

MUNIBE (Ciencias Naturales)	38	99-107	SAN SEBASTIAN	1986	ISSN 0027 - 3414
-----------------------------	----	--------	---------------	------	------------------

Recibido: 13 - 5 - 85

Modelos generales de crecimiento: su aplicación al crecimiento postnatal del peso de diversos elementos óseos en corderos

R. GARCIA-GONZALEZ*

RESUMEN

En el presente trabajo se estudia la evolución del peso de diversos componentes óseos del esqueleto de corderos, desde el nacimiento hasta la madurez. Se pone de manifiesto que los elementos relativos al tronco son los que experimentan una mayor intensidad de crecimiento durante el período postnatal, contrariamente a los elementos de las extremidades, que son de desarrollo precoz. El peso del cráneo muestra una evolución característica, que parece relacionada con un desfase entre el crecimiento del neurocráneo y del esplanocráneo. Por otra parte, el peso de los componentes del esqueleto se analizan desde dos puntos de vista: curvas generales de crecimiento y análisis alométrico, en orden a establecer posibles relaciones entre ambos modelos generales.

SUMMARY

«General patterns of growth: its application to postnatal growth in the weight of some osseous elements in sheep». In the present work, ontogenic evolution of the weight of some skeletal elements of sheep, from neonate to adult, are reported. Greatest growth intensity was observed in the elements related to the trunk, contrary to this the elements of the extremities are precocially developed. The skull weight exhibits a characteristic evolution that appears to be related to differential growth rates of the braincase and facial skull. The weights of skeletal components were also analysed from two different points of view: general growth curves and allometric functions; in order to try and establish relations between these two general patterns.

INTRODUCCION

Los intentos de encontrar modelos matemáticos ajustables a variables en crecimiento, han sido muy numerosos y se han sucedido en el transcurso del tiempo con mayor o menor fortuna (CASTRILLO, 1975). La dificultad de establecer un modelo de tipo general se debe a la complicación de los procesos que intervienen en el crecimiento y a su variación a distintos niveles: interespecífico, poblacional e individual.

Particularmente interesante parece el punto de vista de HAMMOND (1932 y 1966), en relación con dichos procesos. Según este autor, cuando un organismo crece se operan en él dos tipos de fenómenos: a) el incremento en peso y volumen en el transcurso del tiempo, y b) la modificación de las proporciones de las diversas regiones morfológicas, órganos y sistemas, hasta que se accede al estado adulto o estable.

La cuantificación de estos fenómenos puede hacerse a partir de dos tipos de modelos, que von BERTALANFFY (1968) considera dentro de la categoría de sistemas generales.

Así, las relaciones entre el incremento de una dimensión en función del tiempo, pueden expresarse mediante las curvas generales de crecimiento. Como es sabido, estas curvas tienen una forma de tipo sigmoideo cuando el incremento de la dimensión se manifiesta en términos absolutos (Fig. 3A), y se conoce generalmente como función logística (BATSCHLET, 1978). Precisamente BERTALANFFY ha desarrollado modelos de este tipo (curvas de crecimiento de Bertalanffy), aplicables sólo al período postnatal, cuya utilización es frecuente en investigaciones pesqueras (LOPEZ VEIGA, 1979; GUERRA, 1979). Se han aplicado también satisfactoriamente al crecimiento de dimensiones ponderales y lineales en los mamíferos (KINGSLEY, 1979 GARCIA-GONZALEZ, en prensa).

Respecto al segundo tipo de procesos (modificación de las proporciones corporales), son el resultado del crecimiento desigual o relativo de las diferentes partes del organismo, y para su cuantificación el modelo más idóneo empleado es el alométrico.

* Instituto Pirenaico de Ecología.
Apdo. 64. Jaca (Huesca)

Este modelo se basa en el principio de que la velocidad de crecimiento relativa entre dos variables que crecen, se mantiene constante. Ello permite relacionar ambas variables mediante una ecuación sencilla de tipo potencial, que mediante una transformación logarítmica se convierte en una recta cuya pendiente es el coeficiente de alometría. Ha sido utilizado ampliamente en numerosas disciplinas: fisiología, morfogénesis, evolución, etc. (GOULD, 1966).

En el presente trabajo se pretende, por un lado, describir las características ontogénicas del peso de determinados elementos óseos de los corderos, desde el nacimiento hasta que prácticamente alcanzan la madurez. Por otro, analizar el mismo conjunto de datos (variables osteométricas), desde el doble aspecto mencionado, es decir, utilizando las curvas generales de crecimiento (a partir de un método gráfico asimilable) y el análisis alométrico, en orden a establecer posibles relaciones entre ambos.

MATERIAL Y METODOS

Se ha dispuesto de una serie de 31 esqueletos (1) pertenecientes a corderos sacrificados en distintos estadios del crecimiento, y criados en las mismas condiciones ambientales y alimentarias. Las edades de sacrificio fueron: 0, 10, 20, y 30 días; 2, 3, 4, 5, 6, 8, 10 y 12 meses. A cada una de estas edades se sacrificó una pareja de animales (macho y hembra), disponiéndose además de 3 esqueletos de edades comprendidas entre los 0-10 días. Dentro de esta serie se incluyen también 4 animales adultos (2 machos y 2 hembras). Para más detalles acerca de las características y condiciones de crianza de los animales utilizados, puede consultarse GARCIA-GONZALEZ (1981a y en prensa).

En cada uno de estos esqueletos se tomaron los pesos de diversos elementos óseos. Las partes que se pesaron, así como los valores obtenidos figuran en la Tabla 1. Como puede verse, en primer lugar se ha considerado los tres grandes componentes del esqueleto; cabeza, esqueleto axial y esqueleto apendicular. De la cabeza se ha separado la mandíbula y el cráneo sin mandíbula; del tronco, los distintos tipos de vértebras, las costillas y el esternón; y de las extremidades, se han pesado las anteriores y las posteriores y de estas últimas la pelvis.

RESULTADOS

La evolución de las proporciones de los tres grandes elementos del esqueleto (cabeza, tronco y extremidades) respecto al total, se ha representado en forma de histograma en la Figura 1. Destaca especialmente las diferencias que presentan los animales con cuernos en la distribución del peso de su esqueleto. Como puede verse la cabeza puede pesar 3 ó 4 veces más de lo que pesa en los mochos, y como consecuencia de ello, el peso del tronco y extremidades es proporcionalmente menor que en los animales sin cuernos (2).

El desarrollo de los cuernos representa una parte relativamente importante del crecimiento total, en sus fases más tardías. Esto es especialmente claro en las formas salvajes. Así BLOOD et al. (1970) observan en el muflón americano, que cerca de la tercera parte de la ganancia en peso después de los 3,5 años, puede atribuirse al crecimiento de los cuernos y del cráneo.

Las peculiares proporciones de los animales con cuernos, son el motivo de que hayan sido excluidos en los cálculos del análisis alométrico que comentaré a continuación.

Cada una de las variables que se indican en la Tabla 1 se ha relacionado alométricamente con el peso del esqueleto. Se ha comprobado (GARCIA-GONZALEZ, en prensa) que esta variable de referencia es isométrica con el peso vivo vacío (3), y con la longitud del tronco (escapulo-isquial). El peso del contenido mineral del cuerpo (cenizas), también es isométrico con el peso vivo vacío (CASTRILLO, 1975; ROBBINS et al. 1974).

Los resultados de las regresiones para los pesos de los distintos elementos óseos, se expresan en la Tabla 2. En la Fig. 2 se han representado las rectas alométricas de los 3 componentes óseos principales.

DISCUSION

Tanto los coeficientes de alometría (Tabla 2), como la evolución porcentual (Fig. 1), permiten rea-

(2) El porcentaje del peso de la cabeza de los machos cornudos (Fig. 1), debería ir en aumento, al avanzar la edad. Si en nuestro caso no sucede así, es por circunstancias ajenas a su verdadera evolución: el cráneo del macho de 10 meses se quemó accidentalmente con sosa, y el adulto con cuernos los tenía cortados en unas 2/3 partes. Este último animal reparte el peso de su esqueleto en tres partes iguales, pesando lo mismo la cabeza, tronco y extremidades. Si este individuo, hubiese tenido los cuernos completos, posiblemente el peso de su cabeza habría alcanzado la mitad del total del esqueleto.

(1) Pueden considerarse a todos los efectos como sustancia mineral.

(3) Peso total del animal antes del sacrificio descontando el contenido del tracto digestivo.

Indiv. n°	200b	200a	103	104	2 $\frac{1}{3}$ b	2 $\frac{1}{3}$ a	1 $\frac{1}{3}$	2 $\frac{2}{3}$	1 $\frac{2}{3}$	21	11	22	12	23	13
Cráneo	9,1	13,7	27,6	23,6	23,1	38	34	51	49	55	67	86	105	83	123
Mandíbula	3,4	4,7	9,6	8,6	7,8	12	11,5	16,5	14	20	20	31	31	37	43
Tt Cráneo	12,6	18,4	37,2	32,2	30,9	50	45,5	67,5	63	75	87	117	136	120	166
V Cervicales	3,7	4,6	9,7	8,2	7,6	13,5	16	26	24	29	32	44	57	45	63
V Torácicas	3,9	4,4	8,8	8,7	7,2	13	16	24	24	28	32	43	54	42	56
V Lumbares	2,4	3,5	7,3	5,4	5,7	10	11	23	17	26	26	35	47	36	49
Sac + Cocc	1,0	1,1	2,3	3,0	2,7	4	6	7	10	11,5	13	20	22	20	30
Tt Vértebr	11,0	13,6	28,1	25,3	23,2	40,5	49	80	75	94,5	103	142	180	143	198
Costillas	3,7	5,5	11,3	9,2	10,6	17	17	33	29	40	41	61	61	68	93
Esternón	0,4	0,5	1,2	1,4	0,9	2	3	4,5	6	4	6	9	11	10	14
Tt Esq Axil	15,1	19,6	40,6	35,9	34,7	59,5	69	117,5	110	183,5	150	212	252	221	305
Mm Ant	13,7	21,3	46,8	36,9	38,9	70	66	100	107	119	155	184	198	182	242
Coxal	1,6	3,1	6,4	5,2	5,8	11	10	18	16,5	21	24	33	39	35	53
Mm Post	14,8	23,7	51,0	41,7	43,8	79	72	110	116	130	176	209	219	218	284
Tt Mm Post	16,4	26,8	57,4	46,9	49,6	90	82	128	132,5	151	200	242	258	253	337
Tt Esq Apend	30,1	48,1	104,2	83,8	88,5	160	148	228	239,5	270	355	426	456	435	579
Suma Total	57,8	86,1	182,0	151,9	154,1	269,5	262,5	413	412,5	483,5	592	755	844	766	1050
Tt Esqueleto	58	87	182	152	154	271,5	259	412	412	484	597	753	834	755	1053

Indiv n°	24	14*	25	15	26	16	28	18*	210	110*	212	112	01	02	M1	M2*
Cráneo	111	261	120	171	176	247	205	998	232	1080	207	308	279	220	406	1089
Mandíbula	47	53	51	58	67	85	91	110	96	104	88	121	146	110	132	163
Tt Cráneo	158	314	171	229	243	332	269	1108	328	1184	295	429	425	330	538	1252
V Cervicales	55	95	66	86	100	154	124	212	132	268	111	190	140	123	279	357
V Torácicas	52	76	65	76	89	130	116	156	120	203	101	164	133	116	242	242
V Lumbares	51	66	65	74	84	119	98	118	98	157	86	151	113	96	159	151
Sac + Cocc	21	34	29	30	37	50	50	54	54	70	49	61	43	35	89	75
Tt Vértebr	179	271	225	266	310	453	388	540	404	698	347	566	429	370	769	825
Costillas	95	128	115	138	149	194	203	248	194	312	211	305	252	212	468	455
Esternón	12	19	17	13	18	29	27	30	31	45	25	47	31	31	57	48
Tt Esq Axil	286	418	357	417	477	676	618	818	629	1055	583	918	712	613	1294	1328
Mm Ant	220	303	267	327	342	445	397	465	391	585	357	484	457	368	550	580
Coxal	48	72	59	70	85	114	105	112	106	141	90	144	126	102	153	152
Mm Post	252	358	300	373	392	512	440	499	451	627	387	553	479	376	506	555
Tt Mm Post	300	430	359	443	477	626	545	611	557	768	477	697	605	478	659	707
Tt Esq Apend	520	733	626	770	819	1071	942	1076	948	1353	834	1181	1062	846	1209	1287
Suma Total	964	1465	1154	1416	1539	2079	1856	3002	1905	3592	1712	2528	2199	1789	3041	3867
Tt Esqueleto	968	1473	1150	1420	1539	2070	1854	2993	1904	3580	1711	2529	2206	1788	3042	3870

Tabla 1. Pesos (en gr) de los diversos elementos óseos de cada individuo. * animales con cuernos.

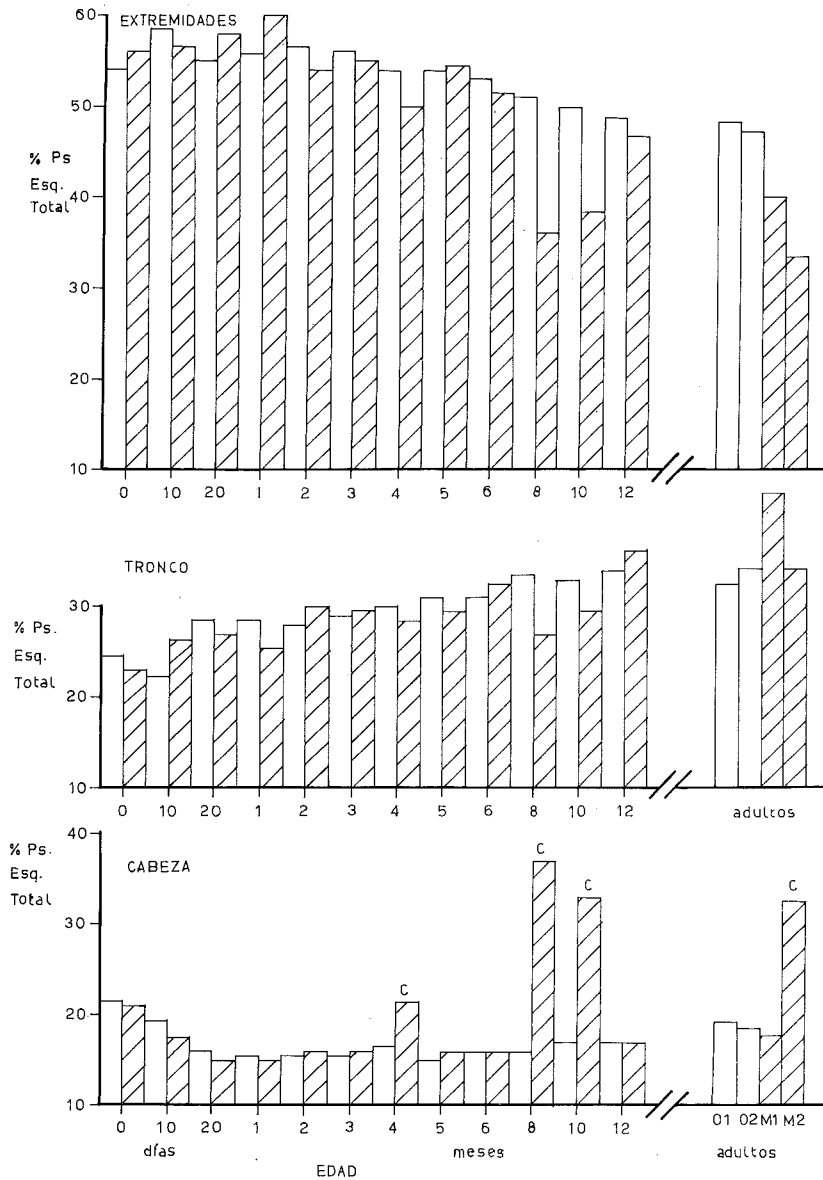


Fig. 1. Evolución del peso de los principales componentes del esqueleto con la edad. Rayado: machos. Blanco: hembras. C: animales cornudos.

lizar ciertas observaciones, que pueden resumirse de la siguiente forma:

Por lo que se refiere a los tres grandes componentes del esqueleto: cráneo, esqueleto apendicular y axial, sus coeficientes alométricos revelan, que este último tiene un crecimiento diferencial positivo, mientras que los otros dos lo tienen negativo. Es decir, desde el punto de vista del esqueleto, durante el período postnatal el desarrollo mayor corresponde al tronco, mientras que las extremidades y la cabeza se reducen proporcionalmente.

Estos dos últimos elementos tienen pendientes negativas y muy similares ($m = 0,945$ y $0,950$ res-

pectivamente); sin embargo su evolución particular durante el primer año de vida es totalmente distinta.

En efecto, tal como puede verse en las rectas de regresión (Fig. 2) el peso de las extremidades tiene un crecimiento uniforme, mientras que el cráneo presenta un cambio de pendiente entre los 20 y 30 días. El primer tramo es de alometría negativa ($m = 0,832$) y el segundo de alometría positiva ($m = 1,096$). Ambas rectas son significativamente distintas entre sí ($F = 45,6 + + +$; SOKAL & ROHLF, 1979 p. 501).

Esto significa que a pesar de que ambas variables presentan un crecimiento global negativo y si-

milar, las extremidades decrecen proporcionalmente en peso uniformemente, mientras que el cráneo hasta los 20 días disminuye rápidamente (al menos más que el esqueleto apendicular), y después aumenta de peso a un ritmo mayor que el resto del esqueleto.

Esta característica del crecimiento craneal se reconoce también en la evolución de las proporciones con la edad, como se observa en la Fig. 1, y además nos proporciona un nexo de unión que nos permite enlazar el crecimiento alométrico con las curvas generales de crecimiento.

Como se ha dicho en la introducción, el crecimiento de una magnitud determinada en relación al tiempo, sigue una curva de tipo sigmoideo, como la representada en la Fig. 3 (A). Este tipo de curvas presenta un punto de inflexión (círculo en la figura) a partir del cual la velocidad de crecimiento disminuye. Otra forma de representar la velocidad de crecimiento es mediante la curva aritmética (Fig. 3 B) en la cual se expresa el incremento de magnitud por unidad de tiempo en relación con la edad. En este caso el punto de inflexión anterior (máxima velocidad de crecimiento), coincide con el máximo de esta curva.

Normalmente se admite que el nacimiento ocurre aproximadamente cerca del punto de inflexión (SIMPSON & ROE, 1939, pag. 353), sin embargo varía según la magnitud y la especie animal de que se trate. En el caso que nos ocupa, el desarrollo de los tres componentes del peso del esqueleto, se encuentran en una fase distinta, de todo el proceso global, en el momento de nacer (en las curvas A y B se ha representado por medio de un asterisco). Es como si el nacimiento ocurriese en momentos distintos según la variable que consideremos.

Las curvas C y D de la Fig. 3 tratan de representar de una forma idealizada la posible evolución de los tres componentes principales del esqueleto, y se han intuido a partir de la analogía existente entre la curva C de la Fig. 3 y la Fig. 1 de la evolución porcentual (4). Dicha analogía obedece a que, cuando la velocidad ($\frac{\Delta P}{\Delta t}$) de la variable crece, se produce un aumento proporcional de la variable respecto al total. Cuando la velocidad disminuye, la propor-

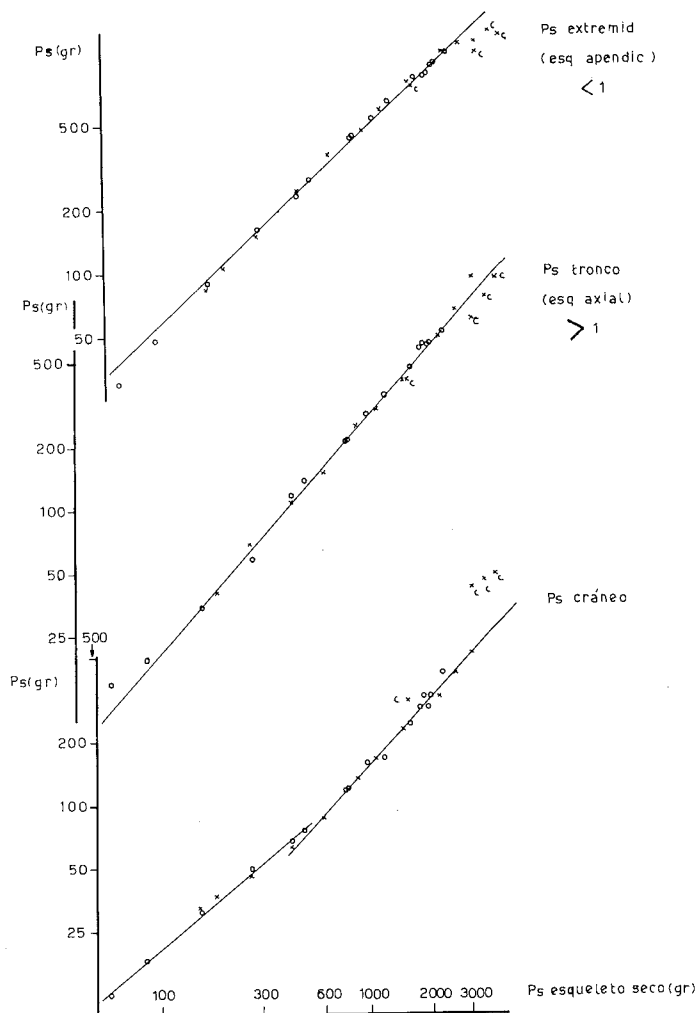


Fig. 2. Rectas de regresión entre el peso total del esqueleto seco y sus componentes principales. Escala logarítmica; c = animales con cuernos.

ción disminuye también. Las edades en las que se ha situado los puntos de inflexión deben considerarse pues sólo como indicativas.

Tanto en la curva C (Fig. 3) como en la Fig. 1 se observa, que el peso del esqueleto de las extremidades se encuentra en la fase creciente en el momento de nacer, sin embargo muy pronto (20 días aproximadamente) alcanza su velocidad máxima y su peso empieza a decrecer proporcionalmente hasta llegar al estado adulto (asintótico). El punto de inflexión está tan próximo al nacimiento que su crecimiento alométrico es negativo y no presenta cambios de pendiente.

La situación del peso del esqueleto axial es completamente distinta. En el momento de nacer está

(4) El establecimiento de las curvas de crecimiento reales requeriría dos condiciones: a) un aumento considerable del número de datos para cada clase de edad; b) el ajuste de una función logística, que determinase también donde debe situarse el punto de inflexión. Las curvas de Bertalanffy no serían adecuadas, ya que en este modelo viene fijado ya el punto de inflexión (1/3 del valor asintótico). SAGER (1979) propone una función generalizada menos rígida en cuanto al punto de inflexión, aunque tiene el inconveniente de la determinación de un nuevo parámetro.

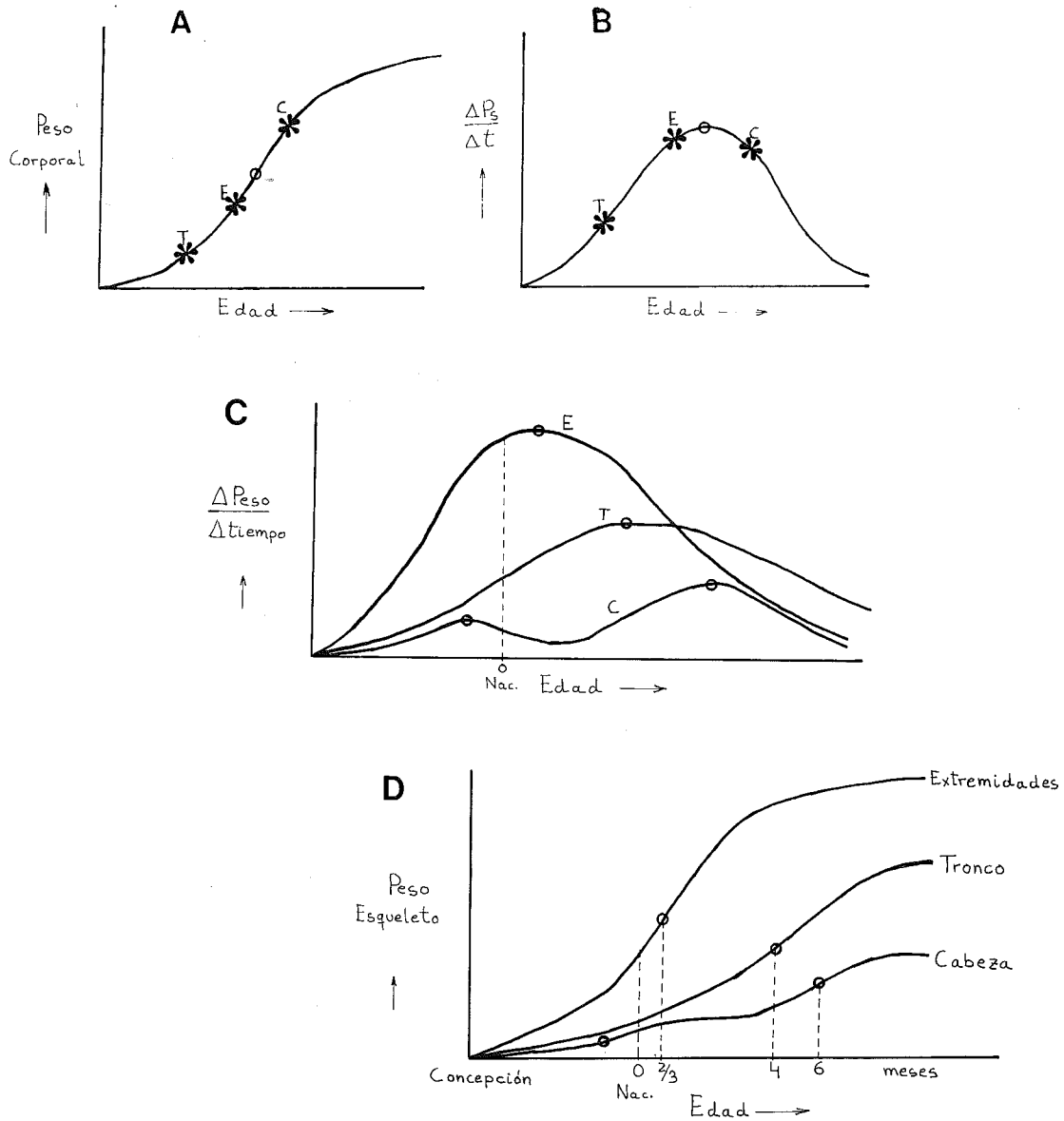


Fig. 3. Representación idealizada de las curvas de crecimiento de las distintas partes del esqueleto: extremidades (E), tronco (T) y cabeza (C). Los círculos (o) indican los puntos de máxima velocidad de crecimiento. Los asteriscos (*) la situación, respecto al crecimiento global, en que se encuentra una magnitud determinada (E,T,C) al nacimiento (o cuando su velocidad de crecimiento es máxima).

poco desarrollado, por eso su aumento relativo es creciente, y lo sigue haciendo hasta que alcanza su punto de inflexión (4 meses posiblemente, Fig. 3, D). Por esta razón tiene alometría positiva, lo cual indica que se trata de una magnitud poco precoz y de desarrollo tardío.

La evolución del peso del cráneo es distinta de las anteriores ya que parece pasar por dos máximos en su velocidad. Durante el período prenatal alcanza un máximo (Fig. 3, C), por eso al nacimiento se encuentra en la fase decreciente (Fig. 1), y por esta misma razón hasta los 20 días su crecimiento dife-

rencial es negativo (alometría negativa). Sin embargo a partir de ese momento vuelve a incrementar su velocidad, hasta alcanzar un máximo más alto (situado posiblemente alrededor de los 6 meses), presentando entonces crecimiento diferencial positivo respecto al peso total del esqueleto.

La evolución del peso del cráneo se refiere a los animales sin cuernos, ya que en el caso de los cornudos, la situación cambia. La diferencia esencial consiste en que la pendiente del segundo tramo es mucho más alta (alometría fuertemente positiva), con lo cual el valor final o asintótico se situaría mu-

Variable	n	r	m	log b	$S^2_{y.x}$	S_m	t_1	niv. sign.
Cráneo	28	0,9937	0,9288	-0,6933	0,002511	0,0205	3,5	++
Mandíbula	28	0,9873	0,9740	-1,2649	0,005657	0,0307	0,8	n.s.
Total cráneo	28	0,9948	0,9450	-0,6048	0,002150	0,0189	2,9	++
Vert cervicales	28	0,9965	1,0837	-1,4481	0,001909	0,0178	4,7	+++
Vert torácicas	28	0,9958	1,0463	-1,3705	0,002149	0,0189	2,4	+
Vert lumbares	28	0,9968	1,1068	-1,6243	0,001801	0,0424	2,5	+
Sacro y coccig.	28	0,9911	1,1457	-2,0738	0,005451	0,0302	4,8	+++
Total vértebras	28	0,9976	1,0843	-0,9619	0,001328	0,0149	5,7	+++
Costillas	28	0,9960	1,2043	-1,6454	0,002695	0,0212	9,6	+++
Esternón	28	0,9916	1,2570	-2,6710	0,006232	0,0322	8,0	+++
Total esq. axil	28	0,9978	1,1268	-0,9005	0,001293	0,0147	8,6	+++
Miembro ant.	28	0,9981	0,9320	-0,4462	0,000777	0,0114	6,0	+++
Coxal	28	0,9990	1,1641	-1,8075	0,000620	0,0102	16,1	+++
Miembro post.	28	0,9956	0,9273	-0,3871	0,001765	0,0172	4,2	+++
Total miemb. post	28	0,9972	0,9633	-0,4157	0,001196	0,0141	2,6	+
Total esq. apend.	28	0,9978	0,9498	-0,1318	0,000933	0,0125	4,0	+++

Tabla 2. Parámetros más importantes de las regresiones entre los pesos de diversas partes del esqueleto y el peso total del mismo. Se han excluido los datos de los animales con cuernos. n=número de datos, r=coeficiente de correlación, m=coeficiente de alometría, log b=intersección con el eje de ordenadas, $S^2_{y.x}$ = varianza residual, S_m = error de la pendiente, t_1 = valor del test para la isometría ($t_1 = m-1/S_m$), nivel de significación alcanzado por el test de t: + = $p \leq 0,05$; ++ = $p \leq 0,01$; +++ = $p \leq 0,001$; n.s. = no significativo.

cho más arriba en la curva D (Fig. 3), por encima del de las extremidades.

Este peculiar desarrollo del cráneo, parece atribuible al distinto comportamiento ontogénico del neurocráneo y del esplanocráneo. El rápido crecimiento del encéfalo durante el período prenatal, especialmente en los Artiodáctilos (nidífugos), impone la construcción de una envoltura ósea mínima que lo proteja durante los primeros estadios del nacimiento. Por esta razón los corderos muy jóvenes (y en general casi todos los mamíferos) ofrecen una braquicefalia considerable. La necesidad del desarrollo rápido de las funciones masticadoras y olfativas se traducen (tras una fase chupadora) en un fuerte crecimiento de la parte facial del cráneo lo cual produce el cambio de pendiente (alometría positiva).

Tampoco debe descartarse la influencia del crecimiento en espesor de la caja craneana, para explicar este cambio de pendiente. El crecimiento en grosor de la pared ósea es el más intenso de entre todas las magnitudes longitudinales del cráneo (GARCIA-

GONZALEZ, 1981a). Más tarde el desarrollo de los cuernos impone otro cambio positivo en el ritmo de crecimiento. Así pues el desarrollo del peso del cráneo se realizaría en varias fases, por medio de cambios adecuados en su crecimiento alométrico, y estos cambios se traducen también en la evolución característica de varias dimensiones longitudinales. (5).

Resumiendo, puede sugerirse la hipótesis de que, cuando tomamos una variable de referencia totalizadora, como el peso corporal (o alguna isométrica con ella, como el peso total del esqueleto), el crecimiento alométrico postnatal de las variables que se comparan, están relacionadas con la fase del desarrollo global en que se encuentran dichas variables en el momento de nacer.

Así, aquellas variables de desarrollo tardío, como el peso del esqueleto axial, cuya tasa de crecimiento

(5) Por ejemplo: baja intensidad de crecimiento en las longitudes relacionadas con el neurocráneo, y alta en las del esplanocráneo.

to es creciente al nacimiento, y cuyo punto de máxima velocidad de crecimiento se sitúa en una edad avanzada, presentarán alometría positiva.

Las variables con tasa de crecimiento decreciente durante el período postnatal, presentarían alometría negativa, como es el caso de las extremidades; (el haber situado el punto de máxima velocidad de crecimiento a los 20 días es un tanto arbitrario, y debería comprobarse realmente —ver nota (4) a pie de página—, para verificar la hipótesis).

El peso del cráneo se encuentra con velocidad decreciente al nacer, y por eso presenta alometría negativa en el primer tramo de su desarrollo postnatal. Sin embargo, poco después su velocidad vuelve a ascender, posiblemente a causa del desarrollo del esplanocráneo, cambiando de signo la alometría, en una segunda fase.

Volviendo a los resultados del análisis alométrico (Tabla 2), comentaré brevemente las características del crecimiento del resto de las variables.

Por lo que se refiere al cráneo, tanto la mandíbula como el resto del cráneo presentan por separado el cambio de pendiente que se ha descrito, aunque en el caso de la mandíbula es más acusado. (En ambas variables las pendientes de los tramos son significativamente distintas). Así, la mandíbula presenta dos rectas con cambio alrededor de los 20 días; la primera de alometría negativa ($m = 0,758$) y la segunda positiva ($m = 1,169$). Lo mismo sucede con el resto del cráneo, aunque las pendientes están más próximas a la isometría ($m = 0,842$ y $m = 1,068$). Por esta razón el crecimiento *global* de la mandíbula es el único isométrico de la Tabla 2. El aumento de la pendiente de la mandíbula en su segundo tramo podría atribuirse al desarrollo de los molares.

Por lo que se refiere al esqueleto axial, el elemento que tiene mayor intensidad de crecimiento es el esternón, seguido de las costillas. Las vértebras parecen presentar un gradiente antero-posterior, que está en consonancia con la teoría de las «ondas de crecimiento» de Hammond (6), (HAMMOND, 1966; GARCIA-GONZALEZ, 1981b). Serían excepción las cervicales, que posiblemente condicionan su desarrollo al incremento tardío del peso del cráneo.

Respecto al esqueleto apendicular, puede decirse que su alometría es negativa al considerarlo glo-

balmente ($m = 0,950$), como se ha comentado antes; siendo ligeramente mayor el crecimiento en peso del esqueleto de las extremidades posteriores ($m = 0,963$) respecto a las anteriores ($m = 0,932$) (no hay diferencias significativas, $F = 0,05$). Sin embargo en los miembros traseros existen elementos que presentan alometría positiva como la pelvis ($m = 1,164$), tal vez debido a su proximidad con la región de desarrollo tardío en el sentido de HAMMOND (lumbares y sacro). De esta manera, si descontamos el hueso coxal de las extremidades posteriores, estas presentan un crecimiento menor ($m = 0,927$) que las anteriores, aunque las diferencias son prácticamente despreciables.

CONCLUSIONES

a) El crecimiento alométrico del peso de diversas partes del esqueleto en los corderos, revela que durante el período postnatal, los elementos con mayor intensidad de crecimiento son los relativos al esqueleto axial (alometría positiva). Mientras que los de menor intensidad de crecimiento (alometría negativa) son los referentes al cráneo y extremidades, los cuales se desarrollan más tempranamente durante el período prenatal.

b) El peso del cráneo presenta un crecimiento particular, que se traduce en un desarrollo precoz del neurocráneo (principalmente prenatal), seguido de un desarrollo tardío del esplanocráneo (postnatal). Estas diferencias en el desarrollo se ponen de manifiesto por medio del cambio de pendiente de su recta alométrica, que cambia significativamente de alometría (primero negativa y luego positiva).

c) Se sugiere la hipótesis de que el crecimiento alométrico se relacionaría con las curvas generales de crecimiento, según la situación del punto de máxima velocidad de crecimiento en el momento de nacer. Si dicho punto se encuentra adelantado respecto a la variable de referencia la alometría resultará negativa; si está más retrasado, positiva; y si son aproximadamente coincidentes en el tiempo, serán isométricas.

BIBLIOGRAFIA:

BATSCHLET, E.

1978. *Matemáticas básicas para biocientíficos*. 645 pp. Ed. Dossat. Madrid.

BERTALANFFY, L. von,

1968. *General System Theory*. 311 pp. Allen Lane, The Penguin Press. London.

(6) «En general puede apreciarse una onda de crecimiento que empieza en la cabeza y se extiende a lo largo del tronco, y ondas secundarias que se inician en las extremidades y ascienden por el cuerpo, encontrándose ambas en unión de la región del lomo con la última costilla, región que es la de más lento desarrollo», (HAMMOND, 1966, p. 32). Debe asociarse a lo que Hammond se refiere a «lento desarrollo» en el sentido de crecimiento más tardío, y por tanto menos precoz, y por lo tanto con coeficiente alométrico más alto.

- BLOOD, D.A., FLOOK, D.R. & WISHART, W.D.
 1980. Weights and growth of Rocky Mountain Bighorn sheep in Western Alberta. *J. Wildl. Manage.* 34: 451 - 455. Bethesda.
- CASTRILLO, O.
 1975. La composición corporal de los corderos de raza Churra y su evolución en el transcurso del crecimiento. *Anal. Fac. Vet. León.* 21: 205 - 279. León.
- GARCIA-GONZALEZ, R.
 1981a. Crecimiento del esqueleto en corderos de raza Rasa Aragonesa ecotipo Ansotano. I. Cráneo. *P. Cent. pir. Biol. exp.* 12: 101 - 123. Jaca.
- GARCIA-GONZALEZ, R.
 1981b. Crecimiento del esqueleto en corderos de raza Rasa Aragonesa ecotipo Ansotano. III. Esqueleto axial: crecimiento alométrico; variación y anomalías vertebrales. *P. Cent. pir. Biol. exp.* 12: 143 - 154. Jaca.
- GARCIA-GONZALEZ, R.
 En prensa. Estudio del crecimiento postnatal en corderos de raza Rasa Aragonesa ecotipo Ansotano. *Monografía Inst. Estudios Altoaragoneses*, n.º 10. Huesca.
- GOULD, S.J.
 1966. Allometry and size in ontogeny and phylogeny. *Biological Reviews*, 41 (4): 587 - 640. London.
- GUERRA, A.
 1979. Fitting a von Bertalanffy expression to *Octopus vulgaris* growth. *Inv. Pesq.* 43 (1): 319 - 326. Barcelona.
- HAMMOND, J.
 1932. *Growth and the Development of Mutton Qualities in the sheep.* 595 pp. Oliver & Boyd. London.
- HAMMOND, J.
 1966. *Principios de explotación animal.* 363 pp. Ed. Acribia. Zaragoza.
- KINGSLEY, M.C.S.
 1979. Fitting the von Bertalanffy growth equation to polar bear age-weight data. *Can. J. Zool.* 57: 1020-1025. Ottawa.
- LOPEZ-VEIGA, E.C.
 1979. Fitting von Bertalanffy growth curves in short-lived fish species. A new approach. *Inv. Pesq.* 43 (1): 179 - 186. Barcelona.
- ROBBINS, C.T., MOEN, A.N. & REID, J.T.
 1974. Body composition of white-tailed deer. *J. Anim. Sci.* 38 (4): 871 - 876. Albany.
- SAGER, G.
 1979. Eine Verallgemeinerung der Gompertzschen Funktion des organischen Wachstums. *Anat. Anz., Jena*, 146: 79 - 89.
- SIMPSON, Ph.D. & ROE, A.
 1939. *Quantitative Zoology.* 414 pp. Mc Graw-Hill Co. London.
- SOKAL, R.R. & ROHLF, F.J.
 1979. *Biometría.* 832 pp. Ed. Blume. Madrid.