



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE BIOLOGÍA

Morfometría funcional del ratón de abazones (*Heteromys
desmarestianus*) en ecosistemas tropicales de la región de
Los Tuxtlas, Veracruz.

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(SISTEMÁTICA)

P R E S E N T A

Biól. Geminis Abril Vargas Jaramillo

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: Dr. Fernando A. Cervantes Reza

COMITÉ TUTOR: Dra. Kathryn Elizabeth Stoner
Dr. José Jaime Zúñiga Vega

MÉXICO, D.F. Septiembre,

2010



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM

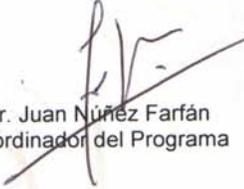
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 14 de junio de 2010, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS (SISTEMÁTICA)** de la alumna **VARGAS JARAMILLO GEMINIS ABRIL** con número de cuenta **509451806** con la tesis titulada **"Morfometría funcional del ratón de abazones (*Heteromys desmarestianus*) en ecosistemas tropicales de la región de los Tuxtlas, Veracruz"**, realizada bajo la dirección del **DR. FERNANDO ALFREDO CERVANTES REZA**:

Presidente: DR. JOAQUÍN ARROYO CABRALES
Vocal: DRA. ELIZABETH ARELLANO ARENAS
Secretario: DR. FERNANDO ALFREDO CERVANTES REZA
Suplente: DR. JOSÉ JAIME ZÚÑIGA VEGA
Suplente: DRA. KATHRYN ELIZABETH STONER

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 25 de agosto de 2010.


Dr. Juan Núñez Farfán
Coordinador del Programa

c.c.p. Expediente del (la) interesado (a)

Agradecimientos

Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la UNAM.

A CONACyT por la beca brindada para realizar mis estudios de maestría.

A mi tutor el Dr. Fernando A. Cervantes Reza por el estímulo y confianza brindada para la elaboración de esta investigación.

A los miembros de mi comité tutorial: Dra. Kathryn Stoner y al Dr. José Jaime Zúñiga Vega por sus atinados comentarios y sugerencias que enriquecieron el presente trabajo.

A los miembros del jurado: Dra. Elizabeth Arellano Arenas y al Dr. Joaquín Arroyo Cabrales por sus valiosas sugerencias.

Agradecimientos a título personal

A mis padres Carmen y Víctor por su apoyo, consejos y regaños que en más de una ocasión me ayudaron a seguir adelante. A mi hermano y a toda mi familia que me apoyaron en esta nueva meta. A mi abuelita Odila que siempre llevare en el corazón. A Marcos por su comprensión y estímulo constante para llevar a cabo esta maestría.

A Fabiola Espitia y Ángel Rodríguez por su amistad y apoyo incondicional desde que llegue a México. A la Sra. Salustia y a la abuelita Lanchita por hacerme un miembro más de su hermosa familia. A mis amigos de la sala de estudiantes: Sandra, Martín, Emmanuel, Noemí y Constantino por su compañía y apoyo.

A todos mis amigos de Colección Nacional de Mamíferos (CNMA) del Instituto de Biología de la UNAM en especial a las maestras: M. en C. Yolanda Hortelano y M. en C. Julieta Vargas por facilitarme el acceso a la colección y compartir sus conocimientos, y a todos los que me apoyaron en las salidas de campo y en ocasiones cuidaron de mis ratones: Romano, Berenice, Anaid, Iván, Rodrigo, Lázaro, Eduardo, Karla y Noelia,

Al Dr. Efraín De Luna y el Dr. José Antonio Guerrero por su paciencia y ayuda con el uso de los programas TPS y IMP; al M en C. Margarito Rubio por su valiosa ayuda con las pruebas estadística.

A los maestros: M en C. Agustín Carmona y M. en C. Mario Soriano por su valiosa ayuda en el Bioterio de la Facultad de Ciencias de la UNAM. A la Biol. Rosamond Coates por su apoyo logístico en la Estación de Biología Tropical “Los Tuxtlas” del Instituto de Biología, UNAM y al técnico Juan Manuel Lobato García del Centro de Investigaciones en Ecosistemas de Morelia por su ayuda logística en Morelia.

Índice

Índice.....	5
Resumen/Abstract.....	8
1.-Introducción.....	10
1.1 La importancia del diseño biológico: tamaño y forma.....	10
1.2 Alometría.....	10
1.3 Adaptaciones locomotoras en los mamíferos.....	11
2.-Antecedentes.....	14
2.1 Morfometría tradicional vs Morfometría geométrica	14
2.2 Familia Heteromyidae.....	15
2.3 Descripción de la especie.....	15
2.4 Variación morfométrica de los Heterómidos.....	16
2.5 Variación alométrica Heterómidos.....	17
2.6 Locomoción en <i>Heteromys</i>	17
2.7 Ontogenia.....	18
3. -Objetivos.....	19
4. -Hipótesis.....	19
5. -Materiales y métodos.....	20
5.1 Especímenes utilizados.....	20
5.2 Colecta de especímenes	25
5.3 Trabajo en el Bioterio.....	26
5.3.1 Alimentación y cuidados de los roedores.....	26
5.3.2 Reproducción en cautiverio.....	26
5.4. Adquisición de datos morfométricos.....	27
5.4.1 Cráneo en posición dorsal.....	29
5.4.2 Cráneo en posición lateral.....	30
5.4.3 Cráneo en posición ventral.....	31
5.4.4 Mandíbula.....	32
5.4.5 Escápula.....	33
5.4.6 Húmero.....	34
5.4.7 Radio-Ulna.....	35

5.4.8 Pelvis.....	36
5.4.9 Fémur.....	37
5.4.10 Tibia-fíbula.....	38
5.5 Análisis Estadístico.....	39
5.6 Alometría.....	40
6. Resultados.....	42
6.1 Colecta de especímenes.....	42
6.2 Reproducción en cautiverio.....	42
6.3 Análisis morfométricos.....	43
6.3.1 Cráneo en vista dorsal.....	43
Análisis del tamaño.....	43
Análisis de la forma para el cráneo en vista dorsal.....	44
Alometría: cráneo en vista dorsal.....	52
6.3.2 Cráneo en vista lateral.....	53
Análisis del tamaño.....	53
Análisis de la forma para el cráneo en vista lateral.....	54
Alometría: cráneo en vista lateral.....	61
6.3.3 Cráneo en vista ventral.....	62
Análisis del tamaño.....	62
Análisis de la forma para el cráneo en vista ventral.....	64
Alometría: cráneo en vista ventral.....	72
6.3.4 Mandíbula.....	73
Análisis del tamaño.....	73
Análisis de la forma para la mandíbula.....	74
Alometría: mandíbula.....	82
6.3.5 Escápula.....	83
Análisis del tamaño.....	83
Análisis de la forma para la escápula.....	84
Alometría: escápula.....	91
6.3.6 Húmero.....	93
Análisis del tamaño.....	93

Análisis de la forma para el húmero.....	94
Alometría: húmero.....	101
6.3.7 Radio-ulna.....	102
Análisis del tamaño.....	102
Análisis de la forma para el radio-ulna.....	104
Alometría: radio-ulna.....	111
6.3.8 Pelvis.....	112
Análisis del tamaño.....	112
Análisis de la forma para la pelvis.....	114
Alometría: pelvis.....	129
6.3.9 Fémur.....	130
Análisis del tamaño.....	130
Análisis de la forma para el fémur.....	132
Alometría: fémur.....	139
6.3.10 Tibia-fíbula.....	140
Análisis del tamaño.....	140
Análisis de la forma para la tibia-fíbula.....	142
Alometría: tibia-fíbula.....	150
7. Discusión	151
7.1 Variación morfométrica debido al tamaño	151
7.2 Variación morfométrica debido a la forma	152
7.3 Alometría.....	160
8. Conclusiones.....	161
9. Sugerencias.....	162
10. Literatura citada.....	163
11. Apéndice.....	169

Resumen

El análisis de la forma juega un importante papel en muchos tipos de estudios biológicos. Una variedad de procesos biológicos producen diferencias en la forma entre individuos o entre sus partes. Al cambiar el tamaño corporal, las demandas de distintas partes del organismo cambian desproporcionalmente de tal forma que el tamaño y la forma están ligados funcionalmente. En este estudio se plantea la necesidad de describir el crecimiento alométrico durante el desarrollo ontogénico de *Heteromys desmarestianus* y poner a prueba la hipótesis de que no existen cambios en la forma de los elementos óseos a medida que el animal crece (isométria). Para registrar y digitalizar los datos de las coordenadas en los elementos óseos se utilizaron los softwares tps y IMP. Estos datos fueron analizados tomando en cuenta el sexo y las categorías de edad de los animales. Los análisis llevados a cabo en este trabajo demostraron que existen diferencias significativas en el tamaño y forma de los elementos óseos de *Heteromys desmarestianus* entre las categorías de edad. Se encontró evidencia significativa para demostrar que existe dimorfismo sexual en la forma de pelvis de este roedor dentro de las categorías de edad. Las diferencias en el tamaño y la forma de los elementos óseos durante el crecimiento de *Heteromys desmarestianus* permitió rechazar la hipótesis de isometría. Los cambios en la forma del cráneo y la mandíbula pueden ser asociados a los sitios de origen e inserción de los músculos que intervienen en la masticación. Los cambios de tamaño y forma del esqueleto postcraneal pueden dar indicios de las habilidades que presenta este roedor para manipular su alimento y de sus hábitos locomotores.

Palabras clave: Alometría ontogénica, esqueleto postcraneal, *Heteromys desmarestianus*, México, morfometría geométrica, rata espinosa

Abstract

The analysis of the shape plays an important part in many types of biological studies. A variety of biological processes produce differences in the shape between individuals and between their parts. When the body size changes, the needs of the different parts of the organism change disproportionately in a way which makes the size and shape functionally linked. This study states the need to describe the allometric growth during the ontogenetic development of *Heteromys desmarestianus* and to test the hypothesis that states that the shape of the osseous elements does not change as the animal grows (isometry). In order to register and digitalize the data of the coordinates from the osseous elements, IMP and tps software was used. This data was analyzed by taking into account the sex and the age categories of the animals. The analysis that took place in this work proved that significant differences in the size and shape of the osseous elements of the *Heteromys desmarestianus* between the age categories do exist. A significant amount of evidence was found to prove that sexual dimorphism does exist within the age categories in the shape of the pelvis of this rodent. The differences in the size and shape of the osseous elements during the growth of the *Heteromys desmarestianus* allowed the rejection of the isometry hypothesis. The changes in the shape of the skull and jaw can be associated to the sites of origin and insertion of the muscles involved in mastication. The changes in size and shape of the post-cranial skeleton can provide evidence concerning the skills presented by this rodent while it manipulates its food and their locomotor habits.

Key Words: Geometric morphometry, *Heteromys desmarestianus*, México, Ontogenetic allometry, post-cranial skeleton, spiny rat

1. INTRODUCCIÓN

1.1 *La importancia del diseño biológico: tamaño y forma*

Para que los animales consigan comida, escapen de sus enemigos o puedan defenderse en condiciones climáticas extremas, han evolucionado estructuras que les sirven para enfrentarse a estos desafíos de la supervivencia. Pero en el entorno de un animal hay más cosas que depredadores, presas, frío o calor, es por esto, que el diseño de un animal debe satisfacer sus exigencias físicas y reproductivas. Tomando en cuenta que la gravedad afecta a todas las estructuras a su alcance, todos los animales, quietos o en movimiento, están expuestos a fuerzas que sus sistemas estructurales deben soportar (Kardong 2007).

El análisis de la forma juega un importante papel en muchos tipos de estudios biológicos. Una variedad de procesos biológicos producen diferencias en la forma entre individuos o entre sus partes, como por ejemplo enfermedades o lesiones, desarrollo ontogénico, adaptaciones a factores geográficos locales a corto plazo, o diversificación evolutiva a largo plazo. Las diferencias en la forma pueden ser una señal de papeles funcionales diferentes que son llevadas a cabo por las mismas partes, diferentes respuestas a las mismas presiones selectivas (o diferencias en sus presiones selectivas), así como diferencias en los procesos de crecimiento y morfogénesis. El análisis de la forma es un enfoque para entender las diversas causas de variación y transformación morfológica (Lestrel 2000; Zelditch et al. 2004).

1.2 *Alometría*

Cuando un animal joven crece, sus proporciones también pueden cambiar. Este cambio de forma correlacionado con un cambio de tamaño se denomina alometría (Hildebrand y Goslow 2001). Las relaciones alométricas describen cambios de forma que acompañan a cambios de tamaño. Comparada con una estructura de referencia, el rasgo en crecimiento puede mostrar alometría positiva o negativa, según si crece más rápido (positiva) o más lento (negativa) que la estructura de referencia, por el contrario el término isometría describe un crecimiento en el que las proporciones

permanecen constantes, y no se produce alometría positiva ni negativa (Kardong 2007).

Al cambiar el tamaño corporal, las demandas de distintas partes del organismo cambian desproporcionalmente (Hildebrand y Goslow 2001), de tal forma que el tamaño y la forma están ligados funcionalmente. Por ello, un cambio de tamaño inevitablemente requiere de un cambio de diseño para mantener el funcionamiento general. Para mantenerse en equilibrio funcional, un animal debe tener un diseño que pueda alterarse cuando su longitud, su superficie y su masa crezcan a diferentes velocidades, como resultado, un organismo puede tener distintas formas a diferentes edades (Kardong 2007).

1.3 Adaptaciones locomotoras en los mamíferos

Los mamíferos muestran extremidades con considerable variación en el tamaño y proporción debido a numerosas adaptaciones para sus diversos hábitats (DeBlase 1974). Muchas características del esqueleto postcranial de los mamíferos pueden ser analizadas como adaptaciones a los diferentes métodos de locomoción. Por ejemplo, la escápula en los mamíferos acuáticos y fosoriales es relativamente corta y el ancho es mayor en comparación con la altura, y la forma tiende a ser de una media luna asimétrica. En mamíferos acuáticos la espina de la escápula es pequeña y el proceso es muy reducido. En mamíferos fosoriales la espina de la escápula es usualmente alta y larga, y lleva un proceso acromión elongado, usualmente extendido a una gran distancia más allá del glenoideo. Los mamíferos cursoriales se caracterizan por poseer una escápula elongada con el cuello angosto y alto, con la fosa supraespinosa reducida y el proceso acromión pequeño (Smith y Savage 1956; Fig. 1).

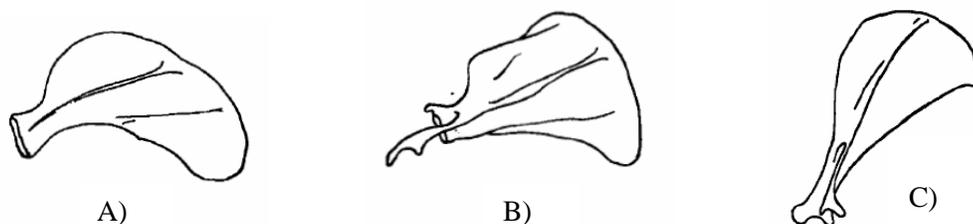


Fig. 1. Escápulas de diferentes mamíferos: A). acuático (*Phoca*); B). fosorial (*Dasyus*); C). cursorial (*Lepus*). Modificado de Smith y Savage (1956).

En carnívoros la espina de la escápula está completamente desarrollada, sin embargo no es agrandada. En los ungulados la espina es baja, y usualmente no se extiende al borde vertebral, el acromión es débil y el metacromión está ausente (Smith y Savage 1956; Fig. 2). En las liebres el radio es más grande que el húmero y la ranura semilunar de la ulna es profunda. En el género *Lepus* el fémur es más ancho en su parte proximal (Reséndiz 1995).

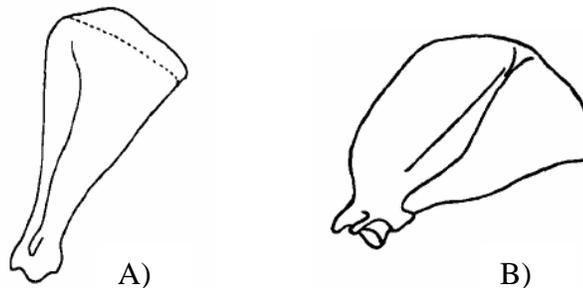


Fig. 2. Escápulas de: A). carnívoro (*Felis*), B). ungulados (*Cervus*). Modificado de Smith y Savage (1956).

Los roedores muestran una amplia diversidad en sus hábitos locomotores, incluyendo especies semi-acuáticas, arborícolas, fosoriales, semifosoriales y cada una presenta características distintivas en su esqueleto (Samuels y Van Valkenburgh 2008; Cuadro 1). Samuels y Valkenburgh (2008) propusieron 14 índices para identificar las características distintivas de cada tipo de locomoción. Por ejemplo, los roedores arborícolas presentan el proceso olécranon de la ulna corto, en comparación con los mamíferos semifosoriales que es mayor (Fig 3). Esta mayor longitud del proceso olécranon representa para estos animales una ventaja mecánica relativa del triceps brachii y el músculo dorsoepitrochlearis utilizado en la extensión del codo, lo que es indicativo de una habilidad fosorial (Samuels y Van Valkenburgh 2008). Sin embargo, el trabajo de Samuels y Van Valkenburgh (2008) se centra en inferir el tipo de locomoción de 65 roedores en edad adulta, y hasta la fecha no existe ningún trabajo en el que se infiera la locomoción de algún roedor a medida que crece.

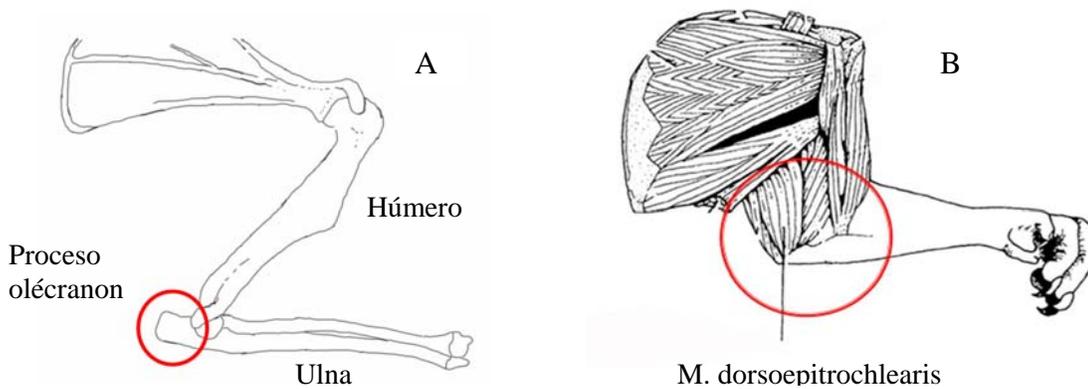


Fig. 3. A). Proceso olécranon de la ulna (Greene 1959). B). Músculo *dorsoepitrochlearis* (Ryan 1989).

Cuadro 1. Modificaciones morfológicas de los roedores según el tipo de locomoción (Samuels y Van Valkenburgh 2008).

Tipo de locomoción				
Semi- acuáticos	Arborícolas	Semifosoriales	Fosoriales	
Húmero y fémur robusto	Dígitos alargados	Alargamiento de la garra en la mano	Alargamiento de la garra en la mano	
Fémur más corto que la tibia	Proceso olécranon de la ulna corto	Acortamiento anterobraquial	Acortamiento de la longitud del radio	
Amplitud epicondilar del fémur grande	Húmero alargado	Agrandamiento de la longitud de la cresta deltopectoral	Agrandamiento de la cresta deltopectoral del húmero	
Gran longitud del proceso olécranon	Igual proporción de las extremidades	Agrandamiento de la amplitud epicondilar del húmero	Agrandamiento del epicóndilo del húmero	
Mayor longitud de la extensión distal del tubérculo de la tibia	Igual longitud de las garras en manos y pies	Agrandamiento del proceso olécranon de la ulna	Agrandamiento del proceso olécranon del húmero	
Pata trasera grande	Húmero, ulna, fémur y tibia relativamente robustas pero no significativamente diferentes a los formas terrestres	Aumento de la longitud de la extensión distal del trocánter mayor del fémur	Húmero, fémur y ulna robustos	

2. ANTECEDENTES

2.1 Morfometría tradicional vs Morfometría geométrica

La morfometría es simplemente una manera cuantitativa de abordar las comparaciones de la forma que siempre interesan a los biólogos (Zelditch et al. 2004). Tradicionalmente las variables usadas en los análisis morfométricos son distancias entre puntos medidos directamente en los especímenes, sobre las cuales se efectúan análisis multivariados. Estos métodos morfométricos han recibido muchas críticas, ya que este tipo de datos contienen menos información de lo que aparentan porque muchas de las medidas se sobrelapan o son redundantes. Por consiguiente, las altas correlaciones observadas en muchos grupos de datos son en parte por la redundancia de los datos incluidos, como también puede ser en parte por la omisión de datos en regiones independientemente variables (Swiderski 2003).

Hacia fines de la década de 1980 y comienzos de 1990, con la disponibilidad de nuevos equipos y sistemas para la adquisición y el análisis de datos, se produjo un cambio en la manera de cuantificar y analizar las estructuras. Este movimiento y los métodos desarrollados subsecuentemente recibieron el nombre de Morfometría geométrica (Adams et al. 2004). El avance fundamental de la morfometría geométrica con respecto a la aproximación tradicional reside en el desarrollo de métodos poderosos para el análisis de datos de la forma. Está concebida como los atributos de una configuración de coordenadas cartesianas que resultan invariantes con respecto a los efectos de traslación, rotación y escala geométrica (Rohlf 2000).

En la escala geométrica la forma es una característica de la configuración de las marcas que no se alteran por los cambios en la escala. En otras palabras, la forma se remite a la posición relativa de los puntos, independientemente de las magnitudes de las distancias entre las marcas (Swiderski 2003). Estas marcas son colocadas en puntos anatómicos que son homólogos en todos los especímenes (Zelditch et al. 2004). Los valores del tamaño y la forma se obtienen reescalando el tamaño de su centroide (raíz cuadrada de la suma de las distancias de cada marca a su centroide al cuadrado), y dividiendo todas las coordenadas de las marcas de los especímenes por el tamaño de su centroide, para luego dividir todas las distancias entre las

marcas por el mismo factor. Esta configuración resultante tiene la forma original y el tamaño centroide con un valor de 1. La superimposición procruster usa estos valores reescalados, con operaciones que remueven diferencias en localización y orientación, para producir un grupo de coordenadas de las marcas que reflejen sólo las diferencias en la forma entre los especímenes. Luego estas coordenadas pueden ser usadas para calcular las variables de forma que describen estas diferencias (Astuas et al. 2000; Swiderski 2003).

Una de las características más destacables de la morfometría geométrica es que ha proporcionado una definición de la forma y el tamaño de una estructura que es más útil y consistente para el estudio de la variación morfológica, que aquella provista por la morfometría tradicional (Rohlf 2000).

2.2 Familia *Heteromyidae*

La Familia *Heteromyidae* fue descrita por Gray en 1868, actualmente la familia está dividida en tres subfamilias: *Dipodomysinae*, que contiene los géneros *Dipodomys* y *Microdipodops*; *Heteromyinae* con *Heteromys* y *Liomys*, y *Perognathinae* que comprende a *Chaetodipus* y *Perognathus* (Patton 2005). La subfamilia *Heteromyinae* en México está representada por dos géneros: *Heteromys* con tres especies (*H. desmarestianus*, *H. gaumeri* y *H. nelsoni*) y el género *Liomys* con cuatro especies (*Liomys irroratus*, *Liomys pictus*, *L. salvini* y *L. spectabilis*; Castro Arrellano y Santos 2005; Villa-Ramírez y Cervantes, 2003). Un trabajo reciente utilizando secuencias de ADN propuso colocar al género *Liomys* en sinonimia con *Heteromys* (Hafner et al. 2007); sin embargo, Roger y González (2010) sugieren seguir utilizando el nombre *Liomys* hasta que se realice un estudio más minucioso en esta subfamilia.

2.3 Descripción de la especie

El ratón espinoso de abazones (*Heteromys desmarestianus*) es una especie grande para el género, con una longitud total de 225 a 347 mm. El pelaje dorsal de este ratón varía entre gris oscuro, pardo oscuro, castaño pardo, pizarra oscuro densamente grisáceo con pelos ante oscuro. El vientre es de color blanco y una línea

lateral está ocasionalmente presente pero nunca muy pronunciada. La cola es bicolor, siendo oscura dorsalmente y blanquecina abajo y casi desnuda (Fig. 4). El cráneo es grande y con las bulas timpánicas pequeñas (Castro Arrellano y Santos 2005; Villa-Ramírez y Cervantes, 2003). Su distribución abarca desde los estados de Veracruz y Oaxaca en México a través de Centro América hasta el noreste de Colombia y se encuentra en las tierras bajas de los 0 hasta los 2,400 msnm (Reid 1997).



Fig. 4. Ratón espinoso de abazones (*Heteromys desmarestianus*; Reid 1997).

2.4 Variación morfométrica de los Heterómidos

El análisis de la literatura muestra que los estudios de variación morfológica en los heterómidos históricamente se han centrado en delinear las relaciones taxonómicas y raramente contienen información cuantitativa más allá de la presentación superficial de las medidas de las especies tipo (Best 1993; Schnell et al. 1978). Algunos trabajos recientes se han enfocado en los temas relacionados con la variación morfológica como: estrategias para evitar la depredación, la detección del movimiento y la locomoción, la anatomía funcional y el comportamiento, el balance hídrico y la fisiología, la habilidad para descascarar semillas y la repartición del recurso y la estructura de comunidades, la historia de los fósiles, el efecto de los cambios ambientales a largo plazo, las historias de vida y la estructura de la madriguera (Best 1993, Djawdan 1993; Fleming 1974; Fleming y Brown 1975; Price 1993).

Un trabajo reciente ha demostrado que no existe dimorfismo sexual entre las poblaciones de *Heteromys desmarestianus* provenientes de las localidades del estado de Veracruz, México. Este mismo estudio demuestra las diferencias en el tamaño del cráneo y la mandíbula de los individuos entre los organismos jóvenes y adultos (Ramírez Vite 2009). Sin embargo, a la fecha ningún trabajo ha estudiado la variación morfométrica del esqueleto postcraneal de *Heteromys desmarestianus* entre las categorías de edad.

2.5 Variación alométrica en Heterómidos

Se ha demostrado que la proporción del cuerpo de algunos heterómidos difiere independiente de su tamaño y esto está correlacionado con las diferencias en su modo de locomoción (Best 1993). Otro trabajo que comparó la variación alométrica entre las especies cuadrúpedas y bípedas de la familia Heteromyidae, demostró que las formas de los heterómidos que habitan en los desiertos y las de los que habitan en la selva perennifolia, difieren en el tamaño de la escápula, el húmero y el proceso olécranon de la ulna (Price 1993). Este es el único trabajo que reporta diferencias en el tamaño de los elementos óseos de las patas anteriores de los heterómidos; sin embargo no toma en cuenta las patas posteriores ni la cintura pélvica. El estudio de estos últimos elementos óseos rara vez se han analizado desde una perspectiva funcional y como algunos trabajos lo sugieren podrían ser relacionados con el estilo de vida y locomoción en roedores (Candela y Picasso 2008).

2.6 Locomoción en *Heteromys*

En cuanto a los patrones de locomoción se ha registrado que *Heteromys desmarestianus* presenta dos tipos de locomoción: cuadrúpedo–saltatorio y un patrón de pares alternados, pero utilizando el primero más frecuentemente que el segundo (Fleming y Brown 1975). Sin embargo, este trabajo sólo tomó en cuenta individuos adultos y, hasta la fecha no se ha registrado ningún trabajo que tome en cuenta otra categoría de edad. Por lo que sería interesante como primer paso describir los cambios en la forma de los elementos óseos a lo largo del desarrollo

ontogénico de *Heteromys desmarestianus* y en trabajos futuros relacionarlos con estos patrones de locomoción.

2.7 Ontogenia

El desarrollo ontogénico de *Heteromys desmarestianus* ha sido descrito en condiciones de laboratorio enfocándose en el desarrollo de estos ratones desde el nacimiento hasta su edad adulta con base en el peso y la longitud de sus patas traseras (Fleming 1977). Este trabajo tampoco hace referencia en las diferencias alométricas que podrían existir entre las diferentes partes del cuerpo a lo largo de su ontogenia.

Durante las revisiones de los especímenes depositados en la Colección Nacional de Mamíferos (CNMA) del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México, observamos que por ejemplo las escápulas de los individuos de *Heteromys desmarestianus* varían en tamaño y forma entre las categorías de edad (Fig. 5), por lo que consideramos que sería interesante indagar más sobre el tema. Hasta la fecha no se han realizado trabajos enfocados a la alometría ontogénica del sistema esquelético de este roedor, ni tampoco si existe algún cambio en la forma de sus elementos óseos a medida que el animal crece, ni tampoco si algún cambio en estos elementos podría influir en su locomoción. Por lo que el presente trabajo aportaría información que contribuya a resolver estas interrogantes.

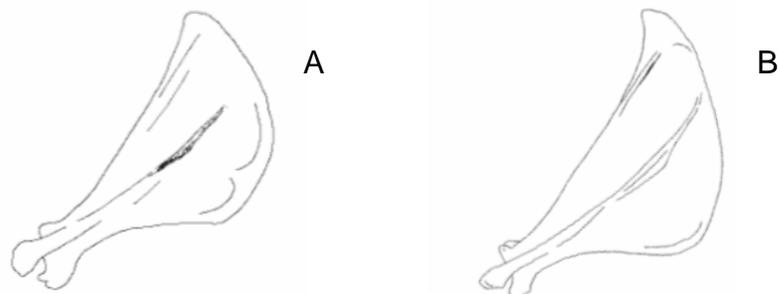


Fig. 5. Escápulas de dos machos *Heteromys desmarestianus* de dos categorías de edad distintas. Nótese que la escápula del macho de categoría de edad 2 (A) es más redondeada y la escápula del macho de la categoría 5 es más alargada (B).

3. OBJETIVOS

El objetivo general del presente trabajo fue describir el crecimiento alométrico durante el desarrollo ontogénico de *Heteromys desmarestianus* y determinar si existen o no cambios en la forma de los elementos óseos a medida que el animal crece.

Los objetivos específicos para esta investigación fueron:

- Determinar qué elementos óseos del esqueleto de *Heteromys desmarestianus* se relacionan con el cambio alométrico.
- Determinar qué elementos óseos del esqueleto de *Heteromys desmarestianus* se relacionan con el cambio en la forma.

4. HIPÓTESIS

No existe isometría en los elementos óseos de *Heteromys desmarestianus* a medida que el animal crece, y por tanto existen cambios en la forma de estos elementos.

5. MATERIALES Y MÉTODOS

5.1 Especímenes utilizados

Los especímenes utilizados se obtuvieron de la Colección Nacional de Mamíferos (CNMA) del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México. La colección cuenta con 120 especímenes de *Heteromys desmarestianus* con esqueleto completo y 69 cráneos con su respectiva mandíbula, de los cuales 109 son hembras y 80 son machos, para un total de 189 ejemplares (Cuadro 2; Apéndice 1). Los especímenes de la categoría 6 no se utilizaron en los análisis morfométricos por tener un bajo número de muestra.

Cuadro 2. Número de hembras y machos por categorías de edad de *Heteromys desmarestianus* utilizados en este estudio y depositado en la Colección Nacional de Mamíferos (CNMA) del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México.

	Categorías de edad						Total
	1	2	3	4	5	6	
Hembras	5	17	28	46	12	1	109
Machos	1	20	17	34	7	1	80
Total	6	37	45	80	19	2	189

Todos los individuos utilizados para este trabajo provienen de cuatro localidades del Estado de Veracruz: 1. Volcán San Martín Tuxtlas, Mpo San Andrés Tuxtlas; 2. Sierra de Santa Marta, Adolfo López Mateos, Mpo. Catemaco; 3. Volcán San Martín Pajapan, Mpo. Tatahuicapan de Juárez; 4. Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Mpo. San Andrés Tuxtlas (EBLT; Fig. 6). Los especímenes hembras y machos fueron agrupados según las seis categorías de edad propuestas por Rogers y Schmidly (1982), usando como referencia el desgaste oclusal de los dientes de la maxila (Fig. 7; Cuadro 3).

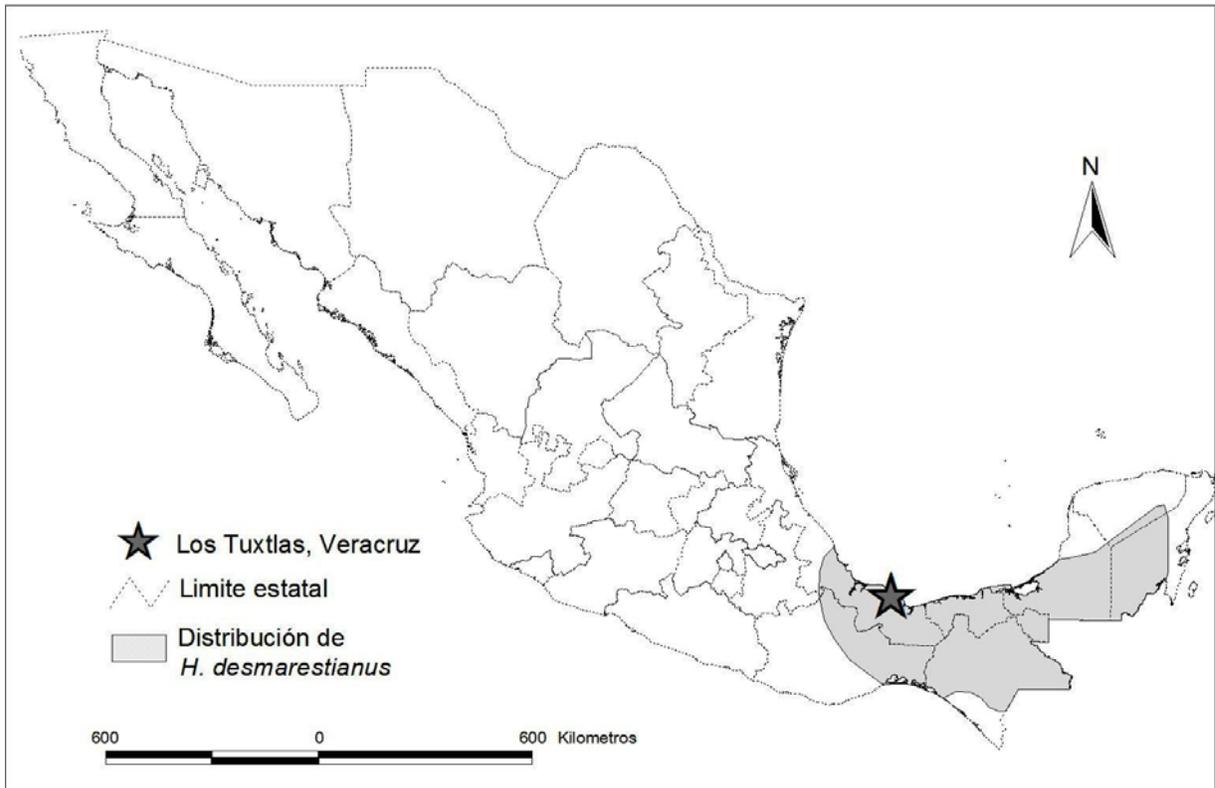


Fig. 6. Área de distribución de *Heteromys desmarestianus* en México y región de procedencia de los especímenes.

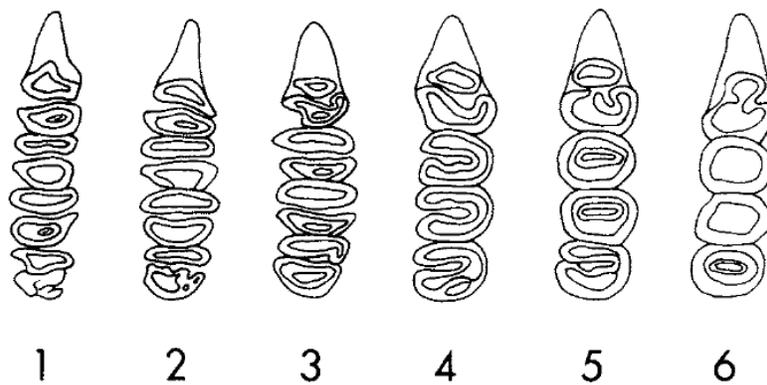


Fig. 7. Dientes de la maxila de *Heteromys* (lado izquierdo) mostrando el patrón característico de desgaste oclusal para cada una las seis categorías de edad (Rogers y Schmidly 1982).

Cuadro 3 . Descripción de las categorías de edad para *Heteromys desmarestianus*, utilizando como referencia los dientes de la maxila. M: molar (Rogers y Schmidly 1982).

Categorías de edad					
I	II	III	IV	V	VI
Premolares deciduos presentes y con un pequeño desgaste	Premolares deciduos presentes y con un considerable desgaste o premolar permanente en proceso de erupción	Premolares permanentes presentes con un pequeño desgaste	El aumento del desgaste en los premolares es evidente.	Crestas anterior y posterior del M1 y M2 desgastados de tal forma que las dos forman una O característica.	Premolares y M1-M2 desgastados de tal manera que no existe el esmalte sobre las superficies oclusales
M3 no emergido totalmente	M3 totalmente emergido	Molar anterior y posterior con crestas separadas por un valle medio.	M1-M3 usualmente desgastados de tal forma que las crestas anterior y posterior están conectadas	M3 casi en forma de O	Pequeñas islas de esmalte a menudo en el M3
Pelaje juvenil	Pelaje juvenil, relativamente oscuro y áspero	Pelaje adulto en la cadera y la cabeza, irradiando hacia el exterior	Pelaje adulto o casi adulto	Pelaje adulto	Pelaje adulto

Se analizó la variación de los siguientes elementos óseos: cráneo (dorsal, ventral y lateral), la mandíbula, la escápula, el húmero, el radio-ulna, el fémur, la tibia-fíbula y la pelvis, haciendo un total de 1150 elementos óseos (Fig. 8; Cuadro 4). Cada uno fue cuidadosamente seleccionado para no incluir en los análisis elementos óseos rotos o incompletos.

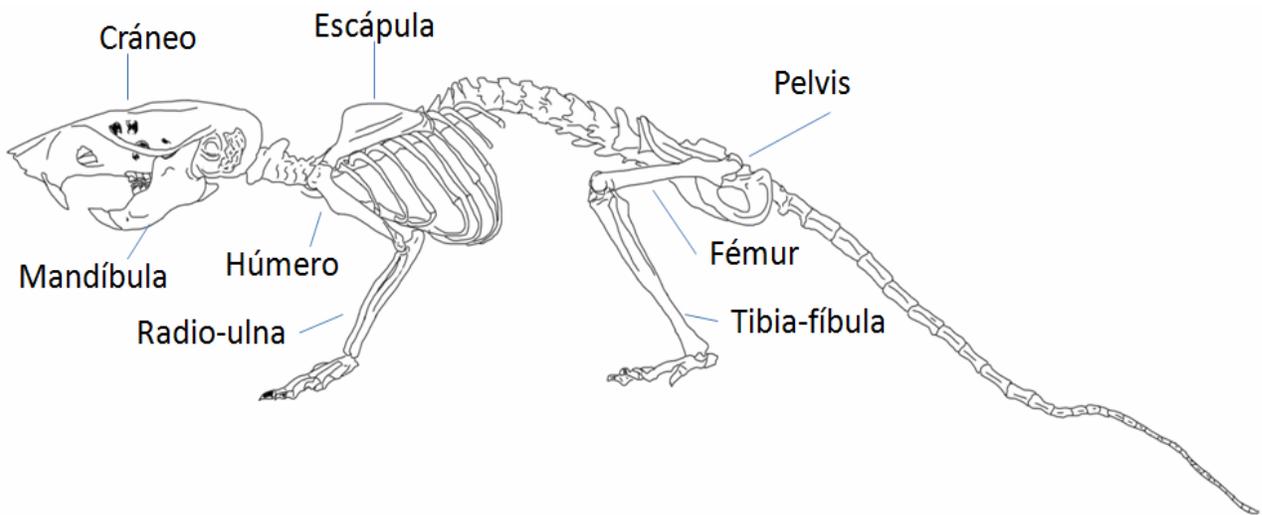


Fig. 8. Esqueleto de *Heteromys desmarestianus* mostrando la localización de cada uno de los elementos óseos descritos en este trabajo.

5.2 Colecta de especímenes

A pesar que la Colección Nacional de Mamíferos (CNMA) contaba con la mayoría de los ejemplares de *Heteromys desmarestianus* que se utilizaron en este estudio, la categoría de edad 1 estaba representada por tres individuos. Por este motivo se realizaron colectas de campo con el objetivo de capturar estos individuos y/o hembras preñadas y/o hembras y machos para inducir el apareamiento en cautiverio y de esta forma obtener las crías necesarias. Estas capturas se realizaron bajo el permiso de colector FAUT-0002 expedido por la Dirección General de Vida Silvestre, SEMARNAT al Dr. Fernando A. Cervantes Reza.

En total se realizaron siete salidas de campo a la Estación de Biología Tropical “Los Tuxtlas” (EBLT) del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México, localizada en el Estado de Veracruz, en los meses de septiembre de 2008, febrero, marzo, mayo, julio, septiembre y octubre de 2009 con el fin de capturar los individuos antes mencionados.

Para capturar los roedores fueron utilizadas 150 trampas Sherman (3"x3" ½ x 9") que se colocaron en el suelo de la selva dejando una distancia de 5 m entre cada trampa a lo largo de los senderos Darwin, Lyell, Circuito y Vigía. Como cebo se utilizó avena con vainilla (Sutherland 1996). Las trampas fueron activadas a partir de las 4 de la tarde y se inspeccionaron a las 7 de la mañana del día siguiente, por un periodo de entre cinco a siete días consecutivos por mes. Para la identificación de las especies se utilizó la guía de campo “A field guide to the Mammals of Central America and southeast Mexico” (Reid 1997).

Los individuos capturados de *Heteromys desmarestianus* se colocaron en jaulas especiales para su transporte con suficiente comida y agua para ser llevados a las instalaciones del Bioterio de la Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional Autónoma de México. Los individuos muertos fueron preparados y depositados en la Colección Nacional de Mamíferos (CNMA) del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México. Los métodos de colecta y manejo de los

especímenes se realizaron bajo los lineamientos aprobados por la American Society of Mammalogists (Gannon et al. 2007).

5.3 Trabajo en el Bioterio

5.3.1 Alimentación y cuidados de los roedores

Los individuos de *Heteromys desmarestianus* a su llegada al Bioterio se colocaron por separado en jaulas de plástico y se les proporcionó pequeños refugios tapizados con algodón para minimizar el estrés de los animales durante su estancia en estas jaulas. A cada individuo se le proporcionó agua y comida. Al inicio los ratones fueron alimentados *ad libitum* con Purina Rat Chow, pero luego se complementó la dieta con semillas de girasol, manzanas y zanahorias.

Los ratones recién depositados en el bioterio fueron revisados todos los días por un periodo de una semana para verificar su estado de salud. Pasado este tiempo las revisiones se realizaron tres veces por semana. Durante dichas revisiones el manejo de los animales se redujo al cambio del aserrín y el algodón de las jaulas y a proporcionarles agua y alimento. Adicionalmente, en la sala donde se alojaron estos animales, se colocaron lámparas de luz infrarroja y un calentador para mantener la temperatura ambiental entre 20 y 23°C. Todos los individuos fueron pesados a su ingreso al bioterio y las hembras adultas fueron examinadas regularmente para comprobar su estado reproductivo (por observación visual de sus labios vaginales).

5.3.2 Reproducción en cautiverio

Se realizaron cuatro ensayos de apareamiento en cautiverio de las hembras y machos de *Heteromys desmarestianus* capturados en la Estación de Biología Tropical los Tuxtlas. En mayo de 2009 se realizó el primer ensayo de apareamiento. Se colocaron en una misma jaula a una hembra adulta y a un macho escrotado por un periodo de 14 días (4 al 18 de mayo de 2009). En julio de 2009 se colocó nuevamente a una hembra adulta y a un macho escrotado por un periodo de dos días.

En el mes de noviembre de 2009 se realizaron dos ensayos más, en el primero se seleccionaron cinco hembras adultas a las cuales se les inyectó 0.075 ml de gonadotropina de suero de yegua preñada (PMSG) con el fin de estimularles el estro y luego de 48 horas se les aplicó una segunda inyección de 0.075 ml de gonadotropina coriónica humana (HCG) para inducir la ovulación. Luego de esta segunda inyección y de comprobar que las hembras estaban en estro, se colocaron las hembras junto con los machos y permanecieron juntos por un periodo de 24 horas.

En el último ensayo realizado en este mismo mes, se colocaron en jaulas separadas dos parejas de ratones, cada pareja estaba compuesta de una hembra adulta y un macho escrotado. Estas jaulas a diferencia de las anteriores tenían una reja en la mitad, lo que permite que los individuos pudieran estar juntos pero sin tocarse. Estas jaulas son utilizadas para permitir que los ratones pasen por un periodo de reconocimiento antes del apareamiento. Luego de una semana, cada una de las hembras fue inyectada con 0.075 ml de PMSG y, luego de 48 horas se les aplicó una segunda inyección de 0.075 ml de HCG, seguido de esto se le permitió a la hembra el contacto con el macho.

5.4 Adquisición de datos morfométricos

En este estudio se utilizó el método de descomposición “Thin Plate Spline” (TPS), para analizar los cambios geométricos del cráneo (lateral, ventral, dorsal), mandíbula, escápula, húmero, radio-ulna, pelvis, fémur y tibia-fíbula de *Heteromys desmarestianus*. Para esto, se colocó cada elemento óseo junto con una escala en milímetros y ambos fueron fotografiados con una cámara digital, la cámara fue colocada en un tripié para asegurar que el lente de la cámara y el plano del espécimen estuvieran paralelos. Posteriormente se detalla la posición en que se fotografió cada uno de estos elementos óseos y la localización de cada una de las marcas y semi-marcas utilizadas.

Las marcas y semi-marcas se registraron en forma de coordenadas con el uso del software tpsDig (Rohlf 2008). Las coordenadas de las marcas fueron colocadas en los puntos anatómicos que eran homólogos en todos los especímenes (procesos,

suturas o forámenes) y las coordenadas de las semi-marcas fueron colocadas a lo largo del contorno de los elementos óseos analizados. La aplicación MakeFan6 (Sheets 2003) permitió alinear abanicos en las fotografías digitales de los diferentes elementos óseos, estos abanicos fueron utilizados como guía para colocar las coordenadas de las semi-marcas. El uso de las semi-marcas brinda información acerca de las características homólogas de contorno que no se obtienen con las marcas, por lo que son consideradas un avance metodológico crucial en la morfometría geométrica (Barciová 2009, Morgan 2009, Zelditch et al. 2004).

Las aplicaciones “Link File” y “Slider File” del software tpsUtil fueron utilizadas para distinguir las coordenadas de las marcas de las semi-marcas. Ambos archivos junto con la matriz de todas las coordenadas provenientes del software tpsDig se utilizaron para calcular el tamaño del centroide y la matriz de los especímenes alineados en el software tpsRelw. Con el software IMP-CoordGen6n se removió el efecto de la localización, tamaño y orientación de la matriz de los especímenes alineados mediante el Análisis Generalizado Procruster.

En el caso del cráneo en vista dorsal y vista ventral se colocaron marcas y semi-marcas a ambos lados de estas estructuras, lo que permite describir la variación de estos elementos óseos en su totalidad (Astúas de Moraes et al. 2000). Sin embargo, Cardini y O’Higgins (2004) sugieren digitalizar sólo un lado de las estructuras que poseen simetría bilateral con el fin de eliminar información redundante. Aunque, Zelditch et al. (2003, 2004) indican que ese método se utiliza sólo con el fin de evitar aumentar los grados de libertad en el análisis y debe ser utilizado en caso de tener pocos especímenes. Una de las desventajas de digitalizar sólo la mitad de estructuras simétricas radica en que los puntos colocados en la línea media utilizada para separar ambos lados de las estructuras, pueden rotar al hacer el Análisis Generalizado Procruster, por lo que puede complicar la interpretación de los datos. En los casos de tener pocos especímenes lo recomendable es realizar una duplicación de las coordenadas de las marcas (excepto los que se encuentran en la línea media) y proseguir con el Análisis Generalizado Procruster de la estructura reconstruida (Zelditch et al. 2004).

A continuación se detalla la descripción de las marcas y semi-marcas utilizadas en cada uno de los elementos óseos:

5.4.1 Cráneo en posición dorsal

En el cráneo en posición dorsal se escogieron 17 marcas (1-17) y 14 semi-marcas (18 al 31). Todas estas se definen a continuación (Fig. 9; Cuadro 5).

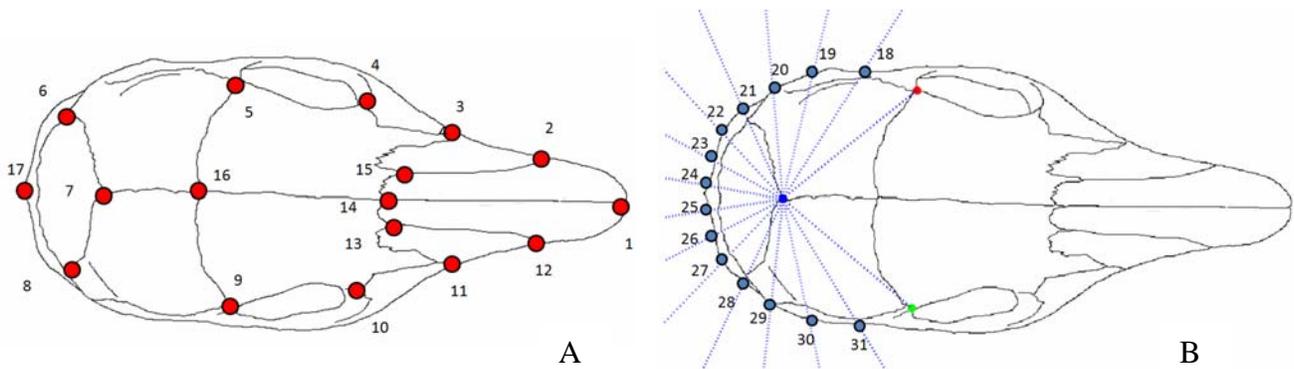


Fig. 9. A) Marcas y B) semi-marcas escogidas para describir el cráneo en posición dorsal de *Heteromys desmarestianus*.

Cuadro 5. Descripción de las marcas del cráneo en posición dorsal utilizadas en este trabajo.

Marcas	Definición (Astúa de Moraes et al. 2000)
1	Nasal
2 y 12	Unión del nasal y el premaxilar
3 y 11	Unión del maxilar, el frontal y el premaxilar
4 y 10	Unión del frontal y el maxilar
5 y 9	Unión entre el frontal y el parietal
6 y 8	Unión entre el interparietal, el parietal y la parte lateral del occipital
7	Unión entre los parietales y el interparietal
13 y 15	Unión entre el frontal, el premaxilar y el nasal
14	Unión entre los nasales y el frontal
16	Punto medio de unión entre los frontales y los parietales
17	Cresta occipital externa

5.4.2 Cráneo lateral:

Se escogieron 11 marcas y 13 semi-marcas en el cráneo en posición lateral de *Heteromys desmarestianus*. Las 13 semi-marcas se utilizaron para describir la curvatura del cráneo en las cinco categorías de edad analizadas (Fig. 10; Cuadro 6).

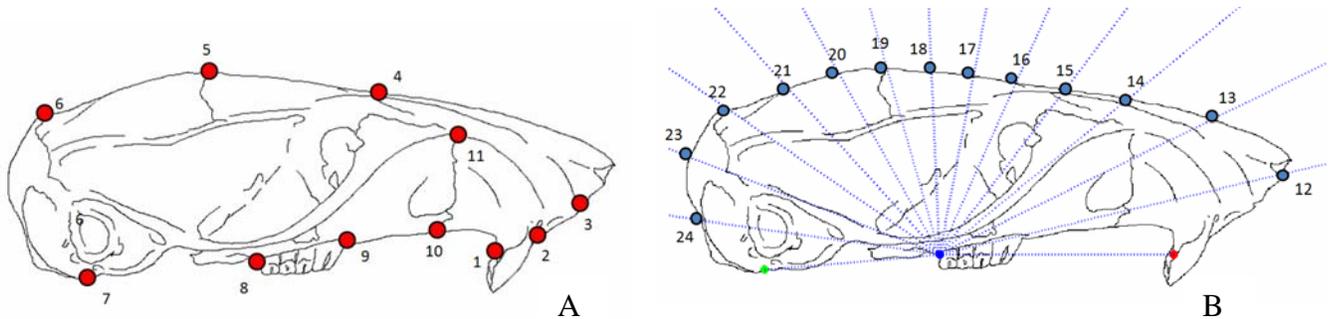


Fig. 10. A) Marcas y B) semi-marcas escogidas para describir el cráneo en posición lateral de *Heteromys desmarestianus*.

Cuadro 6. Descripción de las marcas del cráneo en posición lateral utilizadas en este trabajo.

Marcas	Definición (Astúa de Moraes et al. 2000)
1	Punto más anterior de unión entre el premaxilar y el incisivo
2	Punto más posterior de unión entre el premaxilar y el incisivo
3	Punto mas anterior de unión entre el nasal y el premaxilar
4	Punto de unión entre el nasal y el frontal
5	Sutura coronal (entre el frontal y el parietal)
6	Punto de unión entre el interparietal y el occipital
7	Punto de unión entre la bula timpánica y el proceso paramastoideo
8	Alveolo del tercer molar
9	Alveolo del premolar
10	Punto más anterior de unión entre el premaxilar y el maxilar
11	Punto más posterior de unión entre el premaxilar y el maxilar

5.4.3 Cráneo en posición ventral:

En el cráneo en posición ventral se escogieron 23 marcas y 24 semi-marcas. Éstas se definen a continuación (Fig. 11; Cuadro 7).

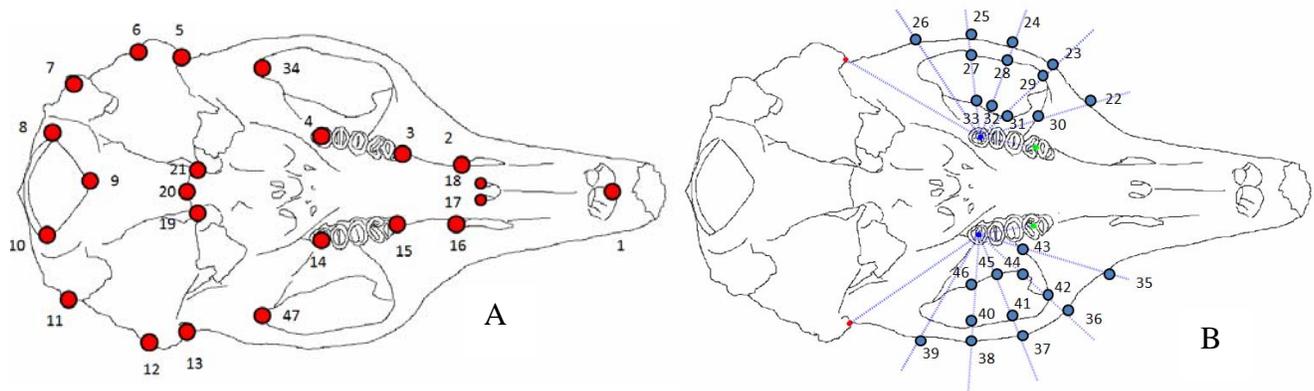


Fig. 11. A) Marcas y B) semi-marcas escogidas para describir el cráneo en posición ventral de *Heteromys desmarestianus*.

Cuadro 7. Descripción de las marcas del cráneo en posición ventral utilizadas en este trabajo.

Marcas	Descripción de la superficie ventral del cráneo (Zelditch et al. 2003)
1	Coyuntura entre los incisivos en el hueso premaxilar
2 y 16	Punto más posterior del foramen del incisivo
3 y 15	Alveolo del premolar
4 y 14	Alveolo del tercer molar
5 y 13	Punto medio del margen posterior de la fosa glenoidea
6 y 12	Unión entre el mastoideo y el final medio del tubo auditivo
7 y 11	Proceso paramastoideo
8 y 10	Coyuntura entre el proceso paraoccipital y la porción mastoidea del temporal (cóndilo occipital)
9	Punto medio del foramen magnum
17 y 18	Punto más posterior del proceso palatino
19 y 21	Punto más lateral en la sutura basisfenoides-basioccipital
20	Punto medio del basisfenoide-sutura basioccipital
34 y 47	Punto más posterior del arco zigomático

5.4.4 Mandíbula:

En la mandíbula en posición lateral se escogieron 10 marcas y 9 (10-12 y 14-19) semi-marcas. Todas éstas se definen a continuación (Fig. 12; Cuadro 8).

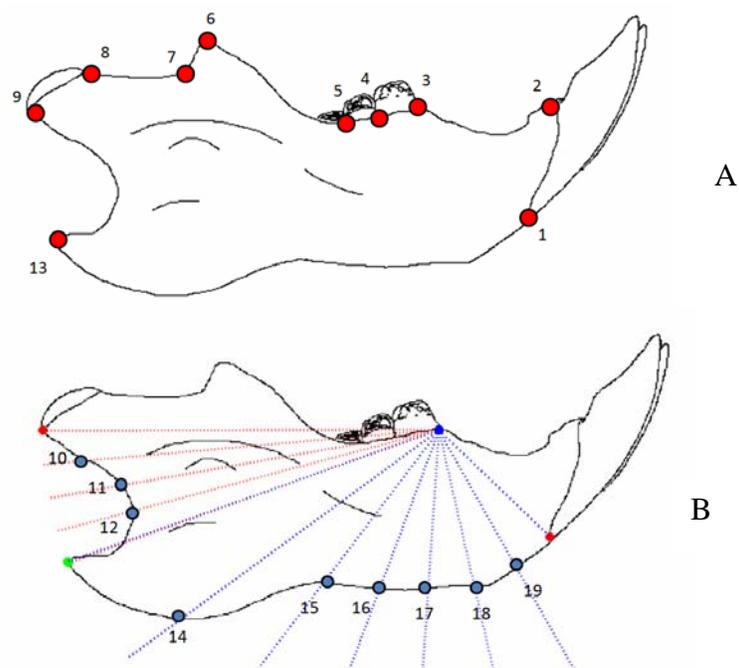


Fig. 12. A) Marcas y B) semi-marcas escogidas para describir la mandíbula de *Heteromys desmarestianus*.

Cuadro 8. Descripción de las marcas de la mandíbula utilizadas en el estudio.

Marcas	Definición (Gündüz et al. 2007; Swiderski 2003; Ventura y López-Fuster. 2010).
1	Margen ventral de la apertura del alveolo de los incisivos
2	Margen dorsal de la apertura del alveolo de los incisivos
3	Borde anterior del cuarto premolar
4	Borde anterior del primer molar
5	Borde anterior del segundo molar
6	Punta del proceso coronoides
7	Margen anterior de la base del proceso coronoides
8	Margen anterior del cóndilo
9	Margen posterior del cóndilo
13	Borde del proceso angular

5.4.5 Escápula:

En la vista lateral de la escápula derecha se escogieron 8 marcas y 14 (9-22) semi-marcas. Éstas se definen a continuación (Fig. 13; Cuadro 9).

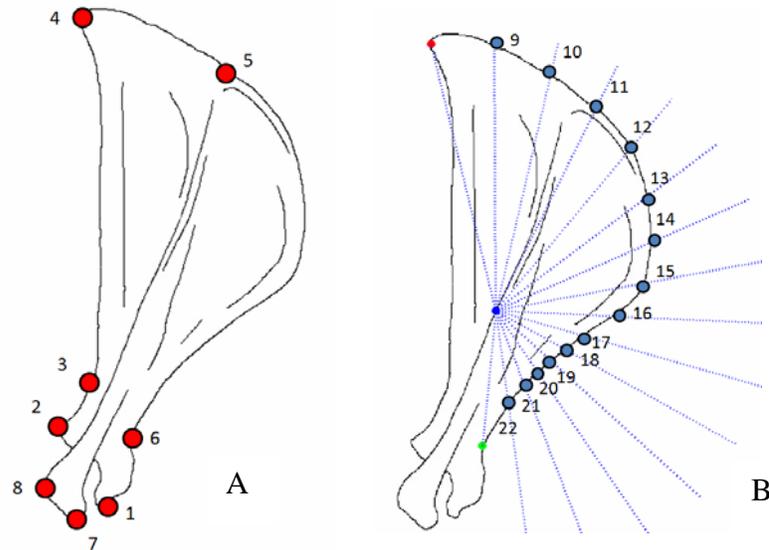


Fig. 13 .A) Marcas y B) semi-marcas escogidas para describir la escápula de *Heteromys desmarestianus*.

Cuadro 9. Descripción de las marcas utilizadas en la escápula.

Marcas	Definición (Morgan 2009)
1	Punta del proceso coracoides
2	Borde de la fosa glenoidea
3	Punto de la curvatura máxima a lo largo del margen axilar del cuello de la escápula
4	Ángulo caudal de la escápula
5	Intersección entre el borde vertebral y base de la espina de la escápula
6	Punto de la máxima curvatura a lo largo del margen anterior del cuello de la escápula
7	Punta del acromión (punto final cefálico)
8	Punta ventral del proceso metacromión

5.4.6 Húmero:

En la superficie flexora del húmero se escogieron 6 marcas y 19 (2-4, 6-10, 12-16, 18-22 y 24) semi-marcas. Éstas se definen a continuación (Fig. 14; Cuadro 10).

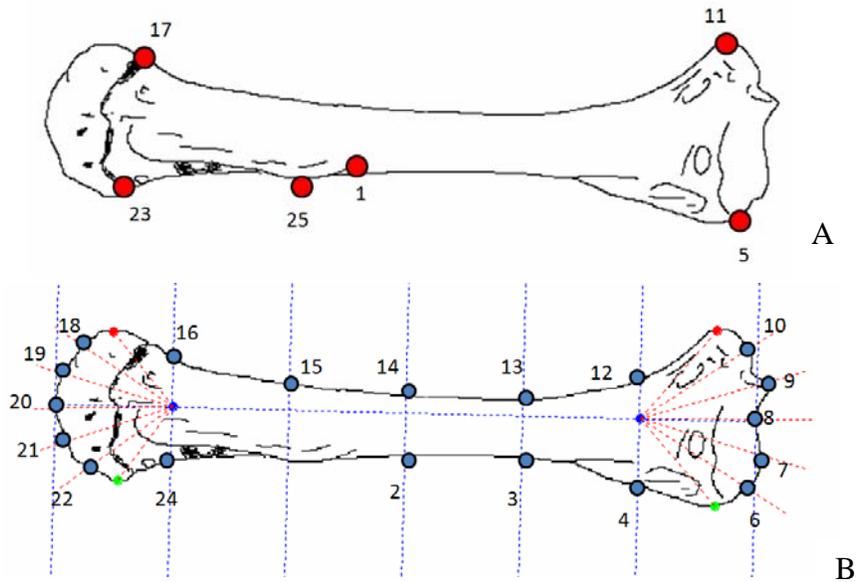


Fig. 14. A) Marcas y B) semi-marcas escogidas para describir el húmero de *Heteromys desmarestianus*.

Cuadro 10. Descripción de las marcas del húmero utilizadas en el análisis.

Marcas	Definición (Bonnán 2004)
1	Borde final de la cresta deltoidea
5	Borde exterior del epicondilo medial
11	Borde exterior del epicondilo lateral
17	Borde exterior del tubérculo menor del húmero
23	Borde exterior del tubérculo mayor del húmero
25	Punta de la cresta del deltoides del húmero

5.4.7 Radio-ulna:

En la superficie lateral de la radio-ulna se escogieron 10 marcas y 16 (2-4, 7-9, 12-13, 16-21, 25-26) semi-marcas. Éstas se definen a continuación (Fig. 15; Cuadro 11).

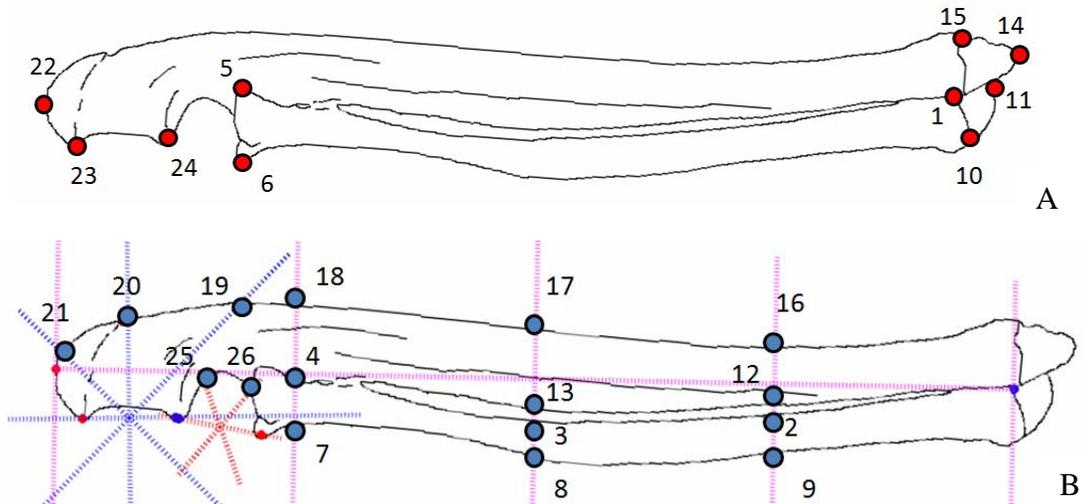


Fig. 15. A) Marcas y B) semi-marcas escogidas para describir la radio-ulna de *Heteromys desmarestianus*.

Cuadro 11. Descripción de las marcas de la radio-ulna utilizadas.

Marcas	Definición (Green 1959).
1	Punto distal de unión de la ulna y el radio
5	Borde posterior de la cabeza del radio
6	Borde anterior de la cabeza del radio
10	Borde anterior del proceso estiloide del radio
11	Punta del proceso estiloide del radio
14	Punta del proceso estiloide de la ulna
15	Borde posterior del proceso estiloide de la ulna
22	Punto de la máxima curvatura del proceso olécranon de la ulna
23	Olécranon
24	Punta del proceso olécranon

5.4.8 Pelvis:

En la superficie lateral de la pelvis se escogieron 10 marcas y 16 semi-marcas. Éstas se definen a continuación (Fig. 16; Cuadro 12).

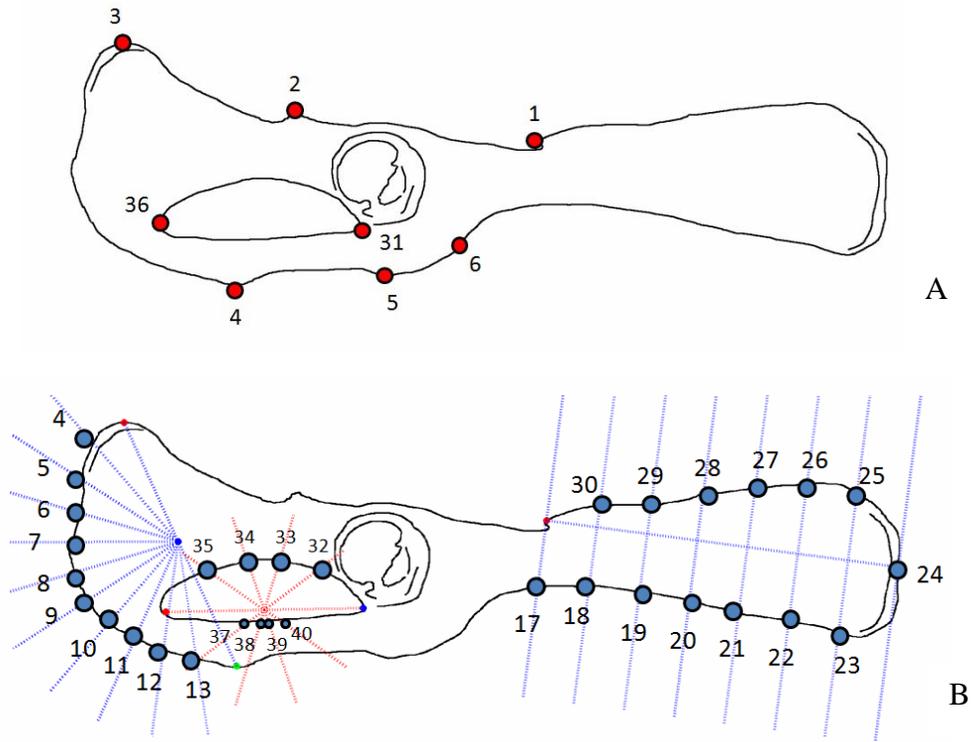


Fig. 16. A) Marcas y B) semi-marcas escogidas para describir la pelvis de *Heteromys desmarestianus*.

Cuadro 12. Descripción de las marcas utilizadas en la pelvis.

Marcas	Definición (Green 1959).
1	Superficie articular del sacro
2	Espina isquiática
3	Tubérculo del ischium
4	Rama descendente del pubis
5	Ángulo del pubis
6	Eminencia ilio-pectineal
31	Borde más anterior del foramen obturador
36	Borde más posterior del foramen obturador

5.4.9 Fémur:

En la superficie extensora del fémur se escogieron 12 marcas y 19 (2-6, 8-9, 11-14, 17-19, 22-24, 29-31) semi-marcas. Éstas se definen a continuación (Fig. 17; Cuadro 13).

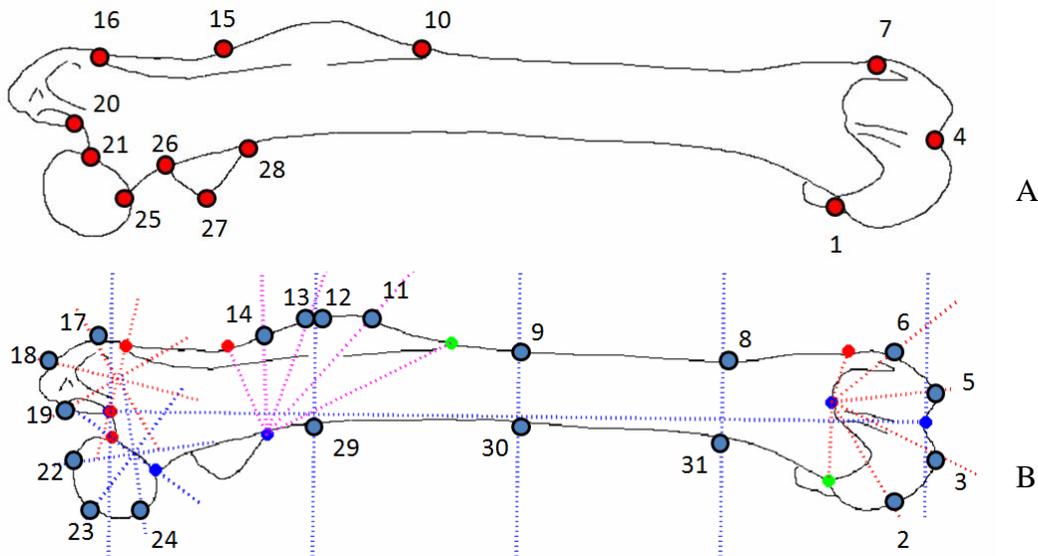


Fig. 17. A) Marcas y B) semi-marcas escogidas para describir el fémur de *Heteromys desmarestianus*.

Cuadro 13. Descripción de las marcas del fémur utilizadas en el análisis.

Marcas	Definición (Green 1959).
1	Borde exterior del cóndilo medial del fémur
4	Fosa intercondilar
7	Borde exterior del cóndilo lateral del fémur
10	Borde más distal del tercer trocánter del fémur
15	Borde más proximal del tercer trocánter del fémur
16	Borde exterior del trocánter mayor
20	Borde anterior del trocánter mayor
21	Borde anterior de la cabeza del fémur
25	Borde exterior de la cabeza del fémur
26	Borde más proximal del trocánter menor
27	Punta del trocánter menor
28	Borde más distal del trocánter menor

5.4.10 Tibia-fíbula:

En la superficie flexora de la tibia-fíbula se escogieron 10 marcas y 16 semi-marcas. Éstas se definen a continuación (Fig. 18; Cuadro 14).

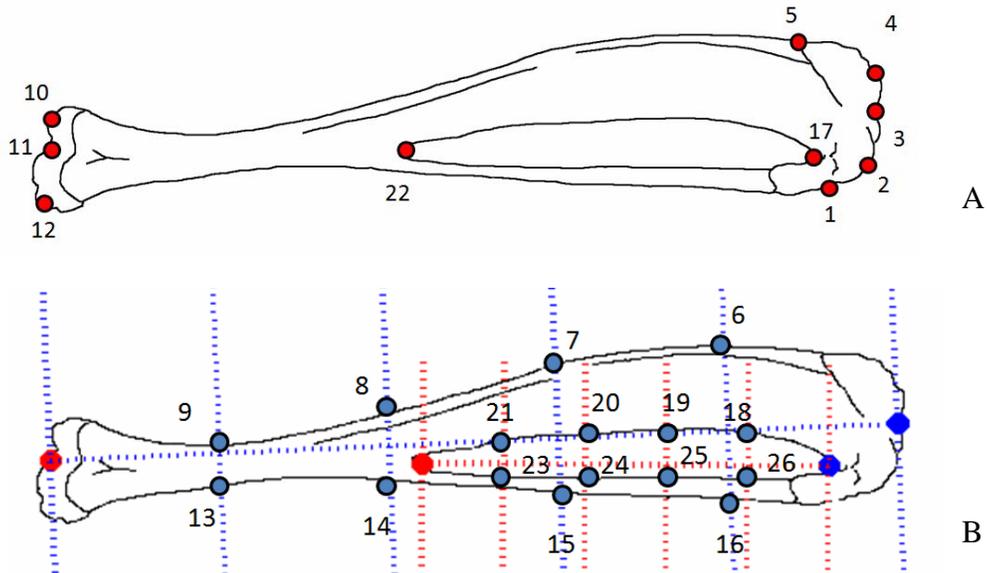


Fig. 18. A) Marcas y B) semi-marcas escogidas para describir la tibia-fíbula de *Heteromys desmarestianus*.

Cuadro 14. Descripción de las marcas utilizadas en la de la tibia-fíbula.

Marcas	Definición (Morgan 2009)
1	Cabeza de la fíbula
2	Cóndilo lateral
3	Fosa intercondiloide
4	Cóndilo medial
5	Borde distal del cóndilo medial
10	Maleolus medial
11	Fosa intermaleolus
12	Maleolus lateral
17	Punto de unión más distal de la tibia y la fíbula
22	Punto de unión más proximal de la tibia y la fíbula

5.5 Análisis Estadístico

Para los análisis de tamaño de los elementos óseos de *Heteromys desmarestianus* pusimos a prueba la hipótesis nula: que no existen cambios en el tamaño de los elementos óseos de *Heteromys desmarestianus* a medida que el animal crece. Para ello comparamos los puntajes del logaritmo natural del tamaño del centroide entre las categorías de edad y los sexos utilizando un análisis multivariado de la varianza (MANOVA). Los puntajes individuales del logaritmo natural del tamaño del centroide se utilizaron como las variables dependientes y las categorías de edad como factores categóricos o variables independientes.

Los datos de cada categoría de edad se dividieron según el sexo de los ratones y se les aplicó un MANOVA para determinar si los valores de cada conjunto de datos son significativamente distintos del otro conjunto de datos de la misma categoría de edad, pero tomando en cuenta el sexo. Si se rechaza la hipótesis nula, los datos se tratarán de manera independiente para hembras y machos en los análisis posteriores. Todos estos análisis se ejecutaron con el paquete estadístico STATISTICA 8.0 (StatSoft, 2007).

En cuanto al análisis de la forma de los elementos óseos de *Heteromys desmarestianus*, se realizó un análisis de componentes principales (PCA) utilizando todas las distancias procruster para cada categoría de edad. Este análisis permitió identificar el número de componentes que contienen la mayor cantidad de información en cuanto a la variación de los elementos óseos. Posteriormente se realizó un análisis de variables canónicas (CVA) para encontrar el conjunto de ejes que permite la máxima discriminación entre dos o más grupos (Hair et al. 2008). La distinción más importante entre los datos obtenidos a través de morfometría geométrica y los datos morfométricos convencionales es que en estos últimos cada variable de la función canónica puede descomponerse en cargas canónicas y estas no necesariamente pueden interpretarse como cambios en la forma. Por el contrario, en la morfometría geométrica la configuración de las marcas no puede descomponerse, ya que por definición la forma es una característica de toda la

configuración de las marcas y por esta razón, los cambios en la forma se interpretan mediante las rejillas de deformación (Zelditch et al. 2004).

El análisis de variables canónicas nos permitió realizar una prueba Lambda de Wilks basado en un análisis de MANOVA y poner a prueba la hipótesis nula, de que la forma de los elementos óseos es igual entre las categorías de edad. Esta prueba también realiza una asignación de los grupos *a posteriori* basándose en las distancias de Mahalanobis, lo que nos permite discriminar si nuestros grupos fueron correctamente asignados. Si rechazamos la hipótesis nula, se realizó una prueba F de Goodall. Este análisis nos permitió medir la desviación de la media de la suma de cuadrados de las distancias procruster entre las categorías de edad y de esta manera poner a prueba la hipótesis nula de igualdad de forma entre las categorías de edad analizadas.

5.6 Alometría

Para describir los cambios en las proporciones del cuerpo de los ratones a medida que crecen, se utilizó una regresión lineal utilizando la ecuación alométrica: $y = a + bx$; donde los cambios en el valor de b (pendiente) cambian la línea paralela de ella misma, y los cambios en a alteran la pendiente de la línea de regresión (Gersnowies Rodríguez 2007; Hildebrand y Goslow 2001).

Se puso a prueba la suposición que la forma está linealmente relacionada con el tamaño en la ontogenia de *Heteromys desmarestianus*, graficando el logaritmo natural del tamaño del centroide como variable independiente y las distancias procruster de cada espécimen como variable dependiente. Luego pusimos a prueba la hipótesis nula de crecimiento isométrico para cada uno de los elementos óseos de *Heteromys desmarestianus*, utilizando como estadístico de prueba una F de Goodall (Fig. 19).

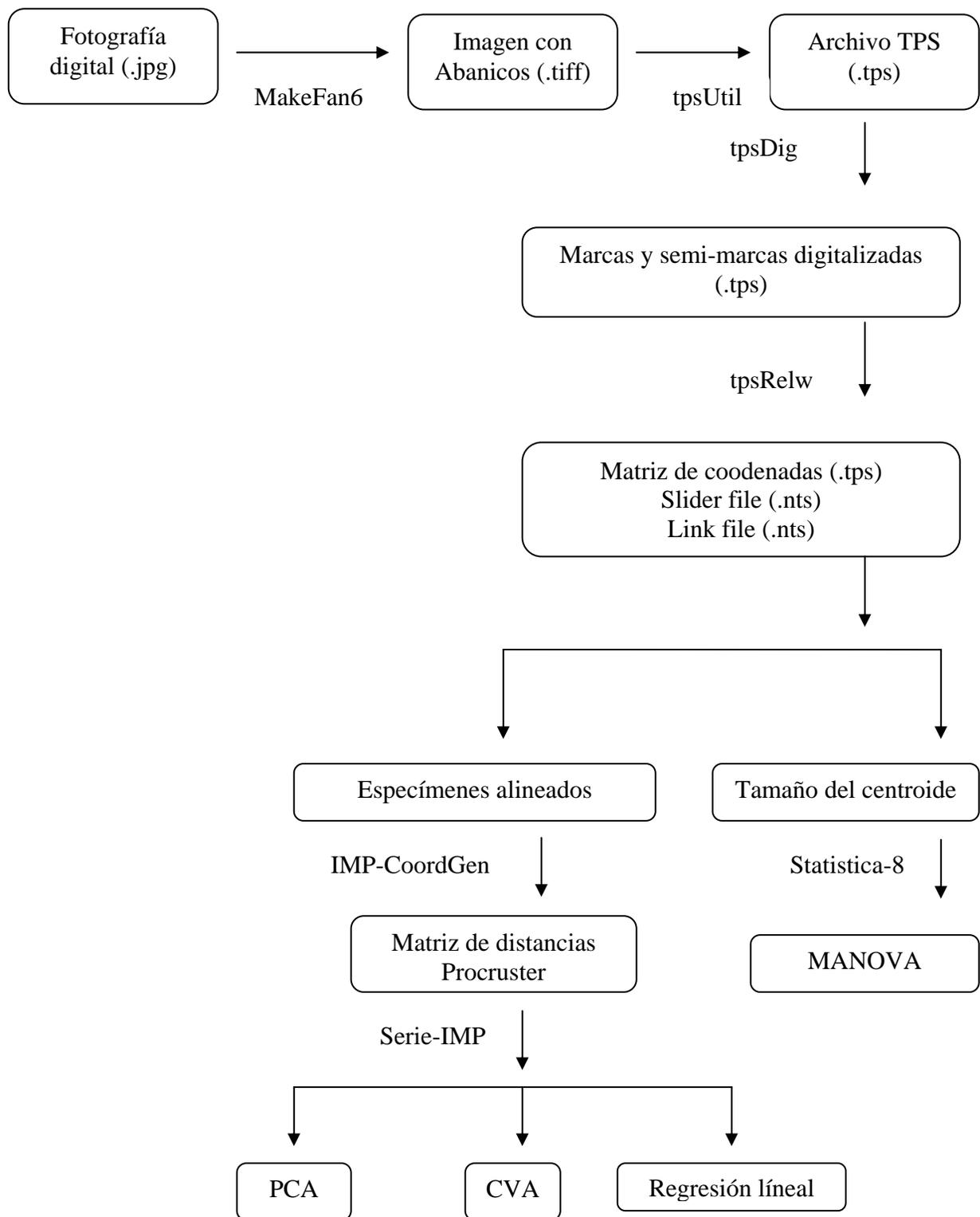


Fig. 19. Pasos a seguir mediante el método de descomposición “Thin Plate Spline” (TPS). Modificado de Sheets (2003).

6. RESULTADOS

6.1 *Colecta de especímenes*

Se realizó una salida de campo de reconocimiento en septiembre de 2008 y posteriormente seis salidas más de febrero a octubre del 2009 a la Estación de Biología Tropical “Los Tuxtlas” ubicada en el Estado de Veracruz, México. Durante estas salidas de campo se capturaron un total de 37 individuos de *Heteromys desmarestianus* (13 machos y 24 hembras). Todos los individuos capturados fueron transportados al bioterio de la Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional Autónoma de México para iniciar la cría en cautiverio.

6.2 *Reproducción en cautiverio*

Ninguno de los intentos de reproducción en cautiverio fueron exitosos, en tres de los cuatro ensayos los machos fueron agresivos con las hembras. Tanto el macho como la hembra utilizados en el segundo ensayo murieron días después, producto de las heridas que se causaron mutuamente. En el tercer ensayo, dos de las cinco hembras del experimento murieron posteriormente producto de las heridas. Sin embargo las hembras sobrevivientes se recuperaron rápido, pero ninguna quedó preñada. En el último ensayo, que incluyó un periodo de reconocimiento, la pareja de ratones fue observada luego de retirarse la reja que los mantenía separados. Luego de unos minutos las hembras fueron retiradas de las jaulas cuando los machos empezaron a ser muy agresivos.

En los meses de septiembre y octubre de 2009, se capturaron dos hembras preñadas las cuales dieron a luz durante su estancia en el bioterio. Una de las hembras capturada en septiembre dio a luz tres crías, sin embargo a los nueve días de nacidos la hembra los mató y comió parte de sus cuerpos. La segunda hembra, capturada en el mes de octubre, también dio a luz tres crías las cuales alcanzaron los 28 días de vida, momento en el cual la hembra los destetó. Estas crías fueron sacrificadas y utilizadas en los análisis morfométricos.

6.3 Análisis morfométricos

6.3.1. Cráneo en vista dorsal

Análisis del tamaño. El MANOVA demostró que existen diferencias significativas en el tamaño del cráneo de *Heteromys desmarestianus* entre las categorías de edad ($P < 0.001$), pero no existe tal diferencia entre los sexos (Cuadro 15; Fig. 20).

Posteriormente la prueba de medias múltiples de Duncan demostró que existe evidencia significativa en el tamaño del cráneo en posición dorsal entre todas las categorías analizadas (Cuadro 16).

Cuadro 15. Análisis multivariado de varianza (MANOVA) entre el logaritmo natural del tamaño del centroide de las categorías de edad y el sexo para el cráneo en posición dorsal de *Heteromys desmarestianus*. N: número de individuos, gl: grados de libertad, F: estadístico de F, p: probabilidad.

Variable	N	gl	F	p
Edad	183	4	91.3	<0.001
Sexo	183	1	3.8	0.552

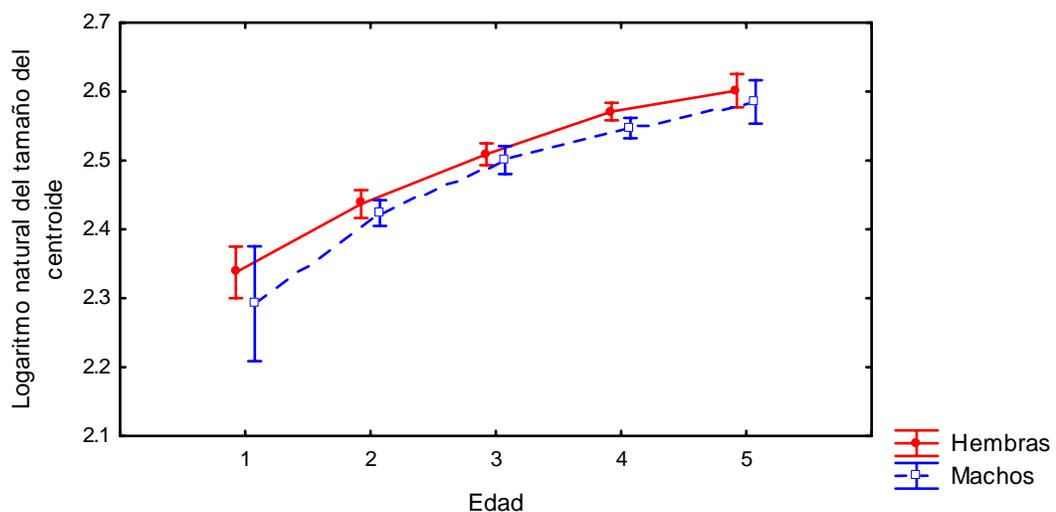


Fig. 20. Gráfico que muestra la media del tamaño del centroide de cada categoría de edad y el sexo para el cráneo en posición dorsal de *Heteromys desmarestianus*. Las barras laterales muestran los intervalos de confianza de 0.95.

Cuadro 16. Prueba de medias múltiples de Duncan del tamaño del centroide entre las categorías de edad para el cráneo en posición dorsal de *Heteromys desmarestianus*. Las celdas muestran los valores de probabilidad para cada categoría de edad.

EDAD 1	Prueba de Duncan			
	2	3	4	5
1				
2	<0.001			
3	<0.001	<0.001		
4	<0.001	<0.001	<0.001	
5	<0.001	<0.001	<0.001	0.016

Análisis de la forma para el cráneo en vista dorsal. La prueba F de Goodall realizada por forma del cráneo en vista dorsal entre las hembras y los machos de *Heteromys desmarestianus* reveló que no existe dimorfismo sexual en la forma del cráneo entre los sexos de ninguna de las categorías estudiadas (Cuadro 17).

El PCA reveló que el PC 1 explica el 56.82% de la variación en la forma, seguido por el 6.43% que aporta el PC 2 (Cuadro 18).

Cuadro 17. Prueba F de Goodall entre las hembras y los machos de las categorías de edad 2 al 5 para el cráneo en posición dorsal de *Heteromys desmarestianus*. F: estadístico de F, gl: grado de libertad, p: probabilidad.

Categorías de edad	Prueba F (4,900 bootstraps)			
	F	gl	p	Distancias procruster
2	1.68	58, 203	0.090	0.012
3	1.27	58, 249	0.086	0.009
4	1.50	58, 429	0.136	0.008
5	1.30	58, 986	0.236	0.015

Cuadro 1 8. Eigenvalores de los Componentes Principales y el porcentaje de variación que explica cada uno.

Componentes principales	Eigenvalores	Variación explicada	Porcentaje acumulativo
1	4.99×10^{-9}	0.568	56.82%
2	6.83×10^{-9}	0.064	63.25%
3	1.06×10^{-8}	0.059	69.17%
4	1.34×10^{-8}	0.041	73.34%
5	2.58×10^{-8}	0.032	76.54%
6	2.76×10^{-8}	0.023	78.90%
7	2.90×10^{-8}	0.022	81.16%
8	6.50×10^{-8}	0.020	83.17%
9	1.11×10^{-7}	0.017	84.88%
10	2.32×10^{-7}	0.015	86.38%
11	3.63×10^{-7}	0.012	87.68%
12	5.15×10^{-7}	0.012	88.85%
13	5.68×10^{-7}	0.011	90.00%
14	6.99×10^{-7}	0.009	90.95%
15	7.49×10^{-7}	0.009	91.89%
16	8.52×10^{-7}	0.007	92.65%
17	9.41×10^{-7}	0.007	93.34%
18	9.84×10^{-7}	0.007	94.01%
19	1.12×10^{-6}	0.006	94.61%
20	1.14×10^{-6}	0.006	95.19%

Los 10 componentes principales que aportaron mayor información para discriminar la forma del cráneo dorsal fueron utilizados para realizar una prueba de Bartlett basada en un análisis de MANOVA. Este análisis demostró que existen diferencias significativas entre los grupos de edad de acuerdo a la forma del cráneo en posición dorsal (Lambda de Wilk = 0.000; $\chi^2 = 2627.584$; $gl = 290$; $P < 0.001$).

El análisis de CVA fue capaz de discriminar correctamente los datos de la forma del cráneo dorsal en cinco grupos por medio de las distancias de Mahalanobis entre cada categoría de edad (Cuadro 19; Fig. 21). La prueba F de Goodall reveló que las distancias Procruster de las forma del cráneo en posición dorsal de *Heteromys desmarestianus* son significativas entre las categorías de edad, ya que todos los valores de probabilidad fueron menores a 0.05 (Cuadro 20).

Cuadro 19. Matriz de clasificación resultante del análisis discriminante de variables canónicas (CVA). La clasificación *a priori* está basada en las cinco categorías de edad de los 183 cráneos en posición dorsal de *Heteromys desmarestianus*. La asignación *a posteriori* esta basada en las distancias de Mahalanobis de los individuos a las medias de los grupos *a priori*.

Asignación <i>a priori</i>		Asignación <i>a posteriori</i>					TOTAL
		Categorías de edad					
		1	2	3	4	5	
Categorías de edad	1	6	0	0	0	0	6
	2	0	37	0	0	0	37
	3	0	0	45	0	0	45
	4	0	0	0	76	0	76
	5	0	0	0	0	19	19

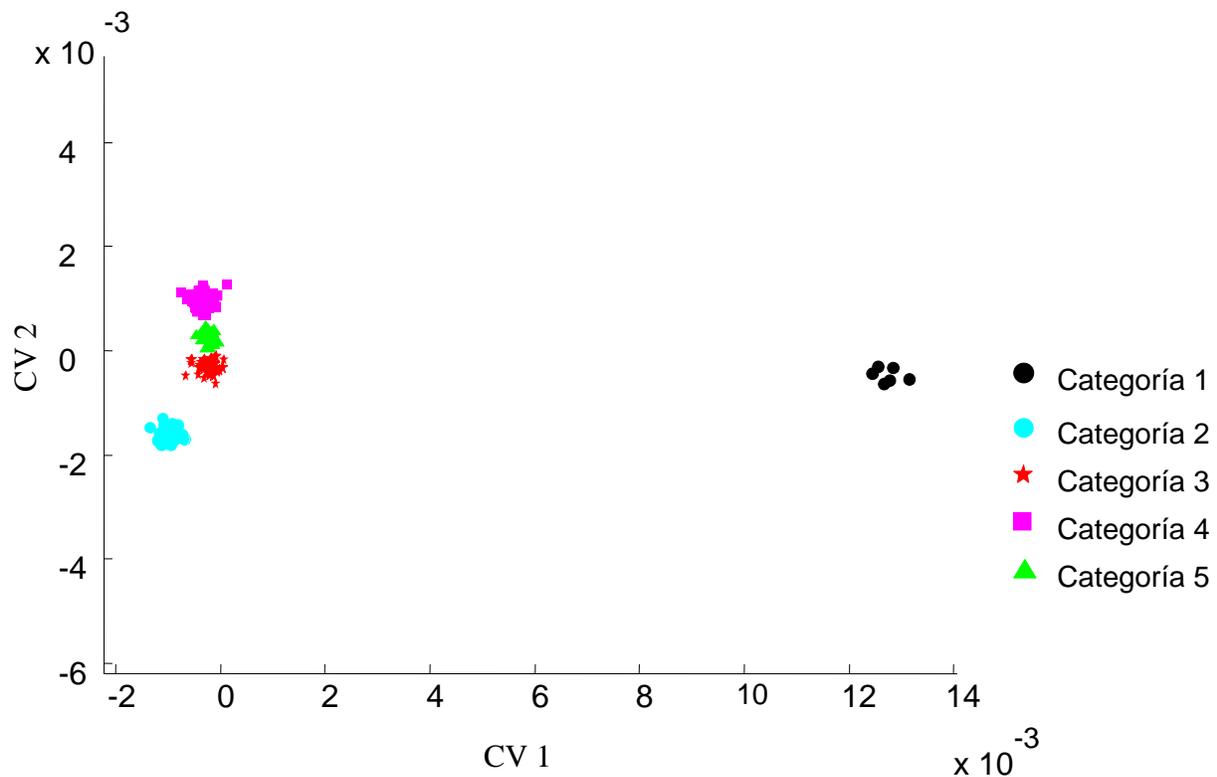


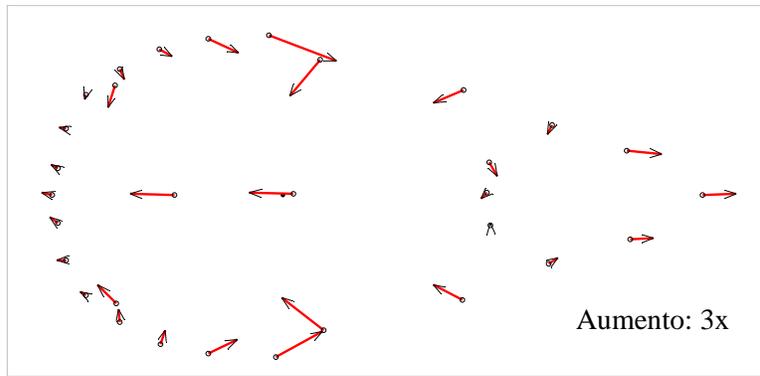
Fig. 21. Gráfico de variables canónicas (CVA) que muestra las dimensiones a lo largo del morfoespacio en el cual la forma del cráneo dorsal de *Heteromys desmarestianus* es óptimamente discriminado según sus categorías de edad.

Cuadro 20. Prueba F de Goodall entre las cinco categorías de edad de *Heteromys desmarestianus* a través de las distancias Procruster entre sus medias. F: estadístico de F, gl: grados de libertad, p: probabilidad.

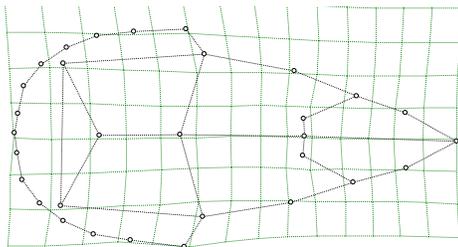
Categorías de edad	F	Prueba F de Goodall		Distancias procruster
		gl	p	
1 vs 2	13.05	58, 2204	<0.001	0.044
2 vs 3	26.16	58, 4640	<0.001	0.029
3 vs 4	21.46	58, 6902	<0.001	0.024
4 vs 5	3.95	58, 5394	0.001	0.014
1 vs 5	47.58	58, 1334	<0.001	0.092

En el cráneo en posición dorsal la dirección del cambio en la forma de la categoría 1 a la categoría 2, se observa un ensanchamiento del hueso parietal ubicado en la parte posterior del cráneo. Por su parte los elementos óseos que componen la región anterior del cráneo (nasal, premaxilar y maxilar) experimentaron un alargamiento en dirección anterior al cráneo (Fig. 22). En el análisis del crecimiento del cráneo de la categoría 2 a la 3, observamos que la dirección del cambio en la forma se observa en la región anterior, aquí se registra un alargamiento de los nasales y los premaxilares. En cambio, en la parte posterior del cráneo estos cambios ya no son evidentes (Fig. 23). Entre las categorías 3 y 4 se sigue observando un alargamiento de los nasales y premaxilares pero menos evidente en la unión de estos con el frontal (Fig. 24). Entre las categorías 4 y 5 solo se observa un pequeño alargamiento en la región anterior del cráneo en la unión del nasal y el premaxilar (Fig. 25).

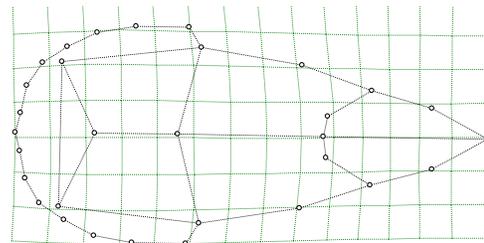
Al analizar la dirección del cambio en la forma de toda la serie ontogénica podemos observar que en los puntos de unión entre el frontal, premaxilar y nasal se da un alargamiento de los elementos óseos en dirección antero posterior. Por su parte, la dirección del cambio en la unión del maxilar, premaxilar y frontal y en la unión del nasal y premaxilar se da en dirección contraria, produciendo así el alargamiento del hocico del animal. En la parte posterior del cráneo la dirección del cambio muestra movimientos de los parietales y el interparietal hacia la región posterior del cráneo y desplazamiento de los puntos colocados en el borde del cráneo hacia su centro, dando lugar así a un cráneo más largo y menos ancho que en la primera categoría de edad (Figs. 26 y 27).



Categoría 1 vs 2

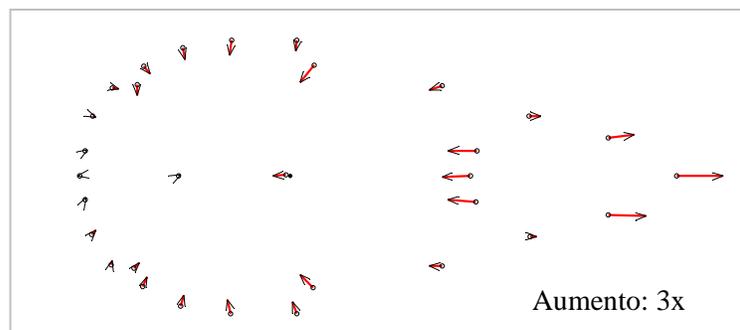


Categoría 1

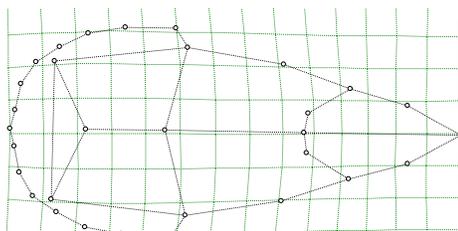


Categoría 2

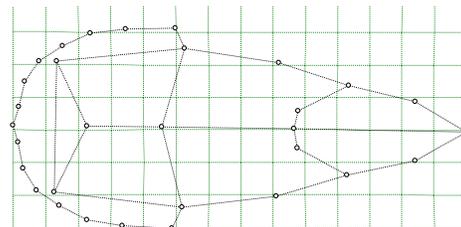
Fig. 22. Vectores de crecimiento entre las categorías 1 vs 2 y rejillas de deformación para las categorías 1 y 2.



Categoría 2 vs 3

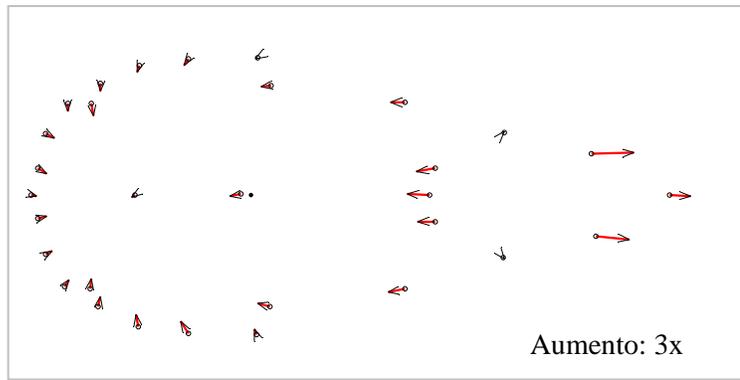


Categoría 2

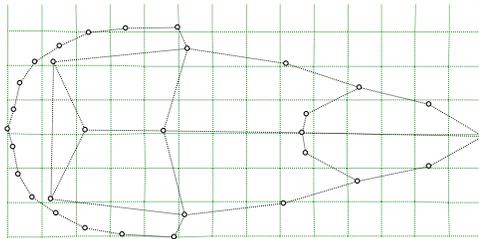


Categoría 3

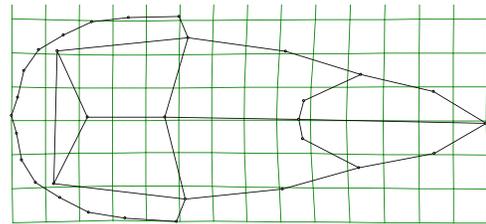
Fig. 23. Vectores de crecimiento entre las categorías 2 vs 3 y rejillas de deformación para las categorías 2 y 3.



Categoría 3 vs 4

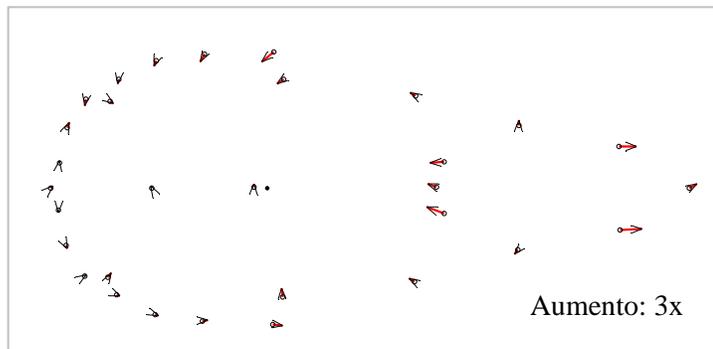


Categoría 3

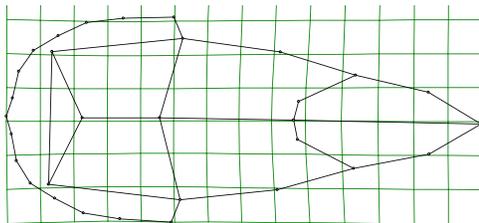


Categoría 4

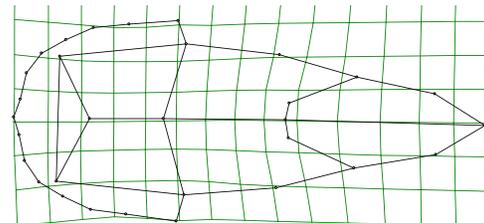
Fig. 24. Vectores de crecimiento entre las categorías 3 vs 4 y rejillas de deformación para las categorías 3 y 4.



Categoría 4 vs 5

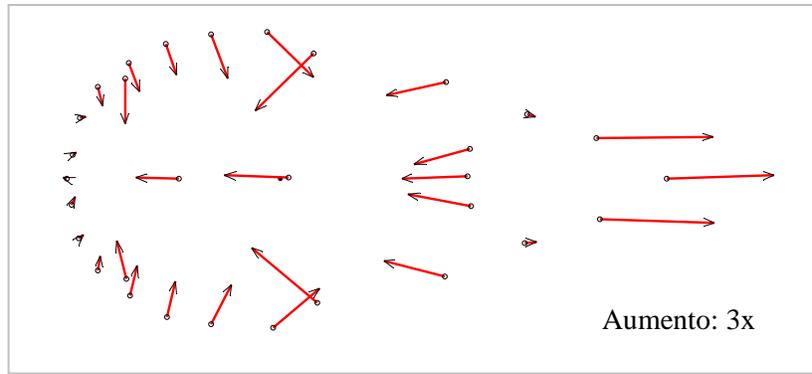


Categoría 4

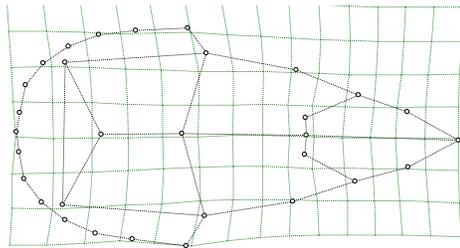


Categoría 5

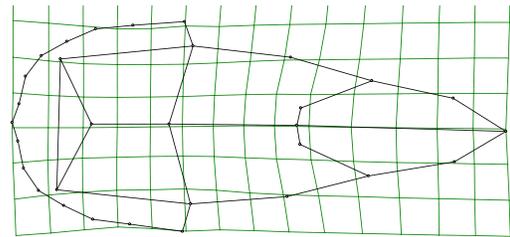
Fig. 25. Vectores de crecimiento entre las categorías 4 vs 5 y rejillas de deformación para las categorías 4 y 5.



Categoría 1 vs 5



Categoría 1



Categoría 5

Fig. 26. Vectores de crecimiento entre las categorías 1 vs 5 y rejillas de deformación para las categorías 1 y 5.

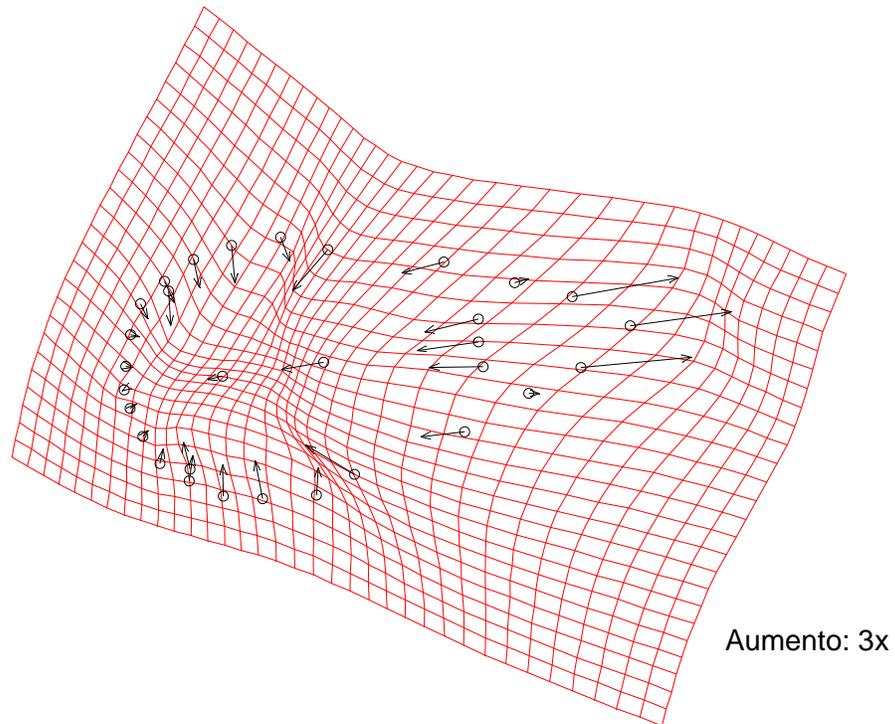


Fig. 27. Vectores de crecimiento y rejilla de deformación entre las categorías 1 al 5. Mostrando los cambios que experimenta el cráneo en vista dorsal de *Heteromys desmarestianus* durante su crecimiento.

Alometría: cráneo en vista dorsal. La ecuación de la regresión lineal fue: $y = -0.821 + 1.15x$; donde la pendiente de la regresión fue de 1.15 ($P < 0.001$), y el coeficiente de determinación para esta ecuación fue de 75% ($R^2 = 0.7493$), lo que indica la precisión predictiva del modelo, que para este caso es buena (Fig. 28). La prueba F de Goodall fue significativa ($F = 128.540$ y $gl = 58, 10498$, $P = <0.001$), por lo tanto asumimos que la forma del cráneo de *Heteromys desmarestianus* a medida que crece no es isométrica, sólo 41.52% de la variación observada es explicada por el tamaño.

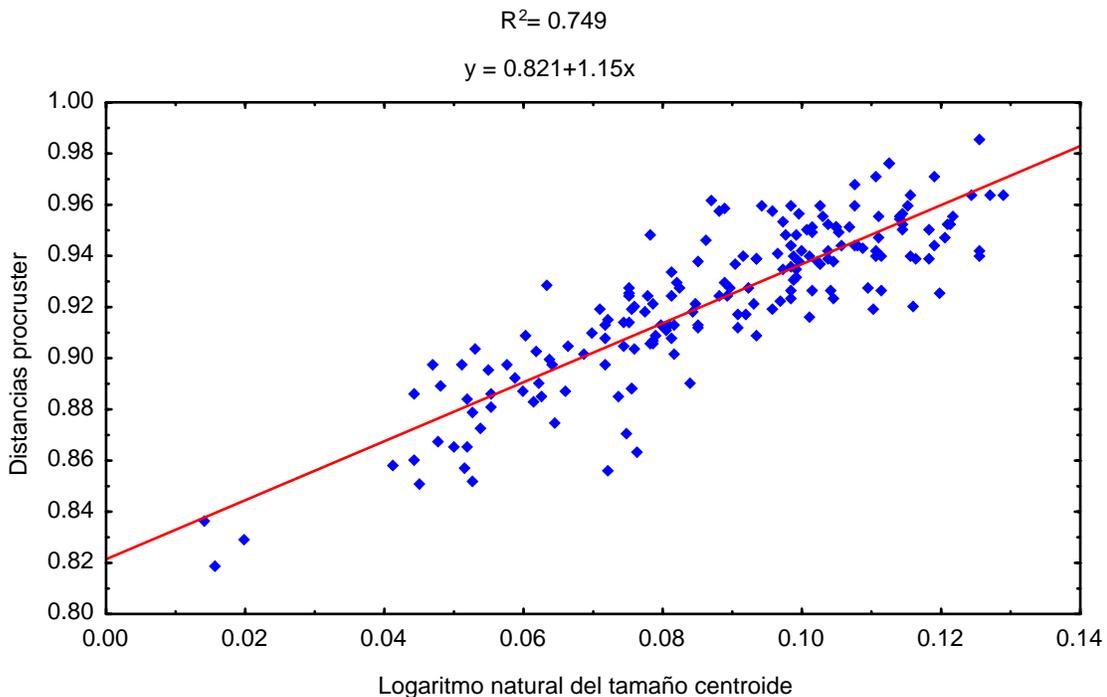


Fig. 28. Regresión lineal usando las distancias procruster de cada espécimen de la forma desde la categoría de edad 1 hasta la 5, contra el logaritmo natural del tamaño del centroide.

6.3.2. Cráneo en vista lateral

Análisis del tamaño. El MANOVA nos muestra que existen diferencias significativas entre el tamaño del cráneo en posición lateral de *Heteromys desmarestianus* entre las categorías de edad ($P = <0.00$), pero no fue significativa entre los sexos ($P = 0.689$) de este roedor (Cuadro 21; Fig. 29). Por su parte la prueba de medias múltiples de Duncan demostró que existe diferencia significativa en el tamaño del cráneo lateral entre todas las categorías de edad con excepción de las categorías 4 y 5 (Cuadro 22).

Cuadro 21 . Análisis de multivariado de la Varianza (MANOVA) del tamaño del centroide de las categorías de edad y el sexo para el cráneo en posición lateral de *Heteromys desmarestianus*. N: número de individuos, gl: grados de libertad, F: estadístico de F, p: probabilidad.

Variables	N	gl	F	p
Edad	184	4	64.9	<0.001
Sexo	184	1	0.2	0.689

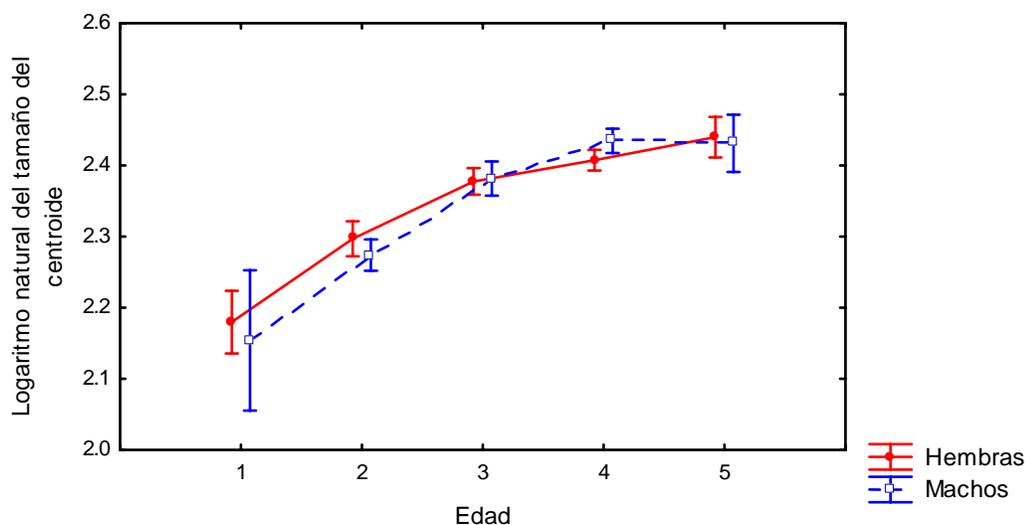


Fig. 29. Gráfico que muestra la media del logaritmo natural del tamaño del centroide de cada categoría de edad y el sexo para el cráneo en posición lateral de *Heteromys desmarestianus*. Las barras laterales muestran los intervalos de confianza de 95%.

Cuadro 22. Prueba de medias múltiples de Duncan del tamaño del centroide entre las categorías de edad para el cráneo en posición lateral de *Heteromys desmarestianus*.

EDAD	Prueba de Duncan				
	1	2	3	4	5
1					
2	< 0.001				
3	< 0.001	< 0.001			
4	< 0.001	< 0.001	0.018		
5	< 0.001	< 0.001	< 0.001	0.280	

Análisis de la forma para el cráneo en vista lateral. No encontramos diferencias significativas en la forma del cráneo en vista lateral entre las hembras y los machos de las categorías de edad 2-5, por lo tanto no hay dimorfismo sexual en cráneo en vista lateral (Cuadro 23). El análisis de componentes principales mostró que el primer componente principal explica un 43.75% de la variación en la forma, mientras que el segundo componente principal explica un 11.67% (Cuadro 24).

Cuadro 23. Prueba F de Goodall entre las hembras y los machos de las categorías de edad 2 al 5 para el cráneo en posición lateral de *Heteromys desmarestianus*. F: estadístico de F, gl: grados de libertad, p: probabilidad.

Categorías de edad	Prueba F (4,900 bootstraps)			
	F	gl	p	Distancias procruster
2	0.81	44, 1496	0.531	0.009
3	1.70	44, 1892	0.138	0.014
4	1.84	44, 3388	0.076	0.010
5	1.63	44, 704	0.145	0.021

Cuadro 24. Eigenvalores de los Componentes Principales y el porcentaje de variación que explica cada uno.

Componentes principales	Eigenvalores	Variación explicada	Porcentaje acumulativo
1	5.57 10x ⁻⁰⁹	0.437	43.75%
2	8.59 10x ⁻⁹	0.117	55.42%
3	8.68 10x ⁻⁹	0.082	63.68%
4	1.91 10x ⁻⁸	0.061	69.79%
5	2.41 10x ⁻⁸	0.049	74.75%
6	3.82 10x ⁻⁸	0.043	79.05%
7	5.06 10x ⁻⁸	0.034	82.47%
8	2.31 10x ⁻⁷	0.025	85.00%
9	2.94 10x ⁻⁷	0.023	87.27%
10	3.25 10x ⁻⁷	0.018	89.11%
11	4.86 10x ⁻⁷	0.016	90.72%
12	6.40 10x ⁻⁷	0.013	92.72%
13	7.01 10x ⁻⁷	0.012	93.31%
14	8.67 10x ⁻⁷	0.010	94.35%
15	9.42 10x ⁻⁷	0.009	95.21%
16	1.26 10x ⁻⁶	0.006	95.86%
17	1.30 10x ⁻⁶	0.005	96.40%
18	1.55 10x ⁻⁶	0.005	96.88%
19	1.97 10x ⁻⁶	0.005	97.35%
20	1.99 10x ⁻⁶	0.004	97.72%

El MANOVA aplicado en conjunto con el CVA demostró que existe diferencia significativa en la forma del cráneo en posición lateral entre las categorías de edad (Lambda de Wilks = 0.000; $X^2 = 2818.901$; $gl = 220$; $P < 0.001$). Este análisis fue capaz de discriminar correctamente los cinco grupos de la forma del cráneo en posición lateral de *Heteromys desmarestianus* (Cuadro 25; Figura 30).

La prueba F de Goodall aplicada entre dos categorías de edades sucesivas fue significativa en todos los grupos de datos analizados, ya que todos los valores de probabilidad fueron menores a 0.05 (Cuadro 26).

Cuadro 25. Matriz de clasificación resultante del análisis discriminante de variables canónicas (CVA). La clasificación *a priori* esta basada en las cinco categorías de edad de los 184 cráneos en posición lateral de *Heteromys desmarestianus*. La asignación *a posteriori* esta basada en las distancias de Mahalanobis de los individuos a las medias de los grupos *a priori*.

Asignación <i>A priori</i>		Asignación <i>A posteriori</i>					TOTAL
		Categorías de edad					
		1	2	3	4	5	
Categorías de edad	1	6	0	0	0	0	6
	2	0	36	0	0	0	36
	3	0	0	45	0	0	45
	4	0	0	0	79	0	79
	5	0	0	0	0	18	18

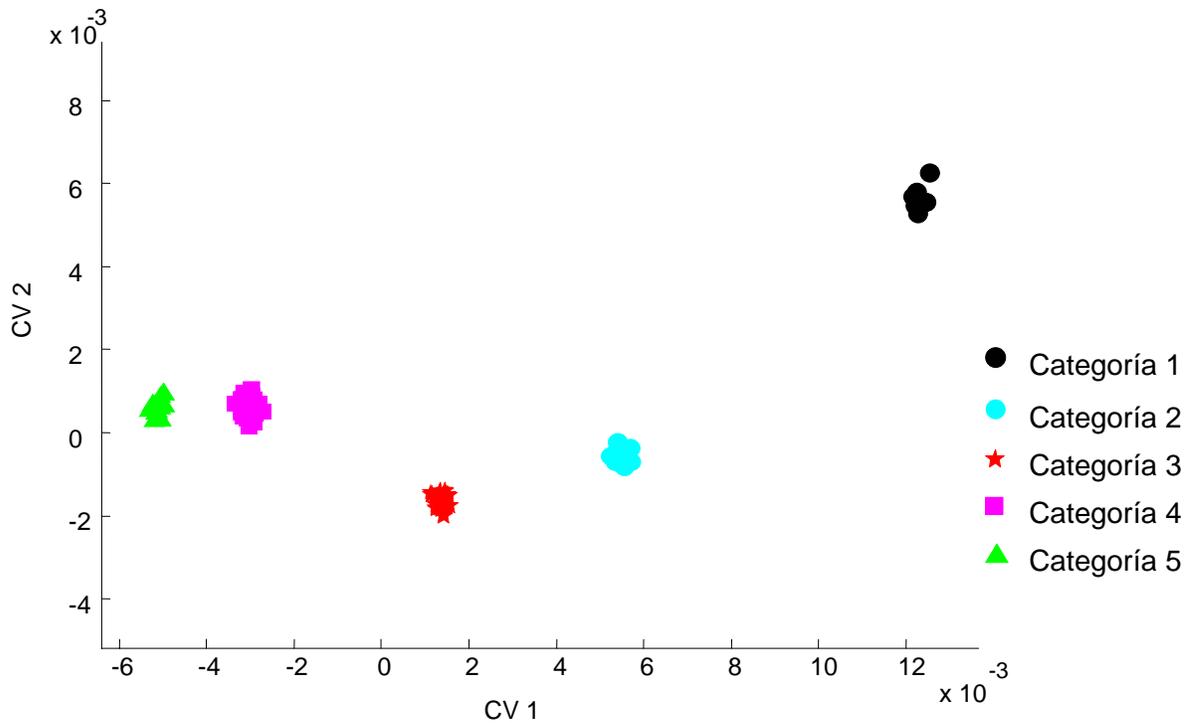


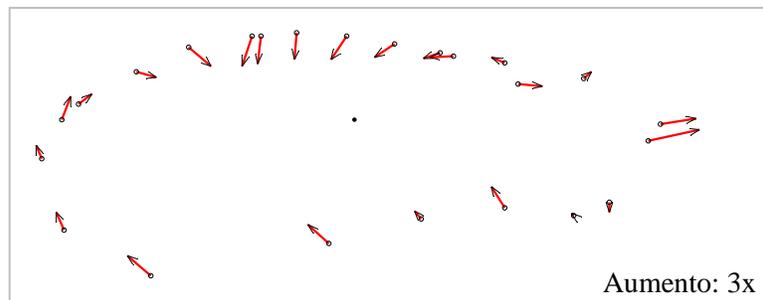
Fig. 30. Gráfico de las variables canónicas (CVA) que muestra las dimensiones a lo largo del morfoespacio en el cual la forma del cráneo en posición lateral de *Heteromys desmarestianus* es óptimamente discriminado.

Cuadro 26. Prueba F de Goodall entre las cinco categorías de edad de *Heteromys desmarestianus* a través de las distancias Procruster parciales entre sus medias. F: estadístico de F, gl: grados de libertad, p: probabilidad.

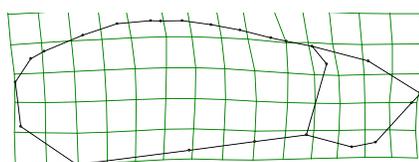
Categorías de edad	Prueba F de Goodall			Distancias procruster
	F	gl	p	
1 vs 2	12.51	44, 1760	< 0.001	0.039
2 vs 3	15.29	44, 3476	< 0.001	0.023
3 vs 4	17.31	44, 5368	< 0.001	0.021
4 vs 5	3.14	44, 4180	< 0.001	0.013
1 vs 5	34.87	44, 968	< 0.001	0.078

En el análisis del cráneo en posición lateral la dirección de los cambios entre las categoría 1 y 2 en la región anterior del cráneo se observa el alargamiento en el punto de unión del nasal y el premaxilar. En la parte posterior del cráneo el proceso paramastoideo y el occipital se desplazan hacia arriba. Por su parte, los puntos localizados en la parte superior del cráneo se dirigen hacia abajo y los localizados en la parte inferior se mueven hacia arriba, indicando que el cráneo en estas categorías de edad tiende a achatarse (Fig. 31).

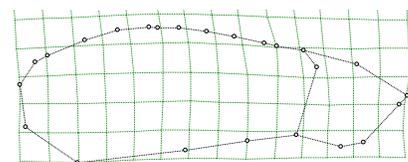
Entre las categorías 2 y 3 seguimos observando un alargamiento de la parte anterior del cráneo entre el nasal y premaxilar. En la parte posterior del cráneo los cambios fueron menos evidentes pero la dirección del cambio fue la misma que la observada entre las categorías 1 y 2 (Fig. 32). Los cambios que observamos entre las categorías 3 y 4 son en menor escala que los registrados en las categorías anteriores, pero se mantuvo el mismo patrón de alargamiento del nasal y premaxilar y el achatamiento en la parte superior del cráneo (Fig. 33). Entre las categorías 4 y 5 el desplazamiento de los vectores fue casi mínimo (Fig. 34). La serie ontogénica de los cambios ocurrida durante el crecimiento del cráneo de *Heteromys desmarestianus* en vista lateral muestra cómo a lo largo de su crecimiento, éste se alarga y se vuelve más plano en su parte superior (Figs. 35 y 36).



Categoría 1 vs 2

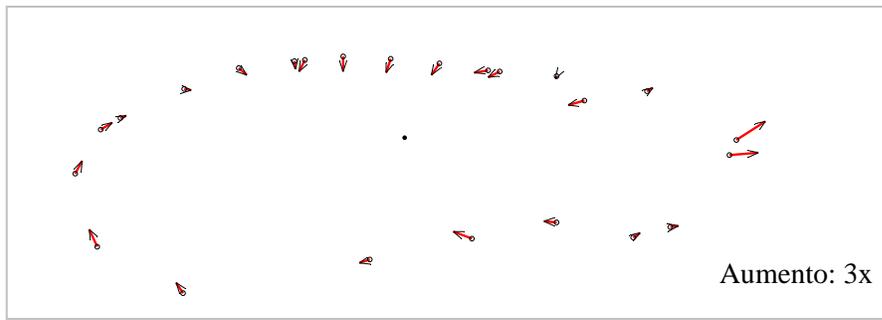


Categoría 1

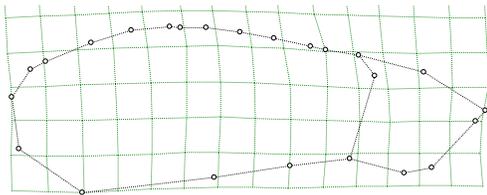


Categoría 2

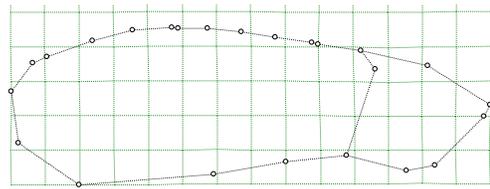
Fig. 31. Vectores de crecimiento entre las categorías 1 vs 2 y rejillas de deformación para las categorías 1 y 2.



Categoría 2 vs 3

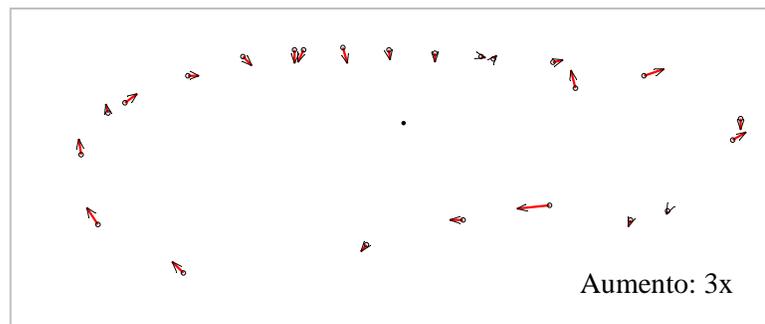


Categoría 2

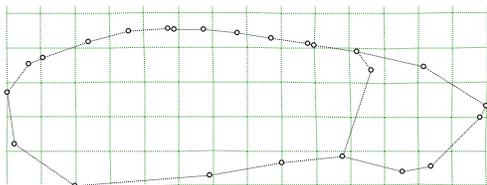


Categoría 3

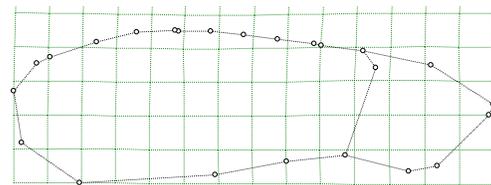
Fig. 32. Vectores de crecimiento entre las categorías 2 vs 3 y rejillas de deformación para las categorías 2 y 3.



Categoría 3 vs 4

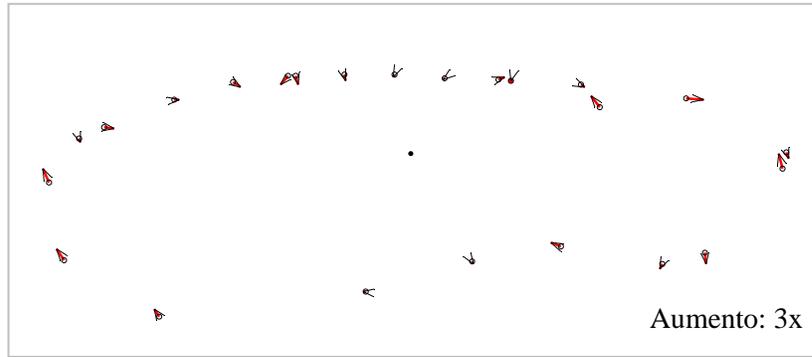


Categoría 3

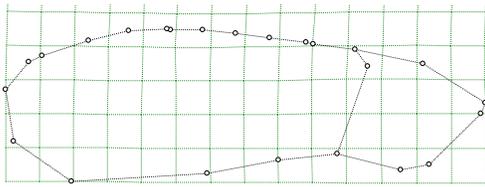


Categoría 4

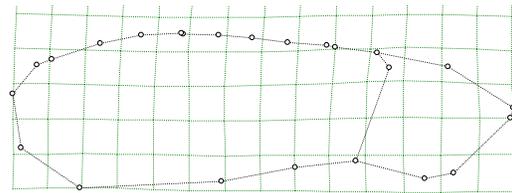
Fig. 33. Vectores de crecimiento entre las categorías 3 vs 4 y rejillas de deformación para las categorías 3 y 4.



Categoría 4 vs 5

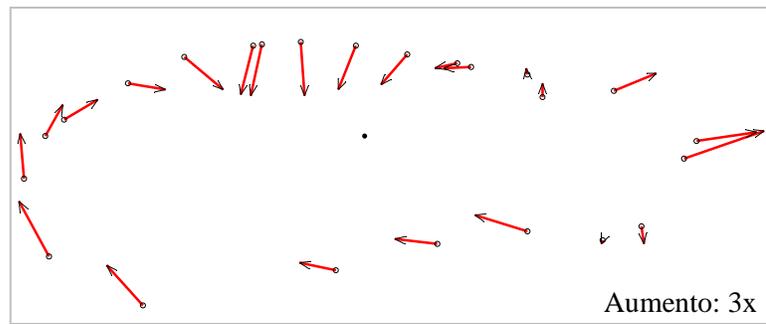


Categoría 4

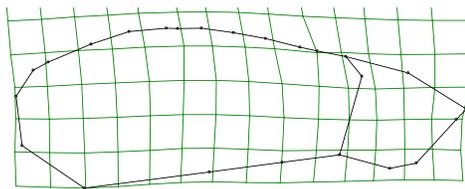


Categoría 5

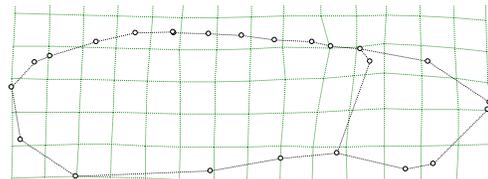
Fig. 34. Vectores de crecimiento entre las categorías 4 vs 5 y rejillas de deformación para las categorías 4 y 5.



Categoría 1 vs 5



Categoría 1



Categoría 5

Fig. 35. Vectores de crecimiento entre las categorías 1 vs 5 y rejillas de deformación para las categorías 1 y 5.

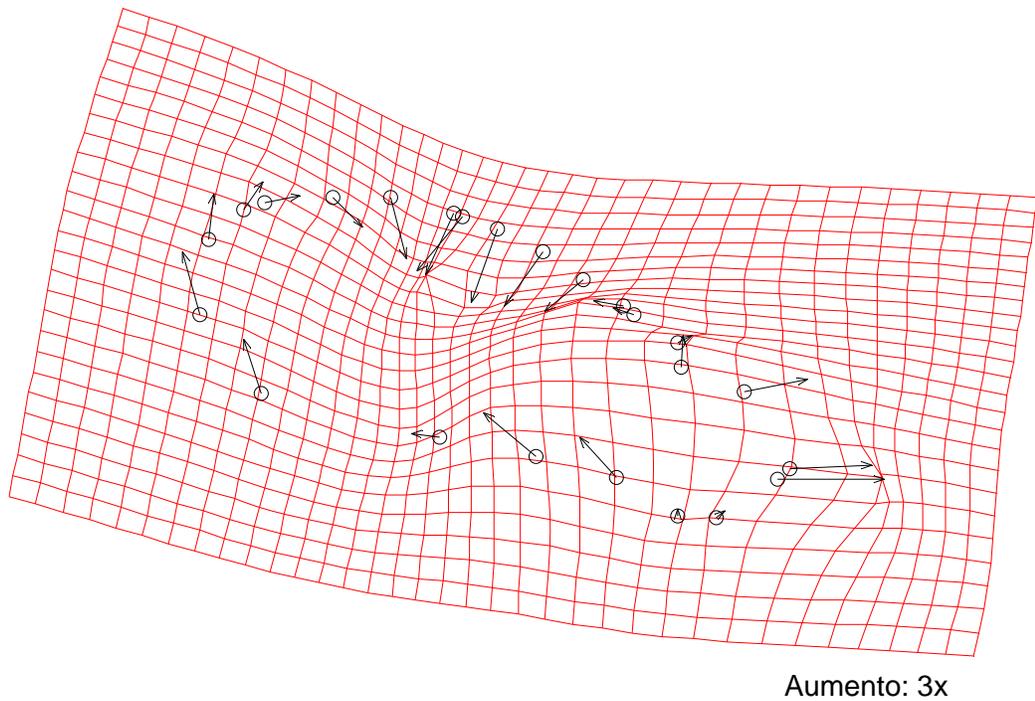


Fig. 36. Vectores de crecimiento y rejilla de deformación entre las categorías 1 al 5. Se muestran los cambios que experimenta el cráneo en vista lateral de *Heteromys desmarestianus* durante su crecimiento.

Alometría: cráneo en vista lateral. El análisis de regresión dio como resultado la ecuación: $y = -0.273 + 0.394x$ donde la pendiente de la regresión fue de 0.394 ($P < 0.001$; Fig. 37), este modelo de regresión explica el 64.60% ($R^2 = 0.646$) de la variación observada entre las variables. La prueba F de Goodall dio un valor de $F = 68.704$ ($gl = 44$ y 8008 , $P < 0.001$), por lo tanto se rechaza que la forma del cráneo en posición lateral sea isométrica.

El porcentaje explicado por el tamaño fue 27.40%, por lo tanto el 72.6% de la variación que observamos a lo largo del crecimiento del cráneo en posición lateral de *Heteromys desmarestianus* se deben a los cambios en la forma que sufre el cráneo.

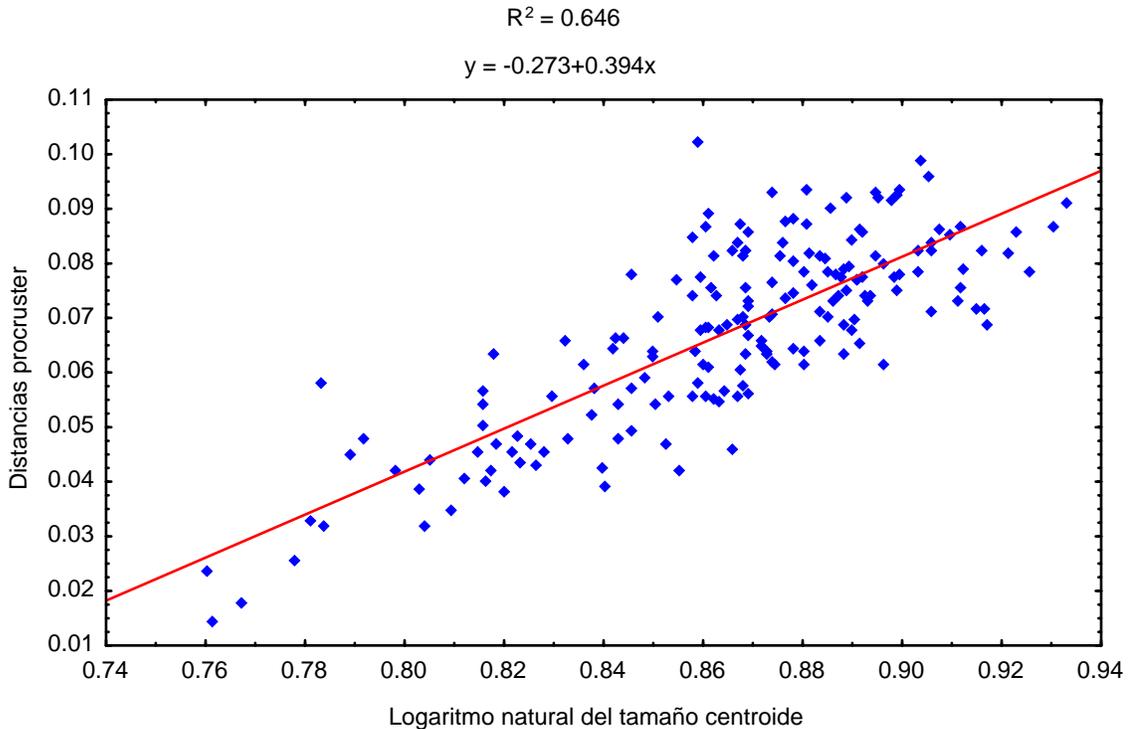


Fig. 37. Gráfico de la regresión del logaritmo natural del tamaño centroide vs las distancias procruster de todas las categorías de edad del cráneo en posición lateral de *Heteromys desmarestianus*.

6.3.3. Cráneo en vista ventral:

Análisis del tamaño. El análisis multivariado de la varianza (MANOVA) aplicado al logaritmo natural del tamaño del centroide nos permitió aceptar que existen diferencias significativas en el tamaño del cráneo en vista ventral de *Heteromys desmarestianus* entre las categorías de edad ($P < 0.001$), pero no se encontró diferencias significativa entre los sexos (Cuadro 27; Fig. 38). La prueba de medias múltiples de Duncan demostró que existe evidencia significativa en el tamaño del cráneo en posición ventral entre la mayoría de las categorías de edad con excepción de los contrastes entre las categorías 3-4 y 4-5 (Cuadro 28).

Cuadro 27. Análisis multivariado de varianza (MANOVA) entre el logaritmo natural del tamaño del centroide de las categorías de edad y el sexo para el cráneo en posición ventral de *Heteromys desmarestianus*. N: número de individuos, gl: grados de libertad, F: estadístico de F, p: probabilidad.

	N	gl	F	p
Edad	141	4	45.9	< 0.001
Sexo	141	1	0.4	0.5422

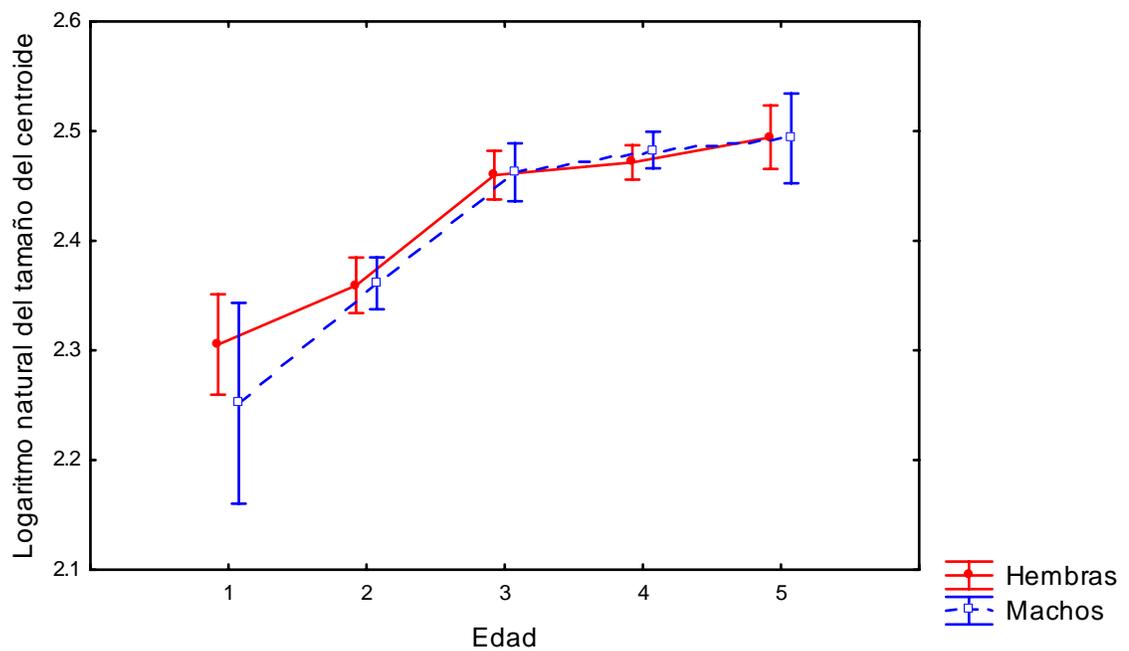


Fig. 38. Gráfico que muestra la media del tamaño del centroide de cada categoría de edad y el sexo para el cráneo en posición ventral de *Heteromys desmarestianus*. Las barras laterales muestran los intervalos de confianza de 95%.

Cuadro 28. Prueba de medias múltiples de Duncan para el tamaño del centroide entre las categorías de edad para el cráneo en posición ventral de *Heteromys desmarestianus*.

EDAD	Prueba de Duncan				
	1	2	3	4	5
1					
2	< 0.001				
3	< 0.001	< 0.001			
4	< 0.001	< 0.001	0.357		
5	< 0.001	< 0.001	0.067	0.312	

Análisis de la forma para el cráneo en vista ventral. No se encontró diferencia significativa en la forma del cráneo en vista ventral entre hembras y machos de *Heteromys desmarestianus*, por lo tanto no existe dimorfismo sexual entre las categorías de edad analizadas (Cuadro 29).

El PCA realizado para el cráneo en posición ventral demostró que el PC 1 explica el 36.66% de la variación en la forma, seguido del PC 2 que sólo explica el 12.29% de la variación (Cuadro 30).

Cuadro 29. Prueba F de Goodall entre las hembras y los machos de las categorías de edad 2 al 5 para el cráneo en posición ventral de *Heteromys desmarestianus*. F: estadístico de F, gl: grado de libertad, p: probabilidad.

Categorías de edad	Prueba F (4,900 bootstraps)			
	F	Grados de Libertad	p	Distancias procruster
2	0.87	38, 1216	0.524	0.009
3	1.24	38, 1596	0.229	0.009
4	1.30	38, 3002	0.211	0.007
5	0.71	38, 570	0.704	0.010

Cuadro 30. Eigenvalores de los Componentes Principales y el porcentaje de variación que explica cada uno.

Componentes principales	Eigenvalores	Variación explicada	Porcentaje acumulativo
1	9.36×10^{-10}	0.367	36.66%
2	1.42×10^{-10}	0.123	48.95%
3	2.32×10^{-10}	0.080	56.94%
4	2.50×10^{-10}	0.068	63.78%
5	3.15×10^{-9}	0.047	68.52%
6	3.56×10^{-9}	0.039	72.46%
7	4.00×10^{-9}	0.030	75.46%
8	5.39×10^{-9}	0.021	77.51%
9	6.81×10^{-9}	0.019	79.43%
10	7.86×10^{-9}	0.017	81.16%
11	1.22×10^{-8}	0.015	82.70%
12	1.49×10^{-8}	0.011	83.82%
13	1.64×10^{-8}	0.011	84.92%
14	2.50×10^{-8}	0.011	85.99%
15	2.98×10^{-8}	0.010	87.03%
16	4.18×10^{-8}	0.009	87.93%
17	4.58×10^{-8}	0.008	88.76%
18	9.45×10^{-8}	0.007	89.49%
19	1.18×10^{-7}	0.007	90.18%
20	1.53×10^{-7}	0.006	90.80%

El MANOVA utilizando los 10 primeros componentes demostró que existe suficiente evidencia para aceptar diferencias significativas en la forma del cráneo de *Heteromys desmarestianus* entre las categorías de edad (Lambda de Wilks = 0.000, $X^2 = 2304.3289$, $gl = 360$, $P < 0.001$). El CVA fue capaz de discriminar correctamente entre los grupos de las categorías de edad de la categoría 1 a la 5. (Cuadro 31; Fig. 39).

La prueba F de Goodall aplicada a cada par de categorías de edad demostró que la forma del cráneo en posición ventral entre cada una de las categorías puede ser considerada diferente ($P < 0.05$; Cuadro 32).

Cuadro 31. Matriz de clasificación resultante del análisis discriminante de variables canónicas (CVA). La clasificación *a priori* esta basada en las cinco categorías de edad de los 141 cráneos en posición ventral de *Heteromys desmarestianus*. La asignación *a posteriori* esta basada en las distancias de Mahalanobis de los individuos a las medias de los grupos *a priori*.

Asignación <i>A priori</i>		Asignación <i>A posteriori</i>					TOTAL
		Categorías de edad					
		1	2	3	4	5	
Categorías de edad	1	5	0	0	0	0	5
	2	0	28	0	0	0	28
	3	0		29	0	0	29
	4	0	0	0	64	0	64
	5	0	0	0	0	15	15

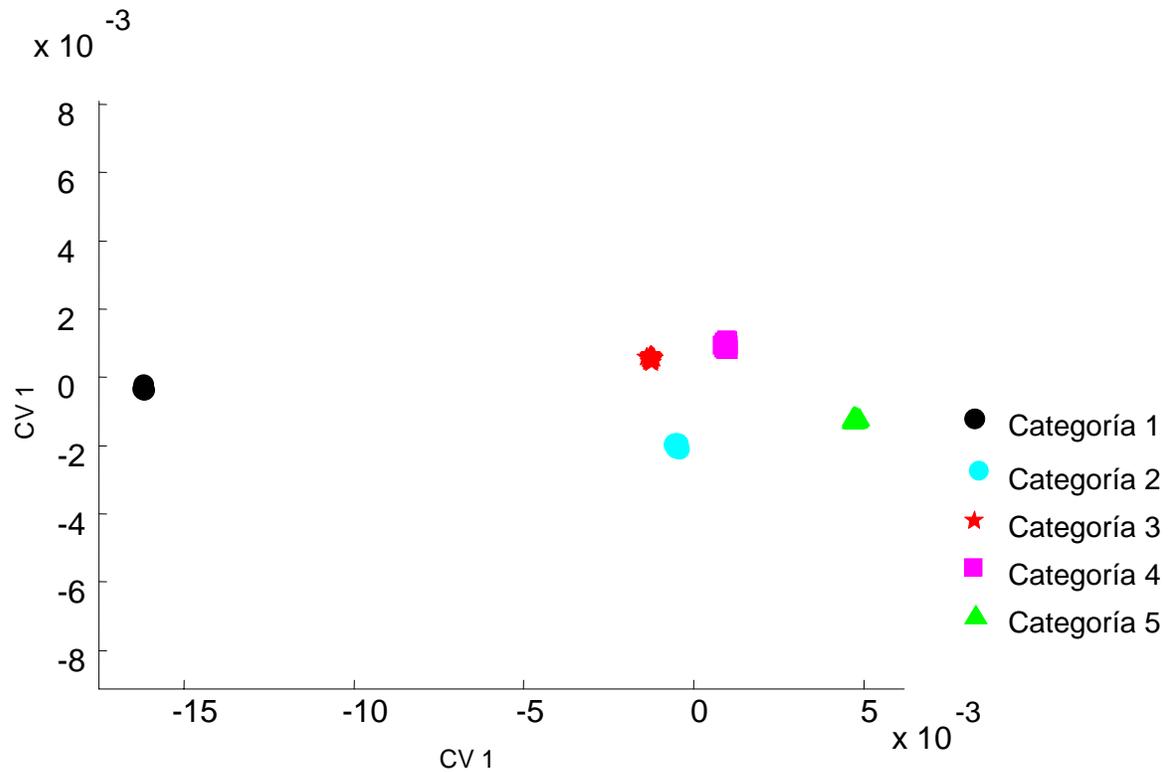


Fig. 39. Gráfico de las variables canónicas (CVA) que muestra las dimensiones a lo largo del morfoespacio en el cual la forma del cráneo en posición ventral de *Heteromys desmarestianus* es óptimamente discriminado.

Cuadro 32. Prueba F de Goodall entre las cinco categorías de edad de *Heteromys desmarestianus* a través de las distancias procruster parciales entre sus medias. F: estadístico de F, gl: grados de libertad, p: probabilidad.

Categorías de edad	Prueba F de Goodall			Distancias procruster
	F	gl	p	
1 vs 2	18.07	90, 2790	<0.001	0.059
2 vs 3	11.48	90, 4950	<0.001	0.023
3 vs 4	2.58	90, 8190	0.009	0.010
4 vs 5	2.14	90, 6930	0.020	0.019
1 vs 5	25.75	90, 1620	0.002	0.079

En el análisis de la superficie ventral del cráneo de *Heteromys desmarestianus* entre las categorías 1 y 2, se observó el desplazamiento de los vectores de todos los puntos colocados en esta superficie del cráneo. En la parte anterior del cráneo los puntos ubicados en el alveolo de los molares y premolares, así como los ubicados en el punto más posterior del foramen del incisivo se desplazan hacia la región frontal del cráneo. Los puntos ubicados en el arco zigomático muestran cómo estas marcas se desplazan hacia la región anterior, y los puntos colocados en el borde del hueso frontal se desplazan hacia el interior del cráneo. Estos desplazamientos permiten que el espacio entre el borde del hueso frontal y el arco zigomático sea mayor. Por su parte los vectores ubicados en la región posterior del cráneo (el foramen mágnum, el proceso paraoccipital y el proceso paramastoideo, basisfenoides y fosaglenoidea) se desplazan en dirección contraria a la región anterior del cráneo. El movimiento conjunto de todas estas regiones hace que el cráneo se alargue entre las categorías de edad 1 y 2 (Fig. 40).

Entre las categorías de edad 2 y 3 se observa el mismo patrón de alargamiento de la región anterior del cráneo y cómo el cráneo se vuelve menos ancho en su región posterior (Fig. 41). En las categorías siguientes (categoría 3 a la 5) los cambios que se observaron en el cráneo en posición ventral fueron poco evidentes (Figs. 42 y 43).

En la serie ontogénica del cráneo en posición ventral de *Heteromys desmarestianus* (de la categoría 1 a la 5) podemos observar en la región anterior del cráneo que el premaxilar se alarga, el borde del hueso frontal se desplaza hacia el interior del cráneo y la región posterior del cráneo se vuelve menos ancha. El tamaño del foramen magnun decrece conforme el cráneo aumenta de tamaño (Figs. 44 y 45).

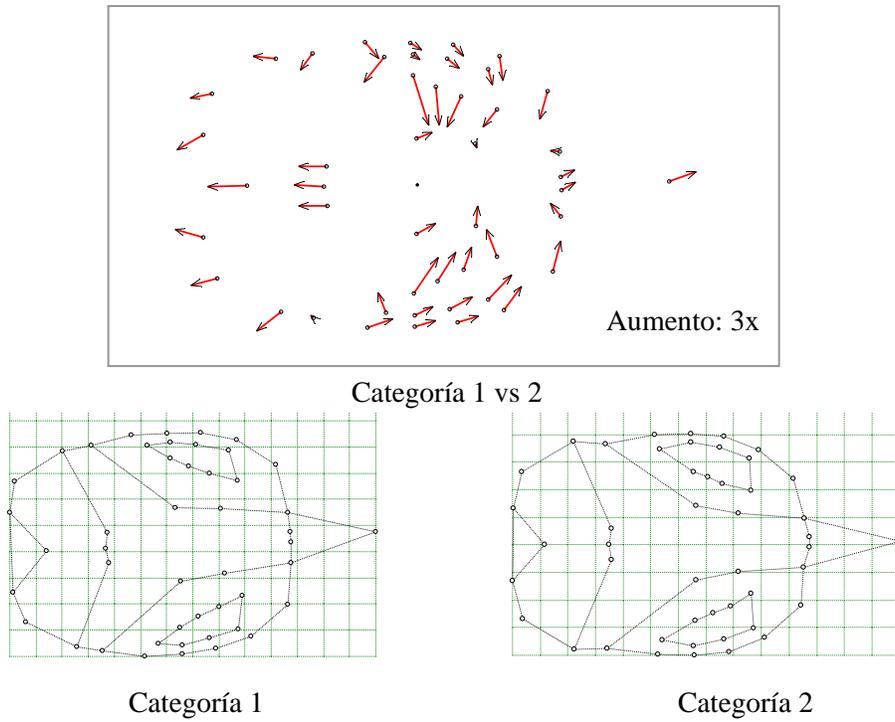


Fig. 40. Vectores de crecimiento entre las categorías 1 vs 2 y rejillas de deformación para las categorías 1 y 2.

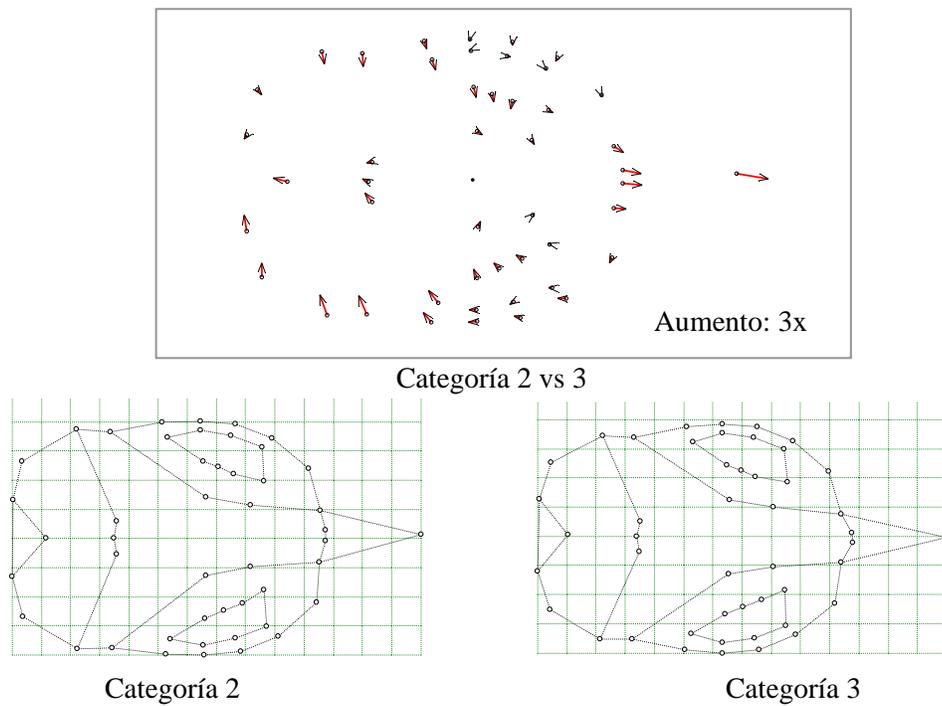
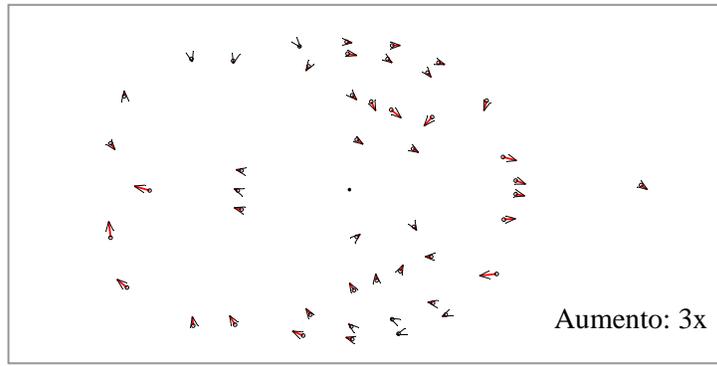
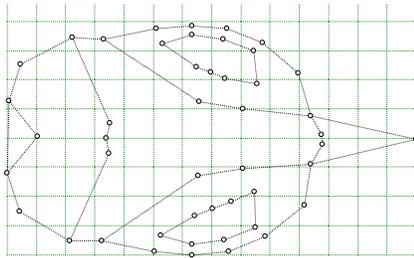


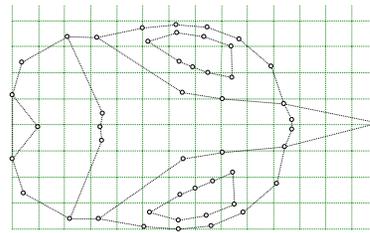
Fig. 41. Vectores de crecimiento entre las categorías 2 vs 3 y rejillas de deformación para las categorías 2 y 3.



Categoría 3 vs 4

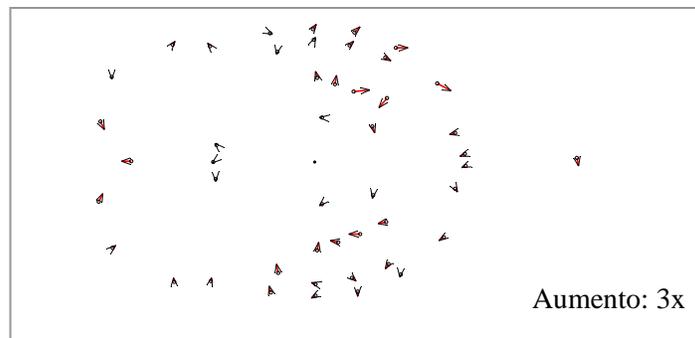


Categoría 3

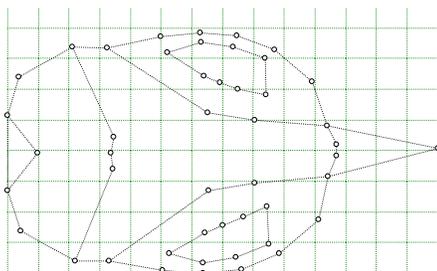


Categoría 4

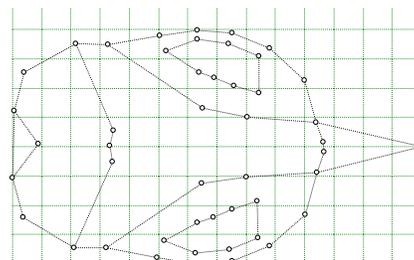
Fig. 42. Vectores de crecimiento entre las categorías 3 vs 4 y rejillas de deformación para las categorías 3 y 4.



Categoría 4 vs 5

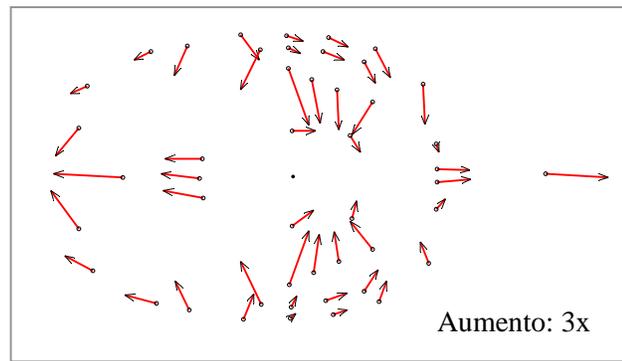


Categoría 4

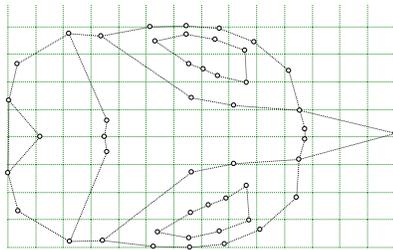


Categoría 5

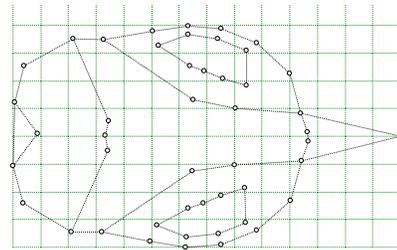
Fig. 43. Vectores de crecimiento entre las categorías 4 vs 5 y rejillas de deformación para las categorías 4 y 5.



Categoría 1 vs 5



Categoría 1



Categoría 5

Fig. 44. Vectores de crecimiento entre las categorías 1 vs 5 y rejillas de deformación para las categorías 1 y 5.

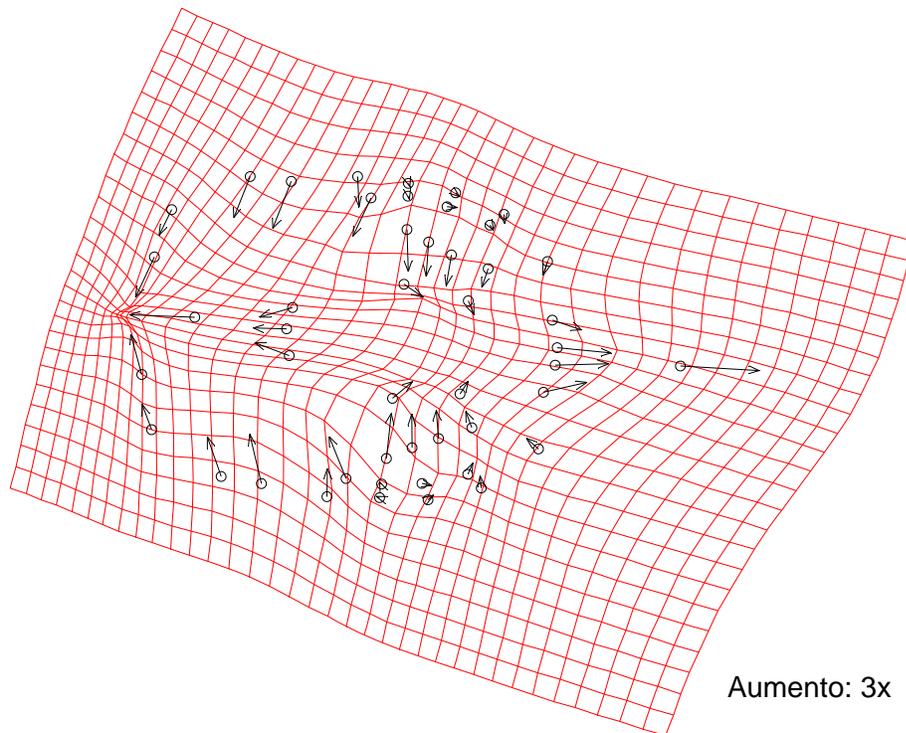


Fig. 45. Vectores de crecimiento y rejilla de deformación entre las categorías 1 al 5. Mostrando los cambios que experimenta el cráneo en vista ventral de *Heteromys desmarestianus* durante su crecimiento.

Alometría: cráneo en vista ventral. La ecuación que describe la regresión fue: $y = -0.237 + 0.331x$, donde la pendiente de la regresión fue de 0.331 ($P < 0.001$); el coeficiente de determinación demuestra que solo el 55.42% de la variación es explicada por este modelo ($R^2 = 0.554$). La prueba F de Goodall fue significativa ($F = 45.612$, $gl = 90, 12510$; $P < 0.010$), por lo tanto aceptamos que el crecimiento del cráneo no es isométrico. El porcentaje de la variación que se debe a un cambio en la forma observado durante el crecimiento del cráneo en posición ventral de *Heteromys desmarestianus* representó un 75.30% (Fig. 46).

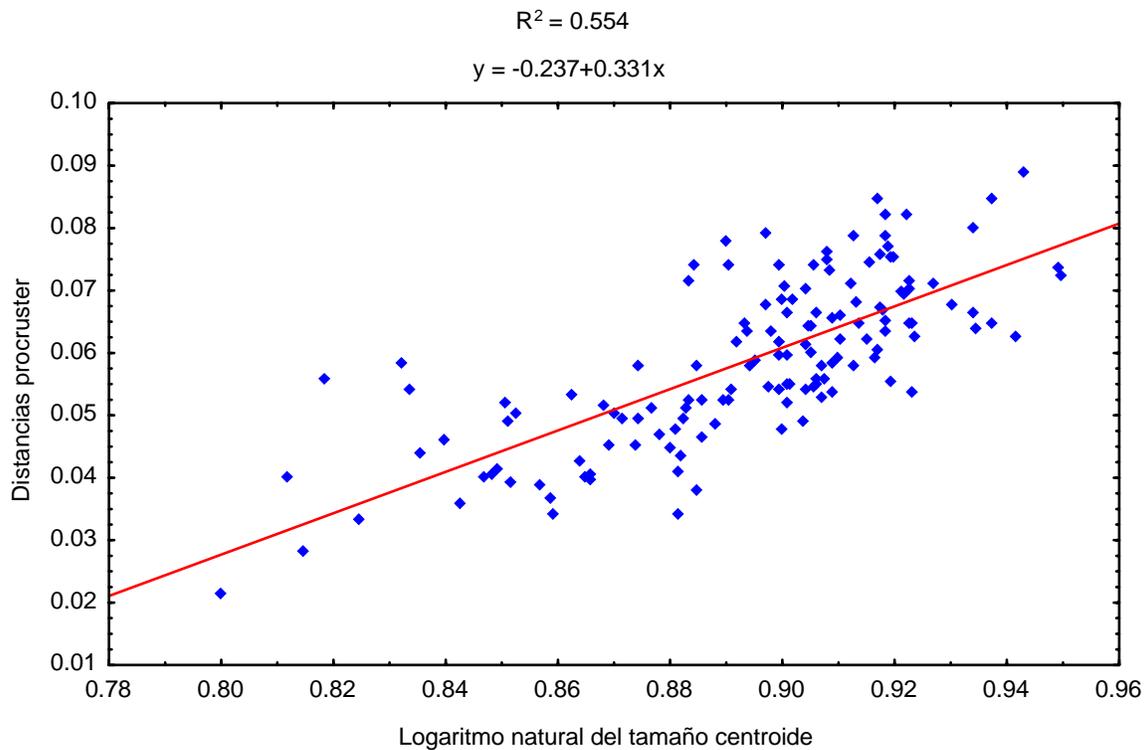


Fig. 46. Regresión lineal del logaritmo natural del tamaño centroide sobre las distancias procruster del cráneo en posición ventral de las 5 categorías de edad de *Heteromys desmarestianus*.

6.3.4. Mandíbula

Análisis del tamaño. El MANOVA aplicado al logaritmo natural del tamaño del centroide de la mandíbula de *Heteromys desmarestianus* entre las categorías de edad demostró que existen diferencias significativas en el tamaño de la mandíbula entre las categorías de edad ($P < 0.001$). No ocurrió lo mismo entre los sexos ($P = 0.2743$), por lo tanto no existe dimorfismo sexual en el tamaño de la mandíbula (Cuadro 33; Fig. 47).

La prueba de medias múltiples de Duncan reafirmó los resultados, por lo que podemos sostener que el tamaño de la mandíbula de *Heteromys desmarestianus* es significativamente diferente entre todas las categorías de edad (Cuadro 34).

Cuadro 33. Análisis multivariado de varianza (MANOVA) entre el logaritmo natural del tamaño del centroide de las categorías de edad y el sexo para la mandíbula de *Heteromys desmarestianus*. N: número de individuos, gl: grados de libertad, F: estadístico de F, p: probabilidad.

Variabes	N	gl	F	p
Edad	182	4	57.71	<0.001
Sexo	182	1	1.20	0.274

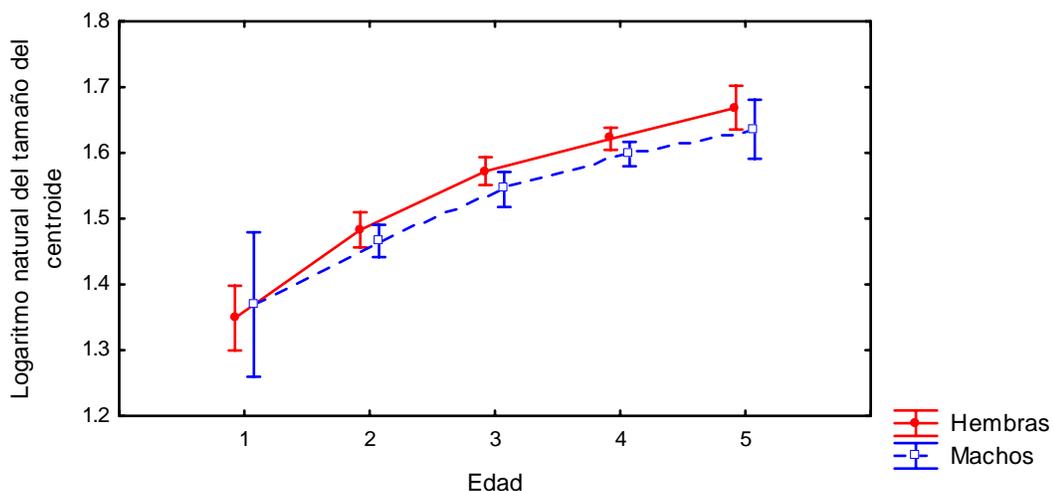


Fig. 47. Gráfico que muestra la media del tamaño del centroide de cada categoría de edad y el sexo para la mandíbula de *Heteromys desmarestianus*. Las barras laterales muestran los intervalos de confianza de 95%.

Cuadro 34. Prueba de medias múltiples de Duncan del tamaño del centroide entre las categorías de edad y el sexo para la mandíbula de *Heteromys desmarestianus*.

EDAD	Prueba de Duncan				
	1	2	3	4	5
1					
2	< 0.001				
3	< 0.001	< 0.001			
4	< 0.001	< 0.001	0.009		
5	< 0.001	< 0.001	0.004	0.015	

Análisis de la forma para la mandíbula. No se encontró diferencia significativa en la forma de la mandíbula entre las hembras y los machos de *Heteromys desmarestianus*, por lo tanto no existe dimorfismo sexual en la mandíbula de este ratón (Cuadro 35).

El PCA demostró que los 11 primeros componentes principales son necesarios para explicar el 90.93% de la variación de la forma de la mandíbula de *Heteromys desmarestianus* (Cuadro 36).

Cuadro 35. Prueba F de Goodall entre las hembras y los machos de las categorías de edad 2 al 5 para la mandíbula de *Heteromys desmarestianus*. F: estadístico de F, gl: grados de libertad, p: probabilidad.

Categorías de edad	Prueba F de Goodall (4,900 bootstraps)			
	F	gl	p	Distancias procruster
2	0.84	34, 1190	0.524	0.012
3	1.45	34, 1428	0.171	0.014
4	2.36	34, 2584	0.080	0.013
5	1.83	34, 510	0.092	0.025

Cuadro 36. Eigenvalores de los Componentes Principales y el porcentaje de variación que explica cada uno.

Componentes principales	Eigenvalores	Variación explicada	Porcentaje acumulativo
1	2.43×10^{-8}	0.236	23.65%
2	4.67×10^{-8}	0.196	43.24%
3	9.75×10^{-8}	0.126	55.86%
4	1.79×10^{-7}	0.097	65.55%
5	9.82×10^{-7}	0.061	71.62%
6	1.27×10^{-6}	0.050	76.63%
7	1.35×10^{-6}	0.038	80.42%
8	1.62×10^{-6}	0.034	83.88%
9	2.15×10^{-6}	0.028	86.69%
10	2.47×10^{-6}	0.023	89.07%
11	2.89×10^{-6}	0.018	90.93%
12	3.17×10^{-6}	0.016	92.57%
13	4.51×10^{-6}	0.014	94.02%
14	6.72×10^{-6}	0.010	95.05%
15	6.85×10^{-6}	0.009	95.95%
16	8.16×10^{-6}	0.006	96.56%
17	9.67×10^{-6}	0.006	97.15%
18	1.08×10^{-5}	0.005	97.67%
19	1.14×10^{-5}	0.004	98.11%
20	1.66×10^{-5}	0.004	98.48%

El MANOVA utilizado en el CVA demostró que existen diferencias significativas en la forma de la mandíbula entre las categorías de edad (Lambda de Wilk: 0.000; $\chi^2 = 2837.847$; $gl = 170$; $P < 0.001$). El CVA aplicado a los componentes principales de la mandíbula agrupó correctamente todos los especímenes en sus respectivas categorías de edad (Cuadro 37; Fig. 48).

La prueba F de Goodall permitió aceptar que existen diferencias significativas en la forma de la mandíbula de *Heteromys desmarestianus* entre todas las categorías de edad analizadas (Cuadro 38).

Cuadro 37. Matriz de clasificación resultante del análisis discriminante de variables canónicas (CVA). La clasificación *a priori* está basada en las cinco categorías de edad de las 182 mandíbulas de *Heteromys desmarestianus*. La asignación *a posteriori* esta basada en las distancias de Mahalanobis de los individuos a las medias de los grupos *a priori*.

Asignación <i>A priori</i>		Asignación <i>A posteriori</i>					TOTAL
		Categorías de edad					
Categorías de edad	1	1	2	3	4	5	
	1	6	0	0	0	0	6
	2	0	37	0	0	0	37
	3	0	0	44	0	0	44
	4	0	0	0	78	0	78
	5	0	0	0	0	17	17

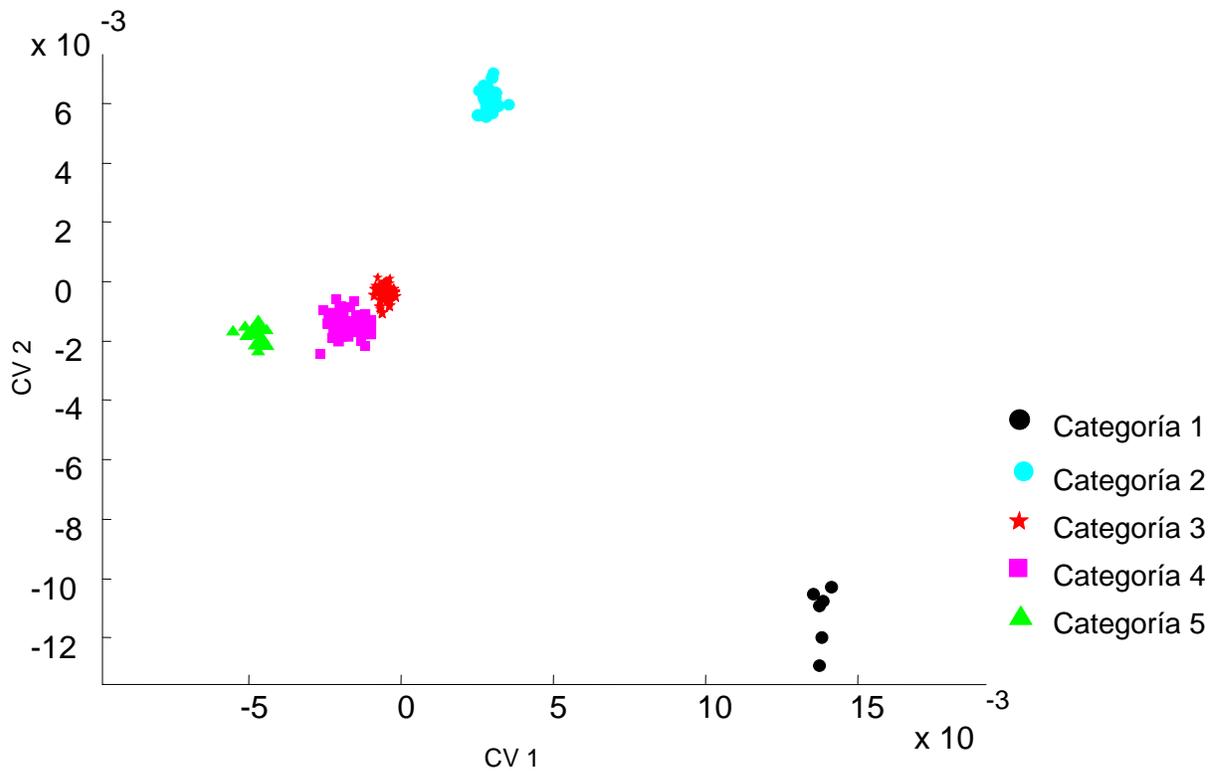


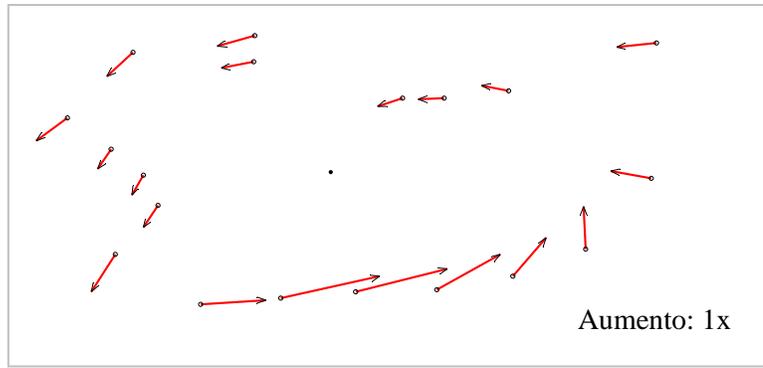
Fig. 48. Gráfico del análisis de variables canónicas (CVA) que muestra las dimensiones a lo largo del morfoespacio en el cual la forma de la mandíbula de *Heteromys desmarestianus* según sus categorías de edad es óptimamente discriminado.

Cuadro 38. Prueba F de Goodall aplicado a las distancias procruster de la forma de la mandíbula de *Heteromys desmarestianus* entre las categorías de edad.

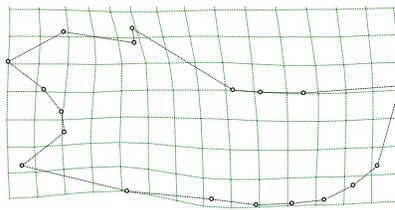
Prueba F de Goodall				
Categorías de edad	F	gl	p	Distancias procruster
1 vs 2	121.56	34, 1394	< 0.001	0.191
2 vs 3	10.72	34, 2686	< 0.001	0.028
3 vs 4	5.25	34, 4080	< 0.001	0.016
4 vs 5	3.40	34, 3162	0.003	0.019
1 vs 5	103.11	34, 714	<0.001	0.190

En la mandíbula de *Heteromys desmarestianus* entre las categorías 1 y 2 se observan cambios en la dirección de la forma en todos los puntos utilizados para describir la forma. En la región anterior de la mandíbula los puntos ubicados en los márgenes dorsal y ventral del alveolo de los incisivos se desplazan hacia el interior de la mandíbula indicando que ésta se levanta un poco en su parte frontal. En la región posterior de la mandíbula se observa el desplazamiento de los procesos coronoides y condiloides hacia la región posterior de la mandíbula, el proceso angular se dirige hacia abajo. Los puntos ubicados en la parte inferior de la mandíbula se desplazan hacia la parte anterior de esta estructura, por lo que aumenta la distancia entre éstos y el proceso angular (Fig. 49). Entre los cambios que sufre la mandíbula entre las categorías de edad 2 a la 3 se observa un aumento en la separación entre los procesos coronoide y condiloide. Además, el punto ubicado en la base del proceso angular se desplaza ligeramente hacia abajo y por el contrario los puntos ubicados en la base de la mandíbula se dirigen hacia el centro de la misma. Estos cambios provocan que en el paso de la categoría 2 a la 3 la mandíbula sea mas ancha en su parte posterior y se adelgace en la región anterior, dejando atrás la forma redondeada que se observa en la categoría de edad 1 (Fig. 50).

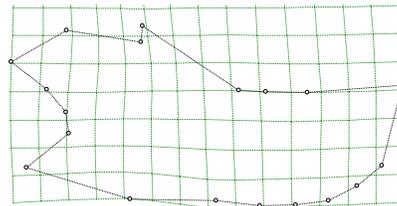
A partir de las categorías 3 a la 5 los cambios en la mandíbula se muestran como pequeños desplazamientos del proceso coronoide hacia a la región anterior de la mandíbula (Fig. 51) y pequeños desplazamientos de los procesos condiloide y angular y el adelgazamiento de la región anterior de la mandíbula (Fig. 52). La serie ontogénica muestra cómo la mandíbula sufre un adelgazamiento de su región anterior mientras que en la región posterior es más ancha y aumenta la separación entre los procesos coronoide y condiloide (Figs. 53 y 54).



Categoría 1 vs 2

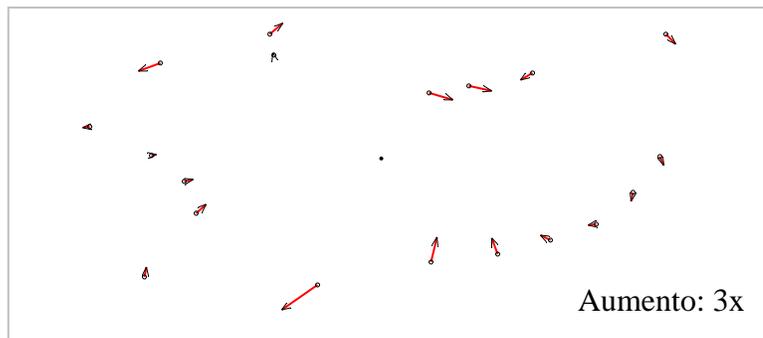


Categoría 1

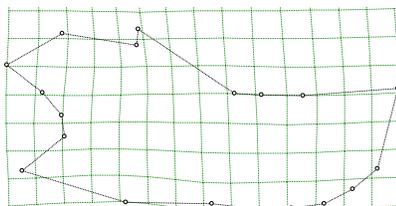


Categoría 2

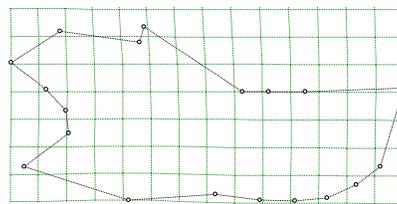
Fig. 49. Vectores de crecimiento de la mandíbula entre las categorías 1 vs 2 y rejillas de deformación para las categorías 1 y 2.



Categoría 2 vs 3



Categoría 2



Categoría 3

Fig. 50. Vectores de crecimiento de la mandíbula entre las categorías 2 vs 3 y rejillas de deformación para las categorías 2 y 3.

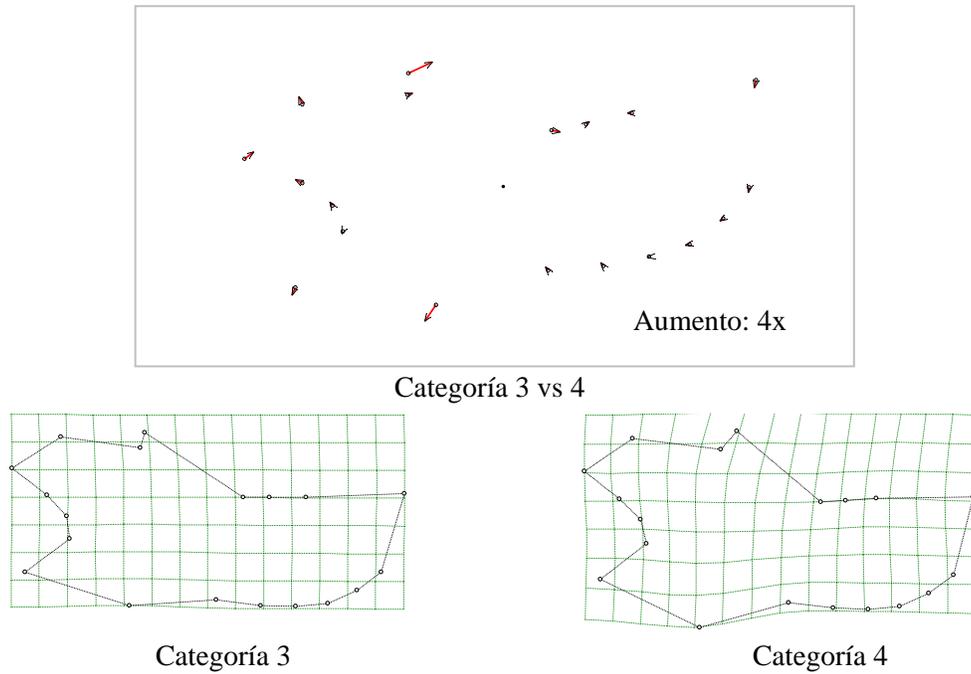


Fig. 51. Vectores de crecimiento de la mandíbula entre las categorías 3 vs 4 y rejillas de deformación para las categorías 3 y 4.

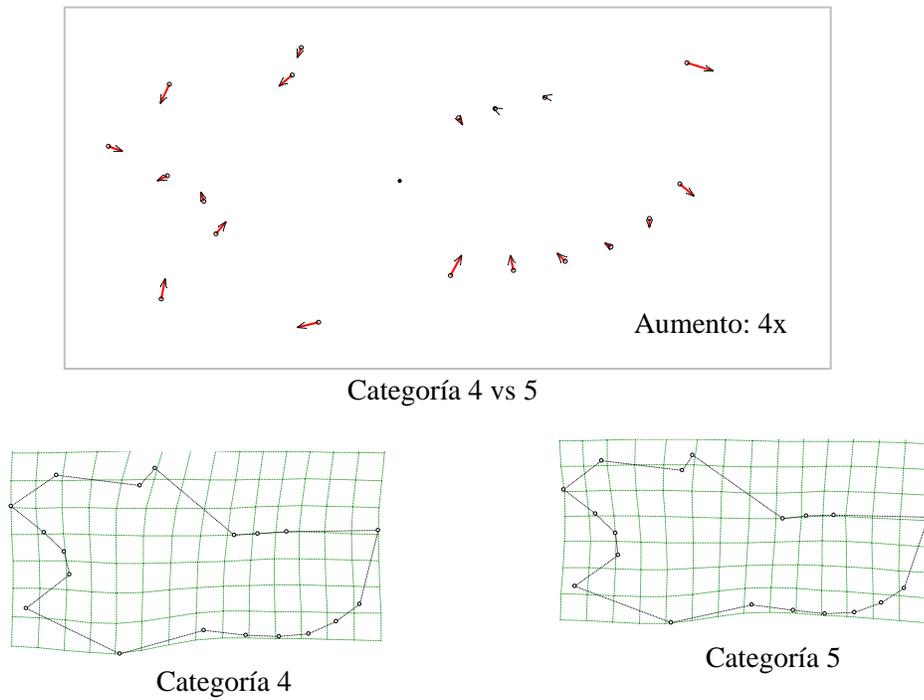
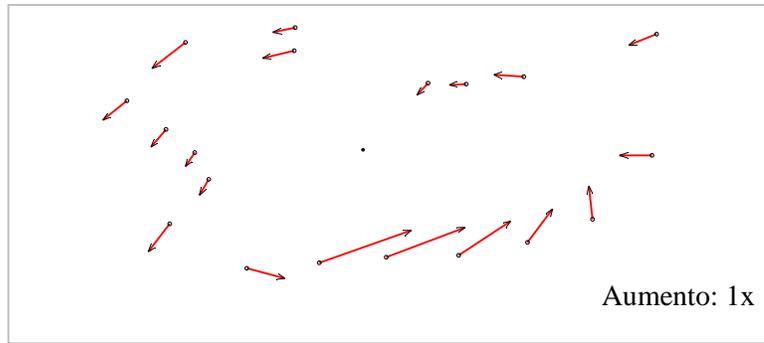
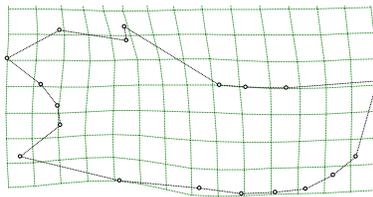


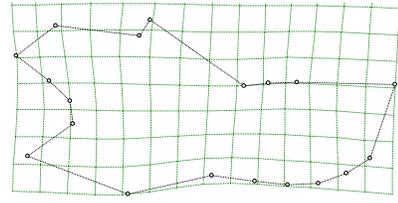
Fig. 52. Vectores de crecimiento de la mandíbula entre las categorías 4 vs 5 y rejillas de deformación para las categorías 4 y 5.



Categoría 1 vs 5



Categoría 1



Categoría 5

Fig. 53. Vectores de crecimiento entre las categorías 1 vs 5 y rejillas de deformación para las categorías 1 y 5.

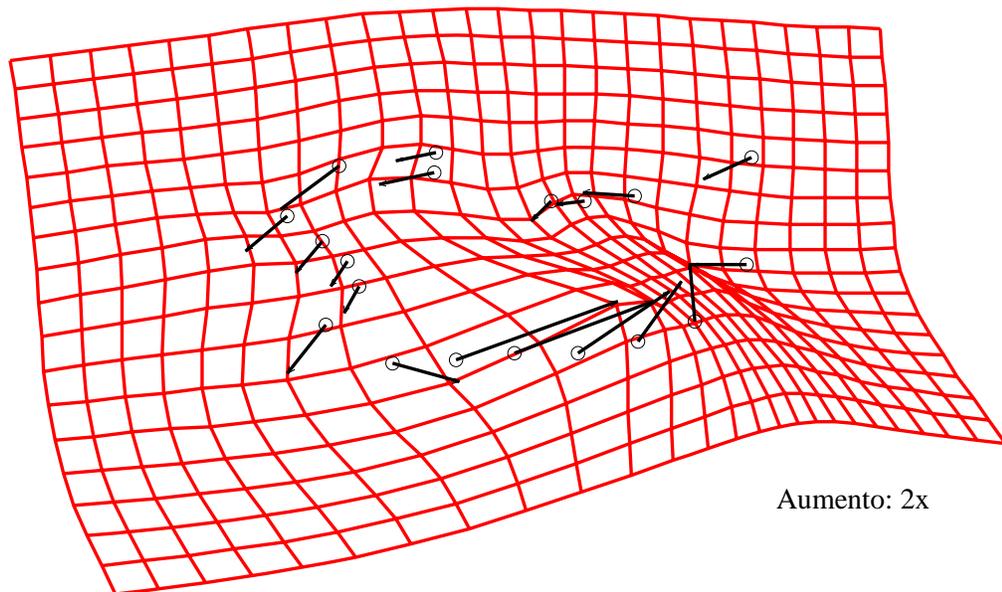


Fig. 54. Vectores de crecimiento y rejilla de deformación entre las categorías 1 al 5. Mostrando los cambios que experimenta la mandíbula de *Heteromys desmarestianus* durante su crecimiento.

Alometría: mandíbula. La ecuación de la regresión de lineal para la mandíbula de *Heteromys desmarestianus* fue: $y = -0.029 + 0.124 x$, donde la pendiente de la regresión fue de 0.124 ($P < 0.001$); el coeficiente de determinación para esta ecuación fue de 24.96% ($R^2 = 0.249$), por lo tanto la variación en la variable dependiente (distancias procruster) se explica muy poco por logaritmo natural del tamaño del centroide (Fig. 55). La prueba F de Goodall aplicada en conjunto con la regresión demostró que la forma no es isométrica (F de Goodall = 23.685; $gl = 34$ y 6086; $P < 0.001$). El porcentaje de la variación que se sufre la mandíbula mientras el animal crece y que se explica como un cambio en su forma fue de un 84.61%.

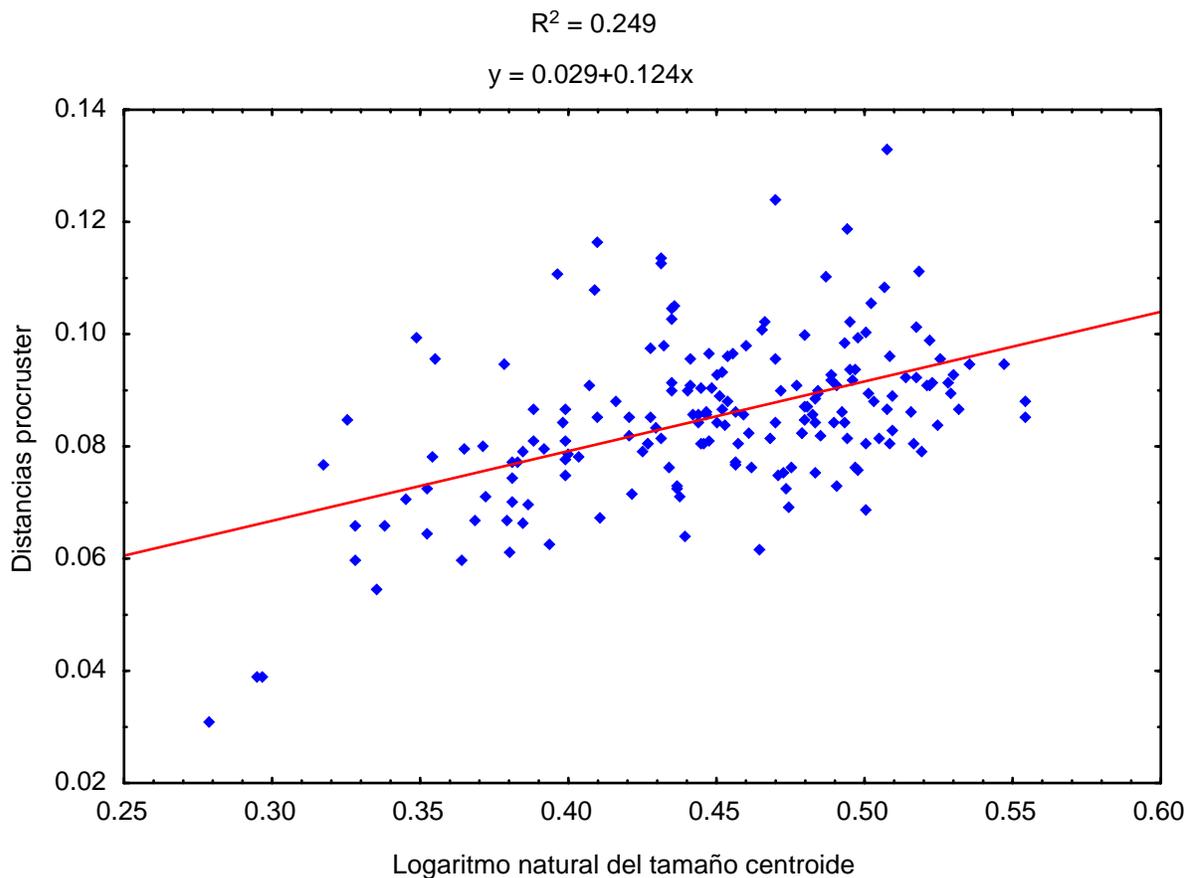


Fig. 55. Regresión lineal entre las distancias procruster de la forma de la mandíbula sobre el logaritmo del tamaño centroide de las cinco categorías de edad de *Heteromys desmarestianus*.

6.3.5. Escápula:

Análisis del tamaño. El MANOVA aplicado al logaritmo natural del tamaño del centroide de la escápula de *Heteromys desmarestianus* entre las categorías de edad demostró que existen diferencias significativas en el tamaño de la escápula entre las categorías de edad ($P < 0.001$), pero no encontró evidencia suficiente para rechazar que el tamaño de la escápula entre los sexos sean diferentes ($P = 0.681$) por lo tanto no existe dimorfismo sexual en el tamaño de la escápula de *Heteromys desmarestianus* (Cuadro 39; Fig. 56). La prueba de medias múltiples de Duncan demostró que existen diferencias significativas en el tamaño de la escápula entre todas las categorías de edad analizadas (Cuadro 40).

Cuadro 39. Análisis multivariado de varianza (MANOVA) entre el logaritmo natural del tamaño del centroide de las categorías de edad y el sexo para la escápula de *Heteromys desmarestianus*. N: número de individuos, gl: grados de libertad, F: estadístico de F, p: probabilidad.

Variables	N	gl	F	p
Edad	71	4	38.11	< 0.001
Sexo	71	1	0.17	0.681

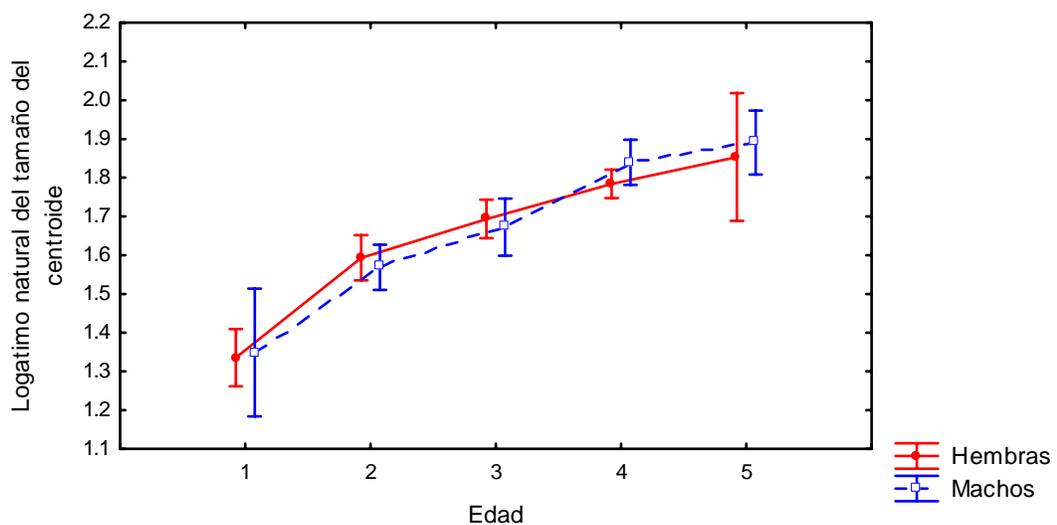


Fig. 56. Gráfico que muestra la media del tamaño del centroide de cada categoría de edad y el sexo para la escápula de *Heteromys desmarestianus*. Las barras laterales muestran los intervalos de confianza de 95%.

Cuadro 40. Prueba de medias múltiples de Duncan del tamaño del centroide entre las categorías de edad para la escápula de *Heteromys desmarestianus*.

EDAD	Prueba de Duncan				
	1	2	3	4	5
1					
2	< 0.001				
3	< 0.001	0.006			
4	< 0.001	< 0.001	0.004		
5	< 0.001	< 0.001	< 0.001	0.029	

Análisis de la forma para la escápula. No encontramos diferencias significativas en la forma entre las escápulas de las hembras y los machos, por lo tanto no existe dimorfismo sexual en las escápulas de *Heteromys desmarestianus* (Cuadro 41). No se realizó la prueba de dimorfismo sexual en la categoría 5 ya que el número de muestras era muy bajo para el caso de las hembras (1 escápula).

El PCA reveló que los 10 primeros componentes principales explican el 93.91% de la variación, por lo que fueron utilizados en los análisis posteriores (Cuadro 42).

Cuadro 41. Prueba F de Goodall entre las hembras y los machos de las categorías de edad 2 al 4 para la escápula de *Heteromys desmarestianus*. F: estadístico de F, gl: grado de libertad, p: probabilidad.

Categorías de edad	Prueba F (4,900 bootstraps)			
	F	gl	p	Distancias procruster
2	0.96	40, 560	0.439	0.019
3	1.78	40, 560	0.130	0.028
4	1.58	40, 1160	0.149	0.019

Cuadro 42. Eigenvalores de los componentes principales y el porcentaje de variación que explica cada uno.

Componentes principales	Eigenvalores	Variación explicada	Porcentaje acumulativo
1	1.74×10^{-8}	0.509	50.91%
2	3.89×10^{-8}	0.103	61.22%
3	7.80×10^{-8}	0.076	68.82%
4	9.28×10^{-8}	0.060	74.81%
5	1.47×10^{-7}	0.058	80.61%
6	2.33×10^{-7}	0.034	83.99%
7	3.99×10^{-7}	0.027	86.73%
8	5.18×10^{-7}	0.023	89.05%
9	6.73×10^{-7}	0.020	91.10%
10	8.31×10^{-7}	0.016	92.76%
11	1.02×10^{-6}	0.012	93.97%
12	1.23×10^{-6}	0.009	94.84%
13	1.69×10^{-6}	0.008	95.62%
14	1.84×10^{-6}	0.007	96.31%
15	2.70×10^{-6}	0.006	96.96%
16	2.79×10^{-6}	0.005	97.45%
17	3.91×10^{-6}	0.004	97.86%
18	4.60×10^{-6}	0.004	98.26%
19	5.59×10^{-6}	0.003	98.59%
20	6.30×10^{-6}	0.003	98.85%

El MANOVA se realizó utilizando los primeros 10 componentes principales que explican la variación de la forma de la escápula de *Heteromys desmarestianus* entre las 5 categorías de edad analizadas, este análisis reveló que existe diferencia significativa en la forma de la escápula entre las categorías de edad (Lambda de Wilk = 0.000; $\chi^2 = 1082.0985$; $gl = 169$; $P < 0.001$). El CVA fue capaz de discriminar correctamente las 5 categorías de edad analizadas (Cuadro 43, Fig. 57).

La prueba F de Goodall aplicada entre las categorías demostró que existen diferencias en la forma de la escápula entre todas las categorías de edad, con excepción de las categorías 4 y 5 (Cuadro 44).

Cuadro 43. Matriz de clasificación resultante del análisis discriminante de variables canónicas (CVA). La clasificación *a priori* esta basada en las cinco categorías de edad de las 71 escápulas de *Heteromys desmarestianus*. La asignación *a posteriori* esta basada en las distancias de Mahalanobis de los individuos a las medias de los grupos *a priori*.

Asignación <i>A priori</i>		Asignación <i>A posteriori</i>					TOTAL
		Categorías de edad					
		1	2	3	4	5	
Categorías de edad	1	6	0	0	0	0	6
	2	0	16	0	0	0	16
	3	0	0	16	0	0	16
	4	0	0	0	28	0	28
	5	0	0	0	0	5	5

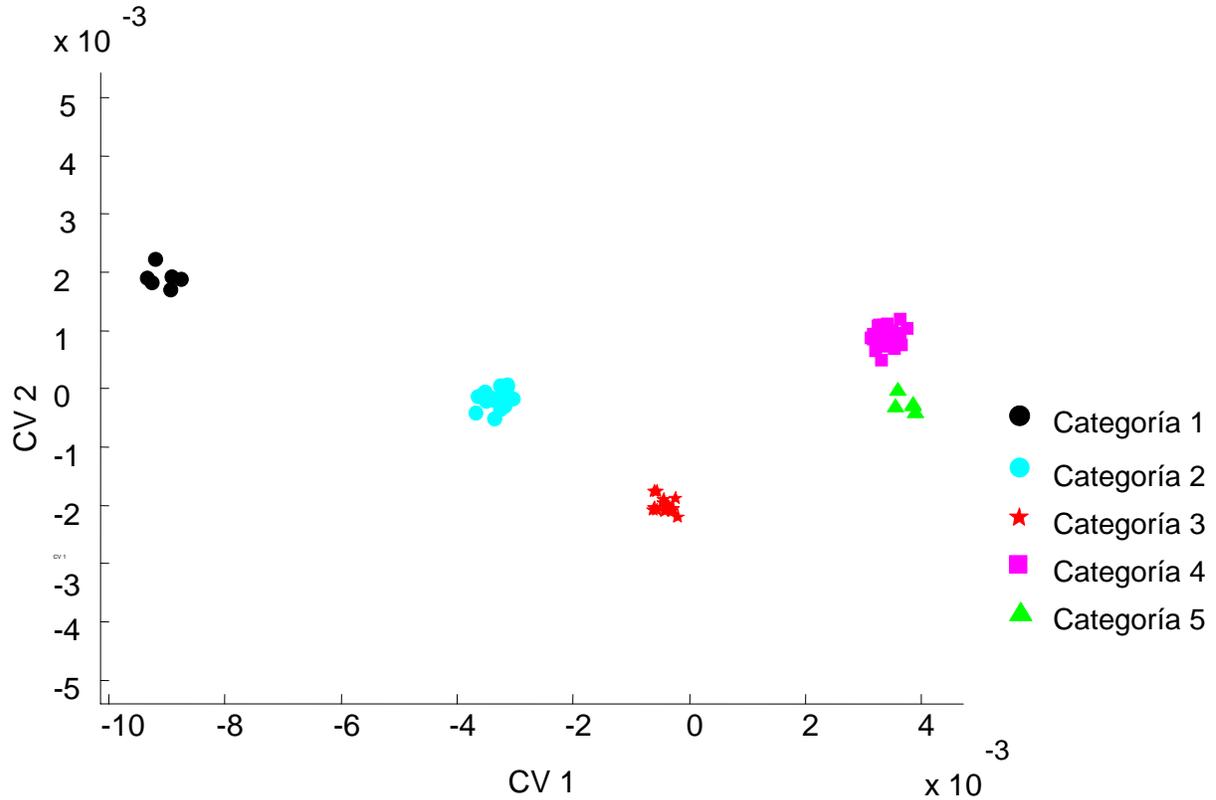


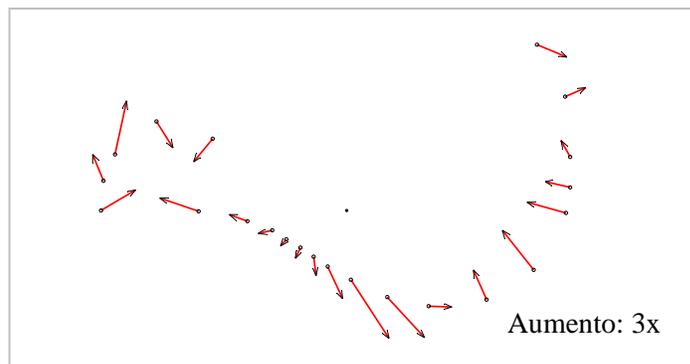
Fig. 57. Gráfico de variables canónicas (CVA) que muestra las dimensiones a lo largo del morfoespacio en el cual la forma de la escápula de *Heteromys desmarestianus* es óptimamente discriminada.

Cuadro 44. Prueba F de Goodall entre las cinco categorías de edad de *Heteromys desmarestianus* a través de las distancias Procruster parciales entre sus medias. F: estadístico de F, gl: grados de libertad, p: probabilidad.

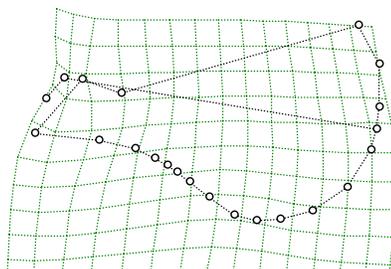
Categorías de edad	Prueba F de Goodall			
	F	gl	p	Distancias procruster
1 vs 2	10.78	40, 800	< 0.001	0.068
2 vs 3	6.19	40, 1200	< 0.001	0.036
3 vs 4	4.84	40, 1680	< 0.001	0.027
4 vs 5	1.92	40, 1240	0.077	0.026
1 vs 5	20.35	40, 360	< 0.001	0.133

Los cambios en la forma que experimenta la escápula en las primeras categorías de edad (categoría 1 a la 2) muestran un alargamiento del ángulo caudal de la escápula y un acortamiento del proceso coracoides (Fig. 58). Entre las categorías 2 y 3 se observó que se sigue desplazando el ángulo caudal de la escápula y el margen superior de ésta se ensancha (Fig. 59). Entre las categorías 3 a la 5 casi no se registraron cambios de dirección en la forma de la escápula (Fig. 60 y 61).

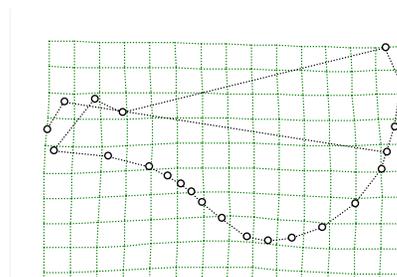
En cuanto a la serie ontogénica en el crecimiento de la escápula el análisis muestra cómo se produce un agrandamiento en el ángulo caudal de la escápula y del proceso metacromio. Por el contrario, observamos el acortamiento del proceso coracoides y el proceso acromio. El borde vertebral de la escápula se acorta mientras que el borde craneal se alarga (Fig. 62 y 63).



Categoría 1 vs 2

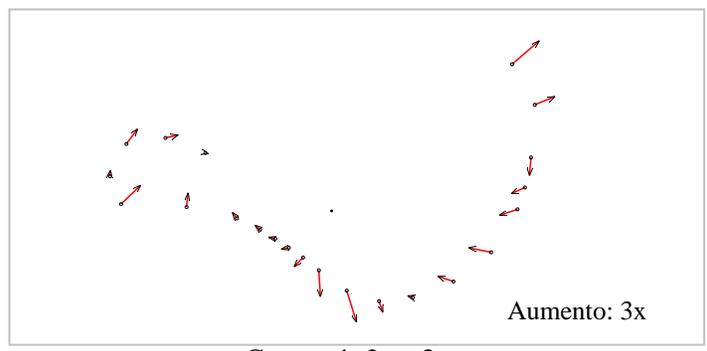


Categoría 1

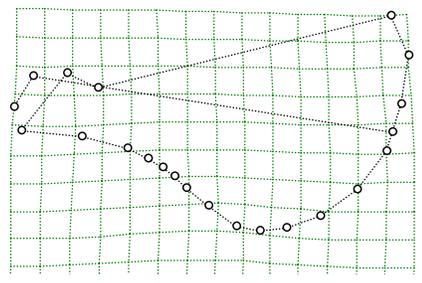


Categoría 2

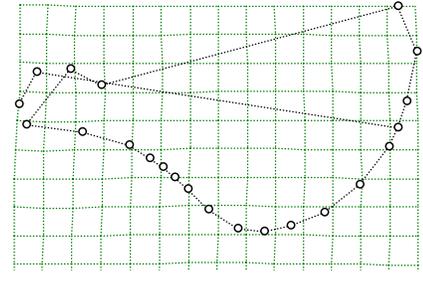
Fig. 58. Vectores de crecimiento entre las categorías 1 vs 2 y rejillas de deformación para las categorías 1 y 2.



Categoría 2 vs 3

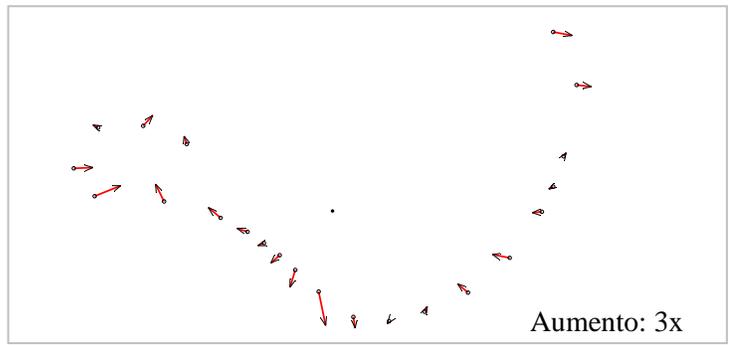


Categoría 2

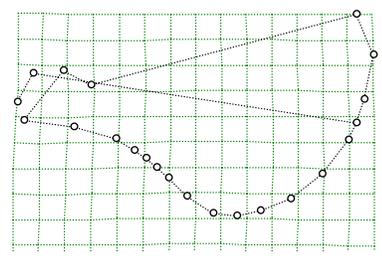


Categoría 3

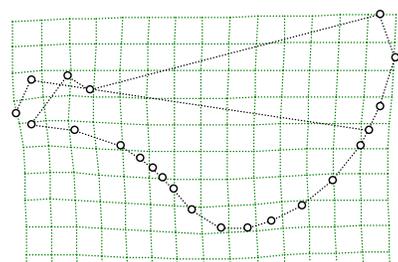
Fig. 59. Vectores de crecimiento entre las categorías 2 vs 3 y rejillas de deformación para las categorías 2 y 3.



Categoría 3 vs 4

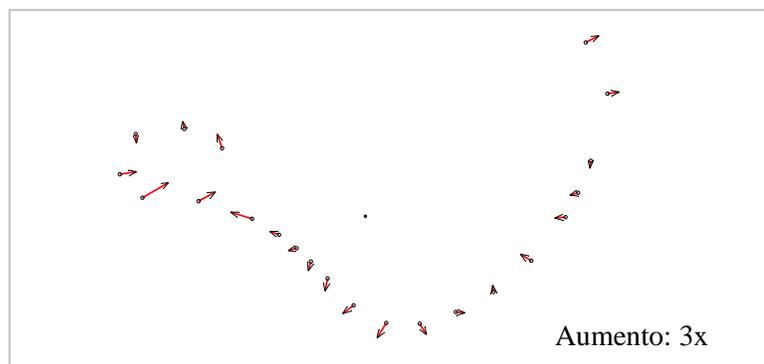


Categoría 3

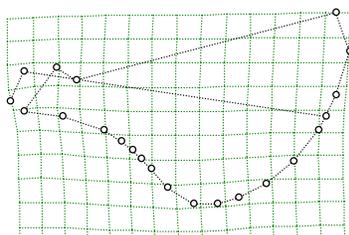


Categoría 4

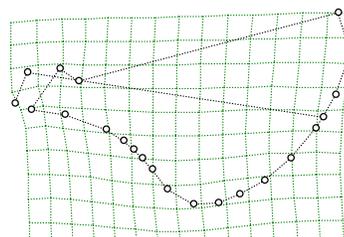
Fig. 60. Vectores de crecimiento entre las categorías 3 vs 4 y rejillas de deformación para las categorías 3 y 4.



Categoría 4 vs 5

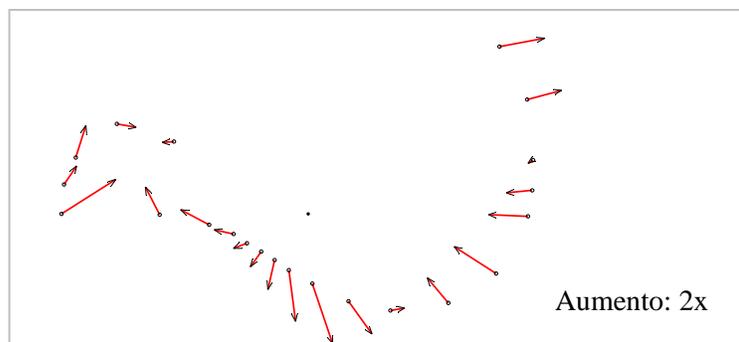


Categoría 4

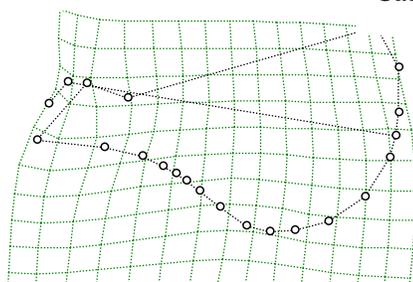


Categoría 5

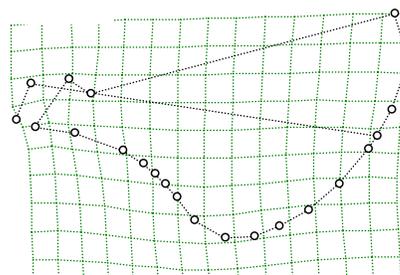
Fig. 61. Vectores de crecimiento entre las categorías 4 vs 5 y rejillas de deformación para las categorías 4 y 5.



Categoría 1 vs 5



Categoría 1



Categoría 5

Fig. 62. Vectores de crecimiento entre las categorías 1 vs 5 y rejillas de deformación para las categorías 1 y 5.

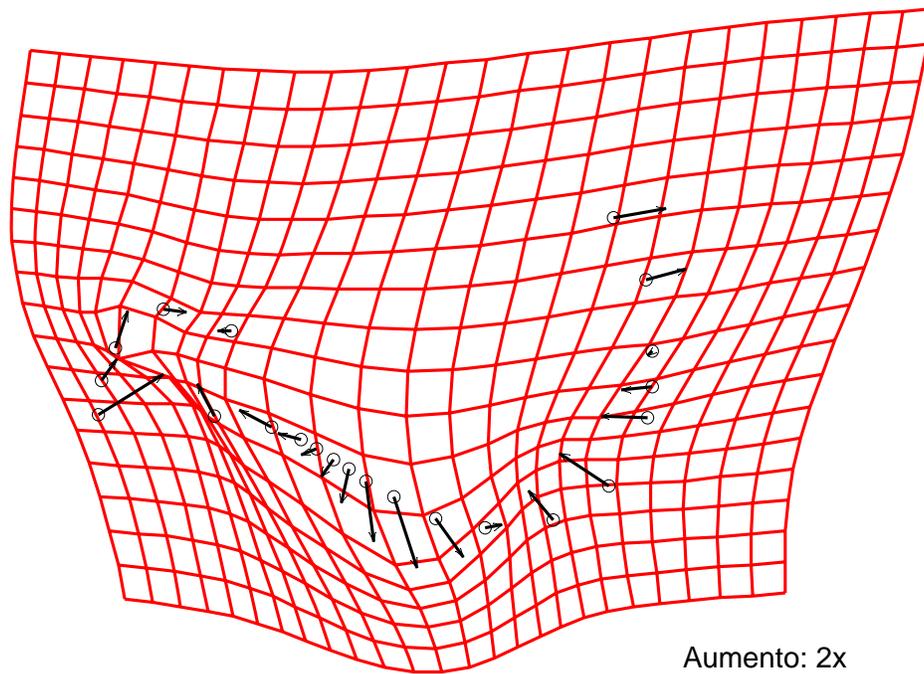


Fig. 63. Vectores de crecimiento y rejilla de deformación entre las categorías 1 al 5. Mostrando los cambios que experimenta la escápula de *Heteromys desmarestianus* durante su crecimiento.

Alometría: escápula. La prueba F de Goodall nos permitió aceptar que la forma de la escápula de *Heteromys desmarestianus* entre las categorías de edad cambia en función del tamaño ($F = 46.020$, $gl = 40, 2760$; $P < 0.001$). La ecuación de la regresión de lineal fue: $y = -0.024 + 0.263x$; donde la pendiente de la regresión fue de 0.263 ($P < 0.008$); y el coeficiente de determinación indica que el grado de precisión de la ecuación de la regresión es buena ($R^2 = 0.788$). El porcentaje de la variación observada durante el crecimiento de la escápula fue de 57.03% el cual se explica por un cambio en su forma (Fig. 64).

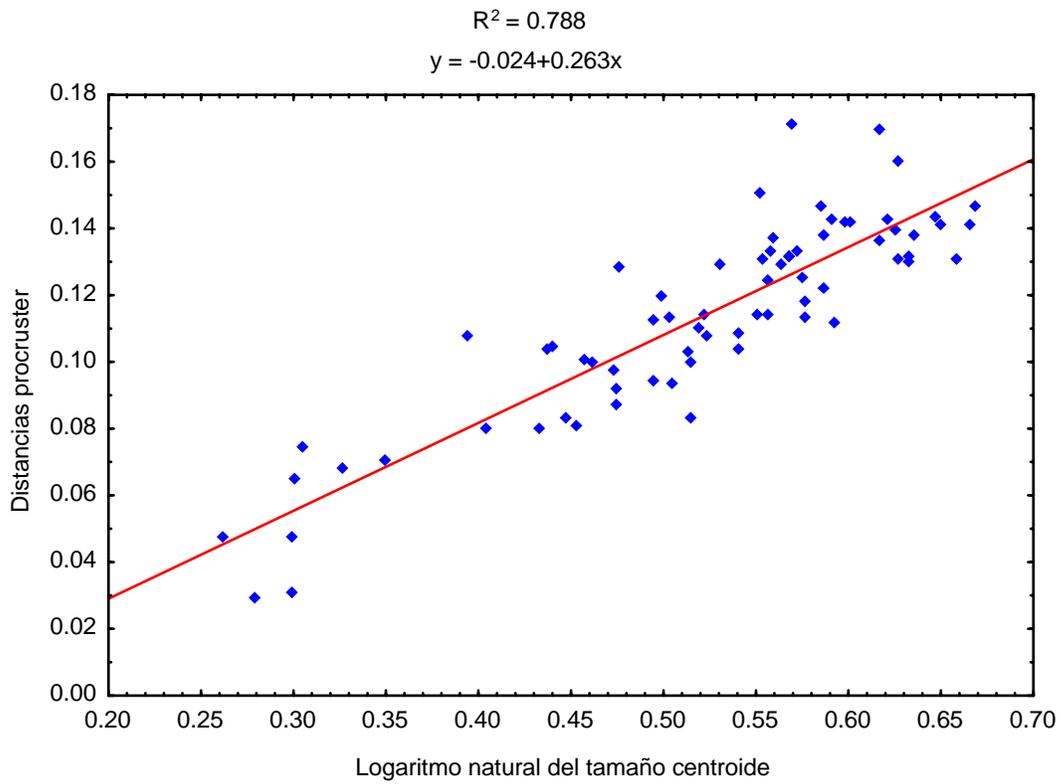


Fig. 64. Regresión lineal del logaritmo natural del tamaño centroide contra las distancias procruster de la forma de la escápula de *Heteromys desmarestianus* observada en las cinco categorías de edad analizadas.

6.3.6. Húmero:

Análisis del tamaño. El MANOVA demostró que existen diferencias significativas en el tamaño del húmero entre las categorías de edad ($P = 0.001$), pero no se encontró diferencia significativa ($P = 0.619$) en el tamaño del húmero entre los sexos (Cuadro 45; Fig. 65). La prueba de Duncan demostró que en la mayoría de las categorías existen diferencias significativas en el tamaño, con excepción de las categorías 4 y 5 que son consideradas de igual tamaño (Cuadro 46).

Cuadro 45. Análisis multivariado de varianza (MANOVA) entre el logaritmo natural del tamaño del centroide de las categorías de edad y el sexo para el húmero de *Heteromys desmarestianus*. N: número de individuos, gl: grados de libertad, F: estadístico de F, p: probabilidad.

	N	gl	F	p
Edad	88	4	47.04	< 0.001
Sexo	88	1	0.25	0.619

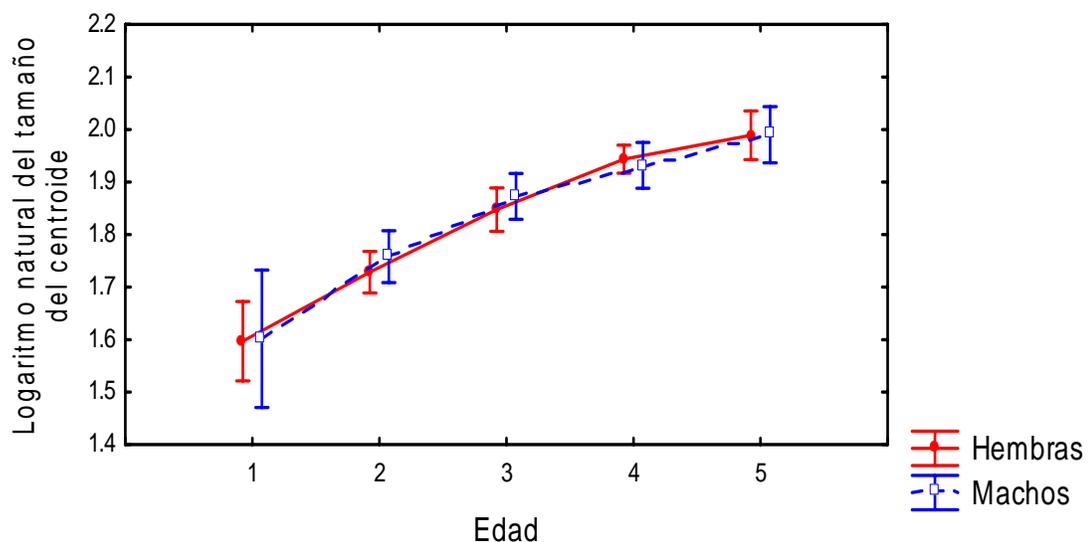


Fig. 65. Gráfico que muestra la media del tamaño del centroide de cada categoría de edad y el sexo para el húmero de *Heteromys desmarestianus*. Las barras laterales muestran los intervalos de confianza de 95%.

Cuadro 46. Prueba de medias múltiples de Duncan del tamaño del centroide entre las categorías de edad para el húmero de *Heteromys desmarestianus*. Las celdas muestran los valores de probabilidad para cada categoría de edad.

EDAD	Prueba de Duncan				
	1	2	3	4	5
1					
2	< 0.001				
3	< 0.001	< 0.001			
4	< 0.001	< 0.001	0.004		
5	< 0.001	< 0.001	< 0.001	0.079	

Análisis de la forma para el húmero. En ninguna de las categorías de edad analizadas se encontraron diferencias significativas en la forma del húmero entre las hembras y los machos por lo tanto no existe dimorfismo sexual en el húmero de *Heteromys desmarestianus* (Cuadro 47). El PCA nos permitió extraer los componentes que explican la mayor variación de la forma del húmero de *Heteromys desmarestianus*. Se utilizaron los 10 primeros componentes principales que explican el 91.98% de la variación para el análisis de variables canónicas (Cuadro 48).

Cuadro 47. Prueba F de Goodall entre las hembras y los machos de las categorías de edad 2 al 5 para húmero de *Heteromys desmarestianus*. F: estadístico de F, gl: grado de libertad, p: probabilidad.

Categorías de edad	F	Prueba F (4,900 bootstraps)		
		gl	p	Distancias procruster
2	0.79	46, 736	0.833	0.010
3	2.41	46, 782	0.054	0.015
4	1.28	46, 1426	0.104	0.009
5	2.49	46, 552	0.590	0.017

Cuadro 48. Eigenvalores de los componentes principales y el porcentaje acumulativo que aportan a la variación de la forma del húmero de *Heteromys desmarestianus*.

Componentes principales	Eigenvalores	Varianza explicada	Porcentaje acumulativo
1	2.42 x10 ⁻⁹	0.458	45.80
2	3.70 x10 ⁻⁹	0.164	62.22
3	4.47 x10 ⁻⁹	0.103	72.49
4	5.67 x10 ⁻⁹	0.054	77.86
5	1.23 x10 ⁻⁸	0.042	82.03
6	1.49 x10 ⁻⁸	0.033	85.35
7	1.55 x10 ⁻⁸	0.002	85.59
8	2.07 x10 ⁻⁸	0.021	87.66
9	2.69 x10 ⁻⁸	0.019	89.52
10	3.53 x10 ⁻⁸	0.017	91.28
11	6.62 x10 ⁻⁸	0.015	92.79
12	7.91 x10 ⁻⁸	0.011	93.87
13	1.11 x10 ⁻⁷	0.007	94.65
14	1.70 x10 ⁻⁷	0.007	95.38
15	2.94 x10 ⁻⁷	0.006	95.96
16	4.27 x10 ⁻⁷	0.005	96.50
17	5.01 x10 ⁻⁷	0.004	96.95
18	5.56 x10 ⁻⁷	0.004	97.38
19	8.57 x10 ⁻⁷	0.004	97.79
20	9.06 x10 ⁻⁷	0.003	98.11

El MANOVA aplicado a los componentes principales demostró que existe diferencia significativa en la forma del húmero de *Heteromys desmarestianus* entre las categorías de edad (Wilk de Lambda = 0.000; $X^2 = 1351.9154$, $gl = 184$, $P < 0.001$). La matriz de agrupamiento del CVA fue capaz de agrupar los especímenes en sus categorías de edad correspondientes (Cuadro 49; Fig. 66).

Aplicamos la prueba F de Goodall para comparar las categorías de edad sucesivas. Esta prueba nos permitió aceptar que existen diferencias significativas en la forma entre todas las categorías analizadas. Sin embargo entre las categorías 4 vs 5 esta prueba no fue significativa ($P = 0.3098$; Cuadro 50).

Cuadro 49. Matriz de clasificación resultante del análisis discriminante de variables canónicas (CVA). La clasificación *a priori* está basada en las cinco categorías de edad de los 88 húmeros de *Heteromys desmarestianus*. La asignación *a posteriori* está basada en las distancias de Mahalanobis de los individuos a las medias de los grupos *a priori*.

Asignación <i>A priori</i>		Asignación <i>A posteriori</i>					TOTAL
		Categorías de edad					
Categorías de edad		1	2	3	4	5	
	1	4	0	0	0	0	4
	2	0	18	0	0	0	18
	3	0		19	0	0	19
	4	0	0	0	33	0	33
5	0	0	0	0	14	14	

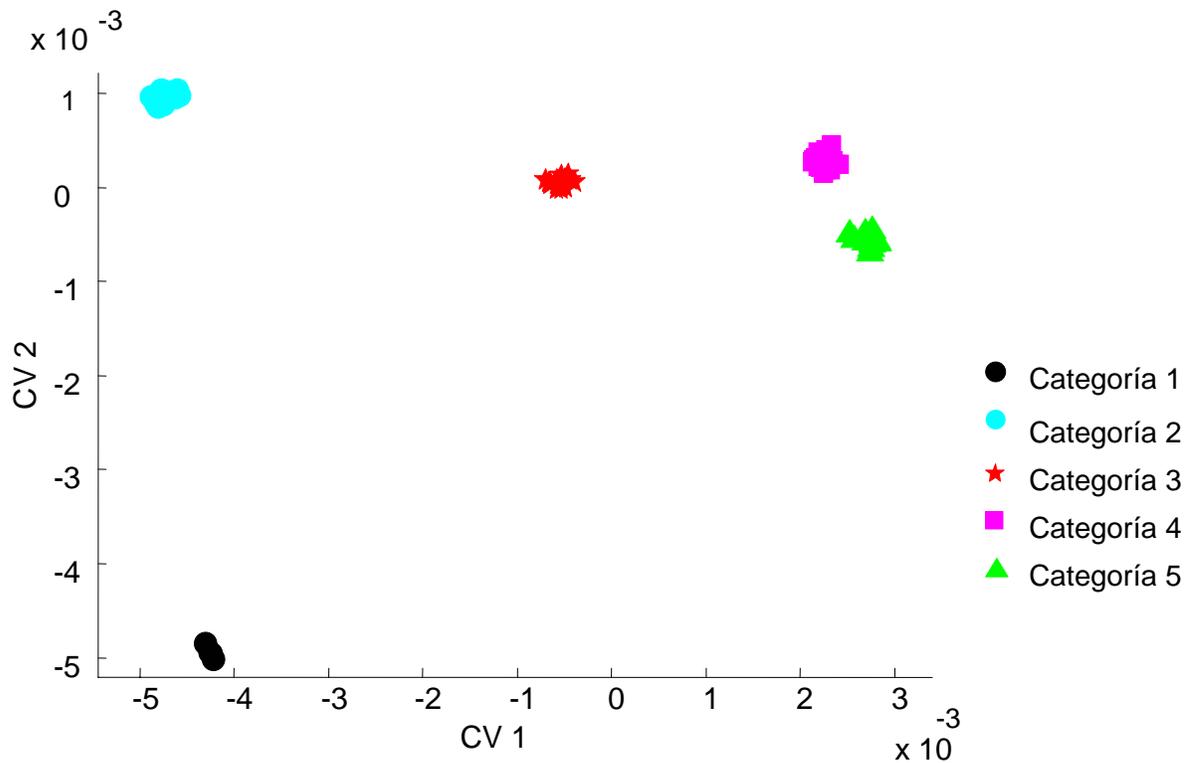


Fig. 66. Gráfico del agrupamiento realizado por el análisis de variables canónicas (CVA) que muestra cómo la forma del húmero es óptimamente discriminada en el morfoespacio.

Cuadro 50. Prueba F de Goodall entre las cinco categorías de edad de *Heteromys desmarestianus* a través de las distancias Procruster parciales entre sus medias. F: estadístico de F, gl: grados de libertad, p: probabilidad.

Categorías de edad	F	Prueba F de Goodall		
		gl	p	Distancias procruster
1 vs 2	7.59	46, 920	< 0.001	0.034
2 vs 3	7.57	46, 1610	< 0.001	0.020
3 vs 4	5.10	46, 2300	< 0.001	0.014
4 vs 5	1.14	46, 2070	0.310	0.007
1 vs 5	26.14	46, 736	< 0.001	0.059

Los cambios en la dirección de los puntos colocados en el húmero de *Heteromys desmarestianus* muestran que durante su crecimiento de la categoría de edad 1 a la 2 el húmero se vuelve menos ancho en la región media del hueso y que algunos puntos ubicados en los extremos de este hueso se desplazan ligeramente hacia afuera, denotando la dirección de su crecimiento (Fig. 67).

Durante el crecimiento del húmero de *Heteromys desmarestianus* entre las categorías 2 y 3 el análisis demostró que los mayores cambios se registraron en los extremos de este hueso. Tanto los cóndilos medial y lateral del húmero se desplazaron hacia el centro, así como el tubérculo mayor y menor (Fig. 68). Entre las categorías 3 y 4 se observaron nuevamente cambios en los extremos del húmero, haciendo de éste un hueso menos ancho en sus extremos (Fig. 69). Entre las categorías 4 a la 5 los cambios en la dirección de la forma fueron mínimos (Fig. 70). La serie ontogénica del húmero nos muestra cómo a lo largo de su crecimiento este hueso se hace menos ancho tanto en sus extremos (epífisis) como en la región media (diáfisis) haciendo un hueso más esbelto (Figs. 71 y 72).

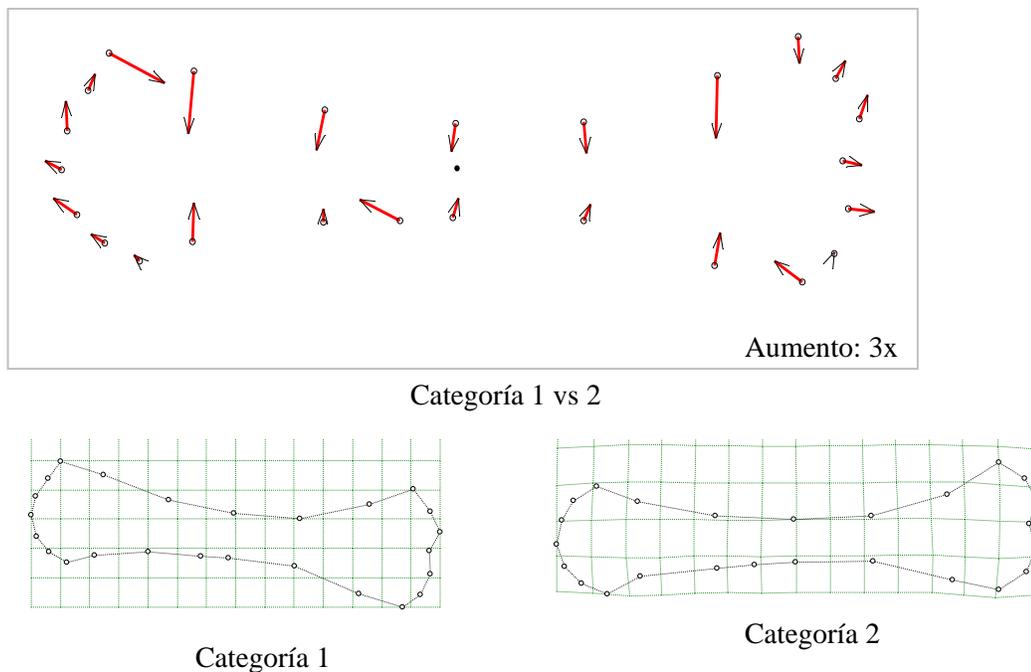
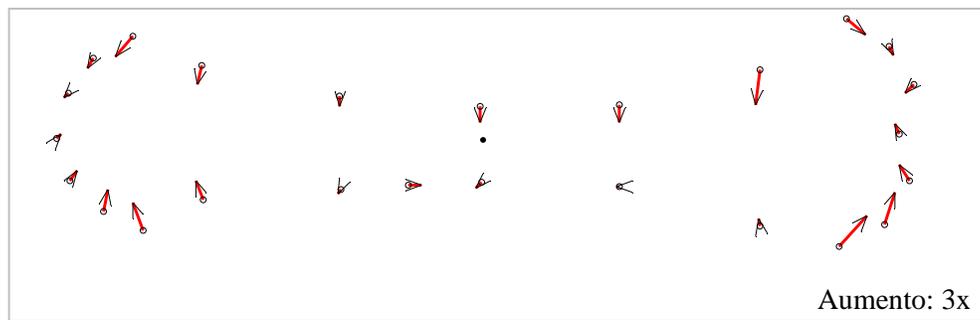
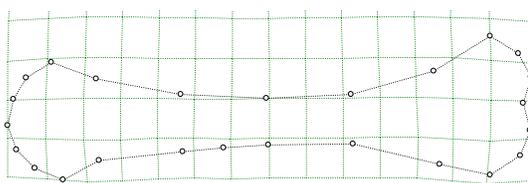


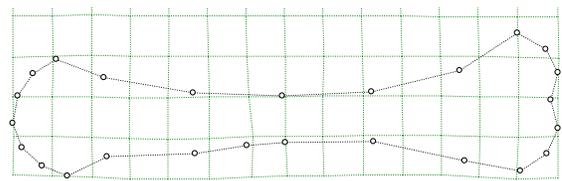
Fig. 67. Vectores de crecimiento entre las categorías 1 vs 2 y rejillas de deformación para las categorías 1 y 2.



Categoría 2 vs 3

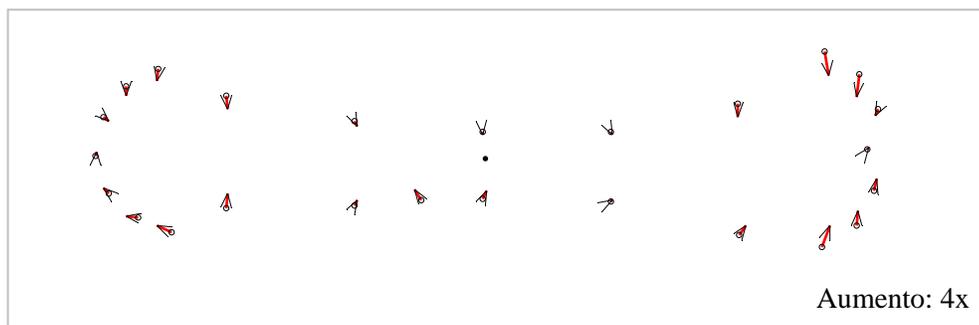


Categoría 2

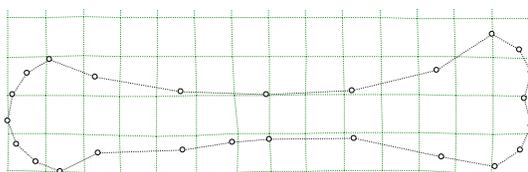


Categoría 3

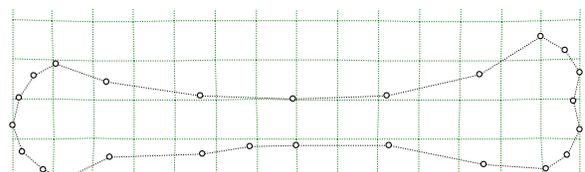
Fig. 68. Vectores de crecimiento entre las categorías 2 vs 3 y rejillas de deformación para las categorías 2 y 3.



Categoría 3 vs 4

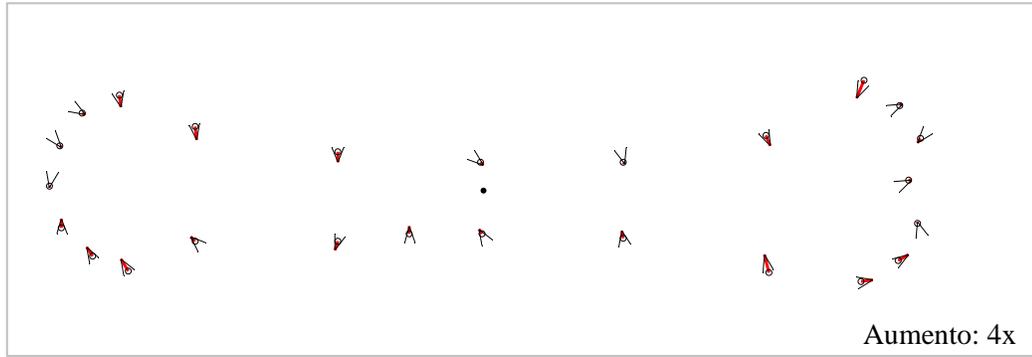


Categoría 3

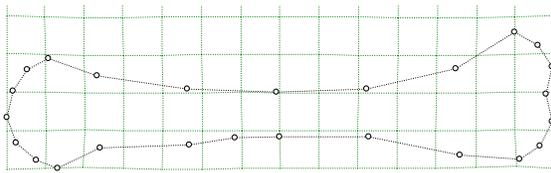


Categoría 4

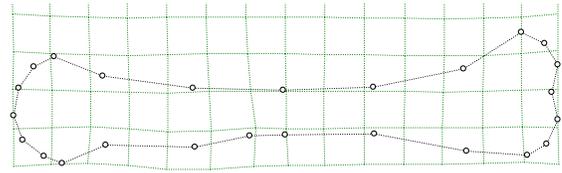
Fig. 69. Vectores de crecimiento entre las categorías 3 vs 4 y rejillas de deformación para las categorías 3 y 4.



Categoría 4 vs 5

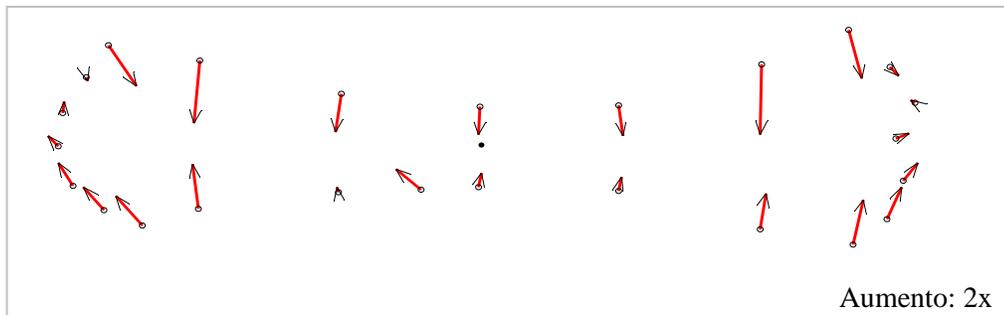


Categoría 4

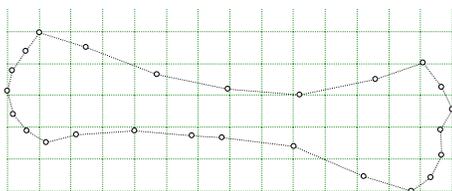


Categoría 5

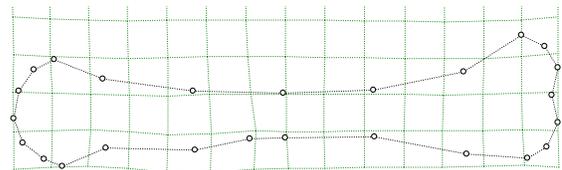
Fig. 70. Vectores de crecimiento entre las categorías 4 vs 5 y rejillas de deformación para las categorías 4 y 5.



Categoría 1 vs 5

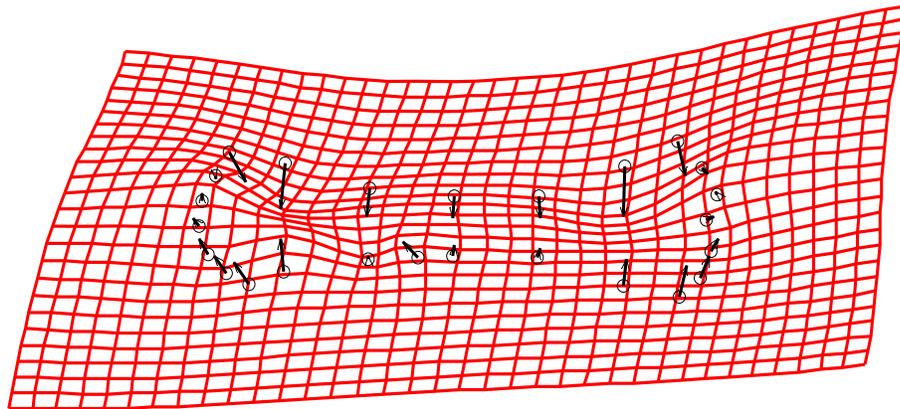


Categoría 1



Categoría 5

Fig. 71. Vectores de crecimiento entre las categorías 1 vs 5 y rejillas de deformación para las categorías 1 y 5.



Aumento: 2x

Fig. 72. Vectores de crecimiento y rejilla de deformación entre las categorías 1 al 5. Se muestran los cambios que experimenta el húmero de *Heteromys desmarestianus* durante su crecimiento.

Alometría: húmero. El análisis de regresión lineal utilizado entre las distancias procruster de todas las categorías de edad sobre el logaritmo natural del tamaño del centroide del húmero de *Heteromys desmarestianus* registró un coeficiente de determinación de ($R^2 = 0.7669$). Por lo tanto, la precisión predictiva entre las variables es adecuada (Fig. 73).

La ecuación de la regresión fue: $y = -0.054 + 0.174x$ donde la pendiente de la regresión fue de 0.174 ($P < 0.001$). El análisis F de Goodall realizado en conjunto con esta prueba, demostró que la forma del húmero no es isométrica a lo largo de su crecimiento ($F = 51.801$; $gl = 46, 3956$; $P < 0.001$). Estos análisis también demostraron que el 37.59% de la variación observada durante el crecimiento del húmero es explicada por el tamaño, por lo tanto el 62.41% de esta variación se debe a cambios en la forma.

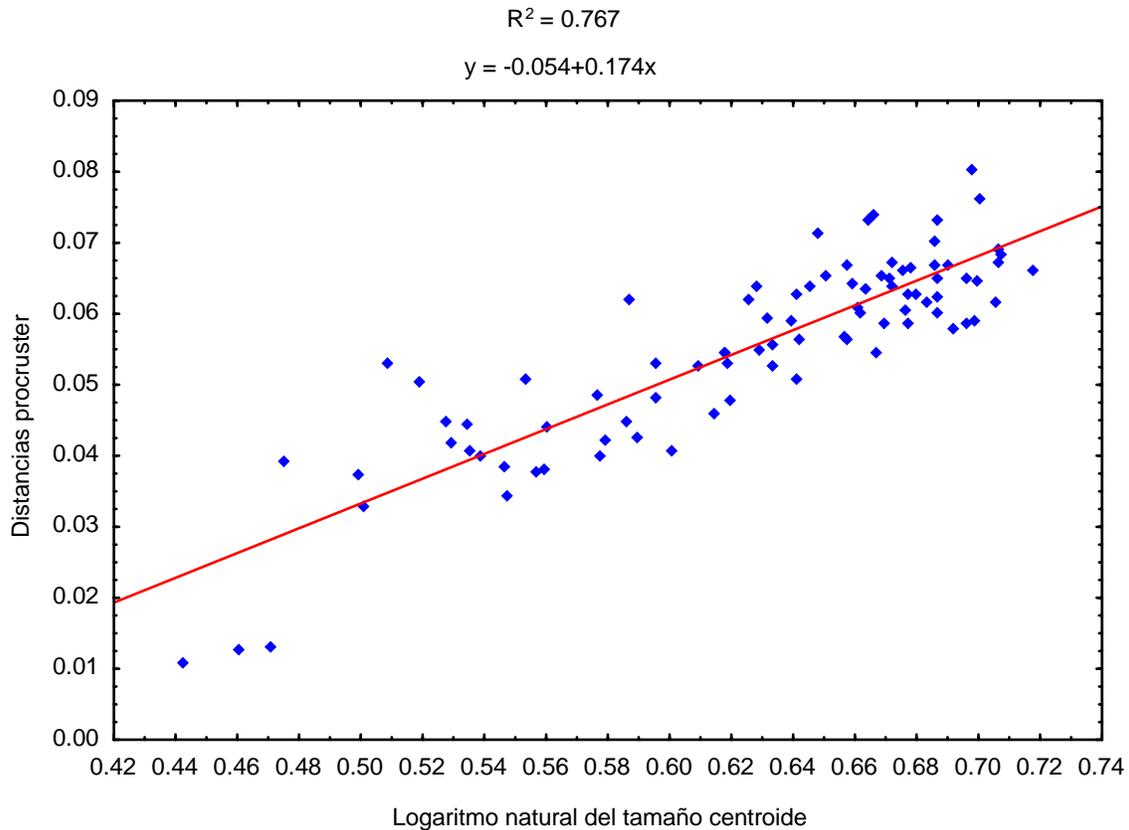


Fig. 73. Gráfico de la regresión lineal entre las distancias procruster sobre el logaritmo natural del tamaño centroide.

6.3.7. Radio-ulna

Análisis del tamaño. El MANOVA realizado entre el logaritmo natural del tamaño del centroide del radio-ulna de *Heteromys desmarestianus* entre sus categorías de edad, demostró que existen diferencias significativas en el tamaño de esta estructura entre las categorías de edad ($P < 0.001$). Esta prueba también demostró que no existen diferencias significativas en el tamaño de la radio-ulna de *Heteromys desmarestianus* entre los sexos ($P = 0.475$); por lo tanto, no existe dimorfismo sexual (Cuadro 51; Fig. 74). La prueba de medias múltiples de Duncan demostró que no existe evidencia suficiente para considerar que la forma del radio-ulna sea diferente entre las categorías de edad 4 y 5 (Cuadro 52).

Cuadro 51. Análisis multivariado de varianza (MANOVA) entre el logaritmo natural del tamaño del centroide de las categorías de edad y el sexo para el radio-ulna de *Heteromys desmarestianus*. N: número de individuos, gl: grados de libertad, F: estadístico de F, p: probabilidad.

Variables	N	gl	F	p
Edad	68	4	42.03	< 0.001
Sexo	68	1	0.52	0.475

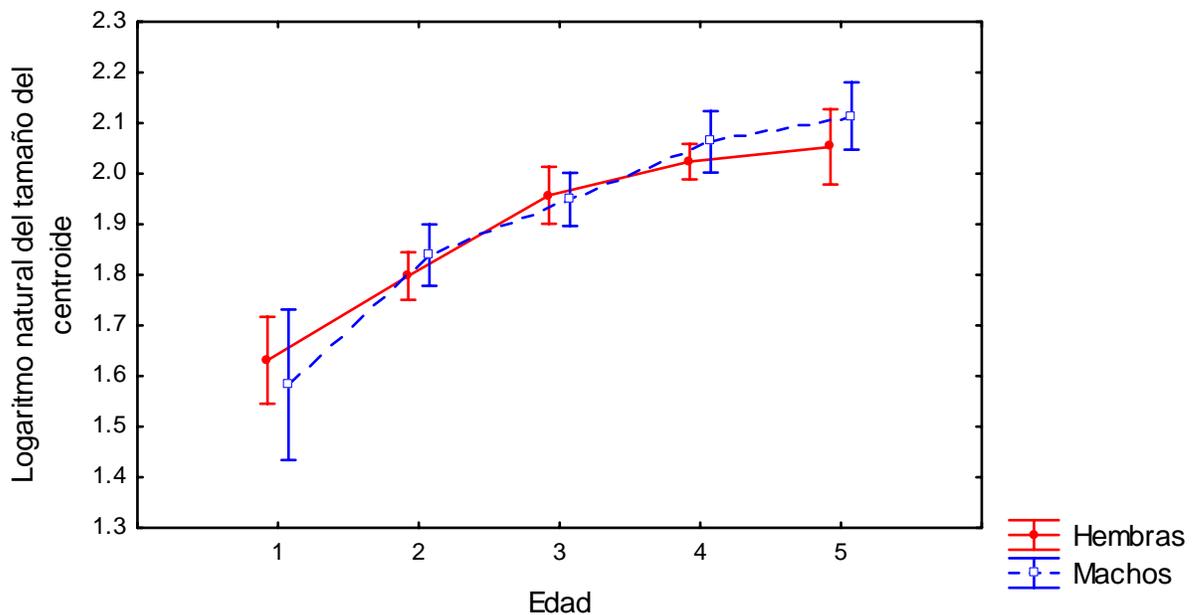


Fig. 74. Gráfico que muestra la media del tamaño del centroide de cada categoría de edad y el sexo para la radio-ulna de *Heteromys desmarestianus*. Las barras laterales muestran los intervalos de confianza de 95%.

Cuadro 52. Prueba de medias múltiples de Duncan del tamaño del centroide entre las categorías de edad para el radio-ulna de *Heteromys desmarestianus*. Las celdas muestran los valores de probabilidad para cada categoría de edad.

EDAD	Prueba de Duncan				
	1	2	3	4	5
1					
2	< 0.001				
3	< 0.001	< 0.001			
4	< 0.001	< 0.001	0.020		
5	< 0.001	< 0.001	< 0.001	0.124	

Análisis de la forma para el radio-ulna. No encontramos diferencias significativas en la forma del radio-ulna entre las hembras y los machos de *Heteromys desmarestianus*. Por lo tanto, no existe dimorfismo sexual en la forma del radio-ulna (Cuadro 53). El PCA determinó cuales componentes aportan mayor información a la variación de la forma del radio-ulna de *Heteromys desmarestianus*. Por lo tanto, se usaron los 10 primeros que aportan el 90.17% de la variación en el análisis de variables canónicas (Cuadro 54).

Cuadro 53. Prueba F de Goodall entre las hembras y los machos de las categorías de la edad 2 al 5 para el cráneo en posición dorsal de *Heteromys desmarestianus*. F: estadístico de F, gl: grado de libertad, p: probabilidad.

Categorías de edad	Prueba F (4,900 bootstraps)			
	F	gl	p	Distancias procruster
2	1.56	48, 672	0.171	0.018
3	1.34	48, 624	0.232	0.012
4	0.93	48, 1056	0.456	0.009
5	1.71	48, 336	0.152	0.015

Cuadro 54 . Componentes principales y porcentaje de la variación que aporta cada uno a la variación de la forma del radio-ulna de *Heteromys desmarestianus*.

Componente principal	Eigenvalores	Varianza explicada	Porcentaje acumulativo
1	2.46 x10 ⁻¹⁰	0.456	45.64%
2	3.00 x10 ⁻¹⁰	0.191	64.74%
3	3.28 x10 ⁻¹⁰	0.064	71.13%
4	1.05 x10 ⁻⁹	0.055	76.62%
5	1.26 x10 ⁻⁹	0.037	80.37%
6	1.59 x10 ⁻⁹	0.026	82.93%
7	3.39 x10 ⁻⁹	0.023	85.22%
8	5.02 x10 ⁻⁹	0.021	87.35%
9	2.34 x10 ⁻⁸	0.015	88.86%
10	4.49 x10 ⁻⁸	0.013	90.17%
11	7.10 x10 ⁻⁸	0.010	91.22%
12	1.04 x10 ⁻⁷	0.010	92.19%
13	2.60 x10 ⁻⁷	0.008	93.01%
14	3.15 x10 ⁻⁷	0.008	93.79%
15	4.23 x10 ⁻⁷	0.007	94.54%
16	4.91 x10 ⁻⁷	0.007	95.21%
17	5.55 x10 ⁻⁷	0.006	95.81%
18	6.66 x10 ⁻⁷	0.005	96.31%
19	7.11 x10 ⁻⁷	0.005	96.80%
20	8.68 x10 ⁻⁷	0.005	97.25%

Los 10 primeros componentes principales utilizados en el MANOVA demostraron que existen diferencias en la forma del radio ulna de *Heteromys desmarestianus* entre las categorías de edad (Lambda de Wilk = 0.000; $X^2 = 1114.3978$; $gl = 192$; $P < 0.001$). El CVA utilizado posteriormente demostró que los datos están correctamente asignados a sus grupos (Cuadro 55; Fig. 75).

Los resultados obtenidos con la prueba F de Goodall demostraron que existen diferencias significativas entre la forma del radio-ulna de la mayoría de las categorías de edad. Sin embargo, no se encontró evidencia suficiente para demostrar que tales diferencias sean significativas entre las categorías de edad 4 y 5 (Cuadro 56).

Cuadro 55. Matriz de clasificación resultante del análisis discriminante de variables canónicas (CVA). La clasificación *a priori* está basada en las cinco categorías de edad de los 68 radio-ulna de *Heteromys desmarestianus*. La asignación *a posteriori* esta basada en las distancias de Mahalanobis de los individuos a las medias de los grupos *a priori*.

Asignación <i>A priori</i>		Asignación <i>A posteriori</i>					TOTAL
		Categorías de edad					
Categorías de edad		1	2	3	4	5	
	1	4	0	0	0	0	4
	2	0	16	0	0	0	16
	3	0	0	15	0	0	15
	4	0	0	0	24	0	24
5	0	0	0	0	9	9	

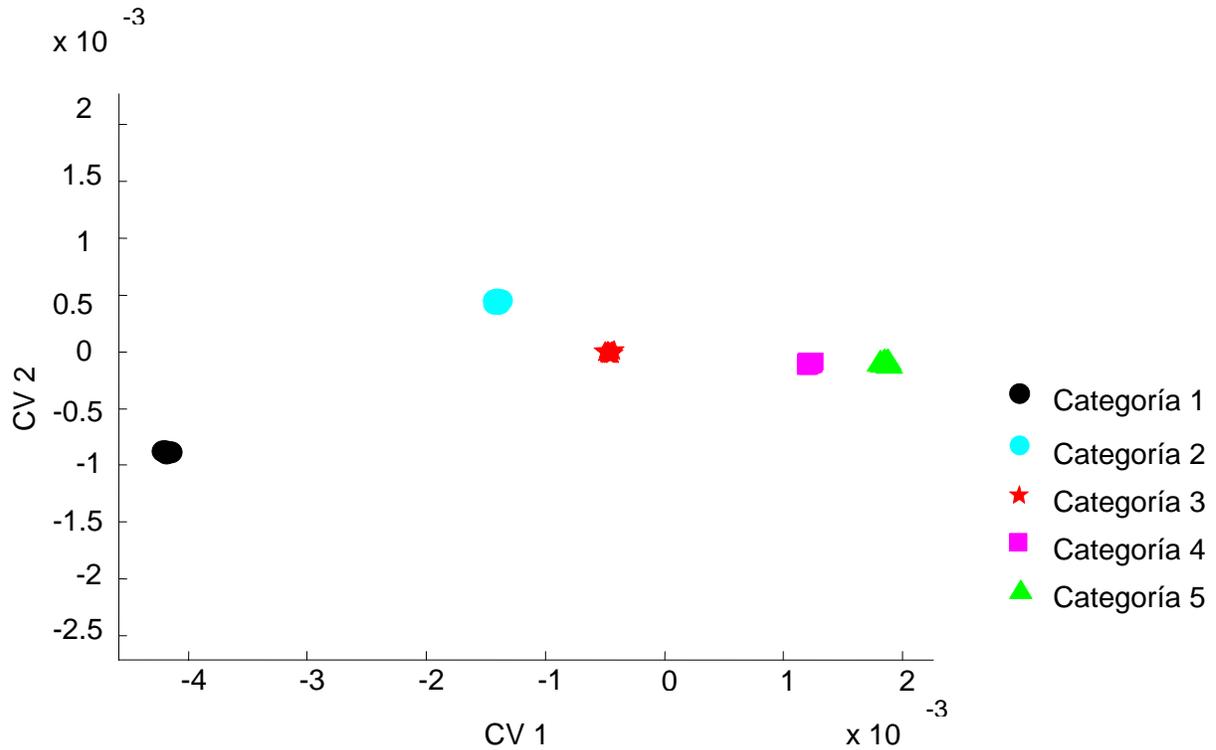


Fig. 75. Gráfico de variables canónicas (CVA) que muestra las dimensiones a lo largo del morfoespacio en el cual el radio-ulna de *Heteromys desmarestianus* es óptimamente discriminado.

Cuadro 56. Prueba F de Goodall entre las cinco categorías de edad de *Heteromys desmarestianus* a través de las distancias Procruster parciales entre sus medias. F: estadístico de F, gl: grados de libertad, p: probabilidad.

Categorías de edad	Prueba F de Goodall			
	F	gl	p	Distancias procruster
1 vs 2	5.53	40, 864	< 0.001	0.035
2 vs 3	4.73	40, 1392	0.002	0.019
3 vs 4	3.35	40, 1776	0.007	0.012
4 vs 5	1.60	40, 1488	0.145	0.009
1 vs 5	31.28	40, 528	< 0.001	0.061

Los puntos colocados para describir la forma del radio-ulna de *Heteromys desmarestianus* nos muestran que durante el crecimiento de este ratón de la categoría de edad 1 a la 2 aquellos ubicados a lo largo del hueso se desplazan hacia el centro de este, lo que demuestra que el hueso se hace más delgado. Los puntos colocados en los bordes dorsal y ventral de la cabeza del radio, se dirigen hacia el proceso olecranon, disminuyendo la distancia entre este proceso y el radio (Fig. 76). Los cambios más evidentes en la forma entre las categorías 2 y 3 se observaron en los bordes dorsal y ventral de la cabeza del radio provocando que estos bordes se acercaran más hacia el proceso olécranon de la ulna. También se observaron pequeños desplazamientos en los procesos estiloides de la ulna y el radio, provocando una pequeña reducción de éstos (Fig. 77). Entre las categorías 3 a la 5 los cambios en el radio-ulna son casi imperceptibles (Figs. 78 y 79). En la serie ontogénica del crecimiento del radio-ulna, observamos un desplazamiento de la cabeza del radio hacia el proceso olécranon de la ulna y el acercamiento de la ulna y el radio en su parte media. Además el proceso estiloides del radio se ensancha y el proceso estiloides de la ulna se alarga (Figs. 80 y 81).

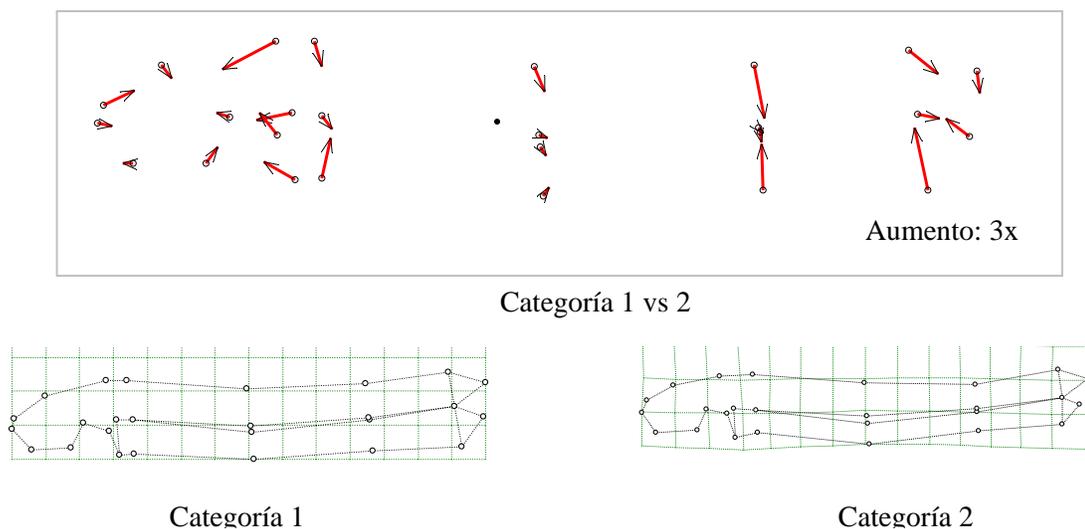
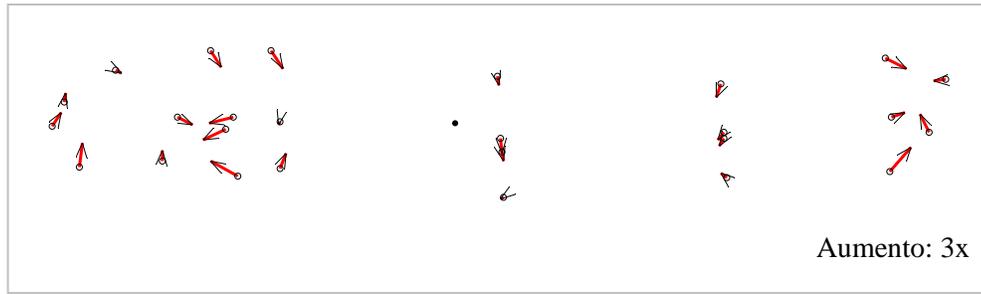
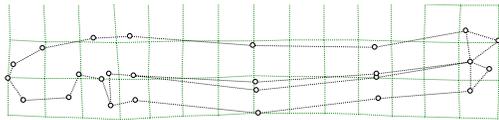


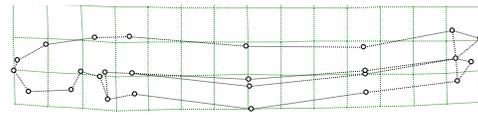
Fig. 76. Vectores de crecimiento entre las categorías 1 vs 2 y rejillas de deformación para las categorías 1 y 2.



Categoría 2 vs 3

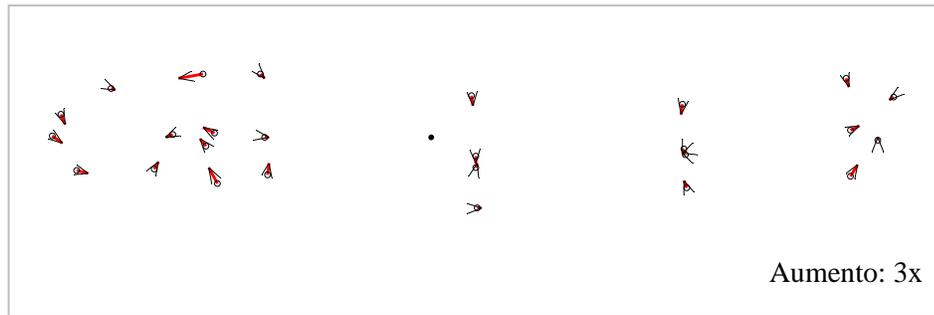


Categoría 2

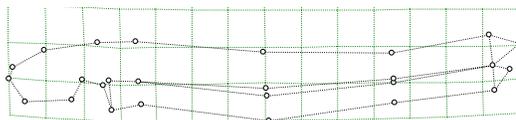


Categoría 3

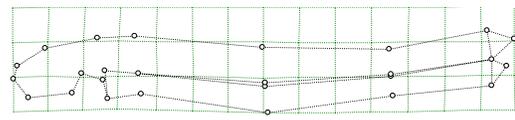
Fig. 77. Vectores de crecimiento entre las categorías 2 vs 3 y rejillas de deformación para las categorías 2 y 3.



Categoría 3 vs 4

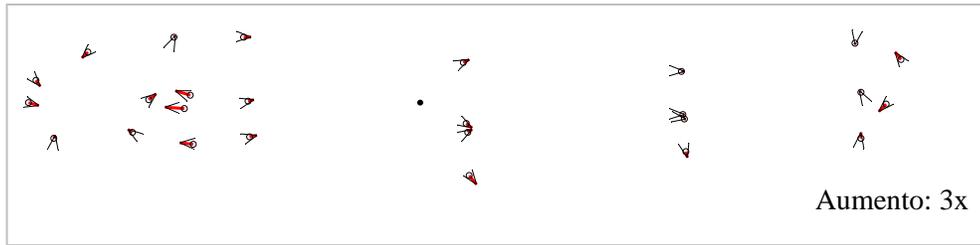


Categoría 3

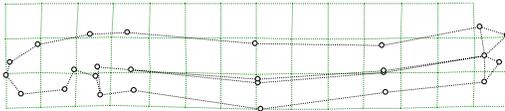


Categoría 4

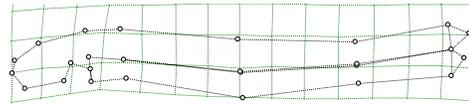
Fig. 78. Vectores de crecimiento entre las categorías 3 vs 4 y rejillas de deformación para las categorías 3 y 4.



Categoría 4 vs 5

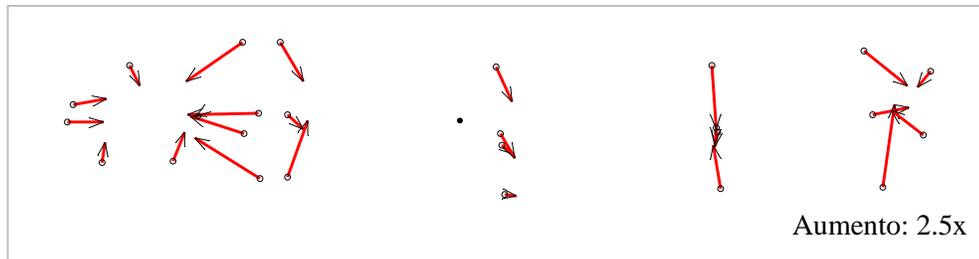


Categoría 4

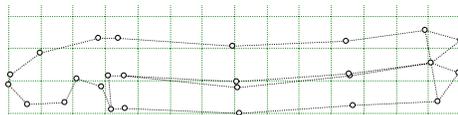


Categoría 5

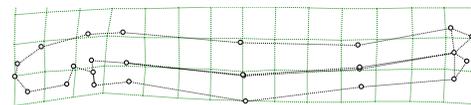
Fig. 79. Vectores de crecimiento entre las categorías 4 vs 5 y rejillas de deformación para las categorías 4 y 5.



Categoría 1 vs 5

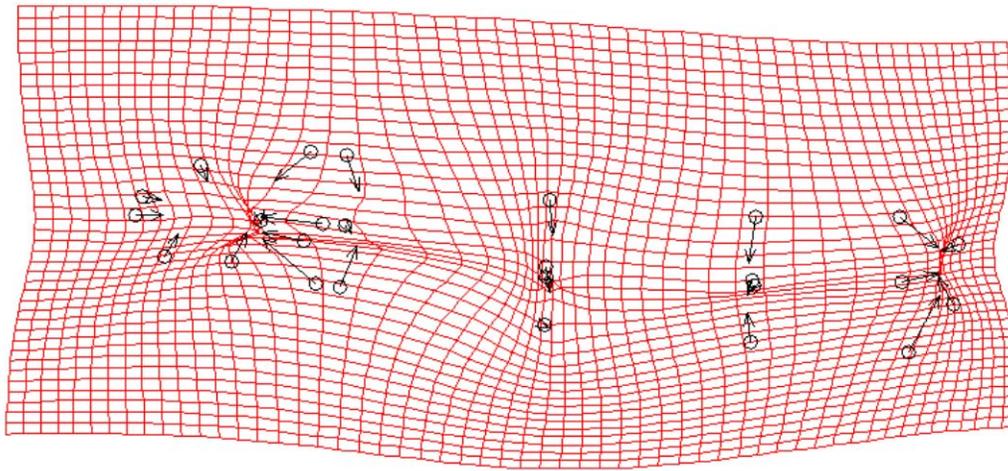


Categoría 1



Categoría 5

Fig. 80. Vectores de crecimiento entre las categorías 1 vs 5 y rejillas de deformación para las categorías 1 y 5.



Aumento: 2.5x

Fig. 81. Vectores de crecimiento y rejilla de deformación entre las categorías 1 al 5. Se muestran los cambios que experimenta el radio-ulna de *Heteromys desmarestianus* durante su crecimiento.

Alometría: radio-ulna. La ecuación de la regresión de lineal para el análisis de la radio-ulna fue: $y = -0.051 + 0.161 x$; donde la pendiente de la regresión fue de 0.161 ($P < 0.001$) y el coeficiente de determinación obtenido para esta ecuación fue de 76.40% ($R^2 = 0.764$) lo cual demuestra que el nivel de precisión predicho por las variables es bueno. Este análisis también determinó que la forma del radio-ulna de *Heteromys desmarestianus* no es isométrico (F de Goodall = 37.359, gl = 48,3168; $P < 0.001$). El análisis también determinó que la proporción de la variación observada en la forma de la radio-ulna mientras el animal crece es de un 75.02%, por lo que un 24.98% se atribuye a la variación en el tamaño (Fig. 82).

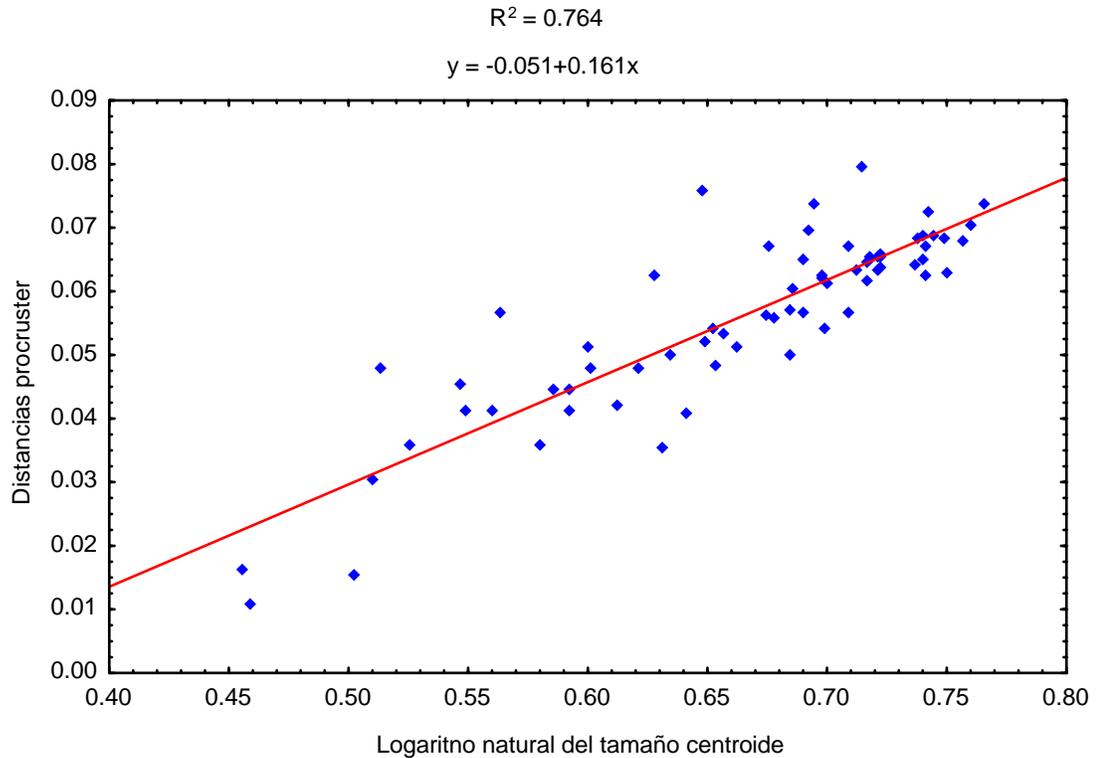


Fig. 82. Gráfico de la regresión de las distancias procruster sobre el logaritmo natural del tamaño centroide del radio-ulna de *Heteromys desmarestianus* para las cinco categorías de edad.

6.3.8. Pelvis

Análisis del tamaño. El resultado de análisis de varianza (MANOVA) demostró que existen diferencias significativas en el tamaño de la pelvis entre las categorías de edad ($P < 0.001$). No se encontraron diferencia significativas en la forma de la pelvis entre los sexos ($P = 0.367$), por lo que aceptamos que no existe dimorfismo sexual en el tamaño de la pelvis de *Heteromys desmarestianus* (Cuadro 57). El análisis de medias múltiples de Duncan corroboró los resultados obtenidos y demostró que existe diferencia en el tamaño de la pelvis entre las categorías de edad, con excepción de las categorías 4 y 5 en las que no se detectaron diferencia (Cuadro 58; Fig. 83).

Cuadro 57. Análisis multivariado de varianza (MANOVA) entre el logaritmo natural del tamaño del centroide de las categorías de edad y el sexo para la pelvis de *Heteromys desmarestianus*. N: número de individuos, gl: grados de libertad, F: estadístico de F, p: probabilidad.

Variables	N	Gl.	F	p
Edad	97	4	27.44	< 0.001
Sexo	97	1	0.29	0.367

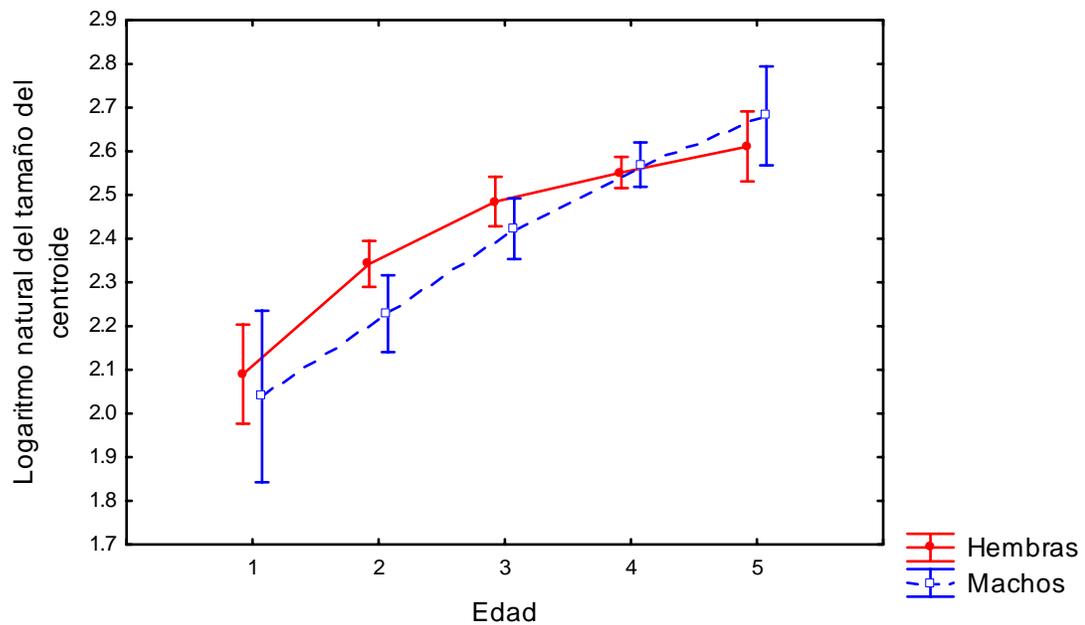


Fig. 83. Gráfico que muestra la media del tamaño del centroide de cada categoría de edad y el sexo para la pelvis de *Heteromys desmarestianus*. Las barras laterales muestran los intervalos de confianza de 95%.

Cuadro 58. Prueba de medias múltiples de Duncan del tamaño del centroide entre las categorías de edad para la pelvis de *Heteromys desmarestianus*. Las celdas muestran los valores de probabilidad para cada categoría de edad.

EDAD	Prueba de Duncan				
	1	2	3	4	5
1					
2	< 0.001				
3	< 0.001	0.001			
4	< 0.001	< 0.001	0.031		
5	< 0.001	< 0.001	< 0.001	0.086	

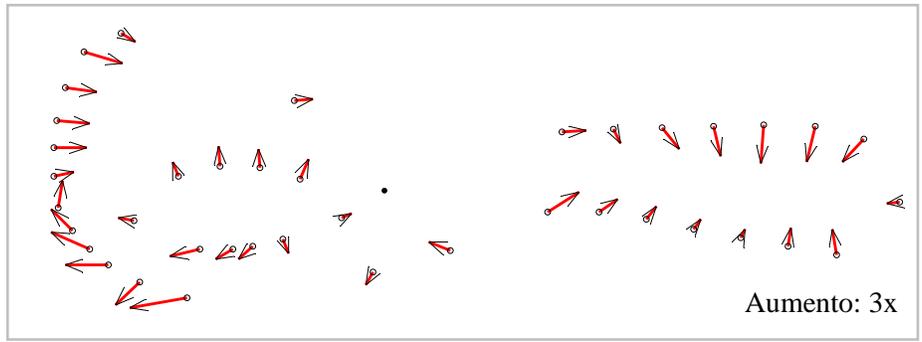
Análisis de la forma para la pelvis. En el análisis realizado para demostrar si existía o no dimorfismo sexual, se eliminó la categoría de edad 1 ya que sólo se contaba con un ejemplar para los machos. Se registró dimorfismo sexual en la pelvis de *Heteromys desmarestianus* en las siguientes cuatro categorías de edad analizadas (Cuadro 59). Entre las hembras y los machos de la categoría de edad 2 se observaron cambios en la dirección de los vectores en casi toda la pelvis. El análisis reveló que la pelvis de las hembras es más ancha en la región del ilion y del isquion, pero más delgada en la región posterior del pubis y, que el foramen obturador es más grande en los machos de esta categoría de edad (Fig. 84). En la pelvis de los individuos hembras y machos de la categoría 3 los cambios en la región del ilion son pocos. Pero aún se observa que las hembras son más anchas en esta región de la pelvis con respecto a los machos, por su parte la región del isquion de las hembras es más ancha y la región posterior del pubis es delgada. El foramen obturador continúa siendo más grande en los machos con respecto a las hembras (Fig. 85).

La comparación de la pelvis de las hembras con respecto a los machos en la categoría de edad 4 demostró que las hembras difieren en que la región del pubis es menos ancha que en los machos y, por el contrario, el foramen obturador es más grande en los machos con respecto a las hembras (Fig. 86).

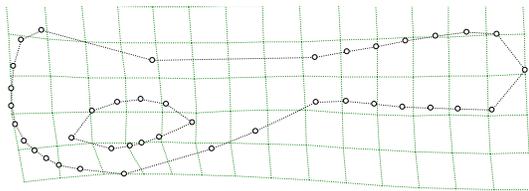
En las hembras de la categoría 5 se observa que la región ventral del ilion es más delgada con respecto a los machos. La región del isquion es menos ancha en los machos y el pubis es delgado en las hembras (Fig. 87). En las distintas categorías de edad el grado de dimorfismo es ligeramente diferente, pero en general los vectores siguen el mismo patrón a lo largo del crecimiento de la pelvis de *Heteromys desmarestianus*. La región del ilion y del isquion es más ancha en las hembras en tanto que el pubis y el foramen obturador es de mayor tamaño en los machos.

Cuadro 59. Prueba F de Goodall de la pelvis de *Heteromys desmarestianus* para las cuatro categorías de edad a través de las distancias procruster parciales entre sus medias.

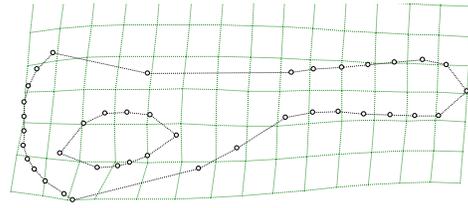
Prueba F (4,900 bootstraps)				
Categorías de edad	F	Grados de Libertad	p	Distancias procruster
2	3.91	76, 1292	0.008	0.031
3	2.58	76, 1216	0.042	0.023
4	3.65	76, 3268	0.010	0.016
5	3.68	76, 532	0.025	0.038



Hembras vs machos

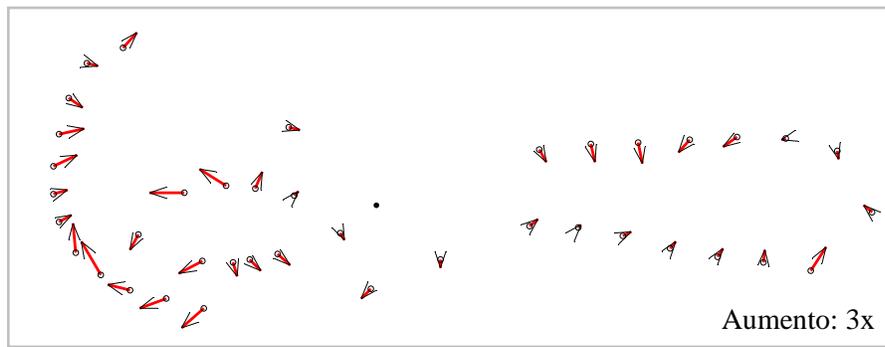


Hembras

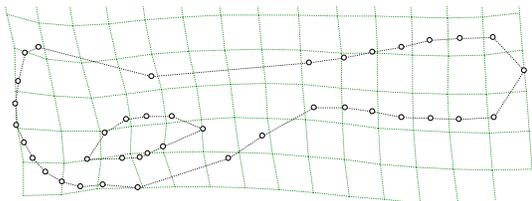


Machos

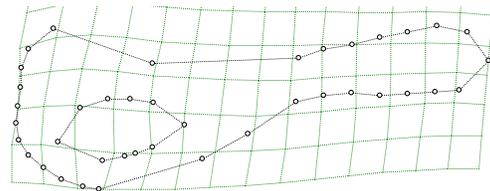
Fig. 84. Vectores de crecimiento de la pelvis de *Heteromys desmarestianus* entre las hembras con respecto a los machos de la categoría de edad 2.



Hembras vs machos

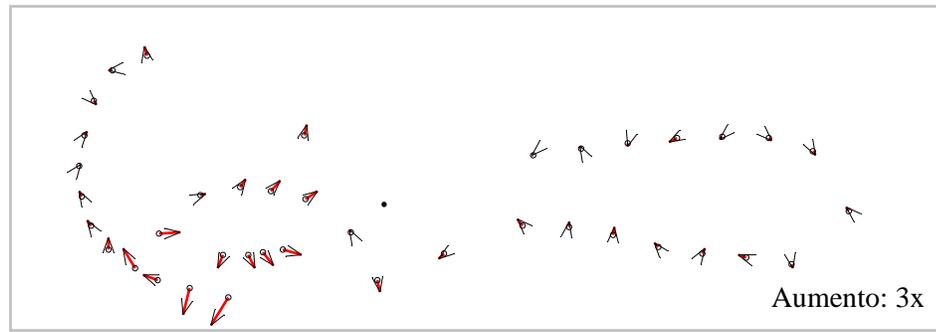


Hembras

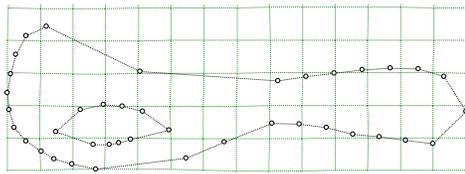


Machos

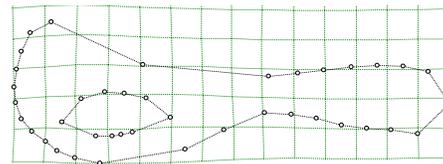
Fig. 85. Vectores de crecimiento de la pelvis de *Heteromys desmarestianus* entre las hembras con respecto a los machos de la categoría de edad 3.



Hembras vs machos

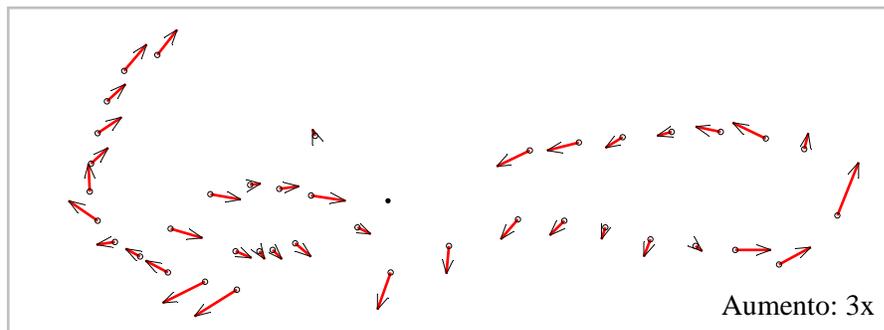


Hembras

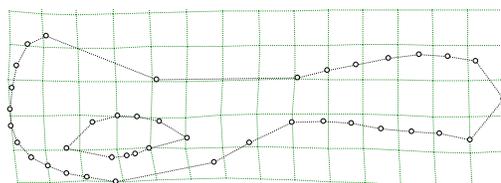


Machos

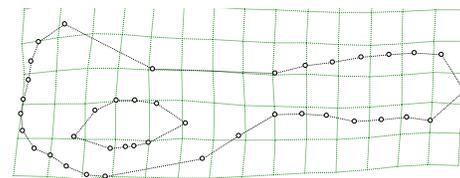
Fig. 86. Vectores de crecimiento de la pelvis de *Heteromys desmarestianus* entre las hembras con respecto a los machos de la categoría de edad 4.



Hembras vs machos



Hembras



Machos

Fig. 87. Vectores de crecimiento de la pelvis de *Heteromys desmarestianus* entre las hembras con respecto a los machos de la categoría de edad 5.

El PCA reveló que los 13 primeros componentes principales explican el 91.14% de la variación observada en la pelvis de las hembras de *Heteromys desmarestianus*, y los 9 primeros componentes principales de los machos aportan el 90.36% (Cuadro 60).

Cuadro 60. Eigenvalores y el porcentaje de variación de los componentes principales de la forma de la pelvis de hembras y machos de *Heteromys desmarestianus*.

Componentes principales	Hembras			Machos		
	Eigenvalores	Variación explicada	Porcentaje acumulativo	Eigenvalores	Variación explicada	Porcentaje acumulativo
1	-5.07 x10 ⁻²¹	0.352	35.20%	-6.09 x10 ⁻²⁰	0.457	45.74%
2	-3.78 x10 ⁻²¹	0.140	49.19%	-4.43 x10 ⁻²⁰	0.144	60.15%
3	-2.73 x10 ⁻²¹	0.093	58.51%	-2.81 x10 ⁻²⁰	0.103	70.50%
4	-1.53 x10 ⁻²¹	0.056	64.14%	-1.83 x10 ⁻²⁰	0.051	75.62%
5	-7.98 x10 ⁻²²	0.051	69.22%	-1.40 x10 ⁻²⁰	0.039	79.57%
6	-3.87 x10 ⁻²²	0.046	73.81%	-1.19 x10 ⁻²⁰	0.033	82.83%
7	-1.44 x10 ⁻²²	0.041	77.92%	-9.69 x10 ⁻²¹	0.029	85.78%
8	-1.10 x10 ⁻²³	0.036	81.54%	-7.10 x10 ⁻²¹	0.026	88.42%
9	3.03 x10 ⁻²²	0.027	84.22%	-5.57 x10 ⁻²¹	0.019	90.36%
10	9.28 x10 ⁻²²	0.023	86.51%	-4.96 x10 ⁻²¹	0.017	92.06%
11	1.10 x10 ⁻²¹	0.017	88.24%	-4.33 x10 ⁻²¹	0.016	93.65%
12	2.53 x10 ⁻²¹	0.016	89.91%	-3.68 x10 ⁻²¹	0.012	94.82%
13	4.99 x10 ⁻²¹	0.012	91.14%	-3.24 x10 ⁻²¹	0.009	95.76%
14	8.02 x10 ⁻²¹	0.011	92.23%	-2.68 x10 ⁻²¹	0.007	96.49%
15	1.42 x10 ⁻²⁰	0.010	93.27%	-2.08 x10 ⁻²¹	0.006	97.13%
16	3.85 x10 ⁻⁰⁹	0.007	94.01%	-1.79 x10 ⁻²¹	0.005	97.68%
17	4.36 x10 ⁻⁰⁹	0.007	94.71%	-1.40 x10 ⁻²¹	0.005	98.17%
18	6.84 x10 ⁻⁰⁹	0.006	95.36%	-1.27 x10 ⁻²¹	0.003	98.49%
19	7.31 x10 ⁻⁰⁹	0.005	95.88%	-6.51 x10 ⁻²²	0.003	98.76%
20	1.15 x10 ⁻⁰⁸	0.005	96.35%	-5.94 x10 ⁻²²	0.003	99.01%

El MANOVA demostró que existen diferencias significativas entre los grupos de edad de acuerdo a la forma de la pelvis (Lambda de Wilk = 0.000, $X^2 = 951.2286$, $gl = 532$; $P < 0.001$). El CVA fue capaz de discriminar correctamente los datos de la forma de la pelvis para las hembras y los machos de *Heteromys desmarestianus* (Cuadro 61; Fig. 88). Se realizó un segundo análisis de CVA excluyendo a la categoría 1 para mejorar la separación entre el resto de las categorías de edad (Fig. 89).

La prueba F de Goodall reveló que las distancias Procruster de las forma de la pelvis de las hembras son significativas entre las categorías de edad, ya que todos los valores de probabilidad fueron menores a 0.05 (Cuadro 62).

Cuadro 61 . Matriz de clasificación resultante del análisis discriminante de variables canónicas (CVA). La clasificación *a priori* esta basada en las cinco categorías de edad de 97 pelvis de *Heteromys desmarestianus*. La asignación *a posteriori* esta basada en las distancias de Mahalanobis de los individuos a las medias de los grupos *a priori*. H: hembras, M: machos, Cat: categorías de edad.

Asignación		Asignación <i>A posteriori</i>										Total
<i>A priori</i>	Sexo	H	M	H	M	H	M	H	M	H	M	
Sexo	Cat	1	1	2	2	3	3	4	4	5	5	
H	1	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3
M	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
H	2	0	0	14	0	0	0	0	0	0	0	14
M	2	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0	5
H	3	0	0	0	0	12	0	0	0	0	0	12
M	3	0	0	0	0	0	8	0	0	0	0	8
H	4	0	0	0	0	0	0	30	0	0	0	30
M	4	0	0	0	0	0	0	0	15	0	0	15
H	5	0	0	0	0	0	0	0	0	6	0	6
M	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	3

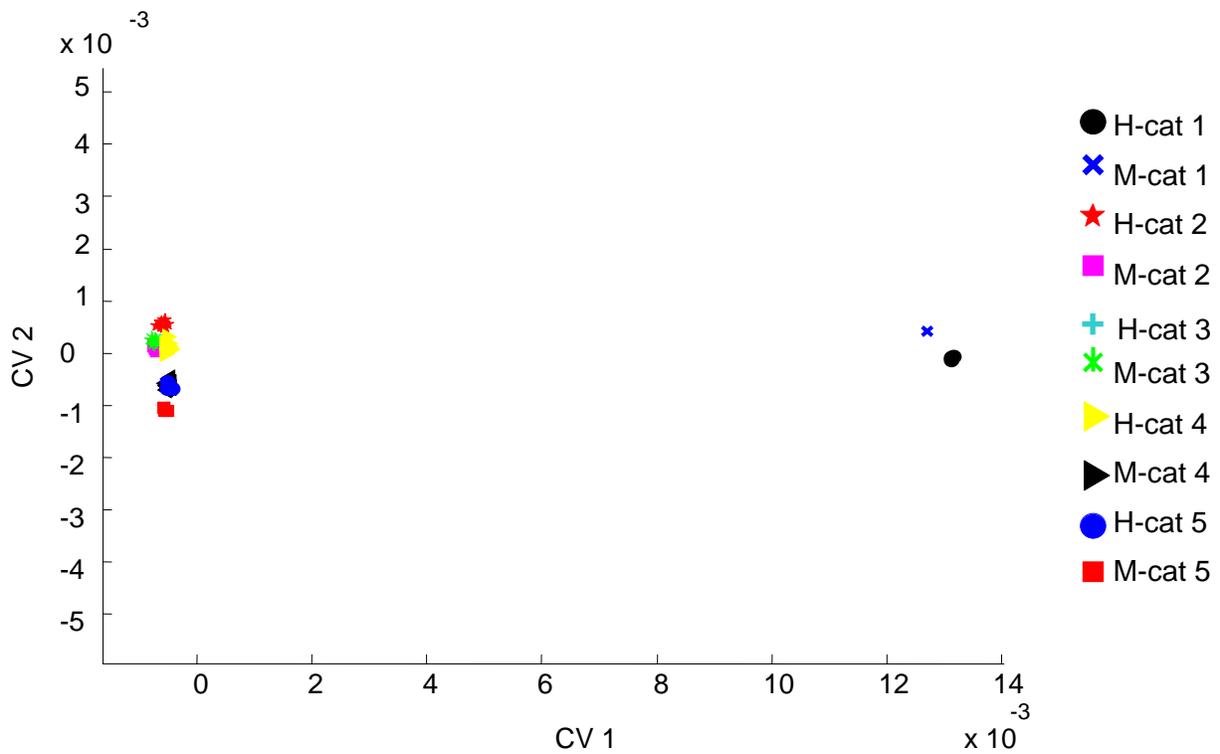


Fig. 88. Gráfico de variables canónicas (CVA) que muestra las dimensiones a lo largo del morfoespacio en el cual la forma de la pelvis de *Heteromys desmarestianus* es óptimamente discriminado. H: hembras, M: machos, cat: categorías de edad.

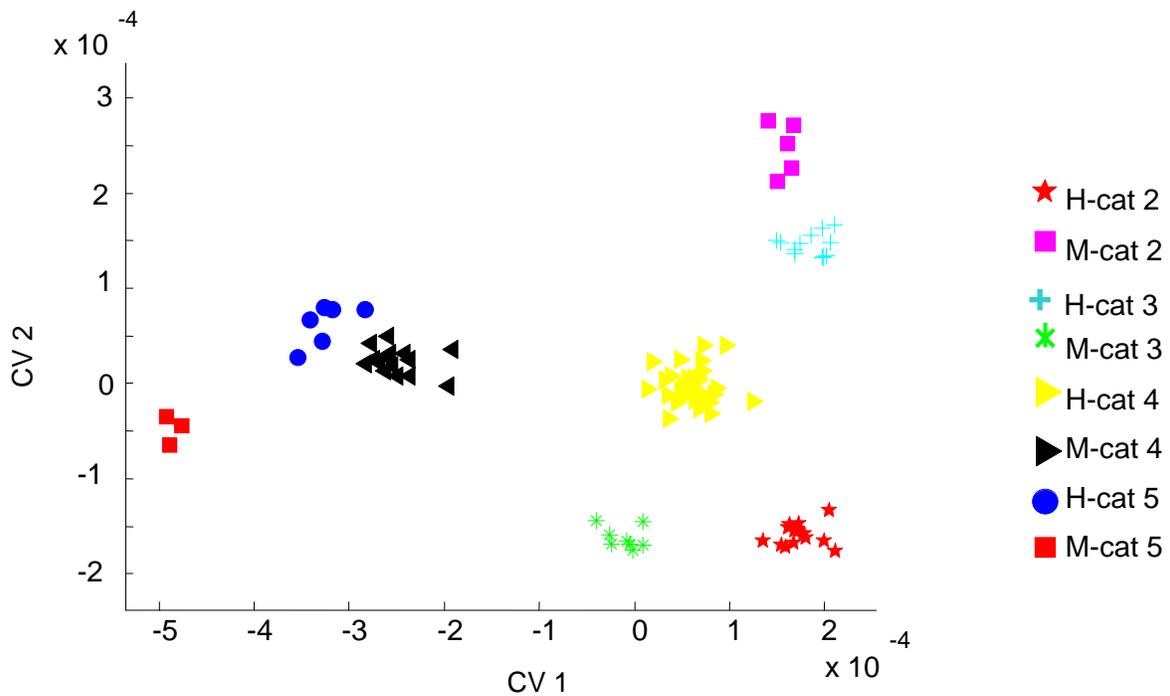


Fig. 89. Gráfico de variables canónicas (CVA) que muestra las dimensiones a lo largo del morfoespacio en el cual la forma de la pelvis de *Heteromys desmarestianus* es óptimamente discriminado. La categoría 1 fue excluida del análisis. H: hembras, M: machos, cat: categorías de edad.

Cuadro 62. Prueba F de Goodall entre las cinco categorías de edad de *Heteromys desmarestianus* a través de las distancias Procruster parciales entre sus medias. F: estadístico de F, gl: grados de libertad, p: probabilidad.

		Prueba F de Goodall			
Categorías de edad		F	gl	p	Distancias procruster
Hembras	1 vs 2	10.20	76, 1216	< 0.001	0.055
	2 vs 3	6.22	76, 1824	< 0.001	0.028
	3 vs 4	4.00	76, 3040	0.018	0.018
	4 vs 5	2.22	76, 2584	0.031	0.018
	1 vs 5	17.72	76, 608	0.001	0.084
Machos	1 vs 2	4.81	76, 532	0.016	0.047
	2 vs 3	5.25	76, 836	0.007	0.042
	3 vs 4	3.25	76, 1596	0.013	0.023
	4 vs 5	4.16	76, 1216	0.002	0.033
	1 vs 5	14.53	76, 380	0.013	0.086

Los puntos colocados en la pelvis nos revelan los cambios que esta sufre a lo largo del crecimiento de *Heteromys desmarestianus* tanto en hembras como en machos. Durante el crecimiento de la categoría 1 a la 2 en la pelvis de las hembras se observa el alargamiento de la región del ilion. Este mismo patrón se observa en los machos con la diferencia que el ilion en estos se adelgaza. Por su parte la mayoría de los puntos colocados desde el ángulo posterior del isquion hasta el vértice ventral del pubis (sinapsis púbica) se desplazan hacia el exterior de la pelvis, mientras que el resto se desplazan hacia la región anterior de ésta. En los machos de esta categoría se observa un desplazamiento similar de los puntos, con la diferencia que solo pocos puntos localizados cerca del ángulo posterior del isquion se dirigen hacia el exterior y los puntos mas cercanos al vértice del pubis se

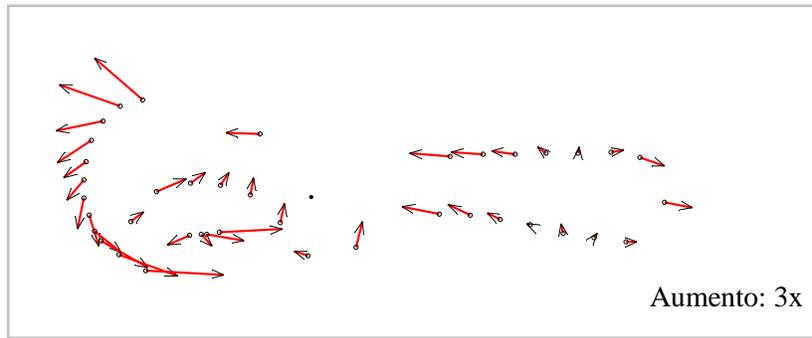
desplazan hacia abajo. Los puntos colocados alrededor del foramen obturador se desplazan hacia el exterior en ambos sexos lo que demuestra que este aumenta de tamaño (Figs. 90 y 91).

Entre las categorías de edad de la 2 a la 3 en la pelvis, tanto en las hembras como en los machos se observa cómo la parte anterior del ilion se expande, al igual que la región del isquion y del pubis. Por su parte el foramen obturador permanece sin muchos cambios en ambos sexos. Sin embargo al aumento de tamaño del ilion y del isquion fueron más evidentes en los machos (Figs. 92 y 93).

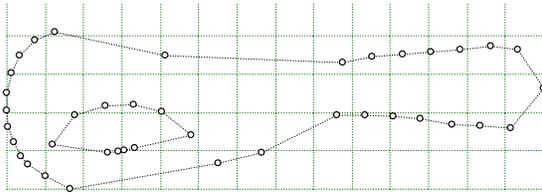
Entre las categorías de edad 3 y 4 en ambos sexos se observan pequeños desplazamientos de los puntos colocados en el ilion hacia el exterior de esta estructura. Entre las hembras de estas categorías se observó como los puntos colocados en el vértice ventral del pubis se desplazaron hacia el interior de esta región. Por su parte, en los machos no se observaron estos desplazamientos (Figs. 94 y 95).

Entre las categorías de edad 4 y 5 se observaron pocos cambios en la pelvis de las hembras. Por su parte en la pelvis de los machos los desplazamientos más notorios son de los puntos colocados entre el isquion y el pubis que describen el aumento de tamaño en esta región de la pelvis (Figs. 96 y 97).

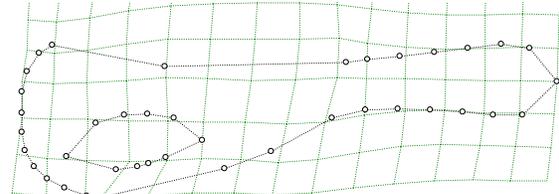
Los análisis del crecimiento ontogénico en la pelvis de las hembras como en los machos de *Heteromys desmarestianus* muestran como la región del ilion crece hacia sus extremos haciendo esta región más ancha. Asimismo, en la región posterior de la pelvis, el isquion y el pubis se alejan el uno del otro, causando que esta región también se ensanche. En las hembras el crecimiento del ilion es más evidente que en los machos, así como los cambios en el tamaño que explican los puntos intermedios entre el ángulo posterior del isquion y el vértice ventral del pubis; estos puntos se desplazaron hacia el exterior de la pelvis con mayor proporción en las hembras que en los machos (Figs. 98 - 101).



Categoría 1 vs 2

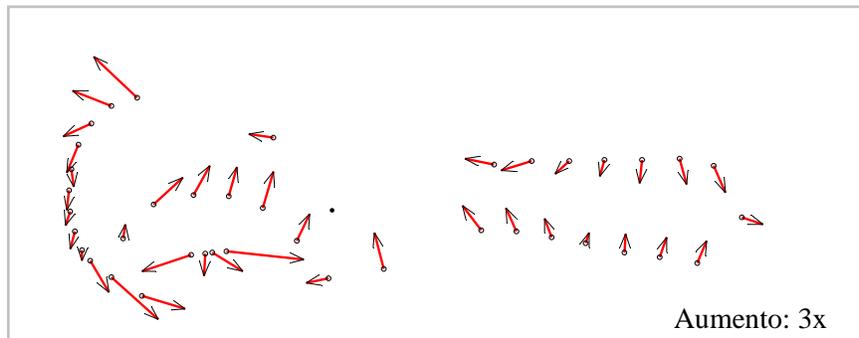


Categoría 1

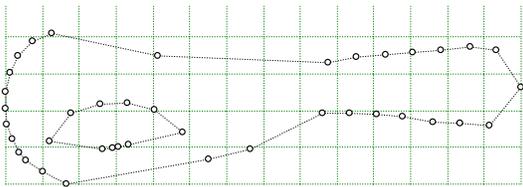


Categoría 2

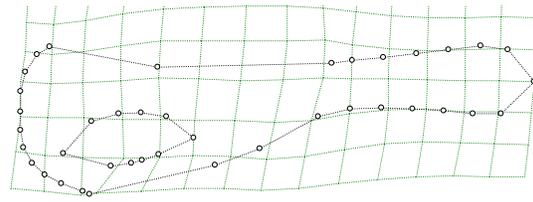
Fig. 90. Vectores de crecimiento de las hembras entre las categorías 1 vs 2 y rejillas de deformación para las categorías 1 y 2.



Categoría 1 vs 2

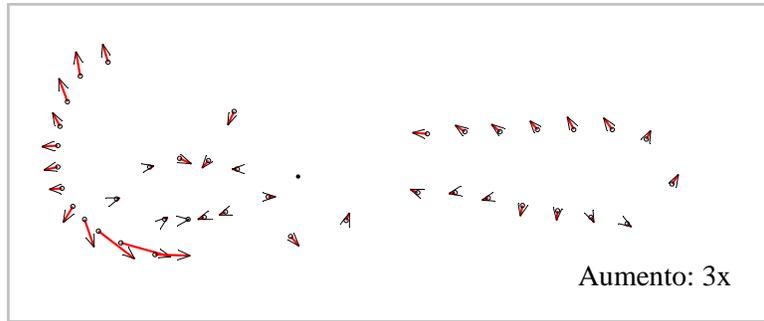


Categoría 1

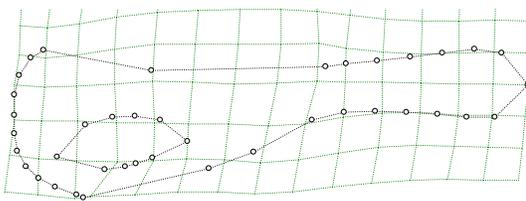


Categoría 2

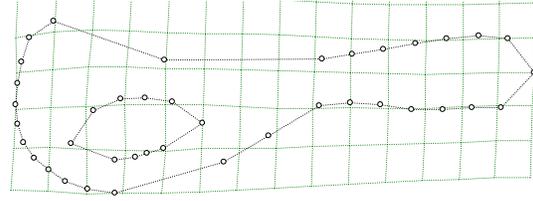
Fig. 91. Vectores de crecimiento de los machos entre las categorías 1 vs 2 y rejillas de deformación para las categorías 1 y 2.



Categoría 2 vs 3

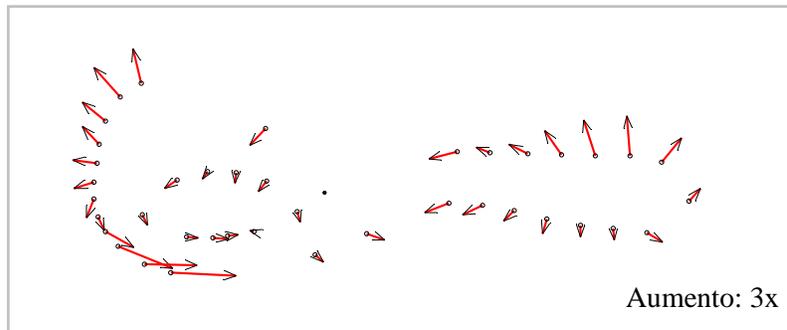


Categoría 2

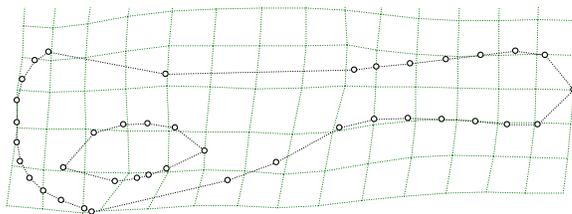


Categoría 3

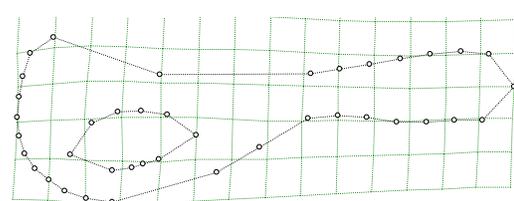
Fig. 92. Vectores de crecimiento de las hembras entre las categorías 2 vs 3 y rejillas de deformación para las categorías 2 y 3.



Categoría 2 vs 3

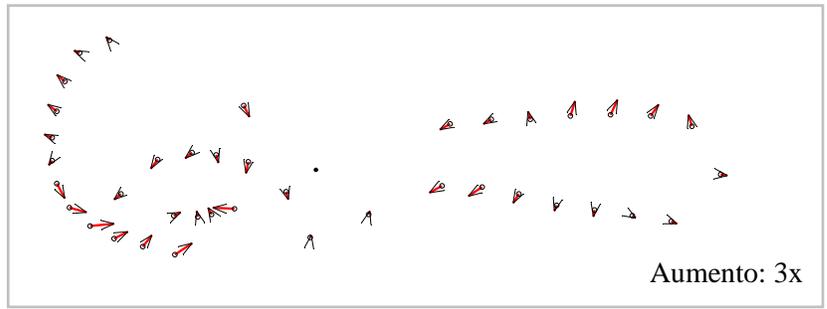


Categoría 2

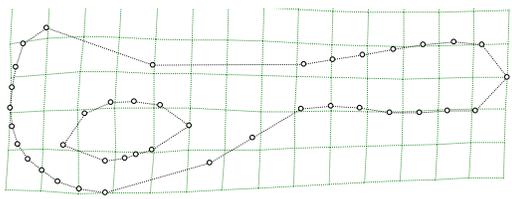


Categoría 3

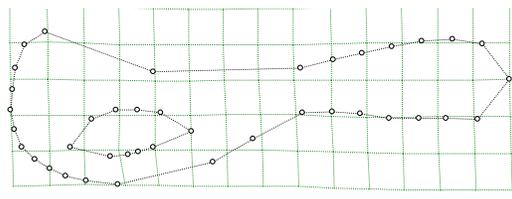
Fig. 93. Vectores de crecimiento de los machos entre las categorías 2 vs 3 y rejillas de deformación para las categorías 2 y 3.



Categoría 3 vs 4

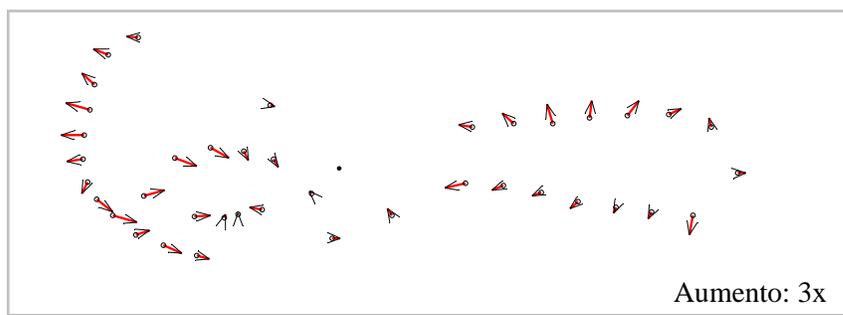


Categoría 3

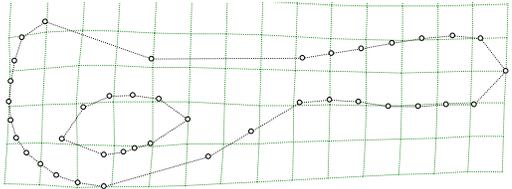


Categoría 4

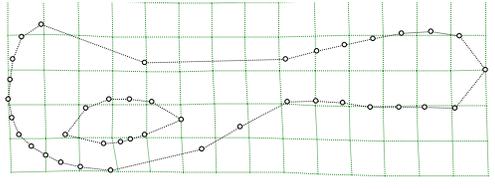
Fig. 94. Vectores de crecimiento de las hembras entre las categorías 3 vs 4 y rejillas de deformación para las categorías 3 y 4.



Categoría 3 vs 4

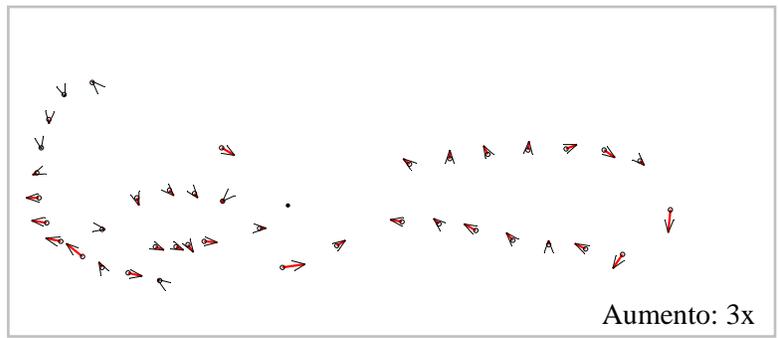


Categoría 3

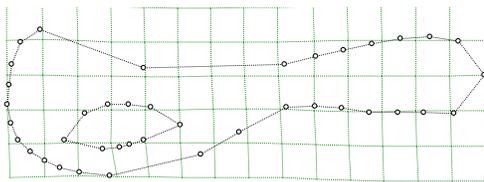


Categoría 4

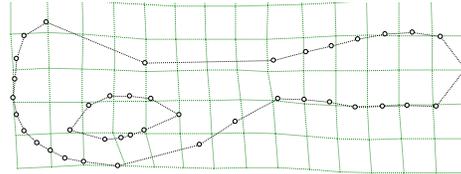
Fig. 95. Vectores de crecimiento de los machos entre las categorías 3 vs 4 y rejillas de deformación para las categorías 3 y 4.



Categoría 4 vs 5

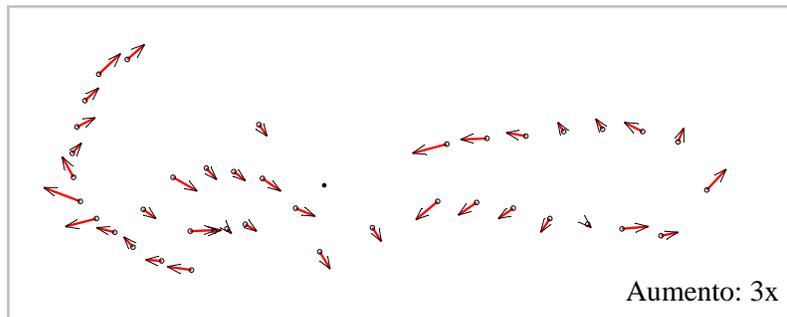


Categoría 4

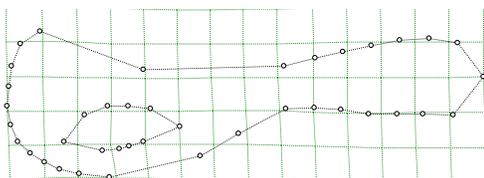


Categoría 5

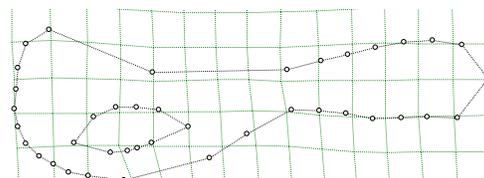
Fig. 96. Vectores de crecimiento de las hembras entre las categorías 4 vs 5 y rejillas de deformación para las categorías 4 y 5.



Categoría 4 vs 5

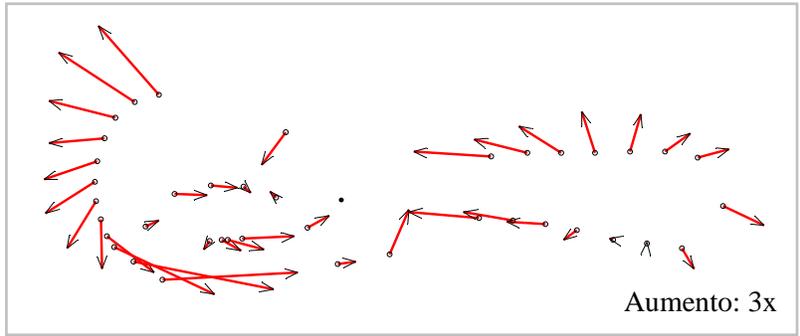


Categoría 4

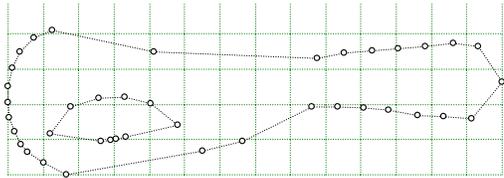


Categoría 5

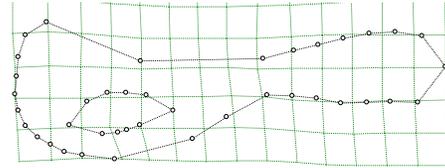
Fig. 97. Vectores de crecimiento de los machos entre las categorías 4 vs 5 y rejillas de deformación para las categorías 4 y 5.



Categoría 1 vs 5

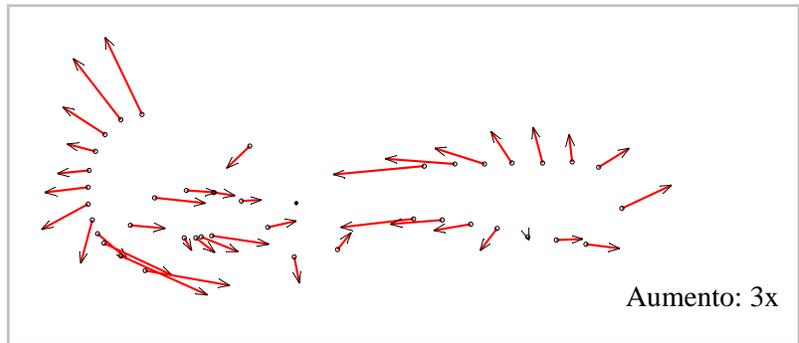


Categoría 1

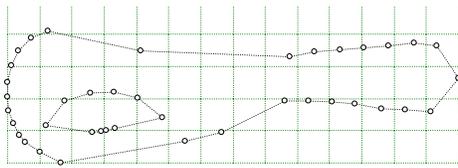


Categoría 5

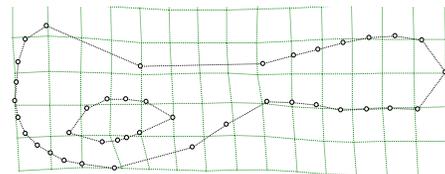
Fig. 98. Vectores de crecimiento de las hembras entre las categorías 1 vs 5 y rejillas de deformación para las categorías 1 y 5.



Categoría 1 vs 5

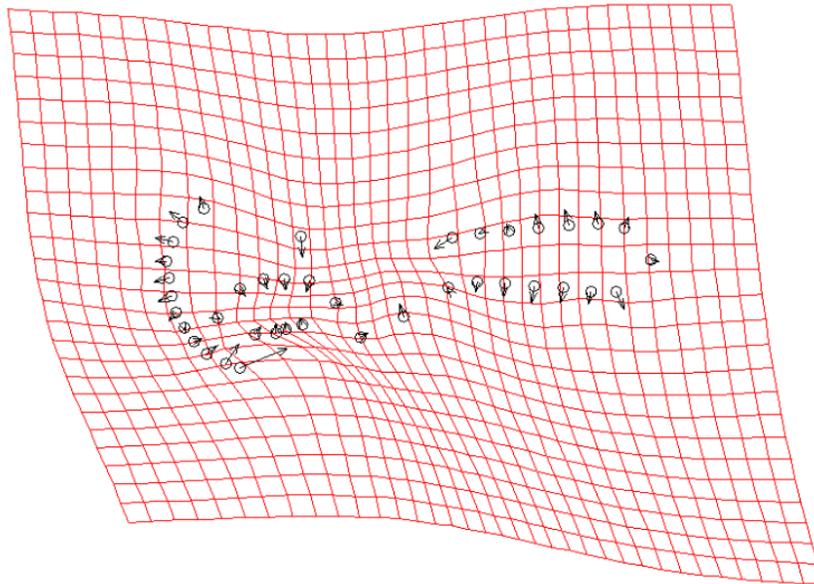


Categoría 1



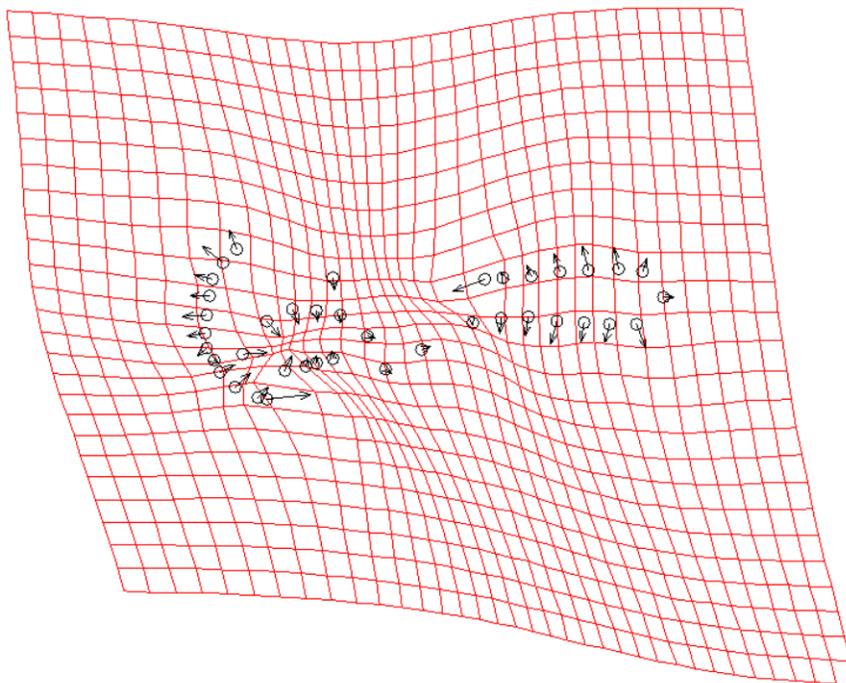
Categoría 5

Fig. 99. Vectores de crecimiento de los machos entre las categorías 1 vs 5 y rejillas de deformación para las categorías 1 y 5.



Aumento: 3x

Fig. 100. Vectores de crecimiento y rejilla de deformación entre las categorías 1 a la 5 de hembras. Se muestran los cambios que experimenta la pelvis de las hembras de *Heteromys desmarestianus* durante su crecimiento.



Aumento: 3x

Fig. 101. Vectores de crecimiento y rejilla de deformación entre las categorías 1 a la 5 de machos. Se muestran los cambios que experimenta la pelvis de los machos de *Heteromys desmarestianus* durante su crecimiento.

Alometría: pelvis. El análisis de regresión lineal para la pelvis de las hembras de *Heteromys desmarestianus* fue explicado por la ecuación de la regresión: $y = -0.084 + 0.145 x$; donde la pendiente de la regresión fue de: 0.145 ($P < 0.001$) En tanto que la ecuación para los machos fue $y = -0.110 + 0.182 x$. donde la pendiente de la regresión fue de 0.182 ($P < 0.001$). El coeficiente de determinación de la regresión fue: 45.76% para las hembras ($R^2 = 0.4576$ hembras) y 68.74% para los machos ($R^2 = 0.6874$ machos) por lo que la fuerza de predicción entre las variables es más alta entre los machos que en las hembras. La prueba F de Goodall realizada a cada sexo demostró que tanto en las hembras (F de Goodall = 13.202 y $gl = 76, 4560, P < 0.01$) como en los machos (F de Goodall = 14.716 y $gl = 76, 2204, P < 0.01$) el crecimiento en la pelvis de *Heteromys desmarestianus* no es isométrico (Figs. 102 y 103). La proporción de la variación en la forma que es predicha por el tamaño fue menor para las hembras (18.03%) con respecto a los machos (33.66%).

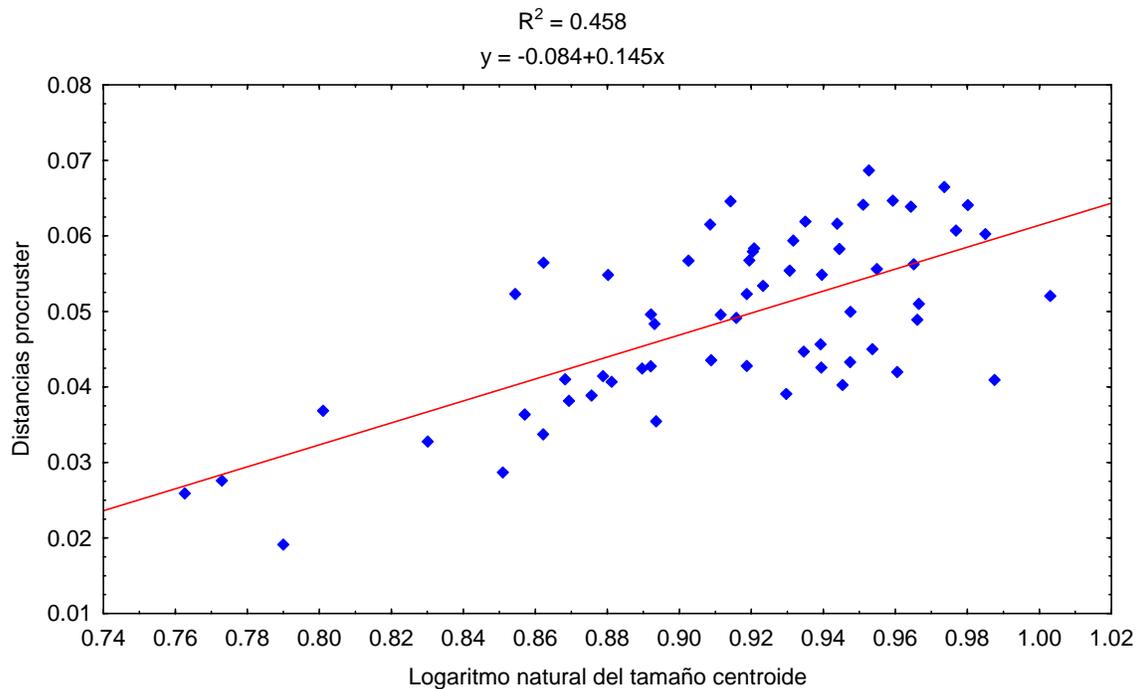


Fig. 102 . Regresión lineal para las hembras de *Heteromys desmarestianus* de las categorías 1 a la 5, usando las distancias procruster de cada espécimen contra el logaritmo natural del tamaño del centroide.

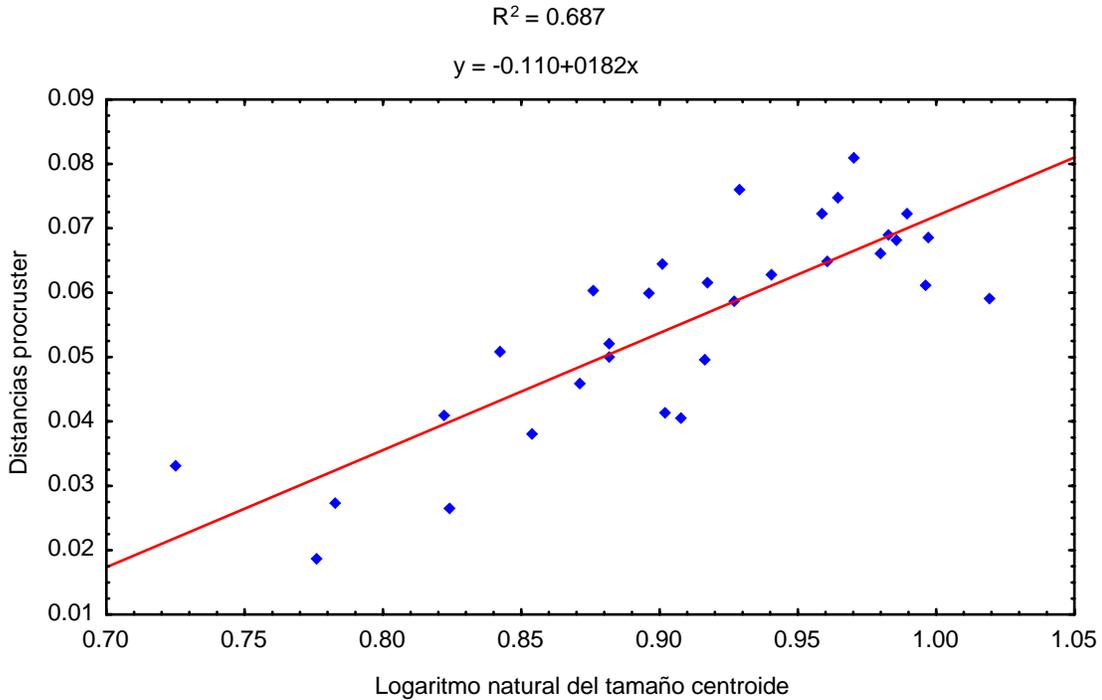


Fig. 103. Regresión lineal para los machos de *Heteromys desmarestianus* de las categorías 1 a la 5, usando las distancias procruster de cada espécimen contra el logaritmo natural del tamaño del centroide.

6.3.9. Fémur

Análisis del tamaño. El MANOVA demostró que existen diferencias significativas en el tamaño del fémur entre las categorías de edad ($P = 0.001$), pero no encontramos tal diferencia entre el tamaño del fémur entre las hembras y los machos ($P = 0.543$) por lo que no existe dimorfismo sexual en este hueso (Cuadro 63; Fig. 104). La prueba de medias múltiples de Duncan demostró que existe diferencia significativa entre la mayoría de las categorías de edad, con excepción de la categorías 4 y 5, por lo que el fémur entre estas categorías no presenta diferencias (Cuadro 64).

Cuadro 63. Análisis multivariado de varianza (MANOVA) entre el logaritmo natural del tamaño del centroide de las categorías de edad y el sexo para el fémur de *Heteromys desmarestianus*. N: número de individuos, gl: grados de libertad, F: estadístico de F, p: probabilidad.

Variables	N	gl	F	p
Edad	84	4	48.02	<0.001
Sexo	84	1	1.53	0.543

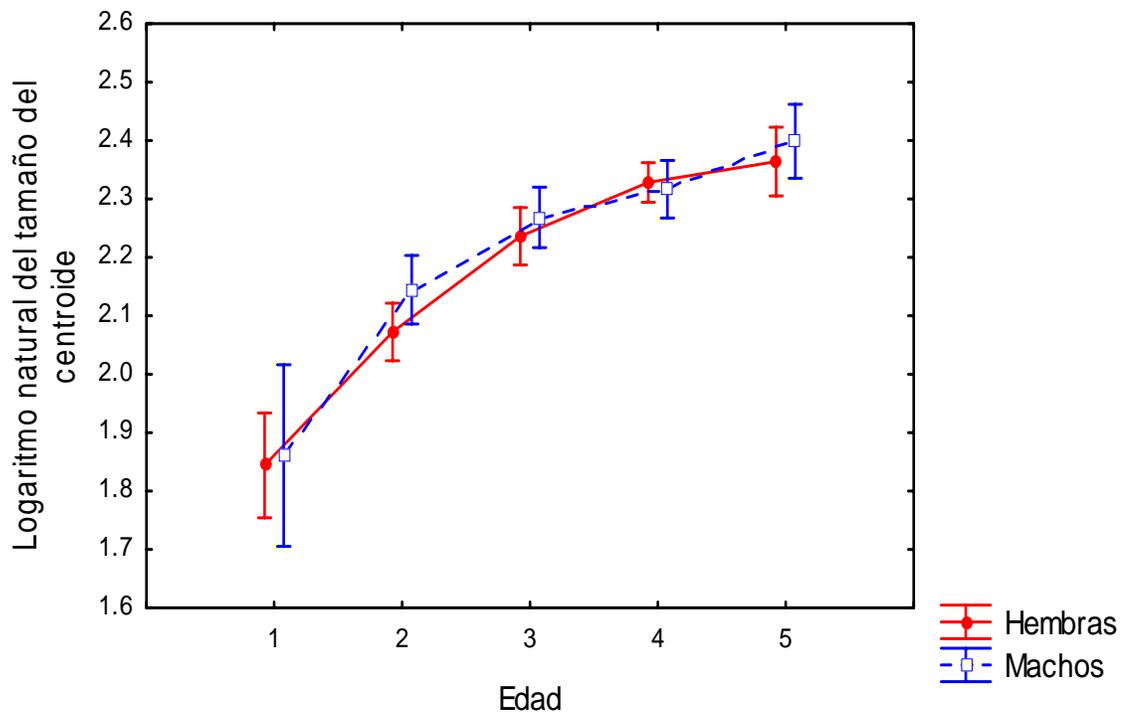


Fig. 104. Gráfico que muestra la media del tamaño del centroide de cada categoría de edad y el sexo para el fémur de *Heteromys desmarestianus*. Las barras laterales muestran los intervalos de confianza de 95%.

Cuadro 64. Prueba de medias múltiples de Duncan del tamaño del centroide entre las categorías de edad para el fémur de *Heteromys desmarestianus*. Las celdas muestran los valores de probabilidad para cada categoría de edad.

EDAD	Prueba de Duncan				
	1	2	3	4	5
1					
2	< 0.001				
3	< 0.001	< 0.001			
4	< 0.001	< 0.001	0.034		
5	< 0.001	< 0.001	< 0.001	0.1054	

Análisis de la forma para el fémur. No se encontraron diferencias significativas en la forma del fémur de *Heteromys desmarestianus* entre las hembras y los machos, por lo tanto no existe dimorfismo sexual en este carácter (Cuadro 65).

El PCA utilizado reveló que el PC 1 explica el 55% de la variación en la forma, seguido por el 9.8% que aporta el PC 2 (Cuadro 66). Los primeros 10 componentes principales que aportaron mayor información para discriminar la forma del fémur fueron utilizados en el análisis de variables canónicas.

Cuadro 65. Prueba F de Goodall entre las hembras y los machos de las categorías de edad 2 al 5 para el fémur de *Heteromys desmarestianus*.

Categorías de edad	Prueba F (4,900 bootstraps)			
	F	Grados de Libertad	p	Distancias procruster
2	1.24	58, 870	0.265	0.016
3	1.86	58, 754	0.120	0.019
4	1.36	58, 1682	0.206	0.011
5	1.89	58, 580	0.120	0.021

Cuadro 66. Eigenvalores de los componentes principales y el porcentaje de variación que explica cada uno.

Componente Principal	Eigenvalores	Variación explicada	Porcentaje acumulativo
1	1.74×10^{-10}	0.385	38.52%
2	8.65×10^{-10}	0.159	54.44%
3	1.47×10^{-9}	0.102	64.69%
4	9.06×10^{-9}	0.075	72.25%
5	1.05×10^{-8}	0.049	77.18%
6	1.55×10^{-8}	0.039	81.14%
7	1.75×10^{-8}	0.026	83.79%
8	2.70×10^{-8}	0.023	86.08%
9	4.59×10^{-8}	0.018	87.91%
10	5.00×10^{-8}	0.017	89.58%
11	6.12×10^{-8}	0.015	91.09%
12	7.81×10^{-8}	0.012	92.28%
13	9.02×10^{-8}	0.010	93.33%
14	1.35×10^{-7}	0.009	94.23%
15	1.44×10^{-7}	0.007	94.95%
16	1.86×10^{-7}	0.006	95.53%
17	2.33×10^{-7}	0.005	96.05%
18	2.36×10^{-7}	0.004	96.47%
19	3.14×10^{-7}	0.004	96.87%
20	3.23×10^{-7}	0.003	97.25%

El MANOVA utilizando los componentes demostró que existen diferencias significativas entre los grupos de edad de acuerdo a la forma del fémur (Lambda de Wilk = 0.0000; $\chi^2 = 1345.0839$; $gl = 232$; $P < 0.001$). El CVA fue capaz de agrupar correctamente los datos de la forma del fémur en cinco grupos por medio de las distancias de Mahalanobis entre cada categoría de edad (Cuadro 67; Fig. 105).

La prueba F de Goodall reveló que las distancias procruster del fémur son significativas entre las categorías de edad, ya que todas las probabilidades obtenidas fueron menores a 0.05 (Cuadro 68).

Cuadro 67. Matriz de clasificación resultante del análisis discriminante de variables canónicas (CVA). La clasificación *a priori* está basada en las cinco categorías de edad de los 84 fémur de *Heteromys desmarestianus*. La asignación *a posteriori* esta basada en las distancias de Mahalanobis de los individuos a las medias de los grupos *a priori*.

Asignación <i>A priori</i>		Asignación <i>A posteriori</i>					TOTAL
		Categorías de edad					
		1	2	3	4	5	
Categorías de edad	1	4	0	0	0	0	4
	2	0	17	0	0	0	17
	3	0	0	19	0	0	19
	4	0	0	0	31	0	31
	5	0	0	0	0	13	13

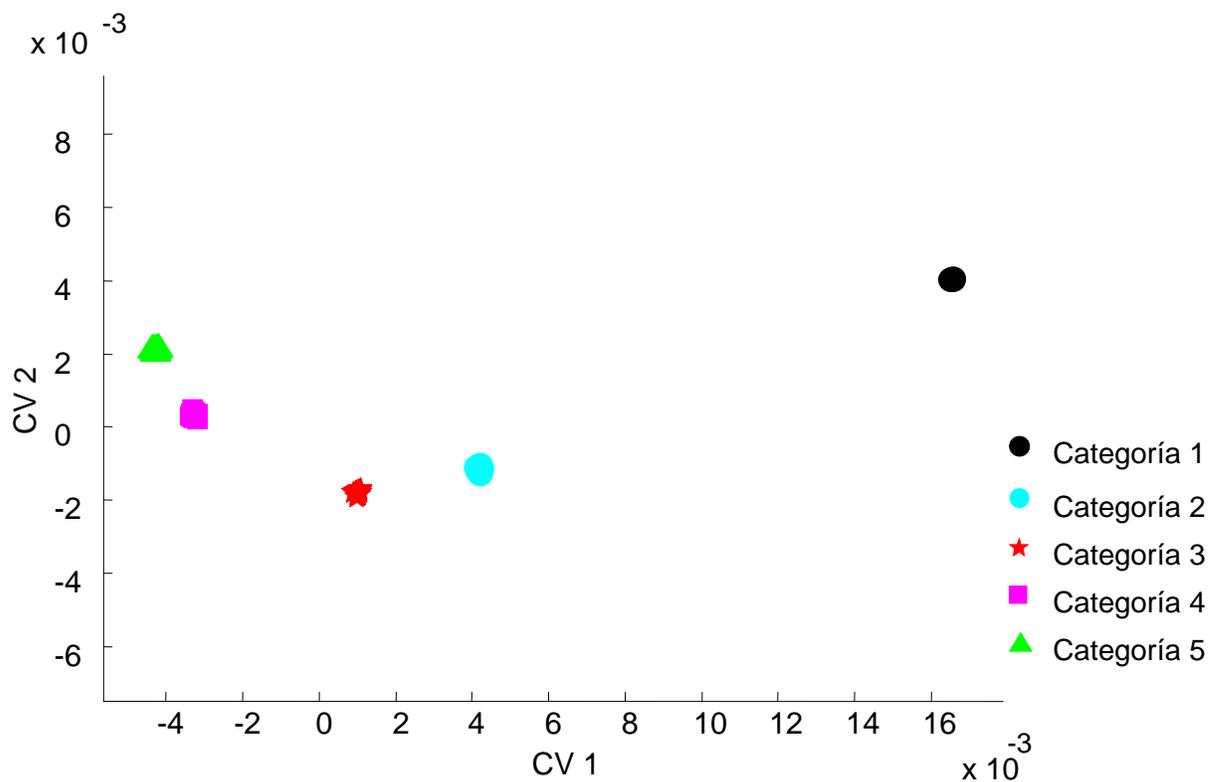


Fig. 105. Gráfico de variables canónicas (CVA) que muestra las dimensiones a lo largo del morfoespacio en el cual la forma del fémur de *Heteromys desmarestianus* es óptimamente discriminado.

Cuadro 68. Prueba F de Goodall entre las cinco categorías de edad de *Heteromys desmarestianus* a través de las distancias procruster parciales entre sus medias. F: estadístico de F, gl: grados de libertad, p: probabilidad.

Categorías de edad	Prueba F de Goodall			
	F	gl	p	Distancias procruster
1 vs 2	11.70	58, 1102	< 0.001	0.055
2 vs 3	5.36	58, 1972	< 0.001	0.021
3 vs 4	4.81	58, 2784	< 0.001	0.016
4 vs 5	2.40	58, 2436	< 0.001	0.013
1 vs 5	25.53	58, 870	< 0.001	0.079

Los puntos colocados en el fémur de *Heteromys desmarestianus* permitió la descripción de este hueso a lo largo de su crecimiento. Entre los cambios que se observan durante el crecimiento de este hueso de la categoría 1 a la 2 son: un adelgazamiento en los cóndilos lateral y medial del fémur provocando que el hueso se adelgace en esta región. También se registra el aumento de tamaño del trocánter mayor y el desplazamiento del trocánter menor en dirección al trocánter mayor (Fig. 106).

Los cambios en la forma que podemos observar en el análisis de las categorías de edad de la 2 a la 3 son: el desplazamiento del trocánter hacia la cabeza del fémur y el alargamiento del tercer trocánter del fémur hacia sus extremos. Además el cóndilo medial del fémur se desplaza hacia el centro (Fig. 107). Entre las categorías de edad de la 3 a la 5 sólo se observan pequeños desplazamientos del tercer trocánter en dirección al trocánter mayor y del trocánter menor hacia la cabeza del fémur (Figs. 108 y 109). Durante el crecimiento del fémur podemos observar que los cambios mas notorios se produjeron en los extremos del hueso: la cabeza del fémur se reduce con respecto al resto del hueso y en el trocánter mayor se adelgaza y aumenta de tamaño. Por su parte el tercer trocánter se alarga hacia sus extremos y el trocánter menor se dirige hacia la cabeza del fémur. También se observan pequeños cambios en los cóndilos lateral y medial lo que provoca que esta región del hueso se torne menos ancha (Figs. 110 y 111).

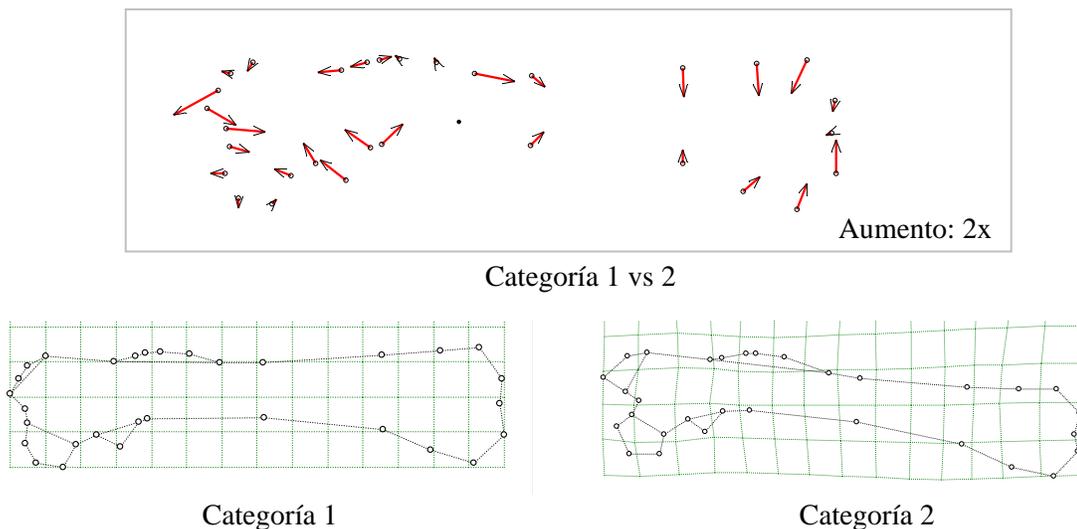
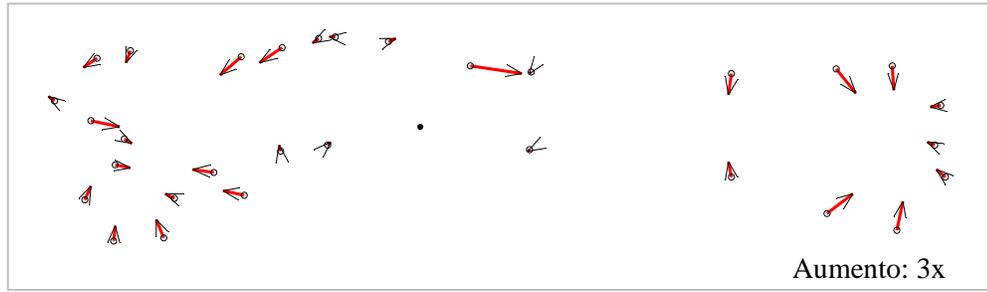
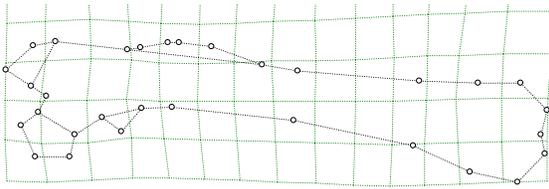


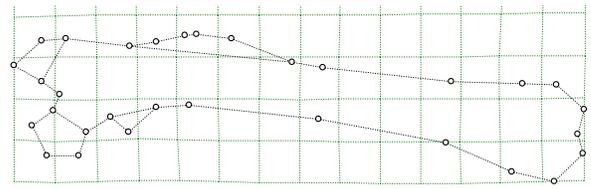
Fig. 106. Vectores de crecimiento entre las categorías 1 vs 2 y rejillas de deformación para las categorías 1 y 2.



Categoría 2 vs 3

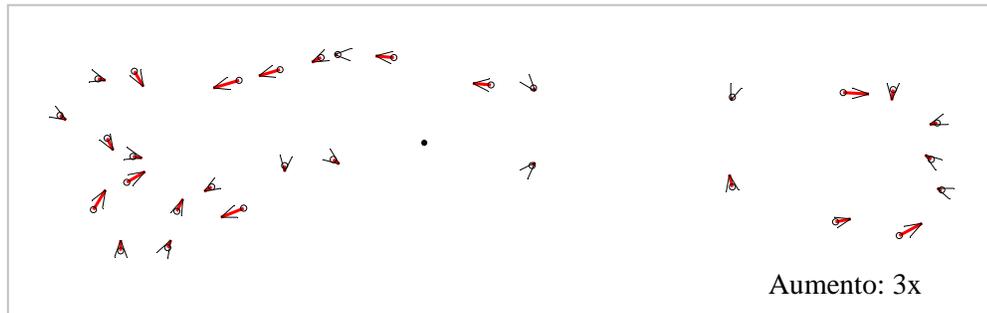


Categoría 2

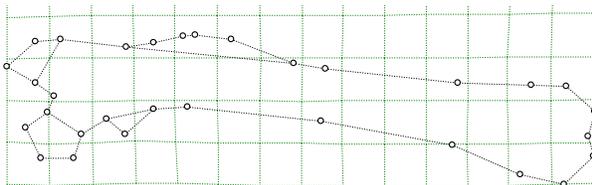


Categoría 3

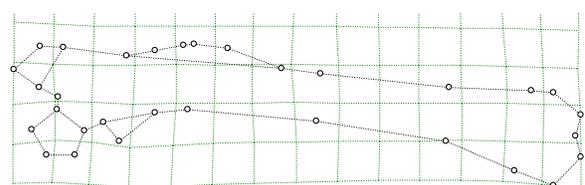
Fig. 107. Vectores de crecimiento entre las categorías 2 vs 3 y rejillas de deformación para las categorías 2 y 3.



Categoría 3 vs 4

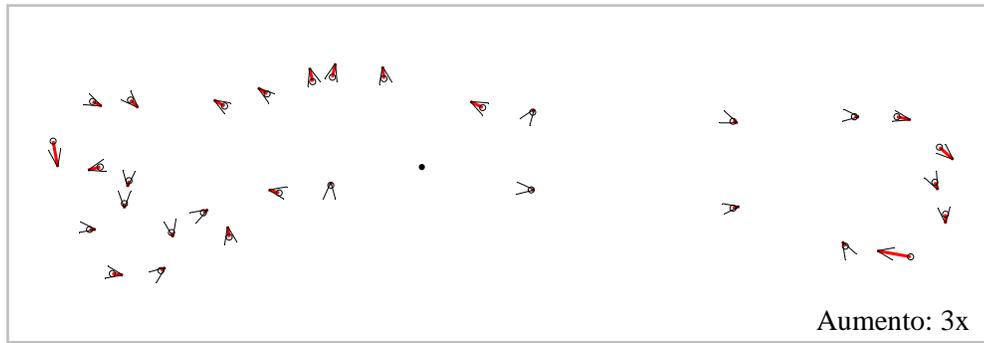


Categoría 3

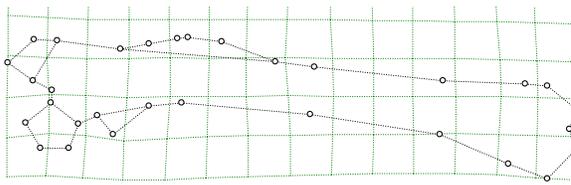


Categoría 4

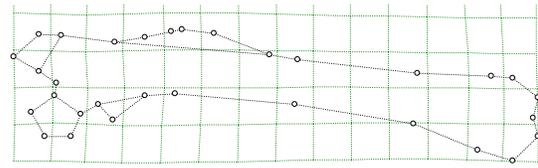
Fig. 108. Vectores de crecimiento entre las categorías 3 vs 4 y rejillas de deformación para las categorías 3 y 4.



Categoría 4 vs 5

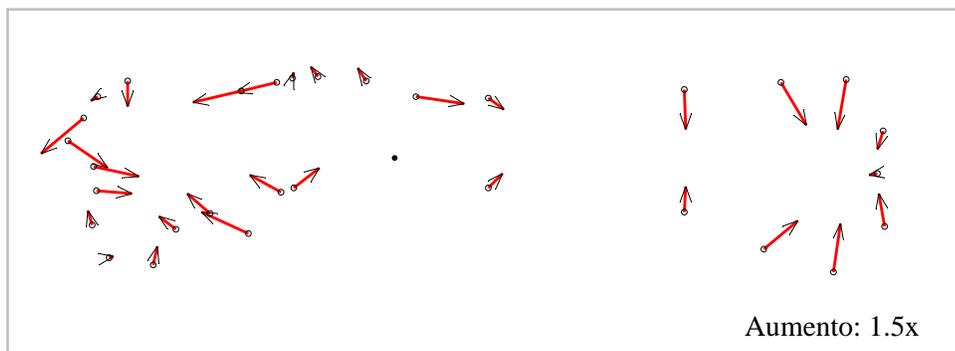


Categoría 4

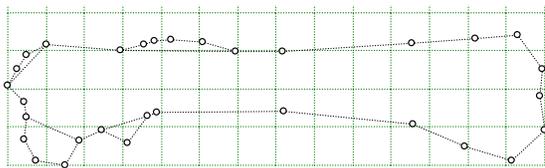


Categoría 5

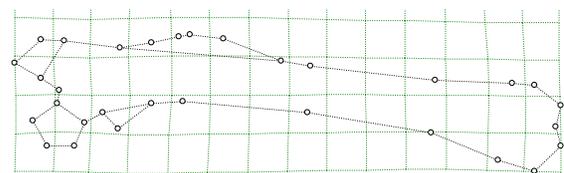
Fig. 109. Vectores de crecimiento entre las categorías 4 vs 5 y rejillas de deformación para las categorías 4 y 5.



Categoría 1 vs 5



Categoría 1



Categoría 5

Fig. 110. Vectores de crecimiento entre las categorías 1 vs 5 y rejillas de deformación para las categorías 1 y 5.

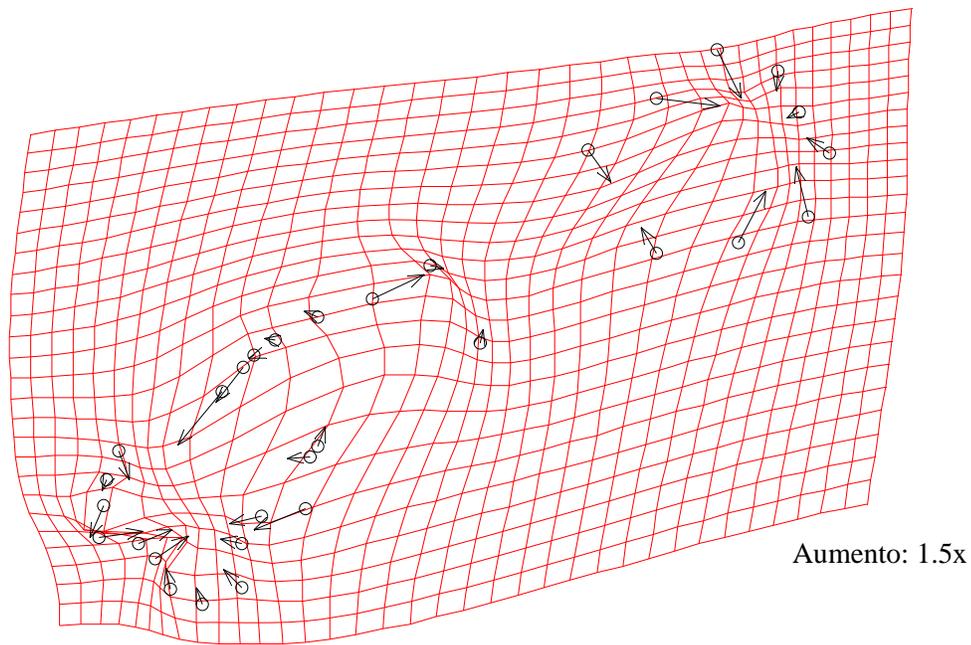


Fig. 111. Vectores de crecimiento y rejilla de deformación entre las categorías 1 al 5. Se muestran los cambios que experimenta el fémur de *Heteromys desmarestianus* durante su crecimiento.

Alometría: fémur. La ecuación que mejor describe la regresión lineal entre el logaritmo natural del tamaño centroide como variable independiente y las distancias procruster de cada espécimen como variables dependientes fue: $y = -0.087 + 0.202x$ donde la pendiente de la regresión fue de: 0.202 ($P < 0.001$). El coeficiente de determinación de la regresión fue de 80.16% ($R^2 = 0.801$), por lo tanto consideramos que la precisión predicha por las variables puede considerarse adecuada (Fig. 112). El análisis de la F de Goodall realizada en conjunto con esta prueba demostró que la forma del fémur no es isométrica a medida que el animal crece (F de Goodall = 40.515 y $gl = 58, 4756, P < 0.01$). La proporción de la variación en la forma que es predicha por el tamaño dio como resultado un 33.06%, por lo que el 66.94% es explicado por la forma.

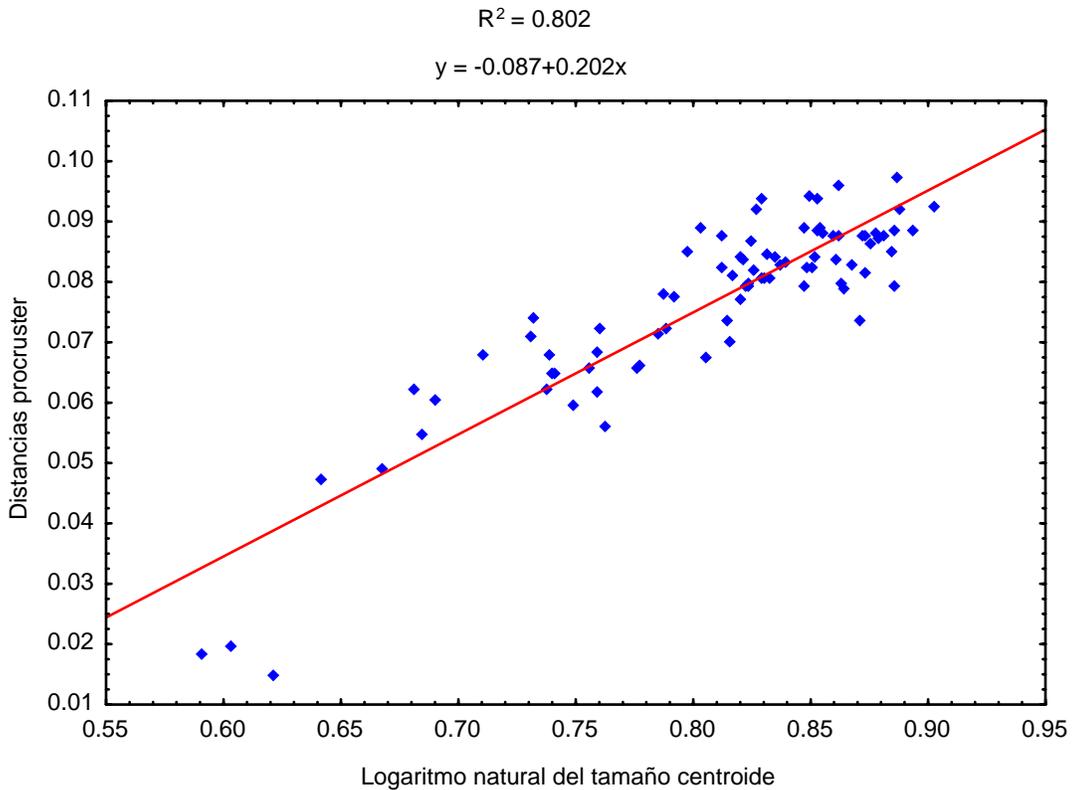


Fig. 112. Regresión lineal usando las distancias procruster de cada espécimen de la forma desde la categoría de edad 1 hasta la 5, contra el tamaño centroide.

6.3.10. Tibia-fíbula

Análisis del tamaño. El MANOVA con un nivel de significancia de alfa de 0.05, demostró que existen diferencias significativas en el tamaño de la tibia-fíbula entre las categorías de edad, pero no hay diferencia significativa ($P = 0.76$) entre el tamaño de la tibia-fíbula de *Heteromys desmarestianus* entre los sexos (Cuadro 69, Fig. 113). La prueba de medias múltiples de Duncan demostró que no existe diferencia en el tamaño de la tibia-fíbula entre las categorías 2 y 3 y entre las categorías 4 y 5 (Cuadro 70).

Cuadro 69. Análisis multivariado de varianza (MANOVA) entre el logaritmo natural del tamaño del centroide de las categorías de edad y el sexo para la tibia-fíbula de *Heteromys desmarestianus*. N: número de individuos, gl: grados de libertad, F: estadístico de F, p: probabilidad.

	N	gl	F	p
Edad	52	4	21.22	< 0.001
Sexo	52	1	0.09	0.760

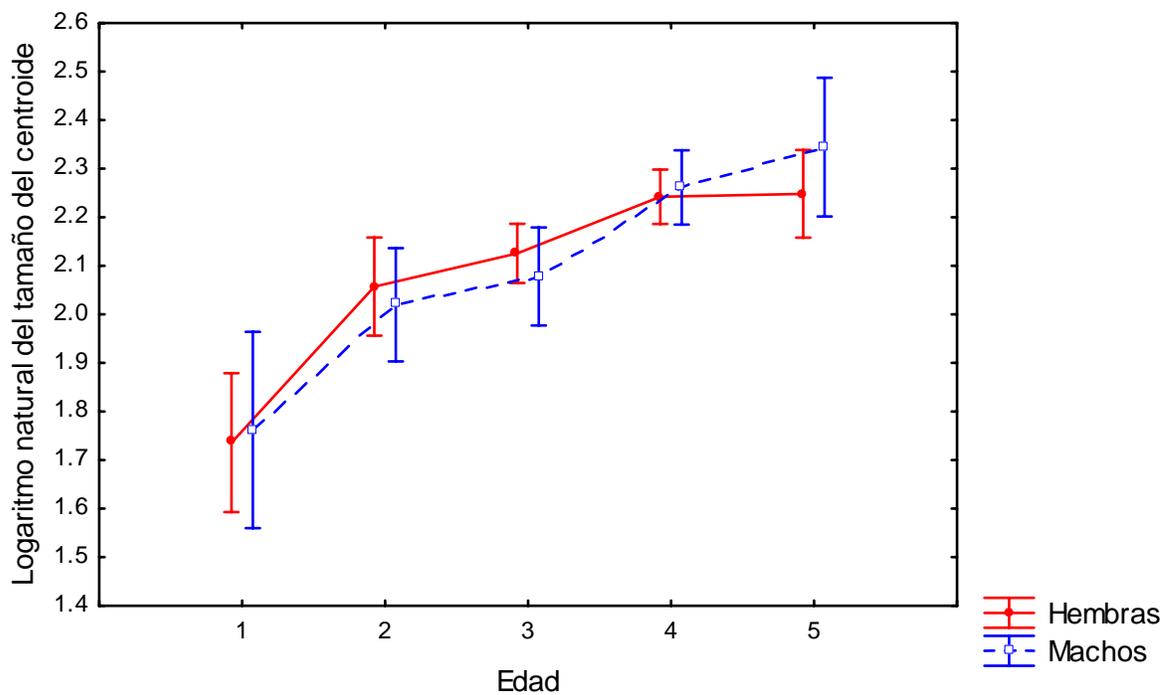


Fig. 113. Gráfico que muestra la media del tamaño del centroide de cada categoría de edad y el sexo para la tibia-fíbula de *Heteromys desmarestianus*. Las barras laterales muestran los intervalos de confianza de 95%.

Cuadro 70. Prueba de medias múltiples de Duncan del tamaño del centroide entre las categorías de edad para la tibia-fíbula de *Heteromys desmarestianus*. Las celdas muestran los valores de probabilidad para cada categoría de edad.

EDAD	Prueba de Duncan				
	1	2	3	4	5
1					
2	< 0.001				
3	< 0.001	0.181			
4	< 0.001	< 0.001	0.013		
5	< 0.001	< 0.001	0.005	0.613	

Análisis de la forma para la tibia-fíbula. En ninguna de las categorías de edad analizadas encontramos diferencias significativas en la forma de la tibia-fíbula entre las hembras y los machos, por lo tanto no existe dimorfismo sexual en la tibia-fíbula de *Heteromys desmarestianus* (Cuadro 71).

El primer componente principal (PC 1) explica el 42.39%, el segundo componente principal explica el 15.17% y el tercer componente principal el 9.46% (Cuadro 72). Los 10 primeros componentes principales aportaron el 93.06% de la información para discriminar la forma de la tibia-fíbula que posteriormente se utilizaron en el CVA.

Cuadro 71. Prueba F de Goodall entre las hembras y los machos de las categorías de edad 2 al 5 para la tibia-fíbula de *Heteromys desmarestianus*.

Categorías de edad	Prueba F (4,900 bootstraps)			
	F	Grados de Libertad	p	Distancias procruster
2	0.68	48, 480	0.570	0.019
3	1.07	48, 384	0.369	0.017
4	0.73	48, 912	0.602	0.009
5	2.36	48, 192	0.100	0.035

Cuadro 72. Eigenvalores de los componentes principales y el porcentaje de variación que explica cada uno para el análisis de la tibia-fíbula de *Heteromys desmarestianus*.

Componentes principales	Eigenvalores	Varianza Explicada	Porcentaje acumulativo
1	4.36×10^{-12}	0.492	49.21%
2	1.44×10^{-10}	0.135	62.70%
3	2.87×10^{-10}	0.084	71.10%
4	4.53×10^{-10}	0.053	76.40%
5	8.09×10^{-10}	0.045	80.88%
6	1.09×10^{-9}	0.035	84.35%
7	1.23×10^{-9}	0.031	87.49%
8	1.86×10^{-9}	0.024	89.86%
9	2.94×10^{-9}	0.017	91.60%
10	4.60×10^{-9}	0.014	93.04%
11	7.91×10^{-9}	0.012	94.23%
12	6.43×10^{-8}	0.010	95.31%
13	8.76×10^{-8}	0.008	96.16%
14	1.76×10^{-7}	0.007	96.89%
15	1.97×10^{-7}	0.004	97.32%
16	3.53×10^{-7}	0.004	97.69%
17	3.76×10^{-7}	0.003	98.02%
18	4.31×10^{-7}	0.003	98.31%
19	5.74×10^{-7}	0.003	98.58%
20	6.24×10^{-7}	0.002	98.81%

El MANOVA realizado junto con el análisis de CVA indicó que existe diferencia significativa en la forma de la tibia-fíbula entre las categorías de edad (Lambda de Wilk = 0.000, $X^2 = 1647.6573$; $gl = 192$; $P < 0.001$). El análisis de CVA discriminó correctamente los datos de la forma de la tibia-fíbula de las seis categorías de edad (Cuadro 73, Fig. 114).

La prueba F de Goodall realizada entre las categorías de edad reveló que las distancias Procruster de la forma de la tibia-fíbula son significativas entre las categorías de edad, con excepción de las categorías 2 y 3, que no presentaron diferencias entre ellas en la forma de la tibia-fíbula (Cuadro 74).

Cuadro 73. Matriz de clasificación resultante del análisis discriminante de variables canónicas (CVA). La clasificación *a priori* está basada en las cinco categorías de edad de los 52 tibia-fíbula de *Heteromys desmarestianus*. La asignación *a posteriori* esta basada en las distancias de Mahalanobis de los individuos a las medias de los grupos *a priori*.

Asignación <i>Apriori</i>		Asignación <i>A posteriori</i>					Total
		Categorías de edad					
Categorías de edad	1	1	2	3	4	5	
	1	3	0	0	0	0	3
	2	0	7	0	0	0	7
	3	0	0	15	0	0	15
	4	0	0	0	20	0	20
5	0	0	0	0	7	7	

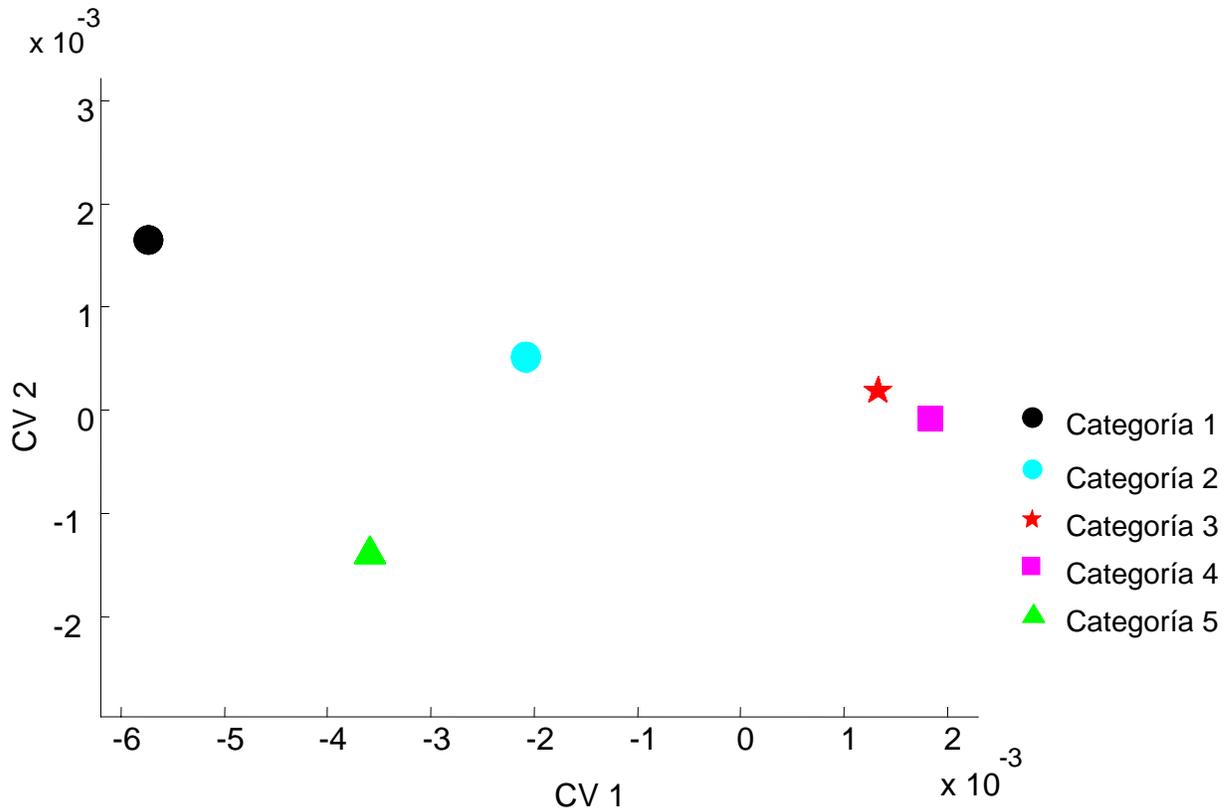
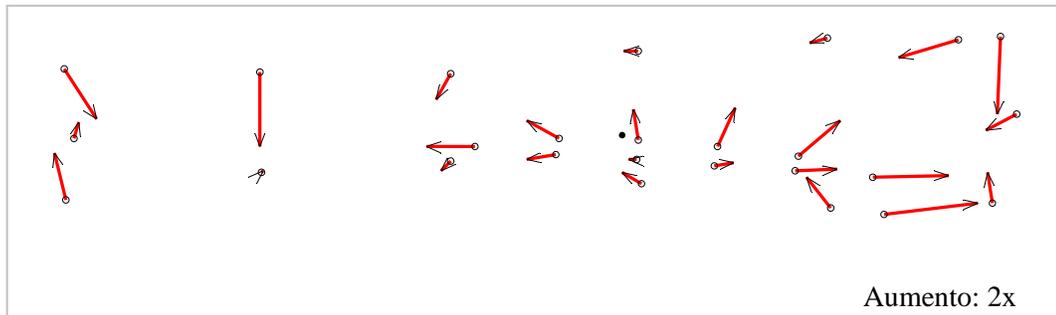


Fig. 114. Gráfico de variables canónicas (CVA) que muestra las dimensiones a lo largo del morfoespacio en el cual la forma de la tibia-fíbula de *Heteromys desmarestianus* es óptimamente discriminado.

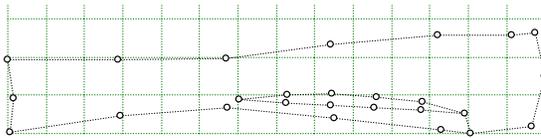
Cuadro 74. Prueba F de Goodall entre las cinco categorías de edad de *Heteromys desmarestianus* a través de las distancias procruster parciales entre sus medias. F: estadístico de F, gl: grados de libertad, p: probabilidad.

Categorías de edad	Prueba F de Goodall			
	F	gl	p	Distancias procruster
1 vs 2	12.31	48, 384	0.002	0.078
2 vs 3	0.82	48, 960	0.492	0.014
3 vs 4	4.61	48, 1584	0.004	0.020
4 vs 5	4.01	48, 1200	0.003	0.097
1 vs 5	29.18	48, 384	0.001	0.097

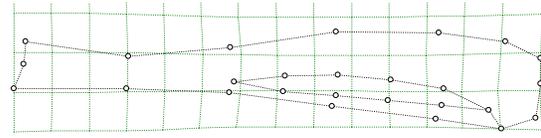
Los puntos colocados para describir la forma de la tibia-fíbula muestran cómo este hueso durante su crecimiento de la categoría 1 a la 2 se adelgaza en sus extremos y en su parte media. Los puntos ubicados en la unión distal y proximal de la tibia con la fíbula se separan el uno del otro, y el espacio entre la tibia y la fíbula también aumenta (Fig. 115). Durante el crecimiento entre las categorías 2 y 3 los puntos ubicados en el cóndilo medial y la fosa intercondiloide se desplazan hacia el interior de la tibia. Los puntos que se localizan en la parte superior de la tibia tienen un pequeño desplazamiento hacia el exterior indicando que esta porción de la tibia se ensancha. Por su parte los puntos ubicados en la parte exterior de la fíbula también se desplazan hacia el exterior lo que indica que este hueso también se ensancha. Sin embargo la separación entre la tibia y fíbula parece permanece igual (Fig. 116). Entre las categorías 3 a la 4 se observó cómo los puntos ubicados entre la tibia y la fíbula se desplazan en direcciones opuestas lo que nos indica que la separación entre estos dos elementos óseos aumenta. Los puntos ubicados en los extremos de la tibia (cóndilo medial, fosa intercondiloide, maleolus medial, fosa intermaleolus y maleolus lateral) se desplazan hacia el interior del hueso; esto nos indica que el hueso que adelgaza en estos puntos (Fig. 117). Entre las categorías de edad 4 y 5 se observó el ensanchamiento de la tibia en su parte medial, así como el aumento en la separación de la tibia y la fíbula (Fig. 118). Durante la serie ontogénica del crecimiento de la tibia-fíbula podemos observar el ensanchamiento de la tibia y de la fíbula en la región medial de estos elementos óseos, además del aumento en la separación entre estos, mientras que se adelgaza en los extremos de la tibia (Figs 119 y 120).



Categoría 1 vs 2

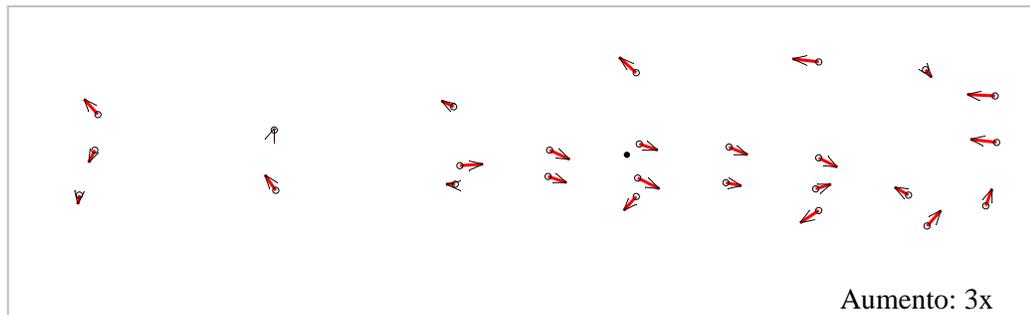


Categoría 1

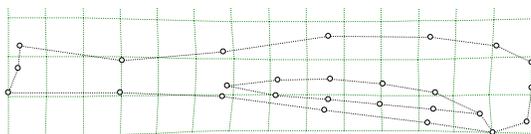


Categoría 2

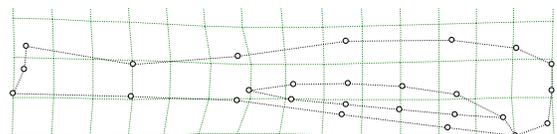
Fig. 115. Vectores de crecimiento entre las categorías 1 vs 2 y rejillas de deformación para las categorías 1 y 2.



Categoría 2 vs 3

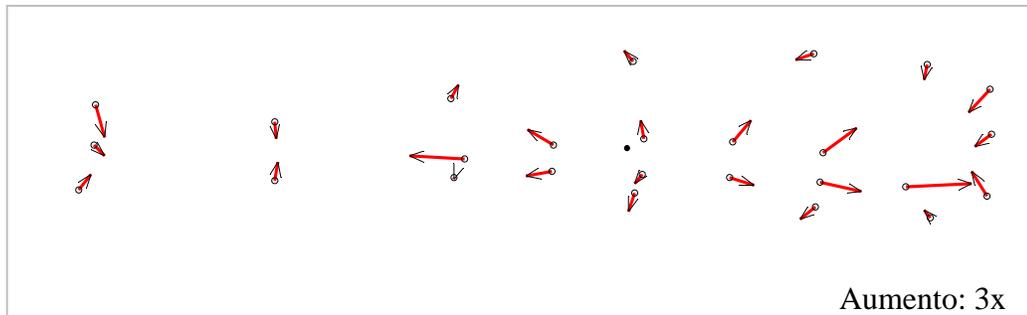


Categoría 2

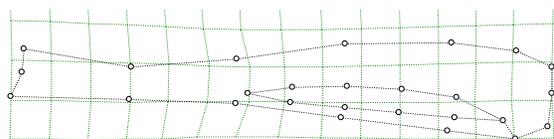


Categoría 3

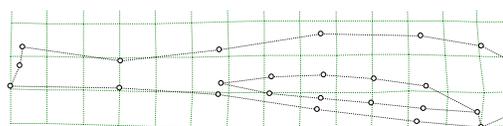
Fig. 116. Vectores de crecimiento entre las categorías 2 vs 3 y rejillas de deformación para las categorías 2 y 3.



Categoría 3 vs 4

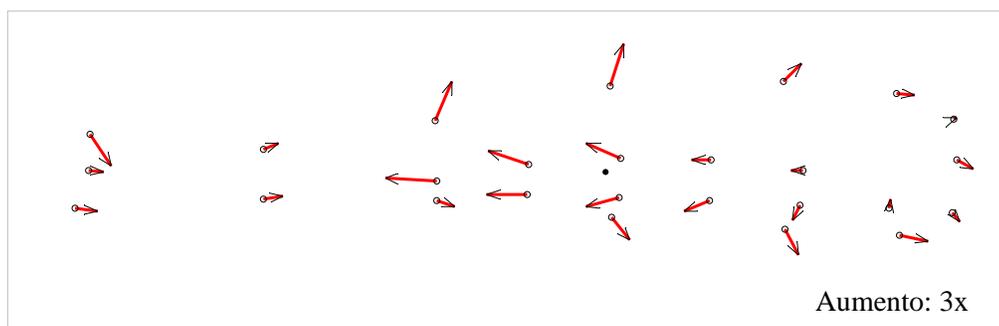


Categoría 3

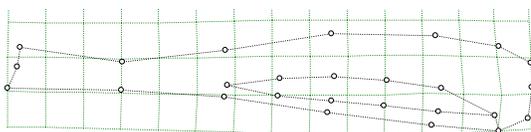


Categoría 4

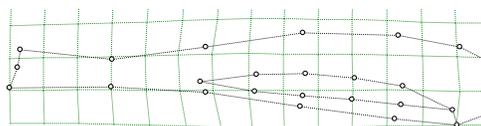
Fig. 117. Vectores de crecimiento entre las categorías 3 vs 4 y rejillas de deformación para las categorías 3 y 4.



Categoría 4 vs 5

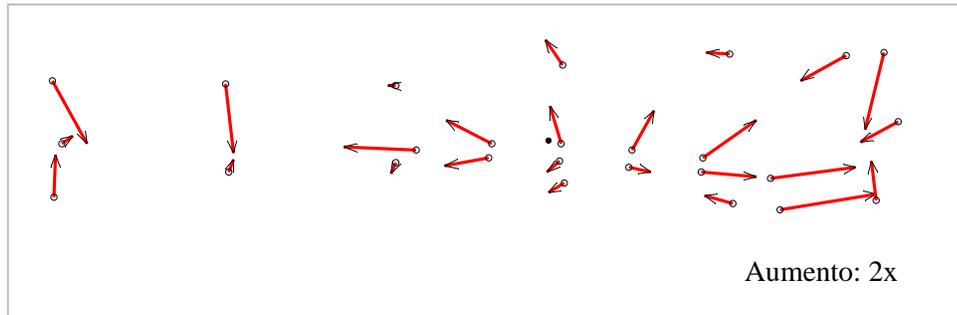


Categoría 4

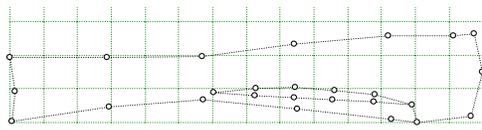


Categoría 5

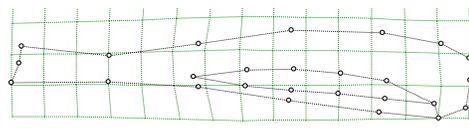
Fig. 118. Vectores de crecimiento entre las categorías 4 vs 5 y rejillas de deformación para las categorías 4 y 5.



Categoría 1 vs 5

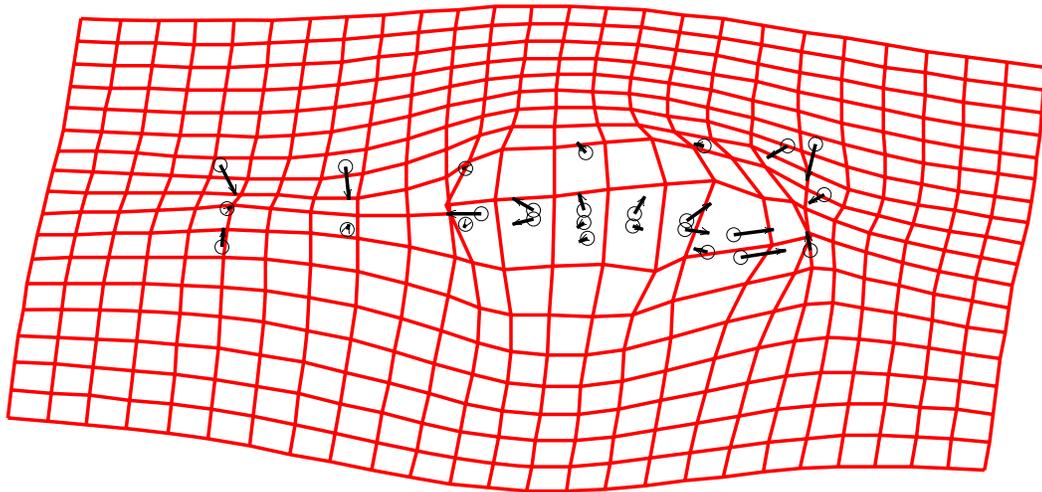


Categoría 1



Categoría 5

Fig. 119. Vectores de crecimiento entre las categorías 1 vs 5 y rejillas de deformación para las categorías 1 y 5.



Aumento: 2x

Fig. 120. Vectores de crecimiento y rejilla de deformación entre las categorías 1 al 5. Se muestran los cambios que experimenta la tibia-fíbula de *Heteromys desmarestianus* durante su crecimiento.

Alometría: tibia-fíbula. La ecuación que mejor se ajusta a la regresión fue: $y = -0.081 + 0.219x$; donde la pendiente de la regresión fue de 0.219 ($P < 0.001$) el coeficiente de determinación de la regresión fue de 74.90% ($R^2 = 0.749$) lo que indica que el nivel de presión predictiva del modelo es bueno (Fig. 121). El análisis F de Goodall realizado junto con la regresión fue significativo (F de Goodall = 14.87 y $gl = 48, 2352, P < 0.001$) y demostró que la forma de la tibia-fíbula de *Heteromys desmarestianus* no es isométrica. La regresión también demostró que el 40.55% de la variación observada durante el crecimiento de la fíbula de *Heteromys desmarestianus* es explicada por el tamaño y el 59.45% es explicado por la forma.

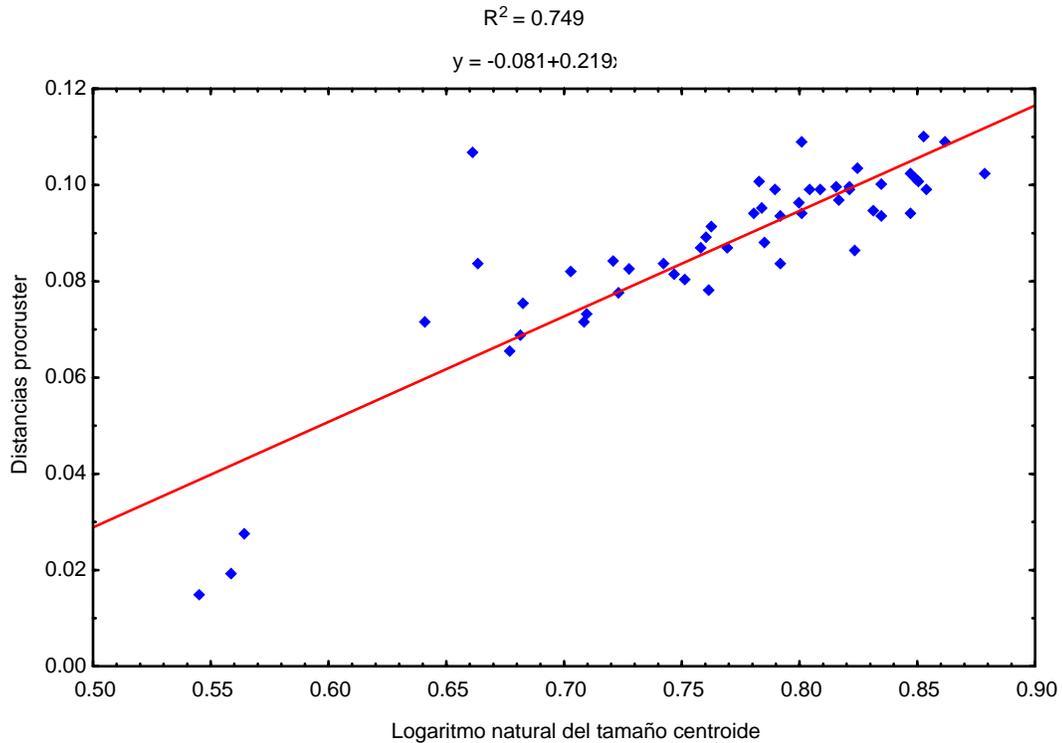


Fig. 121. Regresión lineal usando las distancias procruster de cada espécimen de la forma desde la categoría de edad 1 hasta la 5, contra el tamaño centroide.

7. Discusión

7.1 Variación morfométrica debido al tamaño

Edad

La variación en el tamaño de los elementos óseos del esqueleto de *Heteromys desmarestianus* fue significativa entre las categorías de edad, como lo reportan estudios anteriores realizados con esta especie (Ramírez Vite 2009, Rogers and Schmidly 1982). La prueba de medias múltiples de Duncan demostró que existen diferencias significativas en el tamaño entre las primeras categorías de edad (1, 2 y 3). Sin embargo estas diferencias no fueron significativas para la mayoría de los elementos óseos analizados entre las categorías de edad más viejas (4 y 5), esto concuerda con otros estudios de roedores utilizando tanto morfometría tradicional (Rogers and Schmidly 1982) como morfometría geométrica (Swiderski 2003). Los resultados obtenidos en el presente trabajo refuerzan lo que se conoce sobre el crecimiento de los elementos óseos en los mamíferos, en los cuales, después de alcanzar la madurez sexual las placas epificiarias y las regiones metafisiarias del hueso se osifican completamente y en este punto se acaba la fase de desarrollo principal, por lo tanto el hueso detiene su crecimiento cuando se consigue el tamaño adulto (Kardong 2007).

Sexo

No se encontró evidencia de dimorfismo sexual en el tamaño de los huesos entre las hembras y los machos de *Heteromys desmarestianus* en ninguna de las categorías de edad. Estos resultados son similares a los registrados para el género (Engstrom et al. 1987; Ramírez Vite 2009; Rogers and Schmidly 1982). Sin embargo, en dos especies pertenecientes a la familia Heteromyidae: *Chaetodipus* y *Dipodomys*, sí se ha registrado variación geográfica en el dimorfismo sexual, el cual ha sido relacionado con factores ambientales como la latitud, la temperatura y la precipitación (Best 1993).

7.2 Variación morfométrica debido a la forma

Para el cráneo y el esqueleto postcraneal se registraron diferencias significativas en la forma de la mayoría de los huesos de *Heteromys desmarestianus* entre las categorías de edad. Esto es similar a lo registrado en ratones del África de los géneros *Aethomys* y *Arvicanthis*, en los cuales se detectaron diferencias significativas en la forma del cráneo entre las categorías de edad en individuos pertenecientes a una misma población (Abdel-Rahman et al. 2009). Se ha demostrado que el proceso de reparación ósea no sólo constituye una parte importante del mantenimiento preventivo, sino también un proceso de remodelado continuo, por el que el hueso se adapta a nuevas demandas funcionales durante toda la vida del individuo (Kardong 2007).

Cráneo (posiciones dorsal, lateral y ventral)

La dirección del cambio en la forma del cráneo de *Heteromys desmarestianus* en toda la serie ontogénica permitió analizar su crecimiento desde tres vista: dorsal, lateral y ventral. En la vista dorsal del cráneo se pudo observar el alargamiento de los maxilares, premaxilares y nasales. Estos resultados son similares a los obtenidos utilizando morfometría tradicional en donde la longitud del rostro y la longitud de los nasales fueron las medidas que contribuyeron más al alargamiento del cráneo en este roedor. Este mismo estudio sugiere que quizás es la constricción interorbital la que podría influir en la anchura del cráneo (Ramírez Vite 2009). Por el contrario, se encontró que a medida que el animal crece los parietales y el interparietal se desplazan en dirección al occipital, además de pequeños desplazamiento de estos elementos óseos hacia el centro del cráneo, produciendo de este modo un cráneo más largo y menos ancho.

El cambio en el cráneo de una forma globosa observada en los individuos jóvenes a una forma plana en adultos también fue observada por Ramírez Vite (2009). Hasta la fecha estos cambios eran atribuidos a diferencias en la profundidad del cráneo (vista lateral), sin embargo nuestros resultados indican que estos cambios

son más complejos e incluyen un cambio en la dirección del crecimiento de casi todos los elementos óseos del cráneo.

Mandíbula

En el presente trabajo la serie ontogénica de la mandíbula muestra no sólo el aumento de tamaño en ésta, como lo sugiere un trabajo anterior con la especie (Ramírez Vite 2009), sino que se demuestra que este hueso también presenta cambios en su forma, como lo son: el achatamiento de la parte anterior de la mandíbula mientras que la región posterior se agranda, provocando la ligera curvatura de la mandíbula, típica en los roedores (Searfoss 1995).

A lo largo del crecimiento de la mandíbula también se observó el desplazamiento y alargamiento de los procesos coronoide, condiloide y angular. El proceso coronoide es el sitio de inserción del músculo temporal, el proceso condiloide es el sitio de inserción del M. pterygoideus y el proceso angular el de los músculos masseter superficiales y masseter lateralis profundus par anterior y par posterior. Todos estos músculos son aductores de la mandíbula y proveen la fuerza para triturar y moler (Hildebrand y Goslow 2001, Fig. 122). La fuerza oclusal que generan estos músculos ha sido estudiada con anterioridad en especies de roedores que difieren en el tipo de dieta que consumen y en las ligeras diferencias en la posición de sus músculos (Satoh 1997), por lo que sería interesante estudiar si los cambios en la posición de los cóndilos de la mandíbula a lo largo del desarrollo, registrados en el presente trabajo, influyen en la fuerza oclusal que ejercen los músculos aductores.

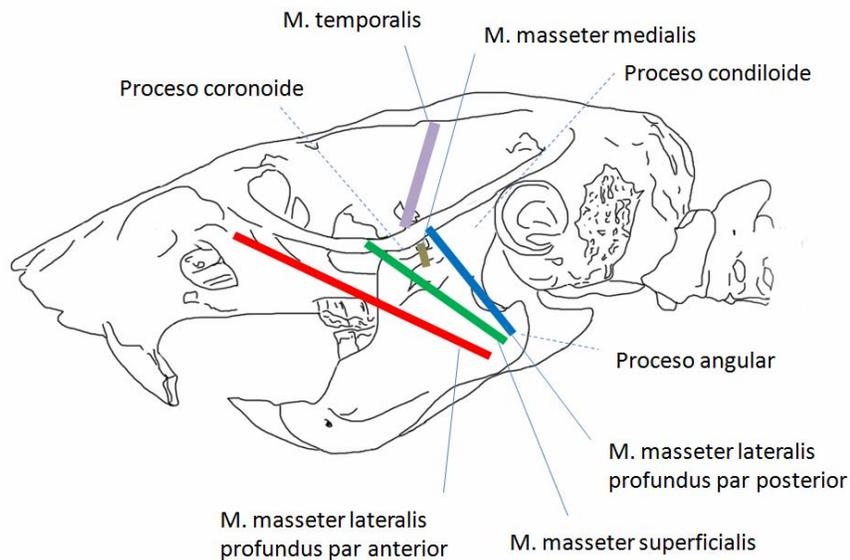


Fig. 122. Cráneo y mandíbula de *Heteromys desmarestianus* mostrando la ubicación del complejo de músculos que forman el masetero y el músculo temporal.

Escápula

A medida que *Heteromys desmarestianus* crece, se observó que el borde vertebral de la escápula se achata mientras que el ángulo caudal se alarga, dando como resultado que la hoja de la escápula sea menos redondeada en comparación con la escápula de los individuos de las primeras categorías de edad. Este alargamiento de la escápula provee suficiente espacio para la inserción de los músculos: M. supraspinatus, M. infraspinatus y M. teres mayor (Ryan 1989), los cuales participan en la extensión y la flexión del hombro y, la rotación y la abducción del brazo (Fischer et al. 2002, Hildebrand y Goslow 2001; Figura 123). A medida que el animal crece este aumento podría mejorar la magnitud y la dirección de la fuerza que ejercen estos músculos, ya que se ha demostrado que los cambios en la hoja de la escápula están cercanamente relacionados con el tamaño, la posición y la fuerza de los músculos (Morgan 2009).

Los cambios observados en la escápula de *Heteromys desmarestianus* como lo es el alargamiento del margen vertebral, podrían estar relacionados con la habilidad

de cavar observada en otros roedores (Morgan 2009). Tomando en cuenta los resultados obtenidos sobre el cambio en la forma de la escápula a lo largo de la ontogenia de este roedor, sugerimos realizar futuros análisis que relacionen la forma de la escápula en roedores y los hábitos de la especie, como se ha descrito con anterioridad en murciélagos (Strickler 1978).

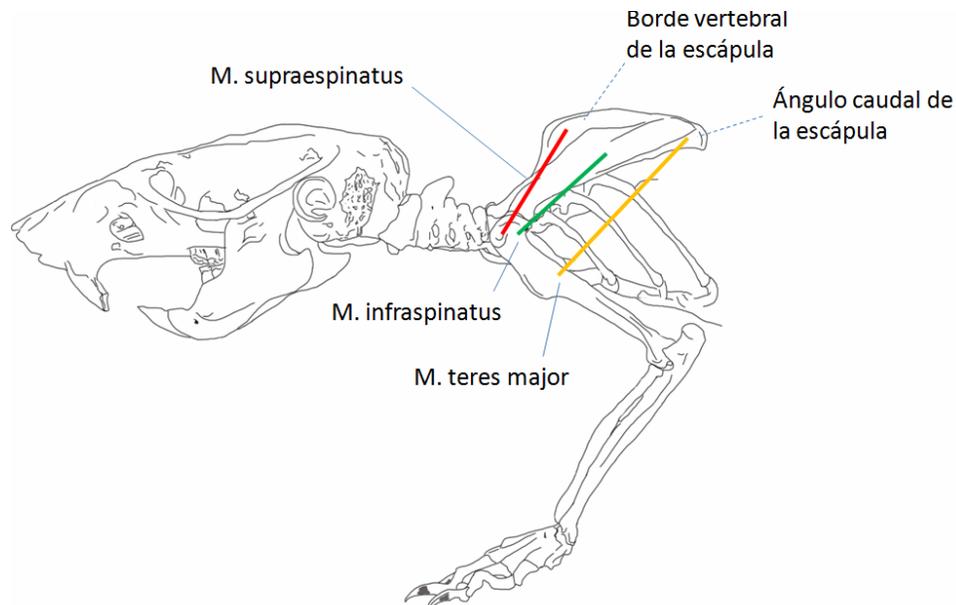


Fig. 123. Esquema de la pata anterior de *Heteromys desmarestianus* mostrando los sitios de inserción de los músculos: M. supraespinatus, M. infraspinatus y M. teres mayor.

Húmero

La serie ontogénica del húmero muestra cómo a lo largo de su crecimiento se acorta la distancia entre la región anterior del húmero y la cresta deltoidea. Esta característica fue significativa para describir el húmero de roedores fosoriales (Samuels y Van Valkenburgh 2008). Otras dos características con alta significancia en roedores fosoriales son: los aumentos tanto en la robustez del húmero como de su región epicondilar (Samuels y Van Valkenburgh 2008). Sin embargo, ambas características no fueron observadas para *Heteromys desmarestianus*, ya que a medida que avanza su crecimiento, el húmero se vuelve más angosto tanto en sus

extremos como en su región media. El progresivo adelgazamiento de los epicondilos del húmero a medida que *Heteromys desmarestianus* crece, podría indicar una menor capacidad de rotación de la región distal de las patas anteriores y, por lo tanto, una mayor estabilidad articular del húmero bajo presión (Price 1993).

Radio-ulna

En cuanto al desarrollo del radio-ulna, a medida que ésta aumenta de tamaño, disminuye su robustez, pero en el caso del proceso olécranon éste se mantuvo constante por lo que no se observaron grandes cambios en él. Por el contrario, en roedores fosoriales la ulna es robusta y el proceso olécranon es de gran tamaño (Samuels y Van Valkenburgh 2008). El reducido tamaño del proceso olécranon de *Heteromys desmarestianus* en comparación con lo reportado para roedores fosoriales podría indicar un menor espacio para la inserción del músculo triceps brachii que actúa como extensor del antebrazo (Candela y Picasso 2008, Hildebrand y Goslow 2001, Fig. 124).

Price (1993) sugiere que es posible que los Heterómidos sean cavadores de “ganchazos y tirones” más que cavadores “rascadores”, y posiblemente el diseño de sus patas anteriores está influenciado por la función de manipular semillas.

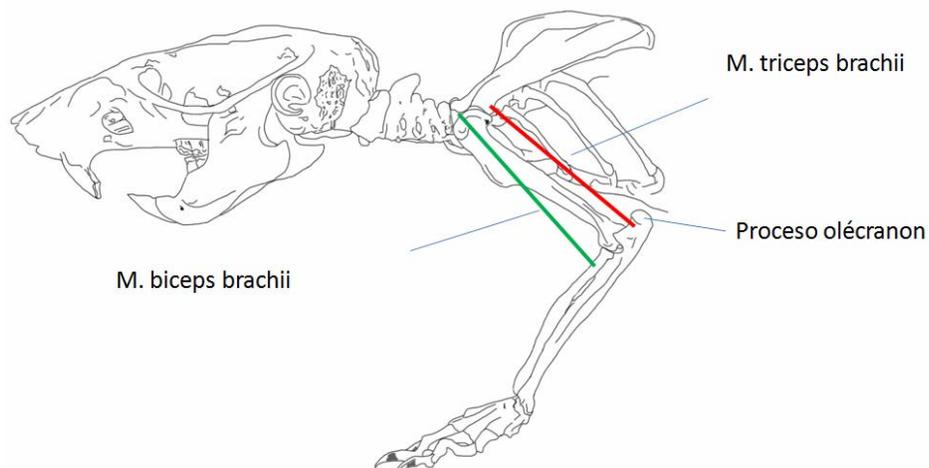


Fig. 124. Esquema de la pata anterior de *Heteromys desmarestianus* mostrando los sitios de inserción de los músculos: M. triceps brachii y M. biceps brachii.

Fémur

Durante el crecimiento del fémur se observaron pequeños cambios en los trocánteres de este hueso. El trocánter mayor se vuelve ligeramente más delgado a medida que el animal aumenta de tamaño; por su parte el trocánter menor a medida que el hueso crece, se desplaza en dirección a la cabeza del fémur y el tercer trocánter crece hacia sus extremos.

Se ha descrito que el aumento de tamaño del trocánter mayor incrementa la ventaja de los músculos: gluteus medius y minimus para una extensión rápida del fémur (Smith y Savage 1956); por otra parte la proyección larga y medial del trocánter menor enfatiza la rotación externa y función de flexión de los músculos iliacus y psoas mayor (Candela y Picasso 2008; Fig. 125). El alargamiento del tercer trocánter hacia sus extremos podría aumentar el sitio de inserción del músculo gluteus maximus encargados de la extensión y la abducción del muslo. El poder de extensión del muslo ha sido relacionado con la capacidad de correr en algunas formas terrestres (Candela y Picasso 2008).

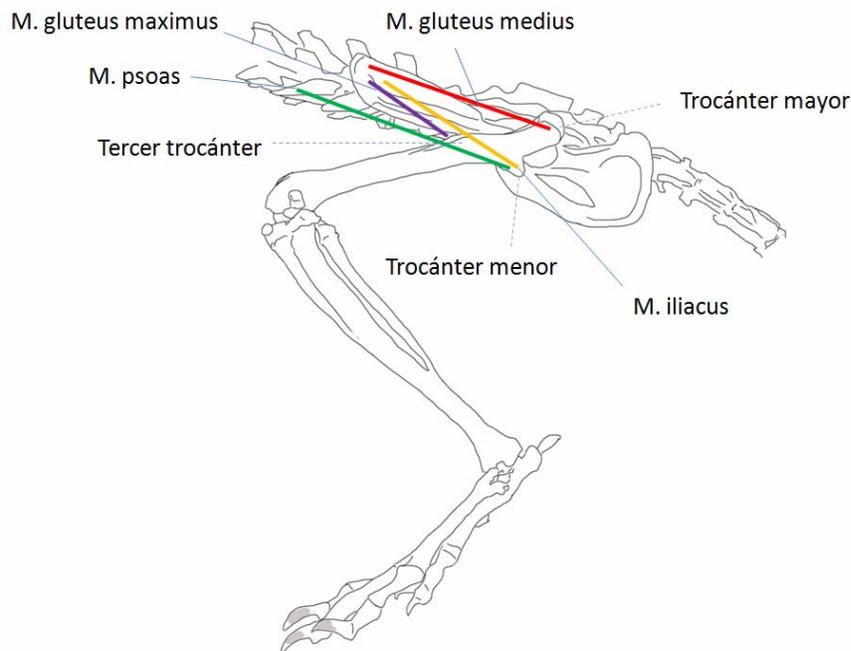


Fig. 125. Esquema de la pata posterior de *Heteromys desmarestianus* mostrando los sitios de inserción de los músculos: gluteus maximus, medius, ilicus y psoas.

Tibia-fíbula

Durante el crecimiento de la tibia se observó un ensanchamiento lateral en la región medial y de la cresta tibial, ambas regiones son el sitio de inserción de los músculos semitendinosus, bíceps femoris y gracilis (Ryan 1989). Los músculos semitendinosus y bíceps femoris actúan como extensores de la cadera, mientras que el músculo gracilis es uno de los más importantes aductores (Candela y Picasso 2008; Fig. 126).

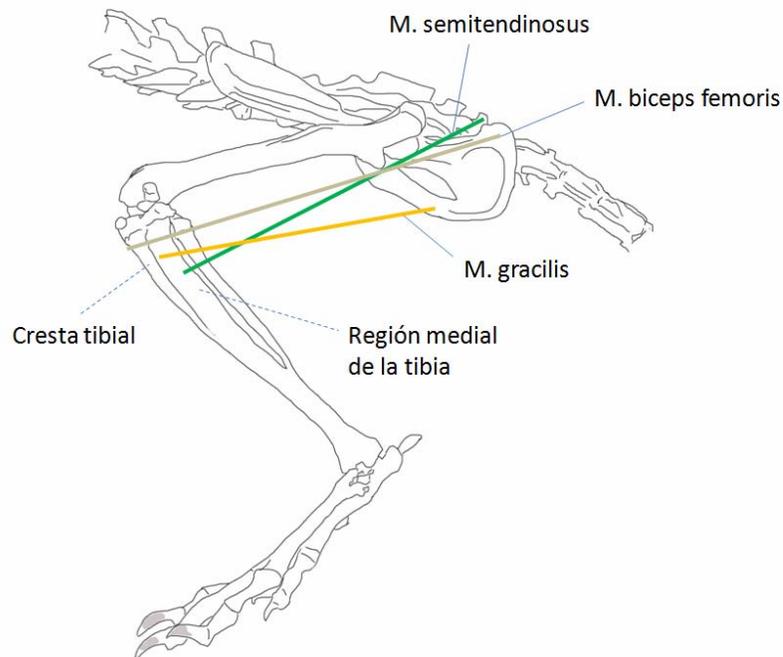


Fig. 126. Esquema de la pata posterior de *Heteromys desmarestianus* mostrando los sitios de inserción de los músculos: semitendinosus, bíceps femoris y gracilis.

Pelvis

El análisis del crecimiento ontogénico de la pelvis de *Heteromys desmarestianus* muestra cómo la región del ilion crece hacia sus extremos haciendo esta región más ancha, asimismo la región posterior de la pelvis, el isquion y el pubis se alejan el uno

del otro, causando que esta región también se ensanche. El ensanchamiento del ilion de *Heteromys desmarestianus* probablemente sirva de un mayor sitio de origen para los músculos gluteus minimus, medius y maximus. Por su parte, el ensanchamiento del isquion tal vez provee un mayor sitio para la inserción de los músculos bíceps femoris, semimembranosus y adductor mágnum (Fig. 127). Estos dos últimos músculos se insertan en la parte posterior del fémur y actúan en la aducción de la cadera durante la fase de propulsión de la locomoción (Candela y Picasso 2008).

El dimorfismo sexual en la pelvis de algunos roedores ha sido documentado en estudios con anterioridad con el uso de morfometría tradicional (Dunmire 1955; Brown y Twigg 1969; Claramunt 1976) y, recientemente utilizando morfometría geométrica (Berdnikovs et al. 2007). Sin embargo, el presente trabajo es el primero en demostrar que existe dimorfismo sexual en la pelvis de *Heteromys desmarestianus* entre las categorías de edad. En las hembras se observó que la región del ilion y del isquion es más ancha y el pubis es delgado, sucediendo lo contrario en los machos, este patrón también fue observado en el ratón *Pitymys duodecimcostatus* de la Península Ibérica (Claramunt 1976) y en cuatro especies de roedores de la Familia Cricetidae (Dunmire 1955). Experimentos llevados a cabo en ratas de laboratorio sugieren que las hormonas sexuales pueden influir en el dimorfismo sexual de la pelvis. En los machos los andrógenos son necesarios para reorientar la forma predeterminada de la pelvis femenina a una forma deriva de macho (Bernstein y Crelin 1967; Iguchi et al. 1989). Un trabajo más reciente propone que los andrógenos en los machos acentúan las diferencias preexistentes entre los sexos mediante el control de la tasa de remodelado óseo. Por su parte las concentraciones de estrógeno en las hembras podrían ser los responsables de provocar cambios en la forma de la pelvis femenina, las regiones que son afectadas por esta hormona y que se vuelven críticas en la anatomía de las hembras probablemente son aquellas que las preparan para la preñez y el parto (Berdnikovs et al. 2007).

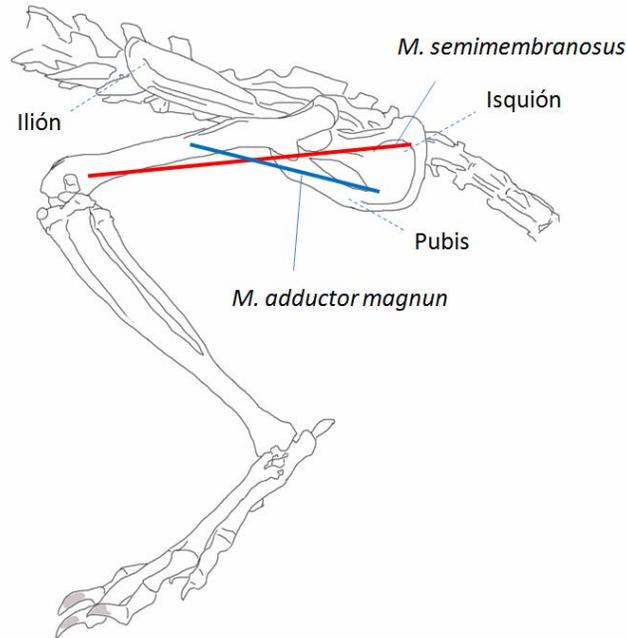


Fig. 127. Esquema de la pata posterior de *Heteromys desmarestianus* mostrando los sitios de inserción en la pelvis de los músculos: semimembranosus y adductor magnus.

7.3 Alometría

Al igual que en otro trabajo realizado en *Heteromys desmarestianus*, la hipótesis de isometría fue rechazada (Price 1993) por lo tanto, en todos los huesos analizados los cambios observados en la forma están correlacionados con un cambio de tamaño. La mayoría de los coeficientes de determinación fueron superiores al 60% lo que demuestra que las regresiones expresan un buen nivel de precisión predictiva (Hair et al. 2008) entre las variables dependientes (distancias procruster) e independientes (tamaño del centroide).

En todos los huesos analizados de *Heteromys desmarestianus* el porcentaje de variación en la forma que se asocia con la variación en el tamaño fue menor del 40%. Por lo tanto, entre el 60% y el 80% de la variación detectada, se debe al cambio en la forma de los huesos durante la serie ontogénica. Un porcentaje similar fue encontrado en un estudio ontogénico realizado en otro roedor, en el cual el tamaño explicó menos del 50% de la variación ontogénica en la forma (Swiderski 2003).

8. CONCLUSIONES

- En el presente trabajo se propone un método para el análisis y descripción del cráneo y el esqueleto postcranial de roedores con el uso de la morfometría geométrica, este método resulto ser efectivo para identificar los cambios en el tamaño y la forma de los distintos elementos óseos entre los sexos y las categorías de edad de *Heteromys desmarestianus*.
- Se demostró que existen diferencias significativas en el tamaño y la forma de los elementos óseos evaluados en *Heteromys desmarestianus* entre las categorías de edad consideradas, sin embargo las diferencias de tamaño de algunos elementos óseos analizados no fueron significativas entre los individuos más viejos.
- Se rechazó la hipótesis de dimorfismo sexual en el tamaño de los elementos óseos dentro de las categorías de edad, sin embargo, sí encontramos evidencia de este dimorfismo en la forma de la pelvis.
- Las diferencias encontradas en cuanto al tamaño y la forma de los elementos óseos de *Heteromys desmarestianus* permitieron rechazar la hipótesis de isometría y cuantificar que el cambio en la forma representa de 60% a 80% de la variación calculada.
- El análisis de los cambios en la forma de los elementos óseos de un animal a medida que crece podría facilitar una mejor comprensión de su diseño y de sus necesidades funcionales.

9. Sugerencias

Los resultados obtenidos en el presente trabajo sobre cambios en el tamaño y la forma de los elementos óseos durante la ontogenia nos demuestran la importancia de evaluar los cambios que sufren las especies a lo largo de su desarrollo y que no están necesariamente relacionados con variaciones geográficas. Sin estos análisis previos se corre el riesgo de llegar a interpretaciones erróneas relacionadas con la variación geográfica y la delimitación entre las especies.

10. Literatura Citada

- Abdel-Rahman, E. H., P. J. Taylor, G. Contrafatto, J. M. Lamb, y C. T. Chimimba. 2009. Geometric craniometric analysis of sexual dimorphism and ontogenetic variation: A case study base don two geographically disparate species, *Aethomys ineptus* from southern Africa and *Arvicanthis niloticus* from Sudan (Rodentia: Muridae). *Mammalian Biology* 74:361-373.
- Adams, D. C., F. J. Rohlf, y D. Slice. 2004. Geometric morphometrics: Ten years of progress following the “revolution”. *Italian Journal of Zoology* 71:5-16.
- Astuas de Moraes, D., E. Hingst-Zaher, L.F. Marcus, y R. Cerqueira. 2000. A geometric morphometric analysis of cranial and mandibular shape variation of Didelphid marsupials. *Hystrix* 10:115–130.
- Barciová L. 2009. Advances in insectivore and rodent systematics due to geometric morphometrics. *Mammal Review* 39:80-91.
- Berdnikovs S., M. Bernstein, A. Metzler, y R. German. 2007. Pelvic growth ontogeny of size and shape sexual dimorphism in rat pelves. *Journal of Morphology* 268:12-22.
- Bernstein P., y E. S. Crelin. 1967. Bony sexual dimorphism in the rat. *Anatomical Record* 157: 517-526.
- Best, T. L. 1993. Patterns of morphologic and morphometric variation in Heteromyid rodents. Pp.197-235 en: *Biology of Heteromyidae* (H. Genoways y J. Brown, eds). Special publication No. 10. The American Society of Mammalogists.
- Bonnan, M. 2004. Morphometric analysis of humerus and femur shape in Morrison sauropods: implications for funcional morphology and paleobiology. *Paleobiology* 30:444-470.
- Brown, J. C., y Twigg, G.I. 1969. Studies on the pelvis in British Muridae and Cricetidae (Rodentia). *Journal of Zoology (London)* 159:81-132.
- Candela, A. M., y M. B. Picasso. 2008. Funcional anatomy of the limbs of Erethizontidae (Rodentia, Caviomorpha): indicators of locomotor behavior in Miocene Porcupines. *Journal of Morphology* 269:552-593.

- Cardini, A., y P. O'Higgins. 2004. Patterns of morfological evolution in *Marmota* (Rodentia, Sciuridae): geometric morphometrics of the cranium in the context of marmota phylogeny, ecology and conservation. *Biological Journal of the Linnean Society* 82: 385-407.
- Castro Arrellano, T. y M. Santos 2005. *Heteromys desmarestianus*. Pp. 624-625 (G. Ceballos y G. Oliva, coord.) Mamíferos silvestres de México. México: Comisión para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad - Fondo de Cultura Económica. México, D. F.
- Claramunt, T. 1976. Sobre el dimorfismo sexual del coxal en *Pitymys duodecimcostatus*. *Miscelánea Zoológica* 5: 217-225.
- Djawdan, M. 1993. Locomotor performance of bipedal and quadrupedal heteromyid rodents. *Funcional Ecology* 7: 195-202.
- DeBlase, A. F. 1974. A Manual of Mammalogy with keys to familias of the world. Second ed. Wm. C. Brown Company Publishrs, Iowa. 436 pp.
- Dunmire, W. W. 1955. Sex dimorphism in the pelvis of rodents. *Journal of Mammalogy* 36:356-361.
- Engstrom, M. D., H. H. Genoways, y P. K. Tucker. 1987. Morphological variation, karyology, and systematic relationships of *Heteromys gaumeri* (Rodentia: Heteromyidae). Pp. 289-303 en *Studies of Neotropical mammalogy: essay in honor of Philip Hershkovitz* (B. P. Patterson y R. M. Timm, eds.). *Fieldiana: Zoology*, 39:1-506.
- Fischer, M. S., N. Schilling, M. Schmidt, D. Haarhaus y H. Witte. 2002. Basic limb kinematics of small therian mammals. *The Journal of Experimental Biology* 205:1315-1338.
- Fleming, T. H. 1974. The population ecology of two species of Costa Rican heteromyid rodent. *Ecology* 55:493-510.
- Fleming, T. H., y G. Brown, 1975. An experimental analysis of seed hoarding and burrowing behavior in two species of Costa Rica Heteromyid rodents. *Journal of Mammalogy* 56:301-315.
- Fleming, T. H. 1977. Growth and Development of two species of tropical Heteromyid Rodents. *American Midland Naturalist* 98:109-123.

- Gannon, W. L., R. S. Sikes y the Animal Care and Use Committee of the American Society of Mammalogists. 2007. Guidelines of the American Society of Mammalogists for the use of wild mammals in research. *Journal of Mammalogy* 88:809-823.
- Gersenowies Rodríguez, J. R. 2007. Alometría, lecturas de anatomía animal No.2. Facultad de Estudios Superiores Iztacala. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 142 pp.
- Green, E. C. 1959. Anatomy of the rat. *American Philosophical Society Transactions. New Serie. New York.* 27: 1-370.
- Gündüz, Í., M. Jaaroba, T. Coskus, C. Yenyurt, P. Polly, y J. Searle. 2007. Multigenic and morphometric differentiation of ground squirrels (*Spermophilus*, Scuridae, Rodentia) in Turkey, with a description of a new species. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 43:916–935.
- Hair, J., R. Anderson, R. Tatham, y W. Black. 2008. Análisis multivariante. 5.^a ed., Prentice Hall Iberia, Madrid. 799 pp.
- Hafner, J. C., J. E. Light, D. J. Hafner, M. S. Hafner, E. Reddington, D. S. Rogers y B. R. Riddle. 2007. Basal clades and molecular systematics of Heteromyid rodents. *Journal of mammalogy* 88:1129-1145.
- Hildebrand, M., y G. E. Goslow. 2001. Analisis of vertebrate structure. 5th ed., John Wiley & Son, Inc. New York. 635 pp.
- Iguchi, T., S. Irisawa, Y. Fukazawa, Y. Uesugi, y N. Takasugi. 1989. Morphometric análisis of the development of sexual dimorphism of the mouse pelvis. *Anatomical Record* 224: 490-494.
- Kardong, K. 2007. Vertebrados: anatomía comparada, función y evolución. 4a ed., McGraw Hill-Interamericana de España. 782 pp.
- Lestrel, P. 2000. Morphometrics for the Life Science. Vol. 7. World Scientific Publishing Co.Pte Ltd. 261 pp.
- Morgan, C. 2009. Geometric morphometrics of the scapula of South American caviomorph rodents (Rodentia: Hystricognathi): Form, funtion and phylogeny. *Mammalian Biology* 74:497-506.

- Patton, J. L. 2005. Family Heteromyidae. Pp 844-858 en Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference (D.E. Wilson y D.M. Reeder eds.). 3rd ed., Johns Hopkins University Press, Baltimor, Maryland.
- Price, M. 1993. A funcional-morphometric análisis of forelimbs in bipedal and cuadrupedal heteromyid rodents. *Biological Journal of the Linnean Society* 50:339-360.
- Ramírez Vite, S. 2009. Comparación morfométrica y cariotípica entre poblaciones de *Heteromys desmarestianus* (Rodentia: Heteromyidae) al sureste del estado de Veracruz. Tesis de Maestría. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F.
- Reid, F. A. 1997. A field guide to mammals of Central America and Southwest México. Oxford University Press, New York. 334 pp.
- Rogers, D., y A. Schmidly. 1982. Systematics of spiny pocket mice (genus *Heteromys*) of the desmarestianus species group from México and Northern Central America. *Journal of Mammalogy* 63:375-386.
- Rogers, D. y M. González. 2010. Phylogenetic relationships among spiny pocket mice (*Heteromys*) inferred from mitochondrial and nuclear sequence data. *Journal of Mammalogy* 91:941-930.
- Rohlf, F. J. 2000. Statistical power comparisons among alternative morphometric methods. *American Journal of Physical Anthropology* 111:463-478.
- Rohlf, F. J. 2008. Morphometric software (data acquisition, generalized Procrustes analysis, Multivariate multiple regression of shape onto independent variables, Relative warps analysis, Thin-plate spline, utilities). Department of Ecology and Evolution. SUNY at Stony Brook, New York. Disponible en: <http://life.bio.sunysb.edu/morph/>
- Reséndiz, Ma. Del C. 1995. Evaluación morfométrica de la capacidad cursorial del conejo zacatuche (*Romerolagus diazi*). Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F.
- Ryan, J. 1989. Comparative Myology and Phylogenetic Systematics of the Heteromyidae (Mammalia, Rodentia). *Miscellaneous Publications of the Museum of Zoology, University of Michigan* 176:1-103.

- Samuels, J. X., y B. Van Valkenburgh. 2008. Skeletal Indicators of Locomotor Adaptations in living and extinct rodents. *Journal of Morphology* 269:1387-1411.
- Satoh, K. 1997. Comparative functional morphology of mandibular forward movement during mastication of two murid rodents, *Apodemus speciosus* (Murinae) and *Clethrionomys rufocanus* (Arvicolinae). *Journal of Morphology* 231:131-142.
- Searfoss, G. 1995. Skull and bones. A guide to the Skeletal Structures and Behavior of North American Mammals. Stackpole books. 277 pp.
- Sheets, H.D. 2003. Morphometric software IMP-Integrate Morphometrics Package. Department of Physics, Canisius College, Buffalo, New York. Disponible en: <http://www.canisius.edu/~sheets/morphsoft.html>.
- Schnell, G. D., T. L. Best, y M. L. Kennedy. 1978. Interspecific morphologic variation in kangaroo rats (*Dipodomys*): degree of concordance with genic variation. *Systematic Zoology* 27:34-48.
- Smith, J. M., y R. J. G. Savage. 1956. Some locomotory adaptations in mammals. *Zoological Journal of Linnean Society of London*. 42: 603-622.
- StatSoft, Inc. 2007. STATISTICA (data analysis software system), version 8.0. <http://www.statsoft.com>.
- Strickler, T. L. 1978. Functional osteology and myology of the shoulder in the Chiroptera. Contributions to vertebrate evolutions. No. 4 (M. K. Hecht y F. S. Szalay eds.) New York. 198 pp.
- Sutherland, W. 1996. Ecological census techniques: a handbook. Cambridge University Press. 411 pp.
- Swiderski, D. L. 2003. Separating size from allometry: analysis of lower jaw morphology in the fox squirrel, *Sciurus niger*. *Journal of Mammalogy* 84:861-876.
- Ventura, J., y M. J. López-Fuster. 2010. Geometric morphometrics of the mandible in the Iberian desman, *Galemys pyrenaicus* (Mammalia: Soricomorpha): Is there a significant variation in form during post-weaning life?. *Mammalian Biology*.75:191-197.

- Villa-Ramírez, B., y F. A. Cervantes. 2003. Los mamíferos de México. Instituto de Biología, UNAM, y Grupo Editorial Iberoamericana. México, D.F. 140 pp. + disco compacto.
- Zelditch, M.L., B. L. Lundryngan, H. D. Sheets., y T. Garland. 2003. Do precocial mammals develop at a faster rate? A comparison of rates of skull development in *Sigmodon fulviventer* and *Mus musculus domesticus*. *Journal of Evolutionary Biology* 16:708–720.
- Zelditch, M.L., D.L. Swiderski, H.D. Sheets., y W. Fink. 2004. *Geometric Morphometrics for Biologists: A Primer*. Elsevier Academic Press, San Diego. 443 pp.

11. APÉNDICE

Ejemplares del ratón espinoso de abazones (*Heteromys desmarestianus*) depositados en la Colección Nacional de Mamíferos (CNMA) del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México.

No. de individuos	Número de catálogo	Sexo	Categoría de edad
1	CNMA 43561	hembra	1
2	CNMA 43541	hembra	1
3	CNMA 43663	hembra	1
4	CNMA 45280	hembra	1
5	CNMA 45281	hembra	1
6	CNMA 45279	macho	1
7	CNMA 43545	hembra	2
8	CNMA 43563	hembra	2
9	CNMA 43584	hembra	2
10	CNMA 43588	hembra	2
11	CNMA 43625	hembra	2
12	CNMA 43648	hembra	2
13	CNMA 43593	hembra	2
14	CNMA 44911	hembra	2
15	CNMA 44908	hembra	2
16	CNMA 43558	hembra	2
17	CNMA 43565	hembra	2
18	CNMA 43616	hembra	2
19	CNMA 43638	hembra	2
20	CNMA 43635	hembra	2
21	CNMA 44900	hembra	2
22	CNMA 44896	hembra	2
23	CNMA 43540	hembra	2
24	CNMA 43639	macho	2
25	CNMA 43633	macho	2
26	CNMA 43580	macho	2
27	CNMA 43645	macho	2
28	CNMA 43630	macho	2
29	CNMA 43647	macho	2
30	CNMA 43660	macho	2
31	CNMA 44906	macho	2
32	CNMA 44903	macho	2
33	CNMA 44912	macho	2
34	CNMA 44904	macho	2
35	CNMA 44907	macho	2
36	CNMA 44923	macho	2
37	CNMA 44924	macho	2
38	CNMA 44925	macho	2
39	CNMA 43578	macho	2
40	CNMA 43622	macho	2

Apéndice. Continuación

No. de individuos	Número de catalogo	Sexo	Categoría de edad
41	CNMA 44918	macho	2
42	CNMA 43586	macho	2
43	CNMA 44932	macho	2
44	CNMA 43557	hembra	3
45	CNMA 43562	hembra	3
46	CNMA 43575	hembra	3
47	CNMA 43573	hembra	3
48	CNMA 43583	hembra	3
49	CNMA 43579	hembra	3
50	CNMA 43554	hembra	3
51	CNMA 43637	hembra	3
52	CNMA 43631	hembra	3
53	CNMA 43632	hembra	3
54	CNMA 43636	hembra	3
55	CNMA 43601	hembra	3
56	CNMA 43661	hembra	3
57	CNMA 44952	hembra	3
58	CNMA 44956	hembra	3
59	CNMA 44950	hembra	3
60	CNMA 44947	hembra	3
61	CNMA 44949	hembra	3
62	CNMA 44926	hembra	3
63	CNMA 44928	hembra	3
64	CNMA 44936	hembra	3
65	CNMA 44933	hembra	3
66	CNMA 44959	hembra	3
67	CNMA 44902	hembra	3
68	CNMA 44910	hembra	3
69	CNMA 44917	hembra	3
70	CNMA 44897	hembra	3
71	CNMA 44901	hembra	3
72	CNMA 43649	macho	3
73	CNMA 43643	macho	3
74	CNMA 43642	macho	3
75	CNMA 43576	macho	3
76	CNMA 43553	macho	3
77	CNMA 43594	macho	3
78	CNMA 43627	macho	3
79	CNMA 43634	macho	3
80	CNMA 43650	macho	3
81	CNMA 44943	macho	3
82	CNMA 44948	macho	3
83	CNMA 44939	macho	3
84	CNMA 44929	macho	3

Apéndice. Continuación

No. de individuos	Número de catalogo	Sexo	Categoría de edad
85	CNMA 44934	macho	3
86	CNMA 44962	macho	3
87	CNMA 44913	macho	3
88	CNMA 44914	macho	3
89	CNMA 43546	hembra	4
90	CNMA 43556	hembra	4
91	CNMA 43559	hembra	4
92	CNMA 43571	hembra	4
93	CNMA 43550	hembra	4
94	CNMA 43548	hembra	4
95	CNMA 43552	hembra	4
96	CNMA 43566	hembra	4
97	CNMA 43568	hembra	4
98	CNMA 43564	hembra	4
99	CNMA 43567	hembra	4
100	CNMA 43582	hembra	4
101	CNMA 43589	hembra	4
102	CNMA 43590	hembra	4
103	CNMA 43595	hembra	4
104	CNMA 43600	hembra	4
105	CNMA 43611	hembra	4
106	CNMA 43602	hembra	4
107	CNMA 43608	hembra	4
108	CNMA 43603	hembra	4
109	CNMA 43607	hembra	4
110	CNMA 43605	hembra	4
111	CNMA 43613	hembra	4
112	CNMA 43640	hembra	4
113	CNMA 43654	hembra	4
114	CNMA 43652	hembra	4
115	CNMA 43656	hembra	4
116	CNMA 43657	hembra	4
117	CNMA 43628	hembra	4
118	CNMA 43662	hembra	4
119	CNMA 44941	hembra	4
120	CNMA 44942	hembra	4
121	CNMA 44953	hembra	4
122	CNMA 44957	hembra	4
123	CNMA 44945	hembra	4
124	CNMA 44946	hembra	4
125	CNMA 44935	hembra	4
126	CNMA 44964	hembra	4
127	CNMA 44961	hembra	4

Apéndice. Continuación

No. de individuos	Número de catalogo	Sexo	Categoría de edad
128	CNMA 44916	hembra	4
129	CNMA 44919	hembra	4
130	CNMA 44922	hembra	4
131	CNMA 43658	hembra	4
132	CNMA 43641	hembra	4
133	CNMA 43626	hembra	4
134	CNMA 43539	hembra	4
135	CNMA 43574	macho	4
136	CNMA 43581	macho	4
137	CNMA 43585	macho	4
138	CNMA 43547	macho	4
139	CNMA 43587	macho	4
140	CNMA 43597	macho	4
141	CNMA 43598	macho	4
142	CNMA 43596	macho	4
143	CNMA 43599	macho	4
144	CNMA 43610	macho	4
145	CNMA 43606	macho	4
146	CNMA 43623	macho	4
147	CNMA 43624	macho	4
148	CNMA 43620	macho	4
149	CNMA 43653	macho	4
150	CNMA 43655	macho	4
151	CNMA 43659	macho	4
152	CNMA 43644	macho	4
153	CNMA 43629	macho	4
154	CNMA 44955	macho	4
155	CNMA 44951	macho	4
156	CNMA 44940	macho	4
157	CNMA 44927	macho	4
158	CNMA 44930	macho	4
159	CNMA 44938	macho	4
160	CNMA 44937	macho	4
161	CNMA 44960	macho	4
162	CNMA 44905	macho	4
163	CNMA 44915	macho	4
164	CNMA 44909	macho	4
165	CNMA 44899	macho	4
166	CNMA 44895	macho	4
167	CNMA 44898	macho	4
168	CNMA 44920	macho	4
169	CNMA 43592	hembra	5
170	CNMA 43591	hembra	5
171	CNMA 43542	hembra	5

Apéndice. Continuación

No. de individuos	Número de catalogo	Sexo	Categoría de edad
172	CNMA 43560	hembra	5
173	CNMA 43609	hembra	5
174	CNMA 43555	hembra	5
175	CNMA 43615	hembra	5
176	CNMA 43551	hembra	5
177	CNMA 44944	hembra	5
178	CNMA 44954	hembra	5
179	CNMA 44963	hembra	5
180	CNMA 44921	hembra	5
181	CNMA 44958	macho	5
182	CNMA 43544	macho	5
183	CNMA 43538	macho	5
184	CNMA 43619	macho	5
185	CNMA 43612	macho	5
186	CNMA 43621	macho	5
187	CNMA 43646	macho	5
188	CNMA 43604	hembra	6
189	CNMA 43617	macho	6