

## Heterocronías cefálicas en conejos domésticos: un primer estudio

Cephalic heterochronies in domestic rabbits: a first study

Pere M. Parés-Casanova<sup>1,4</sup>, Khalil Sofiane<sup>2</sup>, Anabel Medina<sup>3</sup>

### RESUMEN

La heterocronía consiste en los cambios evolutivos a lo largo del desarrollo, e incluyen los fenómenos de neotenia, recapitulación, pedogénesis, retardo progénesis, etc. A fin de detectar procesos heterocronías y diferenciarlos, se procedió a estudiar 291 cadáveres frescos de conejos domésticos de diferente aptitud (73 del tipo «belier», 112 del tipo «toy» y 71 de tipo carnívoros), comparándolos con 35 de conejo silvestre (*Oryctolagus cuniculus*). De cada animal se obtuvieron las longitudes facial y cefálica con pie de rey. Por tipos, las rectas de regresión de la longitud facial versus la longitud craneal aparecieron homogéneas entre ellas, pero con inclinaciones estadísticamente muy diferentes y en todos los casos con pendientes alométricas excediendo de 1. Se interpretaría ello, pues, como una expresión clara de hipomorfosis en el caso de los «toy» (pendiente inferior al del silvestre), y de hiperomorfosis para los carnívoros (pendiente superior al del silvestre). Los silvestres, por su lado, presentaron un desarrollo que cesa pronto, fruto de su menor peso corporal y, por ende, con menor longitud cefálica final.

**Palabra clave:** gerontomorfia, lagomorpha, *Oryctolagus cuniculus*, pedomorfia

### ABSTRACT

Heterochrony is defined as the evolutionary changes in the timing of development, presenting a unified view of neoteny, recapitulation, paedogenesis, retardation, progenesis, etc. In order to detect processes of heterochrony and differentiate them, 291 fresh corpses

<sup>1</sup> Departament de Ciència Animal, ETSEA, Universitat de Lleida, Catalunya, España

<sup>2</sup> Laboratory of Reproduction of Farm Animals. Institute of Veterinary Science, University of Tiaret, Algeria

<sup>3</sup> Departamento de Ciencia y Producción Agropecuaria, Escuela Agrícola Panamericana, Zamorano, Honduras

<sup>4</sup> E-mail: [peremiquelp@ca.udl.cat](mailto:peremiquelp@ca.udl.cat)

Recibido: 21 de mayo de 2019

Aceptado para publicación: 15 de abril de 2020

Publicado: 22 de junio de 2020

of domestic rabbits of different purposes («belier» type n=73, «toy» type n=112, meat type n=71) were studied, from which facial and cephalic lengths were obtained, and compared them with 35 wild rabbits (*Oryctolagus cuniculus*). The regression lines of facial length *versus* the cranial length appeared homogeneous among types, but slopes showed statistically different values and, in all cases, allometric coefficients exceeding 1. This would be interpreted as a clear expression of hypomorphoses for toy rabbits (slope was lower than that for wilds), but hypermorphosis for meat animals (slope was higher than that for wilds). Wild rabbit, on the other hand, presented a development with a sudden stop, due to their lower body weight and hence shorter cephalic growth.

**Key words:** gerontomorphy, lagomorpha, *Oryctolagus cuniculus*, paedomorphy

## INTRODUCCIÓN

La alometría, en su sentido más amplio, describe cómo las características de los seres vivos cambian con el tamaño (Klingenberg, 2016). El término se refería originalmente a la relación de escala entre el tamaño de una parte del cuerpo y el tamaño total del cuerpo como un todo, representaba la medida en la que ambos crecen durante el desarrollo.

La relación curvilínea entre dos características biológicas se lineariza cuando los datos se transforman a una escala log-log:  $\log y = \alpha \log x + \log b$  (Weber, 1994) donde  $x$  es el tamaño del cuerpo,  $y$  es el tamaño del órgano,  $\log b$  es el intercepto de la línea en el eje  $y$ , y  $\alpha$  es la pendiente de la línea, también conocido como el coeficiente de alometría. Cuando la pendiente  $\alpha$  de esta línea es más pronunciada que 1 significa que para cualquier aumento de la unidad en tamaño de cuerpo hay un aumento proporcional más grande en tamaño para el carácter en cuestión, o sea, un ritmo de crecimiento más rápido que el resto del cuerpo, lo que recibe el nombre de alometría positiva o hiperalometría (Klingenberg, 2016; Anzai *et al.*, 2017). Cuando el órgano tiene una tasa de crecimiento menor que el cuerpo en conjunto,  $\alpha < 1$ , se llama alometría negativa o hipoalometría (Klingenberg, 2016; Anzai *et al.*, 2017). Cuando un órgano crece al mismo ritmo que el

resto del cuerpo,  $\alpha = 1$ , una condición llamada isometría, implica que tal órgano mantiene un tamaño constante proporcional (Klingenberg, 2016; Anzai *et al.*, 2017).

En general, el uso del método alométrico se ha divulgado en su utilización como una técnica para el estudio del crecimiento relativo, de dimorfismo sexual, hermafroditismo protándrico o reversión sexual, polimorfismo en machos, reconocimiento de formas locales y razas geográficas, dilucidamiento de problemas taxonómicos y genéticos y determinación de relaciones filogenéticas y de procesos adaptativos (Klingenberg y Froese, 1991; Cardini y Polly, 2013; Voje *et al.*, 2014). De hecho, se pueden describir relaciones alométricas para casi cualquier característica con diferentes medidas biológicas (France *et al.*, 1996).

En biología del desarrollo, la heterocronía abarca todos aquellos cambios en el ritmo de los procesos ontogenéticos que dan lugar a transformaciones de la forma y tamaño de los organismos (Rice, 1997). Al analizar los cambios en forma que están asociados al cambio en tamaño en individuos en crecimiento se describe una alometría ontogénica; es decir, mientras los individuos crecen y aumentan de tamaño, cambia la forma principalmente porque diferentes estructuras presentan distintos patrones de crecimiento (Denoël y Joly, 2000). La pedomorfosis consiste en el mantenimiento de

caracteres juveniles de las formas ancestrales en el estado adulto y puede afectar a órganos aislados o a la totalidad del organismo (Skulachev *et al.*, 2017). En muchos casos, estos caracteres juveniles son adquiridos a través de neotenia, la cual consiste en un retardo del desarrollo somático de uno o varios caracteres de modo que cuando la capacidad reproductiva es alcanzada el organismo aún retiene en esos caracteres la morfología de una fase juvenil (Skulachev *et al.*, 2017). Un ejemplo es el acortamiento del hocico en los perros y los caballos (Brooks *et al.*, 2010; Drake, 2011). Esta retención de las características juveniles morfológicas en el animal adulto doméstico es bien conocida en el proceso de la domesticación, aunque los mecanismos por los cuales se produce son aún poco comprendidos (Godfrey y Sutherland, 1996; Borgi y Cirulli, 2016).

Los animales domésticos –hemerotipos– han sido seleccionados en favor de un perfil juvenil de la cabeza, hocico corto y otros rasgos, o sea, una retención de aspectos llamativos de la morfología infantil con respecto a la especie considerada origen –agriotipo– (Borgi y Cirulli, 2013). Los cambios físicos también suelen relacionarse con cambios en el comportamiento (Sierra Alfranca, 2001; Künzel *et al.*, 2003).

En animales domésticos se han realizado pocos trabajos sobre crecimiento alométrico (Borgi y Cirulli, 2016; Geiger y Haussman, 2016; Özkadif y Eken, 2016; Parés-Casanova *et al.*, 2018). El objetivo del presente trabajo fue evaluar el dimorfismo en varios tipos de conejo a lo largo de su ontogenia, poniéndose a prueba la hipótesis nula de que para cada tipo no hay diferencias en sus trayectorias de alometría cefálica. Se considera que es la proporción longitud facial/longitud craneal la que puede indicar un posible proceso de pedomorfización, puesto que en el caso de retención de caracteres juveniles a nivel cefálico se detectaría un menor crecimiento relativo de la cara (Parés-Casanova *et al.*, 2018). En el presente estudio se comparan diversos hemerotipos –de

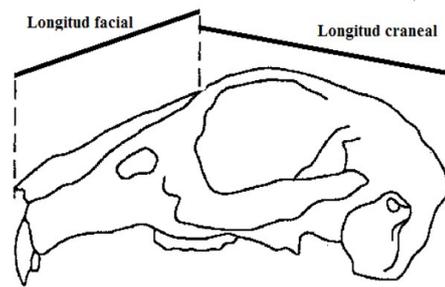


Figura 1. Esquema ilustrativo sobre los puntos de referencia para la medición de las dos longitudes de la cabeza de los conejos

compañía y de producción sarcopoiética– con su agriotipo, el conejo silvestre (*Oryctolagus cuniculus*) (Irving-Pease *et al.*, 2018).

## MATERIALES Y MÉTODOS

Se colectaron 291 cadáveres frescos de conejos de edades diversas, todos destetados. De ellos, 73 correspondían al tipo «belier» (de oreja caída, longitud de la oreja 85-160 mm,  $1.7 \pm 0.54$  kg de peso corporal), 112 al tipo «toy» (de oreja pequeña y erecta, longitud de la oreja 42-140 mm,  $1.3 \pm 0.37$  kg), 71 al tipo carnívor (neozelandeses, californianos y sus cruces,  $1.0 \pm 0.59$  kg), y los otros 35 correspondían al conejo silvestre ( $1.4 \pm 0.19$  kg). Se registró el sexo de los animales y se midieron las longitudes facial y craneal utilizando un pie de rey (Figura 1).

Los datos se introdujeron en una hoja de cálculo y posteriormente fueron exportados al software PAST (Hammer *et al.*, 2001) para realizar los análisis estadísticos. Las posibles diferencias entre tipos y sexos se analizaron con un NPMANOVA (*Non Parametric Multivariate ANalysis Of VAriance*) de dos vías, recurriendo a las correlaciones como medida de distancia. Se analizó la distribución normal con la prueba *W* de Shapiro-Wilk y la correlación  $r_s$  de Spearman entre ambas variables. Se compa-

Cuadro 1. Valores de las rectas de regresión para los tipos de conejo estudiados (73 “beliers”; 112 “toys”; 71 de tipo carnívoros; 35 conejos silvestres), utilizando el algoritmo RMA (*Reduced Major Axis*) e intersección 0. Datos de la regresión transformados logarítmicamente

Tipo de conejo	Inclinación ( $\alpha$ )	R	Valor p	Rango de longitud facial (mm)	Rango de longitud craneal (mm)
“Belier”	0.8030	0.789	<0.0001	27.2-47.3	68.3-106.4
Carne	0.8074	0.937	<0.0001	20.2-52.1	55.4-117.1
Silvestre	0.8032	0.762	<0.0001	30.4-42.5	79.3-94.2
“Toy”	0.7890	0.812	<0.0001	16.7-40.6	48.0-96.5

raron las rectas de regresión lineales con los valores transformados logarítmicamente, utilizando la variable «longitud craneal» como variable independiente. Así mismo, se establecieron los parámetros de las rectas para cada tipo, con los datos igualmente transformados logarítmicamente y utilizando el algoritmo RMA (*Reduced Major Axis*). La inclinación ( $\alpha$ ) permitió captar la relación entre la longitud facial y craneal entre tipos. Se estableció en un 5% el nivel de confianza. El intercepto  $b$  se estableció en 0, puesto que cada tipo presenta tamaños cefálicos muy dispares.

## RESULTADOS

La prueba NPMANOVA no reflejó diferencias estadísticamente significativas ni para tipos ( $p=0.280$ ) ni para sexos ( $p=0.280$ ), con lo que se procedió a los siguientes análisis independientemente del sexo. Las dos variables –longitudes craneal y facial– presentaron una distribución no normal ( $W<0.982$ ;  $p<0.001$ ), y altamente correlacionadas ( $r_s=0.776$ ;  $p<<0,0001$ ), por lo que se justificó la transformación logarítmica de los datos. Por tipos, las rectas de regresión aparecieron homogéneas entre ellas ( $F=2.40$ ,  $p=0.068$ ), pero con inclinaciones estadísti-

camente muy diferentes ( $p<0.001$ ) (Cuadro 1, Figura 2). En todos los casos se encontraron alometrías positivas y pendientes excediendo de 1 (Cuadro 2). Se observó igualmente que las trayectorias de los conejos «beliers» y carnívoros están extendidas con respecto del resto de tipos –«toys» y silvestres–, fruto del mayor tamaño de los primeros.

## DISCUSIÓN

El análisis de regresión simple indicó que en los tipos de conejo estudiados hay una gran proporción en el cambio de longitud relativa facial, debido a un crecimiento mayor de la cara respecto de la del cráneo a lo largo del periodo postnatal; dicho de otro modo, la proporción relativa de la cara no es constante con el desarrollo. Los resultados muestran diferentes formas heterocrónicas entre los tipos estudiados; o sea, diferentes cambios en la longitud facial asociados a los diferentes cambios en la longitud craneal.

Las diversas alometrías entre tipos indican diferencias sobre cambios de la longitud relativa de la cara con la longitud craneal, siendo este crecimiento facial es en todos los casos heterogéneo con alometría positiva ( $a>1$ ). La inclinación  $\alpha$  en los «toy» (0.789)

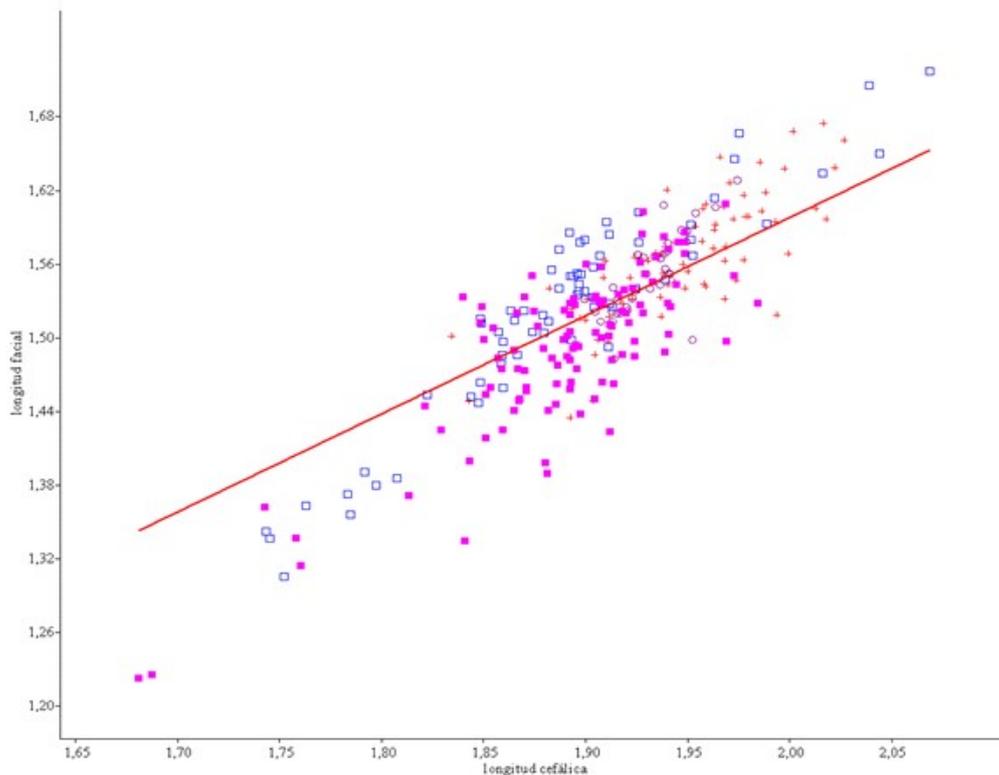


Figura 2. Distribución de los individuos y recta de regresión lineal para los 291 tipos de conejo estudiados (73 «beliers», cruces; 112 «toys», cuadrados rellenos; 71 de tipo carnice-ro, cuadrados vacíos; y 35 conejos silvestres, círculos vacíos). Datos transformados logarítmicamente. Las trayectorias de los conejos «beliers» y carnice-ros están extendidas con respecto del resto de tipos –«toys» y silvestres–, fruto del mayor tamaño de los primeros

aparece inferior a la establecida para el co-nejo silvestre (0,796), mas no así en los otros tipos de conejos. Esta «ralentización» implica un desarrollo somático más lento de la cabeza, dando lugar a la retención de caracte-rísticas juveniles. Se interpretaría ello, pues, como un fenómeno claro de pedomorfia (Waller *et al.*, 2013; Ivanovic *et al.*, 2014). Por otro lado, la inclinación de la recta en el caso de los carnice-ros (0.807) excede clara-mente a la del conejo silvestre, presentando además una extensión de su desarrollo (la relación longitud facial/longitud craneal se extiende a lo largo del crecimiento), producto de su selección para peso y, por ende, desa-

rollo rápido (Tuyttens *et al.*, 2005). Los sil-vestres, por su lado, presentan un desarrollo que cesa pronto, fruto de su menor peso cor-poral, y por ende, con una menor longitud craneal final.

## CONCLUSIONES

- Los hemerotipos del conejo se compor-tan de modo pedomórfico o geronto-mórfico en su ontogenia, en función de su aptitud y, por ende, del proceso de selección a la que han sido sometidos.

- Los conejos de compañía («toy») son claramente pedomórficos, mientras que los «Belier» aparecen claramente isomórficos. Los carniceros son gerontomórficos.

### Agradecimientos

Los autores agradecen a la empresa CUNIPIC por su amabilidad en ofrecernos los cadáveres pedidos de conejos «belier» y «toy», y al matadero Matilde Masana por proporcionar los de aptitud cárnica. Gracias a Jesús Nadal del Departament de Ciència Animal de la Universitat de Lleida se obtuvieron los conejos silvestres. María Cabello y Margalida Cladera fueron responsables de una parte del trabajo de la obtención de las cabezas.

### LITERATURA CITADA

1. **Anzai H, Oishi K, Kumagai H, Hosoi E, Nakanishi Y. 2017.** Interspecific comparison of allometry between body weight and chest girth in domestic bovids. Scientific Reports ID: 11949611. doi: 10.1038/s41598-017-04976-z
2. **Borgi M, Cirulli F. 2013.** Children's preferences for infantile features in dogs and cats. Human-Animal Interaction Bull 1(2): 1-15.
3. **Borgi M, Cirulli F. 2016.** Pet face: Mechanisms underlying human-animal relationships. Front Psychol. doi: 10.3389/fpsyg.2016.00298
4. **Brooks SA, Makvandi-Nejad S, Chu E, Allen JJ, Streeter C, Gu E, et al. 2010.** Morphological variation in the horse: defining complex traits of body size and shape. Anim Genet 41(Suppl 2): 159-165. doi: 10.1111/j.1365-2052.2010-02127.x
5. **Cardini A, Polly PD. 2013.** Larger mammals have longer faces because of size-related constraints on skull form. Nature Comm 4: 2458. doi: 10.1038/ncomms3458
6. **Denoël M, Joly P. 2000.** Neoteny and progenesis as two heterochronic processes involved in paedomorphosis in *Triturus alpestris* (Amphibia: Caudata). Proc Biol Sci 267: 1481-1485. doi: 10.1098/rspb.2000.1168
7. **Drake AG. 2011.** Dispelling dog dogma: An investigation of heterochrony in dogs using 3D geometric morphometric analysis of skull shape. Evol Dev 13: 204-213. doi: 10.1111/j.1525-142X.2011.00470.x
8. **France J, Dijkstra J, Dhanoa M. 1996.** Growth functions and their application in animal science. Annales de Zootechnie 45(Suppl 1): 165-174. doi: 10.1051/animres:19960637
9. **Geiger M, Haussman S. 2016.** Cranial suture closure in domestic dog breeds and its relationships to skull morphology. Anat Rec 299: 412-420. doi: 10.1002/ar.23313
10. **Godfrey LR, Sutherland MR. 1996.** Paradox of peramorphic paedomorphosis: heterochrony and human evolution. Am J Physical Anthropol 99: 17-42. doi: 10.1002/ajpa.1330990102
11. **Gould SJ. 1966.** Allometry and size in ontogeny and phylogeny. Bio RevCamb Philos Soc 41: 587-640. doi: 10.1111/j.1469-185X.1966.tb01624.x
12. **Hammer Ø, Harper DAT, Ryan PD. 2001.** PAST v. 2.17c. Palaeontologia Electrónica 4(1): 1-229.
13. **Irving-Pease EK, Frantz LAF, Sykes N, Callou C, Larson G. 2018.** Rabbits and the specious origins of domestication. Trends Ecol Evol 33: 149-152. doi: 10.1016/j.tree.2017.12.009
14. **Ivanovic A, Cvijanovic M, Denoël M, Slijepcevic M, Kalezić ML. 2014.** Facultative paedomorphosis and the pattern of intra- and interspecific variation in cranial skeleton: lessons from European newts (*Ichthyosaura alpestris* and *Lissotriton vulgaris*). Zoomorphology 133: 99-109. doi: 10.1007/s00435-013-0202-7

15. **Klingenberg CP. 2016.** Size, shape, and form: concepts of allometry in geometric morphometrics. *Dev Genes Evol* 226: 113-137. doi: 10.1007/s00427-016-0539-2
16. **Klingenberg CP, Froese R. 1991.** A multivariate comparison of allometric growth patterns. *Systematic Biol* 40: 410-419. Doi: 10.1093/sysbio/40.4.410
17. **Künzel W, Breit S, Oppel M. 2003.** Morphometric investigations of breed-specific features in feline skulls and considerations on their functional implications. *Anat Histol Embryol* 32: 218-223. doi: 10.1046/j.1439-0264.2003.-00448.x
18. **Özkadif S, Eken E. 2016.** Craniometric measurements of New Zealand rabbits skull from three-dimensional reconstruction images. *J Anim Vet Sci* 2: 9-14.
19. **Parés-Casanova PM, Sofiane K, Medina A. 2018.** Diferente desarrollo cefálico según tipo de conejo. *Rev Cienc Vet* 36(2): 15-21. doi: 10.15359/rcv.36-2.2
20. **Rice SH. 1997.** The analysis of ontogenetic trajectories: When a change in size or shape is not heterochrony. *Proc Natl Acad Sci USA* 94: 907-912. doi: 10.1073/pnas.94.3.907
21. **Sierra Alfranca I. 2001.** El concepto de raza: evolución y realidad. *Arch Zootec* 50: 547-564.
22. **Skulachev VP, Holtze S, Vyssokikh MY, Bakeeva LE, Skulachev MV, Markov AV, et al. 2017.** Neoteny, prolongation of youth: from naked mole rats to «naked apes» (humans). *Physiol Rev* 97: 699-720. doi: 10.1152/physrev.00040.2015
23. **Tuytens FAM, Maertens L, Van Poucke E, Van Nuffel A, Debeuckelaere S, Creve J, Lens L. 2005.** Measuring fluctuating asymmetry in fattening rabbits: a valid indicator of performance and housing quality? *J Anim Sci* 83: 2645-2652.
24. **Voje KL, Hansen TF, Egset CK, Bolstad GH, Pélabon C. 2014.** Allometric constraints and the evolution of allometry. *Evolution* 68: 866-885. doi: 10.1111/evo.12312
25. **Waller BM, Peirce K, Caeiro CC, Scheider L, Burrows AM, McCune S, Kaminski J. 2013.** Paedomorphic facial expressions give dogs a selective advantage. *PLoS One* 8(12). doi: 10.1371/journal.pone.0082686
26. **Weber LI. 1994.** Determinación de dimorfismo y talla de madurez sexual mediante la ecuación alométrica en una población de *Cancer plebejus* Poepfig, 1836 (Decapoda, Brachyura) del sur de Chile. *Cah Biol Mar* 35: 177-192.