraphics Centurion, esto mismo se hizo para las matrices sacadas a las reconstrucciones hipotéticas de los nodos ancestrales según la hipótesis filogenética de Muñoz-Duran y Fuentes (2011).

Una vez calculado el primer componente relativo de cada vista en cada configuración de *Landmarks* (estos son columnas de valores) cada valor entonces está asociado a cada especie, recuérdese que estos análisis se hicieron sobre la configuración consenso de cada especie. Se procedió posteriormente a calcular los índices de heredabilidad de esa variable singular que para efectos de practicidad en la presentación de resultados se llamó “índice de Socialidad” manteniendo la salvedad que se refiere mas específicamente a un valor de conformación craneal pero que como se discutirá posteriormente este análisis puede brindar luces sobre la herencia de la socialidad junto a otros factores que se analizaran luego.

Con el valor del índice entonces se realizo unos análisis de regresión parentales-descendientes que simplemente consisten en trazar el valor medio de la característica para ambos progenitores contra el valor medio de la característica para su descendencia en un diagrama de dispersión, luego, encontrar la línea que mejor se ajusta utilizando el método estándar de mínimos cuadrados. La pendiente de esta línea de regresión es igual a la heredabilidad del rasgo. (Falconer y Mackay, 1996); Este análisis se realizo para la vista palatal que fue la que mejores resultados dio, en este caso se hizo el consenso para cada par de las especies hermanas actuales según la filogenia: (ver figura 2-7 y tabla 2-3) y se contrasto con la configuración de su ancestro hipotético.

Tabla 2-3: Pares de especies hermanas para calcular heredabilidad

	Pares de especies cercanamente emparentadas	
1	<i>Otocyon megalotis</i>	<i>Urocyon cinereoargenteus</i>
2	<i>Vulpes chama</i>	<i>Vulpes pallida</i>
3	<i>Vulpes rueppelli</i>	<i>Vulpes zerda</i>
4	<i>Vulpes macrotis</i>	<i>Vulpes velox</i>
5	<i>Chrysocyon brachyurus</i>	<i>Atelocynus microtis</i>
6	<i>Pseudalopex culpaeus</i>	<i>Pseudalopex griseus</i>
7	<i>Lycaon pictus</i>	<i>Speothos venaticus</i>
8	<i>Canis latrans</i>	<i>Canis lupus</i>

Para todos los conjuntos de puntos topológicos analizados en todas las vistas también se desarrollo un análisis de heredabilidad entre hermanos (*Sib-Sib*) en el que simplemente se analizaba la relación lineal entre estas 8 pares de especies. Extrayendo aquellas que se alejaban mucho y analizando de nuevo. En este análisis se garantiza la independencia de los datos puesto que en teoría cada par de especies hermanas procede de un evento de especiación independiente (Felsenstein, 1985), se asume un modelo de caminata aleatoria.

Por último, se comparan todas las especies con su grupo hermano, es decir las especies actuales con respecto al ancestro común que correspondería a su especie hermana (Ver tabla). Cada ancestro hipotético tiene un número de identificación que se observa en la filogenia (Grafica 2-7).

Si bien algunos conjuntos de datos cumplen los supuestos paramétricos , en general los datos cumplen estos criterios marginalmente, se prefirió entonces la correlación de Rangos de Spearman cuya bondad es que es muy robusta y menos sensible a datos extremos que los métodos de correlación y regresión paramétricos. Para comparar con

modelos nulos se aplicó un bootstrap basado en diez mil repeticiones lo que garantizaría destruir la heredabilidad de ser un artefacto de los datos, técnica avalada por Jablonski (Jablonski, 2006;). Estas pruebas se realizaron con el Programa SPSS versión 19.

Tabla 2-4: Parejas de datos utilizadas para la aproximación de heredabilidad usando HTUs. Las especies están por su abreviatura y las parejas se establecieron por su filogenia.

Pares de especies usando nodos	
1) NPR_2	15) PFU_20
2) OME_UCI	16) PVE_19
3) VBE_7	17) PGY_21
4) VCH_VPA	18) PCU_PGR
5) VRU_VZE	19) CAD_23
6) 4_5	20) CME_24
7) 6_9	21) CAL_26
8) VVU_10	22) LPI_SVE
9) VLA_11	23) 25_27
10) VFE_12	24) CAU_29
11) VMA_VVE	25) CLA_CLU
12) CBR_AMI	26) 13_3
13) CTH_17	27) 22_14
14) PSE_18	28) Csi_28

3.Resultados

La anatomía cráneodental la cual fue fuertemente relacionada al tipo de dieta y la socialidad en el linaje de los Cánidos (Muñoz-Durán y fuentes, 2011) es significativamente heredada. Lo anterior significa que pares de especies cercanamente emparentadas son más similares entre ellas respecto al rasgo de lo que se esperaría por azar. Este resultado dio más consistente para la vista palatal la cual, con tres diferentes aproximaciones y en cuatro conjuntos de *Landmarks* diferentes, muestra mediante el coeficiente de correlación de rangos de Spearman una correlación positiva y significativa mediante técnicas de aleatorización (ver tabla 3-1), indicando que la morfología de la región palatal relacionada con índices de socialidad y dieta se heredan, el nivel de parecido entre especies cercanamente emparentadas oscila entre un 60% a un 85 %.

Tabla 3-1. Coeficientes de correlación y de regresión para el índice de socialidad calculado para la vista palatal.

n es el número de pares de especies o especie-HUT según el caso, *r_s* es el coeficiente de correlación de rangos de Spearman, *r_p* corresponde al coeficiente de correlación producto momento de Pearson, y *m* es la pendiente de la regresión (= “heredabilidad”) ± error estándar

Vista Palatal	Parámetro			
	<i>n</i>	<i>r_s</i>	<i>r_p</i>	<i>m</i>
	Índice de socialidad para pares de especies hermanas usando HUTs			
Con todas las parejas	27	0.633**	0.584**	0.926 ± 0.257**
	Índice de socialidad para pares de especies hermanas actuales			
1	8	0.857**	0.545	
2	6	0.829*	0.901**	0.635 ± 0.152**
	Índice de socialidad para consenso de pares especies hermanas actuales vs ancestro (HTU)			
	7	0.786*	0.817*	1.046 ± 0.33*

A menos que se indique otra cosa, los bootstrap de *r_s* y *r_p* están basados en 10000 remuestreos.

*. La correlación o regresión es significativa al 0.05 nivel de confianza (a dos colas).

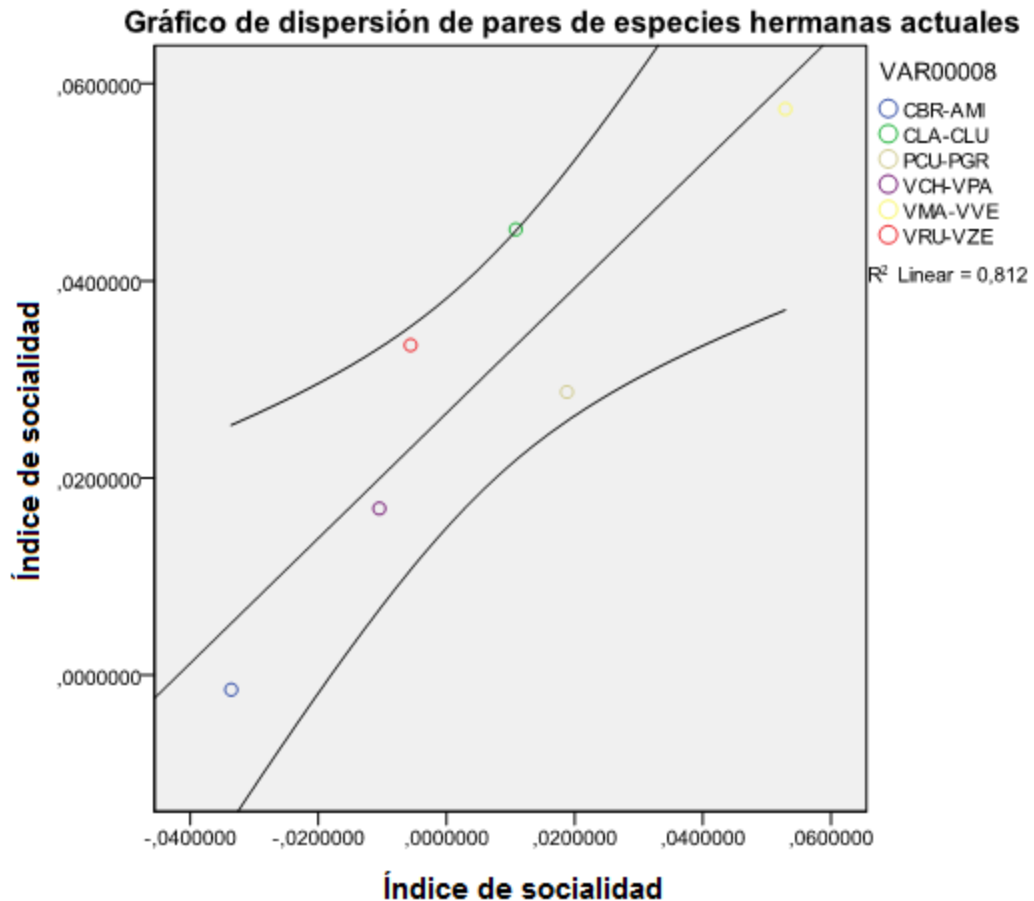
** . La correlación o regresión es significativa al 0.01 nivel de confianza (a dos colas).

La vista palatal ofreció resultados positivos para heredabilidad en tres enfoques diferentes, en el primero, un enfoque más teórico, el dado por el apareamiento del valor del índice de socialidad entre pares de especies relacionadas y el calculado para las reconstrucciones de los nodos ancestrales (HTUs) con la hipótesis filogenética de Fuentes y Muñoz-duran (2011) arrojó un valor significativo de asociación, la prueba de correlación de rangos de Spearman indica que incluyendo los ancestros hipotéticos el modelo presenta una heredabilidad significativa, $r_s = 0.633$ $P < 0.01$, y calculando la pendiente de la regresión lineal de la grafica de dispersión de las parejas hipotéticas el valor de heredabilidad aumenta a ($m = 0.926 \pm 0.257$, $P < 0.01$).

La segunda aproximación resulta ser más conservadora en su estimación pero resulta más plausible en tanto que como sostiene Falconer y Mackay (1996), la heredabilidad calculada por medio de la estrategia de pares de hermanas es menos recomendable pero suele dar estimaciones por el límite superior, en esta aproximación las heredabilidades estuvieron entre el 82% y 85% encontrándose ambos significativos con 8 y con seis pares de especies si bien por el método paramétrico solo la grafica de dispersión de 6 puntos dio nivel significativo (ver gráfica 3-1).

Lo anterior es consistente con la tercera aproximación que también resultó significativa ($r_s = 0.786$, valor de $p < 0.05$), en esta se calculó el consenso morfológico de las especies cercanamente emparentadas (8 pares en la filogenia utilizada para un resultado de ocho consensos) y luego los valores de las deformaciones relativas obtenidas para cada consenso de especies hermanas fueron contrastados con los valores de los HUTs respectivos, en lo que correspondería a la aproximación parental-hijos que en este caso sería análogo a ancestro-descendiente promedio asumiendo un tipo de reproducción clonal (Gould, 1977). Para este resultado de nuevo los resultados de la estrategia de correlación de rangos de Spearman resultó más verosímil con las heredabilidades reportadas en la naturaleza para rasgos complejos como los del cráneo, la regresión paramétrica arroja una pendiente que indicaría 100 % de heredabilidad, lo cual podría ser un resultado espurio y que requeriría más puntos para aceptar.

Figura 3-1: Gráfico de dispersión para la vista Palatal. Se muestran los pares de especies hermanas existentes.



Resultados similares a los de la vista palatal se obtuvieron de la vista Lateral y del dentario, si bien con menor éxito. Ambas vistas dieron en alguno de los análisis heredabilidades significativas. En vista Palatal, en la aproximación que incluyo a todos los pares de especies hermanas con los ancestros hipotéticos (HTUs) y en el análisis generalizado 1, la herencia de la conformación craneal bajo esta hipótesis filogenética se calculó en un 46,5 % significativo con un valor de $P < 0.05$ (ver tabla 3-2), tanto los métodos paramétricos como los no paramétricos dieron valores muy parecidos en tanto a las correlaciones, el valor de la pendiente resultó más bajo ($m=0.365 \pm 0.152$, $r_p= 0.432$ $P<0.05$); este resultado era de esperar dado que las regresiones paramétricas son más

sensibles a valores extremos que el método no paramétrico de rho de Spearman (r_s) (Sokal y Rohlf, 1995; Monteiro, 1999; Zar, 1999).

Tabla 3-2: Coeficientes de correlación y de regresión para el índice de socialidad calculado para la vista Lateral.

n es el numero de pares de especies o especie-HUT según el caso, r_s es el coeficiente de correlación de rangos de Spearman, r_p corresponde al coeficiente de correlación producto momento de Pearson, y m es la pendiente de la regresión (= "heredabilidad") \pm error estándar

Vista Lateral Generalizado	Parámetro			
	n	r_s	r_p	m
1	Índice de socialidad para pares de especies hermanas usando HUTs			
Con todas las parejas	27	0.465*	0.432*	0.365 \pm 0.152*
	Índice de socialidad para pares de especies hermanas actuales			
	7	0.393	0.310	0.259 \pm 0.354
Parcial 1	Índice de socialidad para pares de especies hermanas usando HUTs			
	27	0.203	0.176	
	Índice de socialidad para pares de especies hermanas actuales			
	7	0.500	0.613	
Parcial 2	Índice de socialidad para pares de especies hermanas usando HUTs			
Con todas las parejas	27	0.737**	0.661**	0.642 \pm 0.146**
	Índice de socialidad para pares de especies hermanas actuales			
	7	0.679	0.645	0.486 \pm 0.257
Sin Ome-Uci, Cbr-Ami	5	0.70	0.77	0.405 \pm 0.19
Total	Índice de socialidad para pares de especies hermanas usando HUTs			
Con todas las parejas	27	0.547**	0.482*	0.456 \pm 0.165*
Sin Vfe-12	26	0.517**	0.458*	0.366 \pm 0.145*
	Índice de socialidad para pares de especies hermanas actuales			
	7	0.571	0.388	0.256 \pm 0.272
Sin Ome-Uci	6	0.486	0.426	
Sin Ome-Uci; Cbr-Ami	5	0.600	0.550	0.20 \pm 0.181

A menos que se indique otra cosa, los *bootstrap* de r_s y r_p están basados en 10000 remuestrados.

*. La correlación o regresión es significativa al 0.05 nivel de confianza (a dos colas).

**.. La correlación o regresión es significativa al 0.01 nivel de confianza (a dos colas).

El análisis de la vista Lateral en el juego de *Landmarks* denominado parcial 1 no arrojo heredabilidades significativas, este análisis se enfocaba en la región del rostro, sin

embargo los siguientes resultados, el del parcial dos, que se enfocaba en la región del arco zigomático, y el total que tenía la mayor cantidad de puntos por todo el cráneo en vista lateral (14 en total) presentaron heredabilidades significativas (ver tabla 3-2). Un interesante resultado es la similitud entre los valores arrojados por Spearman y por la correlación de Pearson la cual es usada para calcular la regresión. Si bien se presentan las regresiones que más cerca cumplen los supuestos de probabilísticos, varias de estas apenas los cumplen marginalmente, se presentan entonces a modo de comparación con el método de correlación de rangos.

Figura 3-2: Gráfica de dispersión para la vista Lateral Total con la aproximación de pares de especies hermanas y especies con HTUs en el análisis Lateral Total .

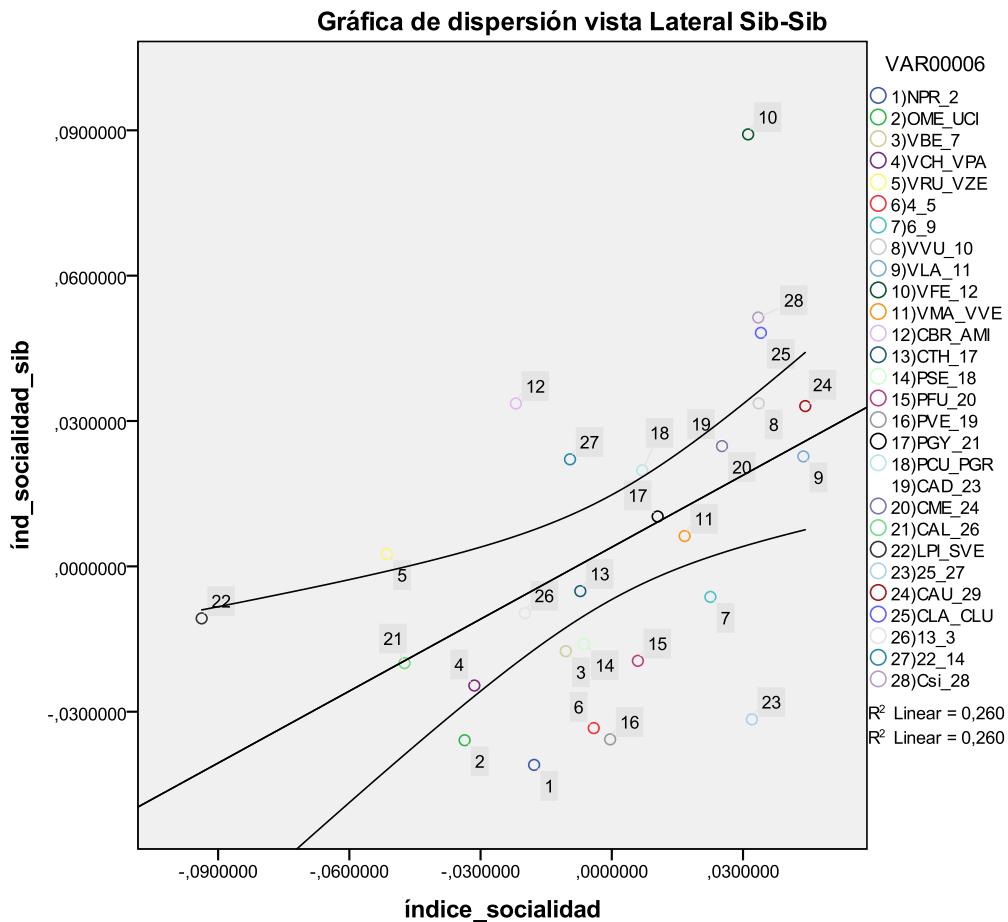
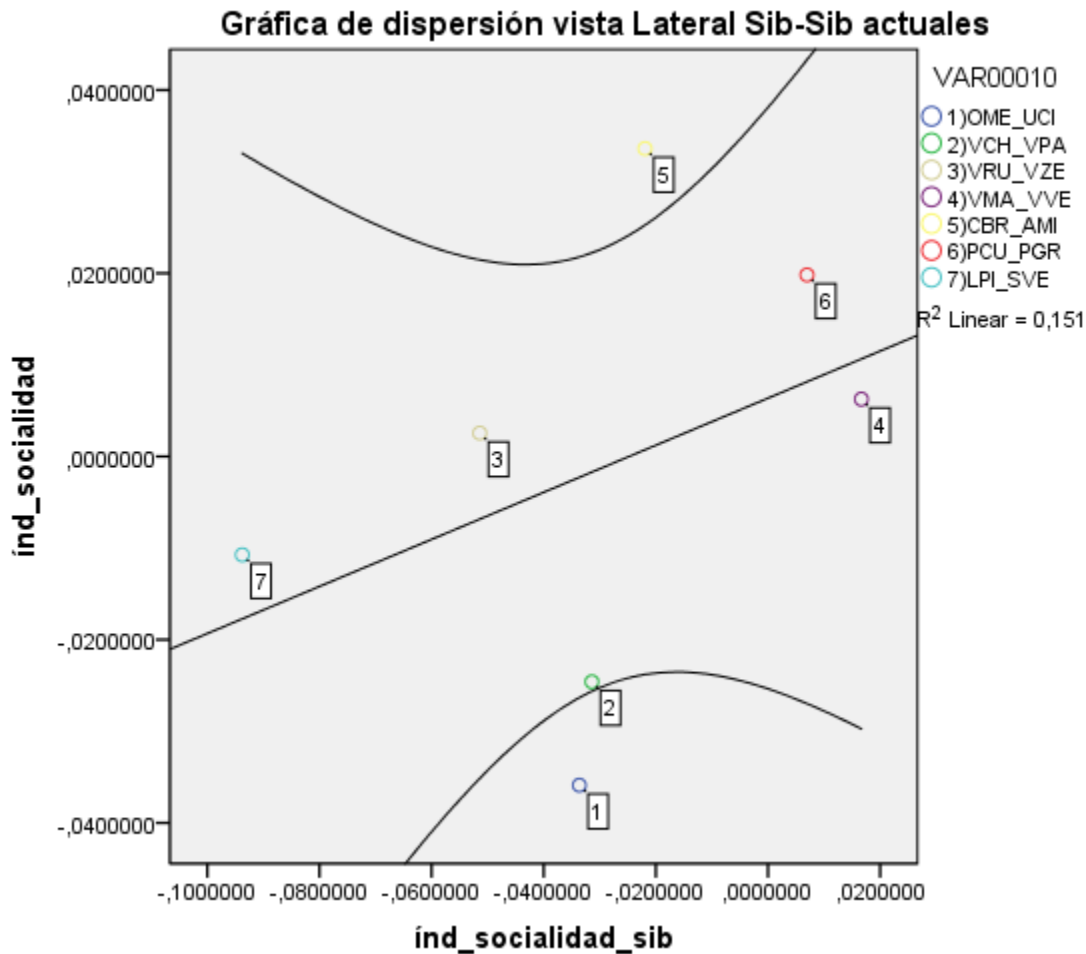


Figura 3-3: Gráfica de dispersión para la vista lateral generalizado para pares de especies actuales con 7 pares de especies ver Gráfica 3-2.



En La Tabla 3-3 se presentan los resultados para la vista del dentario donde el análisis con seis landmarks fue el único que arrojó heredabilidad del rasgo cráneo-dentario entre especies para siete parejas de especies actuales sin incluir el punto conformado por *Lycaon pictus* y *Speothos venaticus*, los cuales se presentaron como valores extremos. La aproximación con 27 pares de especies incluyendo HTUs en el análisis de 6 Landmarks no dio heredabilidad del rasgo significativa y su correlación fue negativa cercana a cero, sacando un punto extremo la correlación es positiva pero no significativa. En términos generales la vista del dentario no muestra fuerte evidencia de heredabilidad a nivel de especie.

Tabla 3-3: Coeficientes de correlación y de regresión para el índice de socialidad calculado para la vista del Dentario.

n es el numero de pares de especies o especie-HUT según el caso, r_s es el coeficiente de correlación de rangos de Spearman, r_p corresponde al coeficiente de correlación producto momento de Pearson, y m es la pendiente de la regresión (= “heredabilidad”) \pm error estándar.

Vista Dentario	Parámetro			
	n	r_s	r_p	m
8 Landmarks	Índice de socialidad para pares de especies hermanas usando HUTs			
Con todas las parejas	27	-0.035	-0.032	-0.040 \pm 0.25
	Índice de socialidad para pares de especies hermanas actuales			
	7	0.643	0.660	1.07 \pm 0.545
Sin Ome-Uci	6	0.714	0.876*	0.781 \pm 0.215*
6 Landmarks	Índice de socialidad para pares de especies hermanas usando HUTs			
Con todas las parejas	27	0.195	-0.527	-0.579 \pm 0.186*
Sin Lpi-Sve	26	0.338	0.117	0.10 \pm 0.173
	Índice de socialidad para pares de especies hermanas actuales			
Sin Lpi-Sve	7	0.857**	0.716	0.451 \pm 0.196

A menos que se indique otra cosa, los *bootstrap* de r_s y r_p están basados en 10000 remuestreos.

*. La correlación o regresión es significativa al 0.05 nivel de confianza (a dos colas).

**. La correlación o regresión es significativa al 0.01 nivel de confianza (a dos colas).

4. Discusión

Es un punto de vista bien aceptado que los sistemas complejos, como por ejemplo los seres vivos, naturalmente se organizan en jerarquías, la vida en la tierra esta jerárquicamente organizada en niveles en donde cada uno de estos está compuesto por entidades de niveles inferiores; genes, células, organismos, poblaciones, especies y clados han sido reconocidos como niveles de esta organización jerárquica, sin embargo, no se ha dado un consenso general en la comunidad académica de cuáles son las características claves para determinar la existencia de un nivel, las dinámicas de las unidades en diferentes niveles y sus consecuencias. Eldredge (1985) reconoce para el mundo biológico dos jerarquías principalmente: La jerarquía ecológica, la cual estaría constituida por la serie de niveles constituido por las macro-moléculas, células, organismos, poblaciones y comunidades entre otras; y la jerarquía genealógica cuyas partes o niveles anidados serían por ejemplo el nivel codonico, génico, organismico, el de los demes, especies y los clados monofileticos. La diferencia fundamental según Eldredge es que para los niveles de la jerarquía genealógica las unidades pueden reproducirse exactamente así mismas y sus contenidos de información, mientras que en la jerarquía ecológica las unidades se establecen en tanto que establecen interacciones con el ambiente del que hacen parte.

La importancia del reconocimiento de los niveles y sus dinámicas radica en parte de otro hecho fundamental relacionado al proceso evolutivo, este hecho consiste en que las propiedades y dinámicas en un nivel pueden afectar las dinámicas de evolución en niveles adyacentes (e.g. mutaciones en genes pueden afectar la estructura poblacional afectando con esto la selección al nivel del organismo). Las interacciones cruzadas entre niveles es lo que se ha denominado corrientemente como causalidad ascendente o causalidad descendente dependiendo de si el nivel que afecta nuestro nivel focal de estudio es inferior o si por el contrario son niveles superiores los que están afectando los fenómenos observados.

Por debajo del nivel del organismo, dado el acelerado crecimiento del conocimiento de las dinámicas moleculares y celulares fue claro como podía interpretarse por ejemplo el ADN parasítico en términos de la teoría jerárquica siendo sometidos estos elementos a la fuerza de la selección natural y otras fuerzas dentro del genoma, resultando estas fuerzas en efectos que se escalan a niveles superiores y cómo estos niveles superiores también ejercen presiones sobre el ADN. Por el contrario, por encima del nivel del organismo, al nivel de grupos familiares o de organismos que cooperan y más aun al nivel de especies, la discusión ha sido casi completamente a nivel teórico, dado que la evidencia, si bien en aumento, ha sido escasa, siendo pocos casos bien documentados de los que se dispone (Jablonski, 2008).

En términos teóricos, la evolución por selección natural se puede establecer en términos completamente abstractos y por tanto se acepta que puede ocurrir a cualquier nivel de la organización biológica (nivel dado de jerarquía biológica) y no solo a nivel organismico (Lewontin, 1970). En los términos generalizados de Lewontin, la evolución por selección natural se dará si tres prerrequisitos son cumplidos: primero, las unidades o entidades jerárquicas deberían variar con respecto a alguno de sus rasgos. Segundo, esta variación debería estar correlacionada con variación en el índice de adecuación o *fitness* de las entidades, Lo cual significa que el número esperado de descendientes de las unidades en cuestión variara en función del rasgo y tercero, esta variación debe ser heredable, significa que la descendencia tendería a parecerse a sus parentales con respecto al rasgo en cuestión.

Dado lo anterior, se acepta teóricamente y se hizo evidente con los estudios de equilibrio puntuado que la especiación diferencial y tasas de extinción variables entre clados pueden modelar las trayectorias evolutivas y también la distribución asimétrica de rasgos a lo largo de los clados, se discute entonces la posibilidad teórica de la selección a nivel de especies dentro de la teoría jerárquica de la selección a niveles múltiples o MLS (por su siglas en ingles) y como detectar su operación en la evidencia biológica.

Una vez que se reconozca la posibilidad de fenómenos a los que se les pueda atribuir convincentemente causalidad ascendente y/o descendente. Es decir, si se acepta que es posible encontrar rasgos o tendencias que estén siendo modelados por ejemplo desde niveles más “elevados” de la jerarquía (e.g. a nivel de especies). Entonces, en términos de Vrba se debería distinguir cuidadosamente entre selección natural y “*Sorting*” (Vrba y

Gould, 1986), el término *sorting* fue definido como la extinción y diversificación diferencial de entidades, en tanto que la selección natural es la explicación causal de ese *sorting*. De esta manera la selección natural debe explicar todo tipo de *sorting*, sin embargo, no todo *sorting* es explicado por selección natural. El caso clásico discutido para explicar esto es el caso de la dinámica de los grupos con individuos cooperadores y egoístas en la evolución del altruismo, puede haber un *sorting* de grupos en tanto que hay una tasa diferencial a favor de los grupos con predominancia de individuos cooperadores dado que los grupos con más individuos cooperadores será más exitoso y dejara más descendencia evidenciada en mayor número de grupos, sin embargo este *sorting* a nivel de grupos sociales puede no estar causado por una real selección a nivel de grupos como es ampliamente discutido en la literatura.

De esta manera, de ser posible identificar si ciertos rasgos propios de un nivel confieren un éxito reproductivo en ese nivel jerárquico, esto es, de detectar tasas diferenciales de extinción y diversificación de entidades en asocio con ventajas adaptativas, se estaría en capacidad de reconocer verdaderos niveles de selección a dicho nivel. Tradicionalmente los esfuerzos de los evolucionistas se centraron en observar los cambios anagenéticos, las tendencias de cambio en un solo linaje sin ramificación, en parte porque, como argumenta Gould (2002), faltaban refinamientos teóricos al cuerpo de la síntesis evolutiva, la descripción por parte de Gould y Eldredge del equilibrio puntuado es uno de estos refinamientos, con el que se llegó a mostrar que a nivel macro evolutivo las tasas diferenciales de especiación y extinción mostraban tendencias a nivel de clados completos de organismos. Otra de las razones esgrimidas por Gould es la limitación empírica dada por la falta de ejemplos bien documentados de selección a nivel de especies (Gould, 2002). Esta falta de ejemplos según Gould no debe ser tomada como prueba de la inoperancia o ineficacia real de la selección de especies frente a la clásica selección a nivel del organismo, crítica que esbozó el mismo Fisher (1958) y que en un principio defendieron contradictores de la selección grupal (Dawkins 1989, Williams, 1992 y Maynard-Smith, 1998) pese a que cambiaron de postura posteriormente, siendo la más común actualmente la aceptación de la posibilidad de la selección a múltiples niveles y en especial la selección de especies, si bien no hay acuerdo de cómo podría llegar a matematizarse, en este sentido la ecuación de selección a múltiples niveles de Price se perfila como la aproximación más prometedora (Okasha, 2006).

La falta de ejemplos de selección a nivel de especies se ha visto equilibrada y en parte el tema ha sido discutido por alrededor de tres décadas debido al estudio pionero sobre selección de especies en moluscos del cretácico (Jablonski, 1987; Jablonski, 2007, Jablonski y Hunt, 2006, Hunt et al, 2005; Waldron, 2007). Esta evidencia empírica se ha constituido en el ejemplo más relevante y documentado de selección a nivel de especies en sentido estricto y ha motivado un reciente interés en abordar el tema del rango geográfico, la propiedad o rasgo que Jablonski encuentra como emergente al nivel de especie, y que ha motivado su estudio en otros grupos animales.

Jablonski encontró para grupos de Bivalvos y Gastropodos del cretácico, cuyo registro fósil es abundante y bien conocido, que las especies con larvas con hábitos planctotróficos mostraban mayores áreas de distribución geográfica y mayores duraciones en tiempo geológico que aquellas especies con larvas de hábitos no planctotróficos, aquellas que no tienen hábitos pelágicos y que por esto no permanecen a la deriva en el mar. El análisis de la evidencia que presenta Jablonski constituirá el ejemplo a seguir en las subsiguientes investigaciones en las que se intente evaluar la hipótesis de selección a nivel de especies. A saber, Jablonski presenta evidencia inferencial que le permite aceptar la hipótesis de selección de especies, la primera consiste en mostrar una fuerte correlación positiva entre el rango de distribución y la duración en el tiempo geológico de las especies, es decir, especies con grandes rangos geográficos mostraron una duración mayor en el tiempo geológico y este rango geográfico además es alcanzado muy rápidamente permaneciendo casi constante, dado que el rango geográfico de las especies no está en función de la dispersión de sus organismos, es decir no es un carácter agregado sino emergente de la especie, evalúa la heredabilidad de dicho rasgo por los métodos de regresiones y correlaciones comunes de la genética cuantitativa para especies cercanamente emparentadas encontrando altas heredabilidades (Jablonski, 1987). Entonces, en este caso se cumplen los tres prerequisites de Lewontin a saber, se tiene un rasgo en un determinado nivel, el de las especies, que varía entre especies, que es emergente, aunque esta última condición no es una condición necesaria según Okasha quien ha revisado el concepto de herencia de grupo (Okasha, 2003; 2006) y por último que este carácter o rasgo se herede a las unidades hijas.

En la última década los estudios del rango geográfico como propiedad a nivel de especie han cobrado gran interés en la comunidad científica (Grantham, 2007), sin embargo no

ha ocurrido lo mismo para evaluar otros rasgos que se acepta son emergentes a nivel de las especies como la socialidad (Jablonski, 2008), siendo los más relevantes los de Vrba (1987 y 1989) y Muñoz-Duran (2002; 2011).

De esta forma, adoptando la estrategia de Jabloski en la medición de la heredabilidad del rasgo del rango geográfico (1987) y por medio de los métodos de morfometría geométrica con el análisis de Procrustes y de las deformaciones relativas esta investigación logro detectar niveles de herencia significativos de las conformaciones Craneo-dentales en el linaje de los Cánidos por varias aproximaciones. La interpretación de estos resultados tiene que ser valorada en términos de lo hablado anteriormente y de los hallazgos de Fuentes y Muñoz-Duran (2011) respecto a la anatomía cráneodental de los Cánidos, hábitos alimentarios y niveles de socialidad.

En primer lugar, hablar de heredabilidad del rasgo de socialidad a través de la morfología cráneodental no tendría sentido si no se muestra un nivel de sorting y la correlación de este con niveles de adecuación o (fitness) en una hipótesis adaptativa. Dos líneas de evidencian, que si bien no permiten concluir definitivamente, si insinúan que esto sea plausible, y permiten hacer las inferencias necesarias para soportar la idea de la socialidad como propiedad a nivel de especie que se ha heredado en la filogenia, la primera es el resultado de Muñoz-Duran (2002) quien encontró elevadas tasas de extinción en carnívoros sociales comparadas a las tasas de extinción de solitarios o de los que viven en pequeños grupos familiares, lo que constituye evidencia de sorting. Para Grantham (1995) y Vrba (1989) y otros (Damuth y Heisler, 1988; Eldredge y Salthe, 1984; Okasha 2006), la evidencia de Sorting para rasgos emergentes a nivel de especie acepta de forma lógica explicaciones jerárquicas de selección.

En segundo lugar Fuentes y Muñoz-Duran (2011) encontraron que en lo referente a anatomía craneal los resultados de tamaño y conformación indican que la relación entre morfología craneal (en vista lateral y dentario) y estrategias alimentarias en Cánidos es más estrecha de lo que se esperaría por efecto del azar. Así la anatomía craneal puede ser un fuerte indicio de nivel de socialidad. De esta forma es posible vincular el sorting atribuido a la socialidad al rasgo agregado de anatomía craneodental, rasgo que tomado solo no podría ser explicado en términos jerárquicos dado que la conformación Craneodental es un carácter agregado y que Grantham y Vrba coinciden en que las explicaciones jerárquicas a nivel de especie no aplicarían para este tipo de rasgos, sin

embargo, Okasha mas recientemente, sostiene que puede existir selección a nivel de especies o grupos estricta y que no requiera caracteres emergentes que sean heredables. Independiente de esto último al asociar fuertemente la anatomía craneodental y la socialidad y posterior mente medir a nivel de especies la heredabilidad de esa misma conformación Cráneo-dental se puede con más seguridad sospechar que la socialidad en el linaje de los Cánidos cumple los tres principios condicionales para que la evolución por selección natural opere, Selección, variación y herencia. Queda entonces por establecer las fuerzas selectivas operantes y aplicar modelos de selección a múltiples niveles (MLS) como los de Okasha (2006).

Al observar detenidamente los resultados obtenidos se puede ver que las 31 especies de Cánidos analizadas en conjunto muestran tendencias lineales en tanto a su configuración Cráneo-dental, sin embargo, los resultados de la vista del dentario no siguen este patrón. Las bajas heredabilidades que presentó esta estructura ósea pueden ser interpretadas de tal forma que no afecten la principal conclusión de heredabilidad de la socialidad a nivel de especie. Según Van Valkenburgh (2007, 2009) estructuras como la mandíbula presentan unas mayores tasas de plasticidad fenotípica en relación a otros elementos del cráneo debido a que su función es principalmente la de alimentación, la cual es altamente propensa a variar y hace de este rasgo uno que varíe según la historia ontogenética del individuo, mientras que las demás partes del cráneo están comprometidas con mas funciones haciéndolas susceptibles de ser canalizadas mas restrictivamente en términos genéticos, es decir, menos propensas a variar por historia de vida para garantizar la funcionalidad. De esta manera, es razonable pensar que el rostro y el cráneo muestren mayores niveles de heredabilidad dado que si bien tienen que ver con la forma de obtención de alimento también tienen que ver con otros aspectos relacionados de la socialidad como la capacidad Craneana, correspondiéndole al dentario la plasticidad para adaptarse en el transcurso de la vida a presiones locales.

Por último, las bajas heredabilidades encontradas para el dentario, que contrastan con las de las otras vistas, también sugieren que el método desarrollado aquí es de utilidad para detectar diferencias en un mismo conjunto de datos, y de esta forma aleja las dudas respecto a que los resultados sean un artefacto del método empleado. Es decir, encontrar datos no correlacionados muestra en parte que las correlaciones encontradas no son solo el producto de los métodos de agrupación y transformación de los métodos

morfométricos usados y la variación implementada en esta investigación sino que sí muestran sentido biológico y soportan en parte las ideas de selección a múltiples niveles.

5. Conclusiones y recomendaciones

5.1 Conclusiones

Se concluye que los datos arrojados por los análisis de Morfometría geométrica en las diferentes vistas de la anatomía Craneodental de las 31 especies de cánidos arrojan clave de la heredabilidad de la conformación topológica craneana a nivel de especie, esto significa básicamente que especies cercanamente emparentadas son más semejantes entre ellas que si se comparan con un ensamble de parejas de especies escogidas de manera aleatoria.

Que dado que se ha encontrado una fuerte relación de la anatomía Craneal con la socialidad, se puede argumentar que la medida de heredabilidad de la anatomía craneodental es una medida aproximada de la herencia de la socialidad a nivel de especie.

Lo anterior sumado a que las especies de cánidos con elevados niveles de socialidad muestran tendencias a nivel de clado, se extinguen con más frecuencia que lo esperado por azar, podemos concluir que hay razones para suponer que se cumplen los tres parámetros para que exista un nivel jerárquico con capacidad para evolucionar con algún grado de autonomía sobre el de los individuos: el rasgo de la socialidad varía entre especies, esta variación se encuentra de alguna manera relacionada a índices de adecuación al entorno (*fitness*) y además se hereda.

Las presiones de selección a nivel de especies son temas entonces que deben ser tratados como hipótesis plausibles.

5.2 Recomendaciones

Si bien las técnicas convencionales de regresiones y correlaciones paramétricas y no paramétricas, métodos de remuestreo y aleatorización son validas en la detección de señales filogenéticas seria de gran utilidad diseñar métodos que controlen por filogenia de una forma más directa y que estén enfocados en medir la similaridad entre especies relacionadas. En el análisis de Contrastes de Felsenstein, el cual es muy similar a lo hecho en este trabajo se comparan dos variables diferentes para probar hipótesis adaptativas, sin embargo, los programas no tienen en cuenta comparación de pares de la misma variable en gráficos de dispersión x-y.

Una vez hallado indicios de grados razonables de heredabilidad el siguiente paso es el desarrollo de modelos experimentales que sometan a prueba hipótesis de selección a múltiples niveles, recientes adelantos en este sentido pueden ser de utilidad como los hechos por Okasha y paternotte (2012) y por Gardner y Grafen (2008) los cuales presentan refinamientos con respecto a la ecuación de Price que se ha constituido en la forma de matematizar la selección natural a varios niveles jerárquicos.

Se recomienda hacer estas mismas pruebas con otros grupos de organismos para validar la técnica, debido a la dificultad de encontrar en muchos casos evidencia fósil suficiente, esta aproximación puede ser de gran utilidad por la sencillez de implementación.

A. Anexo: Especímenes fotografiados para cada especie

Especímenes fotografiados para cada especie, número de colección, museo al que pertenecen y el sexo si estaba disponible. Las abreviaturas para los museos son: AMNH= *American Museum of Natural History*, Nueva York; BMNH= *British Museum of Natural History*, Londres; CBP= Colección de Carlos Bernardo Padilla, Bogotá, D. C.; FMNH= *The Field Museum*, Chicago; IND= Museo de Vertebrados Jorge Ignacio Hernández Camacho del Instituto Von Humboldt, Villa de Leyva; MCZ= *Museum of Comparative Zoology*, Harvard; MNHN= *Muséum National d'Histoire Naturelle*, Paris; NMNH= *National Museum of Natural History – Smithsonian Institution*, Washington, D. C.; ZMB= *Zoologisches Museum Berlin*, Berlín. Las abreviaciones para los sexos son: M= Macho; H= Hembra; ?= Indeterminado. (Tomado del banco de Datos del Grupo de Ecología Evolutiva de la universidad Nacional de Colombia)

# Colección	Museo	Sexo	# Colección	Museo	Sexo	# Colección	Museo	Sexo
VLA: <i>Vulpes lagopus</i>								
114867	NMN H	F	216111	NMN H	F	225669	NMN H	M
114864	NMN H	M	216116	NMN H	F	236215	NMN H	F
114865	NMN H	M	216118	NMN H	F	206223	NMN H	F
114866	NMN H	M	216123	NMN H	F	206224	NMN H	F
275050	NMN H	M	225655	NMN H	F	1953-868	MNH N	F
276622	NMN H	F	225677	NMN H	F	1962-154	MNH N	M
282800	NMN H	M	225693	NMN H	F	1938.11.17.7	BMNH	F
107627	NMN H	M	225696	NMN H	F	1.6.21.1	BMNH	M
107628	NMN H	M	212592	NMN H	M	53,545	BMNH	F

A07234	NMN H	M	212599	NMN H	M	53,580	BMNH	F
A16746	NMN H	M	212604	NMN H	M	20.7.4.6	BMNH	F
A16744	NMN H	F	216112	NMN H	M	1938.11.11.4	BMNH	F
212595	NMN H	F	216113	NMN H	M	72.1387	BMNH	F
212601	NMN H	F	216114	NMN H	M	1938.11.11.5	BMNH	F
212602	NMN H	F	225661	NMN H	M	1938.11.11.2	BMNH	M
AMI: <i>Atelocynus microtis</i>								
361013	NMN H	M	95284	AMN H	M	60676	FMNH	F
98639	AMN H	F	98080	FMNH	M	60675	FMNH	F
95285	AMN H	F	98081	FMNH	M	52491	FMNH	?
76031	AMN H	?	121286	FMNH	M	26.1.5.5	BMNH	M
76579	AMN H	M	60674	FMNH	M			
CAD: <i>Canis adustus</i>								
470131	NMN H	F	182384	NMN H	M	81039	AMN H	F
470132	NMN H	M	182343	NMN H	M	116333	AMN H	M
470130	NMN H	M	182348	NMN H	M	179136	AMN H	M
399437	NMN H	M	162137	NMN H	M	216344	AMN H	M
470522	NMN H	F	27725	AMN H	F	52206	ZMB	F
470521	NMN H	F	54212	AMN H	F	52209	ZMB	F
470518	NMN H	F	114259	AMN H	F	52239	ZMB	M
470519	NMN H	M	169447	AMN H	F	52229	ZMB	M
021644 = 36873	NMN H	M	160989	AMN H	F	35.9.1.307	BMNH	M
021643 = 36872	NMN H	M	160990	AMN H	F	35.9.1.309	BMNH	M
384113	NMN H	M	160997	AMN H	F	35.9.1.305	BMNH	F
181496	NMN H	F	116334	AMN H	F	67..1270	BMNH	F
181488	NMN	F						

	H							
CAL: Cuon alpinus								
258648	NMN H	M	35815	FMNH	M	33.4.1.254	BMNH	M
196976	NMN H	?	91246	FMNH	M	34.10.4.5	BMNH	M
258648	NMN H	M	35929	MCZ	M	7.11.14.1	BMNH	M
102083	AMN H	F	35919	MCZ	F	1937.12.3.32	BMNH	M
54984	AMN H	M	19566	MCZ	?	34.10.4.1	BMNH	M
101773	AMN H	F	1938.3.14.11	BMNH	F	34.10.4.3	BMNH	M
54544	AMN H	F	34.9.18.2	BMNH	F	34.10.4.2	BMNH	M
43144	AMN H	M	29.10.19.5	BMNH	F	50876	ZMB	F
60775	AMN H	?	34.10.4.4	BMNH	F	16231	ZMB	F
35813	FMNH	F	551601	BMNH	M	52519	ZMB	F
104389	FMNH	F	5.11.17.1	BMNH	M	56622	ZMB	F
35814	FMNH	M	1937.7.2.13	BMNH	M			
CAU: Canis aureus								
290135	NMN H	M	318095	NMN H	F	162905	NMN H	F
257654	NMN H	M	342085	NMN H	M	163301	NMN H	F
256727	NMN H	F	399445	NMN H	M	182007	NMN H	F
321952	NMN H	F	399436	NMN H	F	181504	NMN H	M
321954	NMN H	F	399432	NMN H	M	1962-1558	MNH N	F
321958	NMN H	M	399434	NMN H	F	1881-48	MNH N	F
321956	NMN H	M	399435	NMN H	M	1972-386	MNH N	F
322833	NMN H	M	399431	NMN H	F	1972-385	MNH N	F
410914	NMN H	M	399433	NMN H	F	1969-476	MNH N	M
410910	NMN H	F	379736	NMN H	M	1969-475	MNH N	M
476031	NMN H	F	476034	NMN H	M	1932-3204	MNH N	M
486167	NMN H	F	378683	NMN H	F	1884-1197	MNH N	M

476030	NMN H	M						
CBR: <i>Chrysocyon brachyurus</i>								
261022	NMN H	M	28312	FMNH	F	57517	BMNH	?
196975	NMN H	?	127434	FMNH	M	69005	ZMB	F
261023	NMN H	M	134483	FMNH	M	22378	ZMB	F
270371	NMN H	F	137425	FMNH	M	62102	ZMB	F
271567	NMN H	F	150739	FMNH	M	82368	ZMB	F
314863	NMN H	F	44534	FMNH	?	71528	ZMB	F
534807	NMN H	M	46003	FMNH	?	40121	ZMB	F
588223	NMN H	M	28615	MCZ	M	44198	ZMB	M
133941	AMN H	M	51456	MCZ	M	22377	ZMB	M
133940	AMN H	?	51457	MCZ	M	26549	ZMB	M
28311	FMNH	F	94.3.6.6	BMNH	?			
CLA: <i>Canis latrans</i>								
1314	AMN H	F	216425	AMN H	F	150395	AMN H	M
1312	AMN H	F	141172	AMN H	F	92851	AMN H	M
1318	AMN H	F	141169	AMN H	F	2846	AMN H	M
92854	AMN H	F	1322	AMN H	M	5384	AMN H	M
121275	AMN H	F	1308	AMN H	M	4607	AMN H	M
34985	AMN H	F	1305	AMN H	M	188742	AMN H	M
3739	AMN H	F	1309	AMN H	M	2007-455	MNH N	M
5382	AMN H	F	141167	AMN H	M	2007-457	MNH N	M
171526	AMN H	F	121272	AMN H	M	94.5.9.4	BMNH	F
121097	AMN H	F	92853	AMN H	M	98.12.21.1	BMNH	F
5385	AMN H	F	30207	AMN H	M	2.8.2.2	BMNH	M
CLU: <i>Canis lupus</i>								
98227	AMN	F	16849	AMN	M	165352	FMNH	M

	H			H				
98232	AMN H	F	29040	AMN H	M	147640	FMNH	M
130266	AMN H	F	130267	AMN H	M	138772	FMNH	M
42084	AMN H	F	4362	AMN H	M	138794	FMNH	M
34447	AMN H	F	134940	AMN H	M	138797	FMNH	M
6769	AMN H	F	147637	FMNH	F	72962	FMNH	F
5379	AMN H	F	21207	FMNH	F	72961	FMNH	M
2247	AMN H	F	51773	FMNH	F	159-181	MNH N	F
18214	AMN H	F	138774	FMNH	F	1997-452	MNH N	F
98226	AMN H	M	138779	FMNH	F	1997-453	MNH N	M
98230	AMN H	M	138791	FMNH	F	2007-450	MNH N	M
98231	AMN H	M	138781	FMNH	F			
CME: Canis mesomelas								
368433	NMN H	F	181498	NMN H	F	182137	NMN H	F
296091	NMN H	M	181501	NMN H	F	182133	NMN H	M
296092	NMN H	F	181489	NMN H	F	470134	NMN H	M
296096	NMN H	F	181490	NMN H	M	470136	NMN H	M
296097	NMN H	M	182109	NMN H	M	470526	NMN H	M
162903	NMN H	M	182083	NMN H	F	1929-465	MNH N	M
164614	NMN H	F	182094	NMN H	F	1973-134	MNH N	M
296094	NMN H	F	181503	NMN H	M	26.12.7.64	BMNH	F
296099	NMN H	M	182039	NMN H	M	28.9.11.136	BMNH	F
181492	NMN H	F	182041	NMN H	M	39,442	BMNH	M
181493	NMN H	M	182042	NMN H	F	1,991,586	BMNH	M
181494	NMN H	F						
CSI: Canis simensis								

259450	NMN H	M	28492	FMNH	?	36.5.20.4	BMNH	F
81001	AMN H	M	38289	MCZ	M	23.10.10.1	BMNH	?
214799	AMN H	?	1962-1509	MNH N	F	24.8.7.12	BMNH	F
27012	FMNH	F	1969-474	MNH N	M	24.8.7.11	BMNH	M
27010	FMNH	F	1962-1508	MNH N	?	2.4.02	BMNH	M
8170	FMNH	M	1962-1507	MNH N	?	52489	ZMB	M
27011	FMNH	M	24.8.7.10	BMNH	F	69300	ZMB	?
32940	FMNH	M						
CTH: <i>Cerdocyon thous</i>								
35687	AMN H	M	205811	AMN H	M	205822	AMN H	F
139230	AMN H	M	209128	AMN H	F	1962-1562	MNH N	?
136286	AMN H	M	214209	AMN H	F	1913-14	MNH N	?
133925	AMN H	M	214710	AMN H	F	1962-1565	MNH N	?
35002	AMN H	M	209124	AMN H	F	1.11.3.22	BMNH	M
214708	AMN H	M	214706	AMN H	F	34.9.2.63	BMNH	M
209137	AMN H	M	36501	AMN H	F	25.2.1.14	BMNH	F
209125	AMN H	M	95204	AMN H	F	98.5.8.14	BMNH	F
209126	AMN H	M	16927	AMN H	F	34.9.2.67	BMNH	F
234214	AMN H	M	205810	AMN H	F	24.9.1.3	BMNH	F
234216	AMN H	M	205817	AMN H	F	24.9.1.86	BMNH	F
16926	AMN H	M	205812	AMN H	F	34.11.4.20	BMNH	F
30626	AMN H	M						
LPI: <i>Lycan pictus</i>								
161908	NMN H	?	181513	NMN H	M	169101	AMN H	F
470144	NMN H	M	239162	NMN H	?	164162	AMN H	M
470142	NMN H	M	296105	NMN H	F	114247	AMN H	M
368443	NMN	F	296104	NMN	M	161142	AMN	F

	H			H			H	
368442	NMN H	F	251878	NMN H	?	82081	AMN H	F
368441	NMN H	M	259166	NMN H	F	82082	AMN H	M
368440	NMN H	F	114253	AMN H	F	32932	FMNH	F
181512	NMN H	M	114250	AMN H	F	24326	FMNH	F
181511	NMN H	F	114252	AMN H	F	34588	FMNH	M
181510	NMN H	F	114251	AMN H	F	12.7.10.3	BMNH	M
181509	NMN H	M	114246	AMN H	M	30.12.3.3	BMNH	F
181508	NMN H	M	82080	AMN H	M	0.10.3.2	BMNH	F
162878	NMN H	?	114249	AMN H	M			
NPR: <i>Nyctereutes procyonoides</i>								
218153	NMN H	M	548576	NMN H	F	249766	AMN H	F
240170	NMN H	F	84438	AMN H	M	84342	AMN H	F
254641	NMN H	F	38326	AMN H	M	33614	FMNH	M
266103	NMN H	M	60193	AMN H	M	36002	FMNH	M
256104	NMN H	M	43142	AMN H	M	24858	MCZ	F
255532	NMN H	F	57113	AMN H	M	24853	MCZ	M
255530	NMN H	M	57340	AMN H	F	24860	MCZ	M
290623	NMN H	F	58370	AMN H	F	7992	ZMB	F
260687	NMN H	M	59322	AMN H	F	8335	ZMB	F
290658	NMN H	F	249767	AMN H	F	85744	ZMB	M
522061	NMN H	F						
OME: <i>Otocyon megalotis</i>								
368445	NMN H	M	470146	NMN H	F	162122	NMN H	M
384120	NMN H	F	470149	NMN H	M	162127	NMN H	M
384121	NMN H	M	470150	NMN H	F	181487	NMN H	M

368444	NMN H	F	344871	NMN H	F	127818	FMNH	F
429123	NMN H	F	344872	NMN H	M	1469	FMNH	M
429124	NMN H	M	399397	NMN H	M	123656	FMNH	M
429125	NMN H	M	469840	NMN H	F	1933-2794	MNH N	F
429126	NMN H	F	469841	NMN H	M	1972-392	MNH N	M
429131	NMN H	M	469842	NMN H	M	49972	ZMB	F
429121	NMN H	F	469843	NMN H	F	46568	ZMB	F
469839	NMN H	F	308667	NMN H	M	26.12.7.336	BMNH	M
470148	NMN H	F	469844	NMN H	F	28.9.11.150	BMNH	M
PCU: <i>Pseudalopex culpaeus</i>								
181151	NMN H	M	35945	AMN H	?	78663	FMNH	M
194313	NMN H	M	262663	AMN H	?	106496	FMNH	M
194312	NMN H	M	75135	FMNH	F	52500	FMNH	M
4097	NMN H	?	72807	FMNH	F	47053	FMNH	M
A01150	NMN H	?	66426	FMNH	F	42719	MCZ	F
4098	NMN H	?	78659	FMNH	F	1921.11.1.1	BMNH	F
67087	AMN H	M	84238	FMNH	F	1899.8.7.1	BMNH	M
36454	AMN H	M	52501	FMNH	F	21.6.21.2	BMNH	M
36455	AMN H	M	23930	FMNH	F	1903.7.9.5	BMNH	F
67089	AMN H	M	24409	FMNH	F	1903.7.9.3	BMNH	F
66739	AMN H	M	24410	FMNH	F	98.3.16.2	BMNH	M
67088	AMN H	F	24070	FMNH	F	1900.11.15.1	BMNH	M
60570	AMN H	F	78660	FMNH	M	11.2.13.1	BMNH	M
60562	AMN H	?	78661	FMNH	M			
PFU: <i>Pseudalopex fulvipes</i>								
23815	FMNH	M	996.a	BMNH	?	55.12.24.431	BMNH	M

PGR: Pseudalopex griseus								
256741	NMN H	F	91098	AMN H	M	23827	FMNH	M
92179	NMN H	M	70238	AMN H	M	23921	FMNH	M
92177	NMN H	M	69583	AMN H	M	23926	FMNH	M
92173	NMN H	F	41502	AMN H	F	24069	FMNH	M
92175	NMN H	F	41507	AMN H	F	24414	FMNH	M
92169	NMN H	?	41504	AMN H	F	92143	NMN H	M
A23287	NMN H	?	33293	AMN H	F	92152	NMN H	F
A23284	NMN H	?	41508	AMN H	F	26.2.13.3	BMNH	F
A23283	NMN H	?	41509	AMN H	F	34.11.4.22	BMNH	F
A23285	NMN H	?	24413	FMNH	F	21.1.5.27	BMNH	M
A23286	NMN H	?	23817	FMNH	F	2.2.5.42	BMNH	M
41505	AMN H	M	23820	FMNH	F	34.11.4.25	BMNH	M
41506	AMN H	M	23826	FMNH	M	34.11.4.21	BMNH	M
PGY: Pseudalopex gymnocercus								
235991	AMN H	M	205778	AMN H	M	205788	AMN H	F
235988	AMN H	M	205755	AMN H	F	205787	AMN H	F
205759	AMN H	M	205768	AMN H	F	205780	AMN H	F
205763	AMN H	M	205753	AMN H	F	205773	AMN H	F
205754	AMN H	M	205752	AMN H	F	205786	AMN H	F
205761	AMN H	M	205764	AMN H	F	205772	AMN H	F
205775	AMN H	M	205769	AMN H	F	29317	FMNH	F
205791	AMN H	M	205771	AMN H	F	51869	FMNH	F
205765	AMN H	M	214707	AMN H	F	34.11.4.24	BMNH	M
205781	AMN H	M	205789	AMN H	F	77071	ZMB	F
205783	AMN	M	205760	AMN	F	77115	ZMB	F

	H			H				
205776	AMN H	M						
PSE: <i>Pseudalopex sechurae</i>								
121171	NMN H	F	19971	FMNH	F	80961	FMNH	M
121172	NMN H	F	19972	FMNH	F	80965	FMNH	M
181150	NMN H	?	80956	FMNH	F	80966	FMNH	M
46527	AMN H	F	80957	FMNH	F	80967	FMNH	M
46531	AMN H	F	80964	FMNH	F	80969	FMNH	M
46532	AMN H	F	80953	FMNH	M	53911	FMNH	M
46525	AMN H	M	80955	FMNH	M	0.3.1.96	BMNH	M
46529	AMN H	M	80958	FMNH	M	0.3.1.29	BMNH	M
46530	AMN H	M	80960	FMNH	M	0.1.1.3	BMNH	F
46533	AMN H	M						
PVE: <i>Pseudalopex vetulus</i>								
133927	AMN H	?	133928	AMN H	M	3.7.7.41	BMNH	M
349	AMN H	?	27125	MCZ	?	3.7.7.40	BMNH	M
133929	AMN H	M	3.7.7.42	BMNH	F	44.3.7.4	BMNH	?
133926	AMN H	?						
SVE: <i>Speothos venaticus</i>								
270368	NMN H	M	167846	AMN H	?	1998-588	MNH N	M
270370	NMN H	F	184688	AMN H	F	2000-369	MNH N	M
521045	NMN H	F	76035	AMN H	M	2000-368	MNH N	?
538307	NMN H	F	76806	AMN H	F	2000-371	MNH N	?
270165	NMN H	F	98640	AMN H	?	1996.1.24.1	BMNH	F
307650	NMN H	F	125402	FMNH	M	3.7.7.43	BMNH	F
270171	NMN H	M	28056	MCZ	F	4680	ZMB	F
253504	NMN	M	42086	MCZ	F	31003	ZMB	?

	H							
395841	NMN H	M	41096	MCZ	?	37787	ZMB	?
175306	AMN H	M	2000-370	MNH N	F	42541	ZMB	?
76805	AMN H	F	1996-325	MNH N	F			
UCI: <i>Urocyon cinereoargenteus</i>								
568665	NMN H	M	337820	NMN H	M	18538	FMNH	F
205746	NMN H	M	340733	NMN H	F	1039	FMNH	F
224071	NMN H	F	A46420	NMN H	M	167189	FMNH	M
264628	NMN H	M	88140	NMN H	F	14421	FMNH	M
507407	NMN H	M	236534	NMN H	M	1980-509	MNH N	M
251182	NMN H	M	66566	NMN H	F	3804	ZBM	F
265931	NMN H	F	205805	NMN H	M	12735	ZBM	M
507409	NMN H	M	202977	NMN H	F	56663	ZBM	M
507410	NMN H	M	274793	NMN H	M	16512	ZBM	M
507415	NMN H	F	214347	NMN H	F	98.3.2.18	BMNH	M
507414	NMN H	F	A43442	NMN H	M	3.1.7.2	BMNH	M
507412	NMN H	M	A43443	NMN H	F	98.3.2.19	BMNH	F
261691	NMN H	F	51937	FMNH	F	98.3.2.20	BMNH	F
256058	NMN H	M	171145	FMNH	F	92.3.17.1	BMNH	F
332448	NMN H	F	14419	FMNH	F	98.3.1.53	BMNH	M
334664	NMN H	M	14420	FMNH	F			
VBE: <i>Vulpes bengalensis</i>								
257970	NMN H	F	36.4.28.25	BMNH	F	36.4.28.26	BMNH	F
327159	NMN H	M	36.4.4.16	BMNH	F	36.4.28.5	BMNH	M
A08552	NMN H	?	36.4.28.11	BMNH	F	13.8.8.39	BMNH	M
38577	NMN H	?	23.9.2.2	BMNH	F	36.4.28.27	BMNH	M

A38277	NMN H	?	36.4.28.9	BMNH	M	36.4.28.111	BMNH	M
54526	AMN H	F	91.10.7.28	BMNH	F	36.4.28.19	BMNH	M
54517	AMN H	M	36.4.28.10	BMNH	F	36.4.28.15	BMNH	M
83083	FMNH	F	36.4.28.4	BMNH	F	36.4.28.12	BMNH	M
105550	FMNH	F	12.11.29.83	BMNH	F	36.4.28.17	BMNH	F
94095	FMNH	M	10.12.2.14	BMNH	F	11.12.21.16	BMNH	F
36.4.28.2	BMNH	M	12.6.29.51	BMNH	F	1227	BMNH	F
12.1.9.4	BMNH	M						
VCH: <i>Vulpes chama</i>								
296101	NMN H	F	469835	NMN H	F	20077	MCZ	?
296102	NMN H	F	470141	NMN H	M	4.2.3.48	BMNH	F
296103	NMN H	M	470140	NMN H	M	4.2.3.47	BMNH	F
368437	NMN H	M	469836	NMN H	F	1904.3.1.18	BMNH	F
368438	NMN H	F	253245	NMN H	M	4.2.3.43	BMNH	M
384117	NMN H	F	253403	NMN H	M	4.2.3.45	BMNH	M
384118	NMN H	M	148759	AMN H	?	4.2.3.44	BMNH	M
429119	NMN H	M	38422	FMNH	F	26.12.7.66	BMNH	M
469831	NMN H	M	85881	FMNH	F	28.9.11.147	BMNH	M
469832	NMN H	F	38421	FMNH	M	13048	ZMB	F
469834	NMN H	M	37021	MCZ	F	14212	ZMB	F
VFE: <i>Vulpes ferrilata</i>								
38088	MCZ	M	39753	BMNH	M	5.4.6.2	BMNH	M
15.1.10.4	BMNH	?	97.12.14.1	BMNH	?			
VMA: <i>Vulpes macrotis</i>								
15982	AMN H	?	11761	FMNH	F	38623	MCZ	M
1302	AMN H	F	11762	FMNH	F	10721	MCZ	M
15843	AMN H	?	129299	FMNH	M	38619	MCZ	F
11758	FMNH	F	11759	FMNH	M	38620	MCZ	F
11760	FMNH	F	16017	FMNH	M			
VPA: <i>Vulpes pallida</i>								

410917	NMN H	M	410536	NMN H	M	21.2.11.22	BMNH	M
401317	NMN H	M	454404	NMN H	M	23.1.1.92	BMNH	M
268464	NMN H	?	410524	NMN H	M	23.1.1.93	BMNH	M
401318	NMN H	M	410533	NMN H	M	23.1.1.94	BMNH	M
410918	NMN H	F	410532	NMN H	M	21.2.11.21	BMNH	F
378689	NMN H	F	410526	NMN H	M	19391738	BMNH	F
378690	NMN H	M	91325	FMNH	F	23.1.1.91	BMNH	F
482511	NMN H	?	104722	FMNH	M	1995-454	MNH N	F
VRU: <i>Vulpes rueppelli</i>								
321959	NMN H	F	106131	FMNH	F	106761	FMNH	M
321960	NMN H	M	107250	FMNH	F	107334	FMNH	M
321961	NMN H	M	107251	FMNH	F	107333	FMNH	M
321963	NMN H	M	140143	FMNH	F	107335	FMNH	M
321964	NMN H	F	140144	FMNH	F	121350	FMNH	M
321965	NMN H	M	107244	FMNH	F	107238	FMNH	M
328549	NMN H	F	107247	FMNH	F	107246	FMNH	M
154248	NMN H	?	107248	FMNH	F	106643	FMNH	M
107263	FMNH	F	107237	FMNH	F	140149	FMNH	M
140134	FMNH	F	107239	FMNH	F	140152	FMNH	M
140139	FMNH	F	107245	FMNH	F	140153	FMNH	M
VVE: <i>Vulpes velox</i>								
287988	NMN H	F	A32943	NMN H	M	287981	NMN H	F
1929-444	MNH N	M	A32945	NMN H	M	130059	NMN H	F
59009	NMN H	F	A40618	NMN H	F	108319	NMN H	F
59905	NMN H	M	A42926	NMN H	M	108318	NMN H	F
181314	NMN H	M	288782	NMN H	M	146312	NMN H	M
187996	NMN	M	288783	NMN	M	146317	NMN	F

	H			H			H	
187997	NMN H	M	289016	NMN H	M	145877	NMN H	M
202958	NMN H	F	273250	NMN H	F	67599	NMN H	F
223555	NMN H	F	289037	NMN H	F	94.5.9.5	BMNH	M
274831	NMN H	M	224453	NMN H	F	1931-172	MNH N	?
285396	NMN H	M						
VVU: <i>Vulpes vulpes</i>								
177372	NMN H	M	321994	NMN H	F	290418	NMN H	F
81766	NMN H	F	322003	NMN H	M	263312	NMN H	F
177373	NMN H	M	322018	NMN H	M	242228	NMN H	F
56944	NMN H	M	322022	NMN H	F	265300	NMN H	F
134141	NMN H	F	322023	NMN H	M	320418	NMN H	F
134017	NMN H	M	322026	NMN H	M	283583	NMN H	F
134140	NMN H	M	181240	NMN H	M	38.9.7.47	BMNH	F
283300	NMN H	M	201670	NMN H	M	96.12.28.1	BMNH	F
154153	NMN H	M	217094	NMN H	F	45.75	BMNH	M
321988	NMN H	F	257838	NMN H	F	45.79	BMNH	M
321993	NMN H	M	290417	NMN H	F			
VZE: <i>Vulpes zerda</i>								
319784	NMN H	F	322045	NMN H	F	322059	NMN H	M
322033	NMN H	F	322046	NMN H	F	322060	NMN H	F
322035	NMN H	F	322047	NMN H	M	342058	NMN H	M
322037	NMN H	M	322050	NMN H	F	342059	NMN H	F
322038	NMN H	F	322051	NMN H	M	253481	NMN H	M
322039	NMN H	F	322052	NMN H	F	350092	NMN H	M
322040	NMN H	M	322054	NMN H	M	36.2.14.7	BMNH	M

322041	NMN H	F	322835	NMN H	M	25.5.12.22	BMNH	F
322042	NMN H	F	322055	NMN H	M	10.6.30.8	BMNH	F
322043	NMN H	F	322058	NMN H	M	3.8.1.2	BMNH	F
322044	NMN H	M						

B. Anexo: análisis de repetitividad

Análisis de repetibilidad. Los resultados mostrados en la tabla muestran una discriminación del análisis bidimensional efectuado por eje y por punto topológico o *landamrk* de las coordenadas alineadas y para cada una de las tres regiones analizadas (Dentario, Palatal y lateral).

Repetitividad	Lateral (%)	Dentario (%)	Palatal (%)
General	98.22	98.35	97.66
Eje x	98.33	99.09	97.81
Eje y	98.1	97.6	97.51
<i>landamrk</i> 1	96.85	97.17	98.68
<i>landamrk</i> 2	98.96	96.54	97.98
<i>landamrk</i> 3	99.24	98.13	99.25
<i>landamrk</i> 4	97.79	98.69	94.13
<i>landamrk</i> 5	97.86	99.22	98.24
<i>landamrk</i> 6	99.31	98.55	-
<i>landamrk</i> 7	98.58	98.89	-
<i>landamrk</i> 8	98.04	99.57	-
<i>landamrk</i> 9	95.76	-	-
<i>landamrk</i> 10	98.33	-	-
<i>landamrk</i> 11	97.7	-	-
<i>landamrk</i> 12	99.42	-	-
<i>landamrk</i> 13	99.54	-	-
<i>landamrk</i> 14	97.66	-	-

Bibliografía

Bookstein F. 1982. Foundation of morphometrics. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13:451- 470.

Bookstein F. 1989. Principal Warps: Thin-Plate Splines and the Decomposition of Deformations. *IEEE Transactions on Pattern Analysis and Machine Intelligence* 11: 567-588.

Bookstein F. 1991. Morphometric tools for landmark data. *Geometry and biology*. New York, Cambridge University Press.

Damuth J, Heisler IL. 1988. Alternative formulations of multilevel selection. *Biol. Philos.* 3:407–30

Dawkins R. 1989. The evolution of evolvability. In *Artificial Life*, ed. GC Langton, pp. 201–20. Redwood City, CA: Addison-Wesley

Dryden, I. L., and K. V. Mardia. 1998. *Statistical shape analysis*. John Wiley and Sons, New York.

Eldredge, N., and Salthe, S.N. 1984. Hierarchy and evolution. In *Oxford Surveys in Evolutionary Biology* 1 : 184-208.

Eldredge, N. 1985. *Unfinished Synthesis*. Oxford University press, New York, NY, 237.

Falconer, D. S., and T. F. C. Mackay. 1996. *Introduction to quantitative genetics*. 4th ed. Addison Wesley Longman, Essex.

Fanshawe, J. (1993). Factors influencing the hunting success of an African wild dog pack. *Animal Behaviour*, 45(3), 479–490. doi:10.1006/anbe.1993.1059

Felsenstein, J. (1985). Phylogenies and the Comparative Method. *The American naturalist*, 125(1), 1–15. Retrieved from <http://www.jstor.org/stable/2461605> .

Fisher, R. A. (1958). *The genetical theory of natural selection*. Dover Publications, Inc., New York & Constable & Co., Ltd., London. Retrieved from <http://www.cabdirect.org/abstracts/19601600934.html;jsessionid=60F8865B7AA2FDE105C1DD16BD889ACC>.

Fisher, R. A. (1930). *The Genetical Theory of Natural Selection*. Clarendon Press, Oxford.

Fuentes-González, J. A., & Muñoz-Durán, J. (2012). PHYLOGENY OF THE EXTANT CANIDS (CARNIVORA: CANIDAE) BY MEANS OF CHARACTER CONGRUENCE UNDER PARSIMONY. *Actualidades Biológicas*, 34(96), 85–102. Retrieved from http://www.sci.unal.edu.co/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0304-35842012000100007&lng=en&nrm=iso&tlng=es.

Gardner, A. & Grafen, A. 2009. Capturing the superorganism: a formal theory of group adaptation. *J. Evol. Biol.* 22: 659–671.

Gould, S. J. (2002). *The Structure of Evolutionary Theory* (p. 1464). Belknap Press of Harvard University Press. Retrieved from <http://www.amazon.com/Structure-Evolutionary-Theory-Stephen-Gould/dp/0674006135>

Gould S. J. and Eldredge N. S. M. Stanley (1977);, *Paleobiology* 3, 115, *Macroevolution* (Freeman, San Francisco, 1979), p. 188.

Grantham, T. (1995). Hierarchical approaches to macroevolution- Recent work on species selection and the effect hypothesis. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 26, 301–321. doi:10.1146/annurev.ecolsys.26.1.301

Grantham, T. (2007). Is macroevolution more than successive rounds of microevolution? *Palaeontology*, 50, 75–85. doi:10.1111/j.1475-4983.2006.00603.x

Hamilton, W. (1964), *The genetical evolution of social behavior I and II*, *Journal of Theoretical Biology* 7: 1-52.

Hickman, C.P., Roberts, L.S. & Larson, A., 2002. *Animal Diversity 3rd ed.*, New York: McGraw Hill.

Hunt, Gene; Roy, Kaustuv; Jablonski, D. (2012). Species-Level Heritability Reaffirmed: A Comment on "On the Heritability of Geographic Range Sizes". *The American naturalist*, 166(1), 129–135.

Jablonka, E., and Lamb, M.2006. *Evolution in four dimensions. Genetic , Epigenetic, Behavioral and symbolic variation in the history of life.* A Bradford book. The MIT Press, Cambridge , Massachusetts; London, England.

Jablonski, D. (1987). Heritability at the species level: analysis of geographic ranges of cretaceous mollusks. *Science (New York, N.Y.)*, 238(4825), 360–3. doi:10.1126/science.238.4825.360

Jablonski, David. (2008). Species Selection: Theory and Data. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, 39, 501–524. doi:10.1146/annurev.ecolsys.39.110707.173510

Jablonski, David, & Hunt, G. (2006). Larval ecology, geographic range, and species survivorship in Cretaceous mollusks: organismic versus species-level explanations. *The American naturalist*, 168(4), 556–64. doi:10.1086/507994

Kendall, D. G. 1977. The diffusion of shape. *Adv. Appl. Prob.*, 9:428-30.

Kohn, M. (2008). The needs of the many. *NATURE*, 456(November).

Lewontin, R. C. (1970). The Units of Selection. *ANNUAL REVIEW OF ECOLOGY AND SYSTEMATICS*, 1, 1–18.

Macdonald, W. (1983). The ecology of carnivore social behaviour. *NATURE*, 301, 379–384.

Maynard Smith, J. and Price, G. (1973), The logic of animal conflict, *Nature* 246: 15-18.

Maynard Smith J. 1998. The units of selection. In *The Limits of Reductionism in Biology*, ed.GRBock, JA Goode, pp. 203–17. Chichester, UK:Wiley

Maynard-Smith, J. y Szathmáry, E. 2001 Ocho hitos de la evolución, Del origen de la vida al nacimiento del lenguaje, Traducción Joandoménech Ros, Barcelona, Tusquets Editores

McArdle, B., & Rodrigo, A. G. (1994). Estimating the Ancestral States of a Continuous-Valued Character Using Squared-Change Parsimony: An Analytical Solution. *Systematic Biology*, 43(4), 573–578. doi:10.1093/sysbio/43.4.573

Monteiro, L. R. 1999. Multivariate regression models and geometric morphometrics: the search for causal factors in the analysis of shape. *Syst. Biol.* 48:192–199.

Monteiro, L. R., Diniz-Filho, J. A. F., Dos Reis, S. F., & Araújo, E. D. (2002). Geometric estimates of heritability in biological shape. *Evolution; international journal of organic evolution*, 56(3), 563–72. Retrieved from <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/11989686>

Munthe, K. 1998. Canidae. In: *Evolution of Tertiary mammals of North America*, Janis, C.M, Scott, K.M., and Jacobs, L.L. (Eds). Cambridge University Press, Cambridge.

Muñoz-durán, J. (2002). Correlates of speciation and extinction rates in the Carnivora. *Evolutionary Ecology*, 963–991.

Muñoz-duran, J. (2010). Sociabilidad en carnívoros: una paradoja evolutiva. *Comportamiento Animal y Humano* (pp. 56-66). Retrieved from http://www.scielo.org.co/scielo.php?script=sci_nlinks&ref=000123&pid=S0120-548X201200010001300039&lng=en

Muñoz-Durán, J., & Fuentes, J. A. (2011). Evolución de la socialidad, estrategias alimentarias y anatomía craneodental en la subfamilia Caninae. *Acta Biológica Colombiana*, 17(1), 173–200.

Okasha, S. 2003. The concept of group heritability. *Biology and Philosophy*, 18(3), 445–461. Retrieved from <http://dx.doi.org/10.1023/A:1024140123391>.

Okasha, S. y Paternotte, C. 2012. Group adaptation, formal darwinism and contextual analysis. *Journal of evolutionary biology*. 25, 1127–1139

Prigogine, et stinger, I. 1984 *Order out of Chaos. Man's new dialogue with nature*. Bantam Books, New Yorks

Rohlf, F. J. 1993. Relative warp analysis and an example of its application to mosquito wings. Pp. 131–159 in L. F. Marcus, E. Bello, and A. Garcia-Valdecasas, eds. Contributions to morphometrics. Monografias, Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid, Spain

Rohlf, F. J. 1999. Shape statistics: Procrustes superimpositions and tangent spaces. *J. Classif.* 16:197–223.

Rohlf, F.J., 2006. *tpsDig, digitize Landmarks and outlines*, New York: Department of Ecology and Evolution, SUNY at Stony Brook. Available at: <http://life.bio.sunysb.edu/morph/index.html>.

Rohlf, F.J., 2007. *tpsRelw, relative warps analysis*, New York: Department of Ecology and Evolution, SUNY at Stony Brook. Available at: <http://life.bio.sunysb.edu/morph/index.html>.

Rohlf, F.J., 2007b. *TpsTree*. Department of Ecology and Evolution, State Univ. of New York at Stony Brook, Stony Brook, NY

Rohlf, F.J., 2008. *tpsUtil, file utility program*, New York: Department of Ecology and Evolution, SUNY at Stony Brook. Available at: <http://life.bio.sunysb.edu/morph/index.html>.

Rohlf, F. J., & Slice, D. (1990). Extensions of the Procrustes Method for the Optimal Superimposition of *Landmarks*. *Systematic Zoology*, 39(1), 40. doi:10.2307/2992207

Sokal, R. R., and F. J. Rohlf. 1995. *Biometry*. 3rd ed. W. H. Freeman and Co., New York.

Tedford, R. H., Taylor, B. E., & Wang, X. (1995). Phylogeny of the Caninae (Carnivora, Canidae): the living taxa. *American Museum novitates*; no. 3146. New York, N.Y.: American Museum of Natural History. Retrieved from <http://digitallibrary.amnh.org/dspace/handle/2246/3559>

Van der Molen, S., Martínez Abadías, N. & González-José, R., 2007. Introducción a la Morfometría Geométrica. Curso teórico-práctico. FCNyM-UNLP.

Trivers, R. (1971), The evolution of reciprocal altruism, *Quarterly Review of Biology* 46: 35-57.

Van Valkenburgh, B., and K.-P. Koepfli. 1993. Cranial and dental adaptations to predation in canids. Pp. 15–37. In: N. Dunstone and M. L. Gorman, eds. *Mammals as predators*. Oxford University Press, Oxford.

Van Valkenburgh, B., T. Sacco, y X. Wang. 2003. Pack hunting in the Miocene Borophagine dogs: evidence from cranial morphology and body size. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 279:147–162

Vrba ES. 1987. Ecology in relation to speciation rates: Some case histories of Miocene-Recent mammal clades. *Evol. Ecol.* 1:283–300

Vrba ES. 1989. Levels of selection and sorting with special reference to the species level. *Oxford Surv. Evol. Biol.* 6:111–68

Waldron, A. (2007). Null models of geographic range size evolution reaffirm its heritability. *The American naturalist*, 170(2), 221–31. doi:10.1086/518963

Wang, X. (1994). Phylogenetic systematics of the Hesperocyoninae (Carnivora, Canidae). *Bulletin of the AMNH*; no. 221. [New York]: American Museum of Natural History. Retrieved from <http://digitallibrary.amnh.org/dspace/handle/2246/829>

Wang, X., Tedford, R. H., & Taylor, B. E. (1999). Phylogenetic systematics of the Borophaginae (Carnivora, Canidae). *Bulletin of the AMNH*; no. 243. [New York]: American Museum of Natural History. Retrieved from <http://digitallibrary.amnh.org/dspace/handle/2246/1588>

West, S.A., Griffin, A.S. & Gardner, A. 2008. Social semantics: how useful has group selection been? *J. Evol. Biol.* 21: 374–385.

useful has group selection been? *J. Evol. Biol.* 21: 374–385.

Williams, G.C. 1966, *Adaptation and Natural Selection*. Princeton: Princeton University Press.

Williams G. C. 1992. *Natural Selection*. New York: Oxford Univ. Press

Zar, J.H. 1999. *Biostatistical analysis*. 4th edition. Prentice Hall, Upper Saddle River, NJ.