

00343
10
2ej



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISION DE ESTUDIOS DE POSGRADO

ANALISIS CRANEOMETRICO FUNCIONAL DE LA
VARIACION INTRAPOBLACIONAL EN *Peromyscus*
gratus (RODENTIA: MURIDAE)

T E S I S
QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADEMICO DE
MAESTRO EN CIENCIAS
(BIOLOGIA ANIMAL)

P R E S E N T A :
JOSE ANTONIO SANTOS MORENO

ASESOR: DR. FERNANDO ALFREDO CERVANTES REZA



MEXICO, D.F.

1998.

267063

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN



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.

CONTENIDO

	Página
Agradecimientos	
Resumen.....	1
Introducción.....	1
Materiales y Métodos.....	6
Medidas a Analizar.....	6
Categorías de Edad.....	10
Análisis Estadístico de Datos.....	11
Análisis Exploratorio.....	11
Pruebas de Hipótesis.....	11
Dimorfismo Sexual Secundario.....	11
Variación Ontogenética.....	11
Variación Individual.....	12
Patrones de Diferenciación.....	12
Resultados.....	13
Variación Sexual Secundaria.....	13
Variación Ontogenética.....	14
Variación Individual.....	16
Patrones de Diferenciación.....	16
Discusión.....	17
Variación Sexual Secundaria.....	17
Variación Ontogenética.....	18
Variación Individual.....	21
Comparación Entre Componentes Craneales Funcionales y Variables Tradicionales.....	23
Conclusiones.....	24
Literatura Citada.....	27
Figuras.....	29
Cuadros.....	39

AGRADECIMIENTOS

A los miembros de mi comité tutorial Joaquín Arroyo y Raúl Carbajal, quienes con sus sugerencias y comentarios en las fases iniciales de este trabajo contribuyeron notablemente a darle claridad y objetividad. Particularmente quiero hacer público mi agradecimiento mi tutor, el Doctor Fernando Cervantes por su confianza y apoyo durante mi estancia en el Laboratorio de Mastozoología del Instituto de Biología de la UNAM.

A los miembros del sínodo Alondra Castro, Catalina Chávez, Livia León, Yolanda Hortelano, Raúl Carbajal, cuyos acertados comentarios y sugerencias permitieron que este trabajo fuera más claro y completo. La Facultad de Ciencias de la UNAM, por medio del Programa de Apoyo a Estudios de Posgrado (PAEP) financio la impresión de la tesis.

A mis amigos y compañeros del laboratorio de Mastozoología del Instituto de Biología, Javier Sosa, Gerardo Sánchez, Miguel Ángel Briones, Mario Peralta, Graciela González, José García, Rosa María González, Jesús Martínez, Julieta Vargas, Consuelo Lorenzo, Patricia Illoldi, Miguel Linaje y Enrique Martínez, con quienes compartí muchos momentos que hicieron más agradable el desarrollo de este trabajo.

Deseo expresar mi sincera gratitud a Yolanda Hortelano por su invaluable apoyo a lo largo de mi estancia en la Colección de Mamíferos del Instituto de Biología como compañera de trabajo, pero sobretudo como amiga y por su ayuda en la medición de los cráneos.

Al maestro Ticúl Alvarez y Fernando Cervantes, responsables de las Colecciones de Mamíferos de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, IPN y del Instituto de Biología, UNAM, respectivamente, quienes me permitieron el acceso a los ejemplares de *Peromyscus gratus* depositados en ellas.

A mis amigos y compañeros Juan Chávez, Gloria Serrano, Mónica Rodríguez y Adriana Morales, por los momentos tan agradables que compartimos durante nuestros estudios de licenciatura.

Quiero agradecer especialmente a Claudia Ballesteros, Claudia Areli Vargas, Ena Mata, Juan Pablo Ramírez, Ariadna Marín, Alejandra de Villa y Mayra Mancera su siempre grata compañía, pero sobretudo, su confianza y curiosidad, las cuales constantemente me han estimulado para estudiar y comprender mejor un sin fin de temas, fortaleciendo mi formación como biólogo.

Finalmente, deseo expresar mi gratitud a mis padres y hermanos por su comprensión y apoyo incondicional, a pesar de mi incapacidad para hacerles comprender mi trabajo e intereses profesionales.

RESUMEN

Se tomaron 27 medidas craneales y mandibulares comunes en estudios taxonómicos de 249 ejemplares de museo de *Peromyscus gratus* procedentes del sur de la Ciudad de México. A partir de estas medidas se calcularon siete componentes craneales funcionales. Se estudio la variación intrapoblacional (variación sexual secundaria, ontogenética e individual) con ambos conjuntos de variables. Se encontró que para la población estudiada la variación sexual secundaria morfométrica es mínima y se pueden distinguir únicamente dos grupos de edades, los aspectos más importantes en la diferenciación de éstos son el elemento mandibular y el olfativo. Los resultados obtenidos de ambos grupos de variables son concordantes entre sí, sin embargo, los patrones son más claros y evidentes con el uso de componentes craneales funcionales, los cuales además muestran un mayor grado de independencia estadística entre sí, en contraste con la mayoría de las variables tradicionales. Adicionalmente, se encontró que los resultados del análisis variación sexual secundaria y ontogenética de componentes craneales funcionales son concordantes con las observaciones de estudios ecológicos, por lo que se sugiere el empleo de este tipo de variables para estudios taxonómicos ya que además de satisfacer los objetivos de este tipo de trabajos, proporcionan información útil para estudios ecológicos y evolutivos.

INTRODUCCION

Dentro de especies que tienen crecimiento determinado tales como los mamíferos, los individuos que las conforman no son idénticos entre sí. Al conjunto de estas diferencias se le denomina variación intrapoblacional (Mayr, 1963), la cual comprende a las diferencias entre categorías de edad o variación ontogenética, variación debida al sexo o variación sexual secundaria y variación individual. La aproximación más común al estudio de la variación intrapoblacional hasta la fecha han sido los estudios morfométricos (Santos M. y Hortelano, 1997).

Sin embargo, a pesar del considerable interés dedicado al estudio de la variación, el énfasis de la gran mayoría de estos trabajos no se ha enfocado a analizar su importancia adaptativa o evolutiva, sino más bien como un mecanismo en la detección de conjuntos homogéneos de individuos a los cuales se les ha comparado

RESUMEN

Se tomaron 27 medidas craneales y mandibulares comunes en estudios taxonómicos de 249 ejemplares de museo de *Peromyscus gratus* procedentes del sur de la Ciudad de México. A partir de estas medidas se calcularon siete componentes craneales funcionales. Se estudio la variación intrapoblacional (variación sexual secundaria, ontogenética e individual) con ambos conjuntos de variables. Se encontró que para la población estudiada la variación sexual secundaria morfométrica es mínima y se pueden distinguir únicamente dos grupos de edades, los aspectos más importantes en la diferenciación de éstos son el elemento mandibular y el olfativo. Los resultados obtenidos de ambos grupos de variables son concordantes entre sí, sin embargo, los patrones son más claros y evidentes con el uso de componentes craneales funcionales, los cuales además muestran un mayor grado de independencia estadística entre sí, en contraste con la mayoría de las variables tradicionales. Adicionalmente, se encontró que los resultados del análisis variación sexual secundaria y ontogenética de componentes craneales funcionales son concordantes con las observaciones de estudios ecológicos, por lo que se sugiere el empleo de este tipo de variables para estudios taxonómicos ya que además de satisfacer los objetivos de este tipo de trabajos, proporcionan información útil para estudios ecológicos y evolutivos.

INTRODUCCION

Dentro de especies que tienen crecimiento determinado tales como los mamíferos, los individuos que las conforman no son idénticos entre sí. Al conjunto de estas diferencias se le denomina variación intrapoblacional (Mayr, 1963), la cual comprende a las diferencias entre categorías de edad o variación ontogenética, variación debida al sexo o variación sexual secundaria y variación individual. La aproximación más común al estudio de la variación intrapoblacional hasta la fecha han sido los estudios morfométricos (Santos M. y Hortelano, 1997).

Sin embargo, a pesar del considerable interés dedicado al estudio de la variación, el énfasis de la gran mayoría de estos trabajos no se ha enfocado a analizar su importancia adaptativa o evolutiva, sino más bien como un mecanismo en la detección de conjuntos homogéneos de individuos a los cuales se les ha comparado

posteriormente con fines taxonómicos, es decir, que los estudios han estado encaminados a tratar de definir si ciertas poblaciones dentro del área de distribución de una especie o supuestas especies son distinguibles entre sí, o bien, constituyen una unidad morfológicamente homogénea y deban ser consideradas como un mismo taxón.

El valor adaptativo y evolutivo de la variación ha sido demostrado en los estudios de Ralls (1977), Levenson (1990) y Slatkin (1984), entre otros. Esta importancia es debida al supuesto de que la utilización de recursos es limitada, o al menos correlacionada con el fenotipo de los organismos (Gatz, 1979), por lo que las diferencias morfológicas entre los miembros de una población pueden resultar en diferencias en los nichos que éstos explotan. Este tipo de variación es llamada variación adaptativa y el concepto general es conocido como la hipótesis de variación de nicho (Smartt y Lemen, 1980); que afirma que los factores responsables de esta variación son tanto genéticos como ambientales.

Una idea generalizada en la concepción actual del proceso evolutivo es que la morfología de los organismos es predominantemente adaptativa, es decir, que el fenotipo es el resultado de adaptaciones específicas inducidas por selección natural hacia el aprovechamiento óptimo de recursos y, por tanto, las características de los organismos están desarrolladas para realizar eficazmente funciones precisas como la masticación, respiración, detección de olores y sabores, entre otras. En este sentido, el cráneo es un subsistema anatómico que desarrolla una gran diversidad de funciones y puede dividirse en dos grandes regiones, el neurocráneo y el esplecnocráneo. El neurocráneo puede ser subdividido a su vez en tres subregiones parcialmente independientes: la frontal, la parietal y la occipital, las cuales corresponden a distintos centros de osificación; a pesar de esto, puede ser considerada como una sola unidad funcional que alberga a la masa cerebral. El esplecnocráneo puede ser dividido en cuatro subregiones: orbital, nasal, oral y masticatoria (Cheverud, 1982).

Sin embargo, en el caso de los componentes estructurales del cráneo en organismos superiores, la selección de los caracteres de estudio en los análisis de variación intrapoblacional generalmente no está basada en estudios funcionales, así que las diferencias entre los caracteres generalmente no pueden ser interpretadas en función de su valor adaptativo.

En contraste con los estudios de variación intrapoblacional, existen otros estudios menos comunes genéricamente llamados de morfología funcional, en los cuales se analizan y comparan las características morfológicas funcionales de familias o géneros pertenecientes a un mismo orden. Tal es el caso de los carnívoros (Emerson y Radinsky, 1980; Radinsky, 1981a, 1981b; Sicher, 1944), marsupiales (Medellín, 1991), quirópteros (Freeman, 1981, 1984, 1988), ungulados (Radinsky, 1985b), y aún estudios en los que se comparan organismos pertenecientes a órdenes distintos, buscando patrones de semejanza morfológica (e. g., Radinsky, 1985a). Algunas de las variables o caracteres seleccionados para este tipo de estudios son también empleados en los estudios de variación (como la longitud máxima del cráneo o la anchura de la constricción interorbital), pero otros son diferentes y seleccionados por su impacto directo en el desempeño de funciones específicas (e. g., la longitud del brazo de la palanca mandibular, que es un estimador de la potencia de la mordida). En ambos casos la interpretación es distinta.

Algunos autores consideran que la morfología de los dientes, mandíbula y cráneo son estimadores razonables de la selección de presas. Así por ejemplo, Freeman (1981) encontró que los murciélagos molósididos que se alimentan de insectos de cuerpo duro como escarabajos presentan, entre otras características dentarias más delgadas que aquellas especies que se alimentan de insectos de cuerpo blando como polillas.

Dentro de los mamíferos, las especies del género *Peromyscus* (Rodentia: Muridae: Sigmodontinae) han sido objeto de particular interés en estudios de variación

morfométrica intrapoblacional clásica ya sea *per se* (e. g., Cervantes *et al.*, 1993; Hoffmeister, 1951; Sugg y Kennedy, 1990) ó bien se le ha analizado como un paso previo al análisis de la variación geográfica (e. g., Diersing, 1976; Hoffmeister y De La Torre, 1961; Sugg y Kennedy, 1990). Hoffmeister (1951) analizó la variación intrapoblacional de tres subespecies de roedores, reconocidas en ese entonces como *Peromyscus truei*, con distribución geográfica en los Estados Unidos. Sin embargo, Modi y Lee (1984) estudiando patrones de bandas cromosómicas y cariotipos convencionales, concluyen que las subespecies *gratus*, *gentilis*, *erasmus* y *zapoteca* son específicamente distintas a *P. truei*, reconociéndolas como *P. gratus*. Estudios posteriores con aloenzimas (Janecek, 1990) han corroborado esta separación.

La distribución geográfica de *P. gratus* (Figura 1) es desde el suroeste de Nuevo México en los Estados Unidos, del sur desde el oeste de Chihuahua y sureste de Coahuila hasta el interior de México, hasta el centro de Oaxaca (Musser y Carleton, 1993). *P. gratus* es morfológicamente similar a *P. truei*, difiriendo de este en que las orejas son más pequeñas, la cola es decididamente más larga y con más pelo y de color más oscuro y el cráneo es más corto, con la porción rostral más larga (Osgood, 1909). Las medidas somáticas externas de 10 topotipos adultos son las siguientes: la longitud total fluctúa entre los 191 y los 225 mm; la longitud de la cola va de 103 a 125 mm; la longitud de la pata trasera entre 22 y 24 mm y la oreja medida en seco va de 17.5 a 20.2 mm. Esta especie se encuentra con cierta frecuencia en terrenos rocosos entre coníferas, especialmente en regiones áridas o semiáridas, sólo ocasionalmente se le encuentra en elevaciones altas.

Independientemente del desarrollo teórico y práctico de la morfología funcional y de los estudios y teorías sobre la importancia de la variación, los estudios de ecología de poblaciones y de dieta señalan claramente que al menos en algunas especies, tales como *Peromyscus maniculatus*, existe una separación real de nicho tanto entre juveniles y adultos como de hembras y machos (Smartt y Lemen, 1980; Van

Horne, 1982; Bowers y Smith, 1979). Por ejemplo, para ésta misma especie se ha observado que los juveniles consumen proporcionalmente menores cantidades de insectos de cuerpo duro y, en contraste con los adultos, consumen más inflorescencias (Van Horne, 1982). Para esta misma especie, Bowers y Smith (1979) encontraron que las hembras regularmente se ocupan en microhábitats más húmedos y favorables que los machos.

Por lo tanto, en el caso de *Peromyscus gratus* se espera encontrar variación estadísticamente significativa entre clases de edad y sexos en variables de importancia funcional como resultado de adaptaciones a las características particulares de los nichos diferenciales que individuos de distinta edad, así como machos y hembras están explotando.

OBJETIVO

Describir la variación craneométrica intrapoblacional debida al sexo, a la edad e individual en una muestra de *Peromyscus gratus*, con una perspectiva funcional.

MATERIALES Y METODOS

El estudio se realizó con 249 cráneos de *Peromyscus gratus* preparados en forma convencional para museo y albergados en colecciones mexicanas. Los ejemplares provienen de la zona sur de la ciudad de México (área comprendida en las inmediaciones de Ciudad Universitaria, Delegación Tlalpan, D. F.). Todas las medidas fueron consignadas en milímetros, se tomaron con un vernier digital con una precisión de 0.01 mm, midiendo consistentemente el lado derecho de cráneo y mandíbula con el fin de evitar efectos de asimetría (Owen y McBee, 1990; Van Valen, 1962). Las medidas somáticas externas (longitudes total, de la cola, de la pata y de la oreja) no fueron consideradas por las limitaciones metodológicas que su uso implica (Santos M., 1994).

Medidas a Analizar

Se seleccionaron 27 medidas craneales para el análisis con base en: a) trabajos de variación intrapoblacional con orientación taxonómica; b) propuestas por el autor y c) estudios de morfología funcional, básicamente los de Radinsky (1981a, 1981b, 1985a, 1985b). Se analizaron un total de 27 medidas craneales y mandibulares. A continuación se describen dichas medidas, mostrándose las abreviaturas (primer paréntesis) con las que se les menciona en el resto del texto y figuras. El segundo paréntesis indica los puntos de referencia con que se les puede identificar en la Figura 2.

1. Anchura de la cuenca ocular (*ANCUOC*). Anchura máxima del arco cigomático derecho (A-B).
2. Longitud de la cuenca ocular (*LOCUOC*). Longitud máxima del arco cigomático derecho (C-D).
3. Anchura del occipital (*ANOC*). Anchura máxima del hueso occipital, medida en forma perpendicular al eje mayor de simetría del cráneo (E-F).
4. Longitud del occipital (*LOOC*). Longitud máxima del hueso occipital, medida en forma paralela al eje mayor de simetría del cráneo (G-H).
5. Longitud del parietal (*LOPARI*). Longitud máxima del hueso parietal medida en forma paralela al eje mayor de simetría del cráneo (H-I).
6. Anchura del parietal (*ANPARI*). Anchura máxima del hueso parietal medida en forma perpendicular al eje mayor de simetría del cráneo (J-K).
7. Longitud del frontal (*LOFR*). Longitud máxima del hueso frontal, medida en forma paralela al eje mayor de simetría del cráneo (I-L).
8. Anchura del frontal (*ANFR*). Anchura mínima del hueso frontal, medida en forma perpendicular al eje mayor de simetría del cráneo (B-M).
9. Longitud de la hilera maxilar de dientes (*LHMD*). Distancia entre la superficie anterior del primer molar superior y la superficie posterior del tercer molar superior, medida a la altura del alvéolo (N-O).
10. Anchura del M1 (*ANMO1*). Distancia entre la superficie lingual y la labial del primer

molar superior (P-Q).

11. Anchura del M3 (*ANMO3*). Distancia entre la superficie lingual y la labial del tercer molar superior (R-S).
12. Anchura entre los M1 (*ANEM1*). Distancia entre las superficies linguales de los primeros molares superiores (P-T).
13. Anchura entre los M3 (*ANEM3*). Distancia entre las superficies linguales de los terceros molares superiores (S-V).
14. Longitud del diastema (*LODI*). Distancia entre la superficie posterior de los incisivos superiores y la superficie anterior de los primeros molares superiores (V-W).
15. Longitud de la hilera mandibular de dientes (*LHMDD*). Distancia entre la superficie anterior del primer molar inferior y la superficie posterior del tercer molar inferior, medida a la altura del alvéolo (X-Y).
16. Longitud máxima del dentario (*LODEN*). Distancia entre la superficie anterior del incisivo inferior y la altura máxima del proceso coronoide (Z-A').
17. Altura del dentario (*ALDEN*). Distancia paralela entre la superficie ventral y la altura máxima del proceso coronoide (Z-B').
18. Anchura del dentario (*ANDEN*). Anchura máxima del dentario medida a la altura del primer molar inferior (Q'-R').
19. Longitud de la bula auditiva (*LOBU*). Distancia entre los extremos más anterior y posterior de la bula auditiva, medida en forma paralela al eje mayor de simetría de la bula auditiva (C'-D').
20. Anchura de la bula auditiva (*ANBU*). Distancia máxima perpendicular al eje de simetría de la bula auditiva (E'-F').
21. Altura de la bula auditiva (*ALBU*). Distancia entre la región más ventral de la bula auditiva y su inserción con la base del cráneo (G'-H').
22. Longitud del rostro (*LORO*). Distancia entre el punto de unión más anterior de los huesos nasales y la muesca cigomática (L'-M').
23. Anchura del rostro (*ANRO*). Anchura anterior máxima de los huesos nasales (J'-K').
24. Altura del rostro (*ALRO*). Distancia entre la base de la superficie anterior del incisivo superior y la superficie rostral a la altura en que ésta se torna recta (V-I').

25. Longitud máxima del cráneo (*LOCR*). Distancia entre el extremo anterior de los nasales y la parte más posterior del cráneo por arriba del forámen magnum (*L'-N'*).
26. Anchura cigomática (*ANCI*). Distancia máxima a través de los arcos cigomáticos paralela al eje mayor de simetría del cráneo (*A-O'*).
27. Altura del cráneo (*ALCR*). Distancia entre dos líneas paralelas, una a través de la parte más ventral de las bulas auditivas y la parte superior del cráneo (*G'-P'*).

Con estas medidas se calcularon siete componentes craneales funcionales (Figura 3), los cuales corresponden a cinco regiones craneales: cerebral, masticatoria, auditiva, olfativa y ocular (Cheverud, 1982). Con excepción de la región masticatoria, la cual consta de tres componentes, incluyendo el dentario (*LODEN*), todas las regiones estuvieron representadas por un solo componente, dentro de este conjunto se incluyó a la longitud del dentario (*LODEN*). Los componentes marcados con el superíndice *a* fueron tomados de Radinsky (1981^a) y aquellos con la letra *b* son los propuestos por el autor.

Región Ocular

- Área ocular^a (*AROC*).

Se consideró a la cuenca ocular como una elipse en dos dimensiones, en la que *LOCUOC* representa el eje mayor y *ANCUOC* el eje menor, por lo que su área se estimó como

$$AROC = \pi [(ANCUOC/2 \times LOCUOC/2)]$$

Región Cerebral

- Volumen de la caja craneal^b (*VOCACR*).

Se consideró a la caja craneal como un paralelepípedo rectángulo de longitud (*LOOC+LOPARI+1/2LOFR*), altura (*ALCR-LOBU*) y anchura *ANOC*, por lo que el volumen se calculó como

$$VOCACR = [(ALCR-LOBU) \times (ANOC) \times (LOOC+LOPARI+1/2LOFR)]$$

Región Masticatoria

- Área masticatoria^a (*AMAS*).

Para calcular la superficie oclusal de la hilera maxilar de dientes se consideró a esta como un trapecio de altura *LHMD* y lados paralelos *ANMO1* y *ANMO3*:

$$AMAS = 1/2 LHMD \times (ANMO1 + ANMO3)$$

- Area de almacenamiento del bolo^b(AALBO).
Se consideró como el área de un trapecio comprendido entre las hileras maxilares de dientes, con altura LHMD y lados paralelos ANEM1 y ANEM3;

$$AALBO = 1/2(LHMD) \times (ANEM1 + ANEM3)$$

- Longitud Máxima del dentario (LODEN).
Se consideró de la misma forma como se definió en la descripción de las medidas a analizar en la sección anterior.

Región Auditiva

- Volumen de la bula auditiva^a (VOBUL).
La bula auditiva se consideró como un elipsoide con ejes LOBU, ANBU y ALBU, cuyo volumen es igual a

$$VOBUL = 4/3\pi[(LOBU/2) \times (ANBU/2) \times (ALBU/2)]$$

Región Olfativa

- Volumen Rostral^b(VOROS).
El rostro fue considerado como un paralelepipedo cuadrado, con longitud LORO, anchura ANRO y altura ALRO, con volumen

$$VOROS = (LORO) \times (ANRO) \times (ALRO)$$

Con el fin de expresar los valores de los componentes craneales funcionales en unidades lineales, todos los estimadores de volúmenes (VOCACR, VOBUL y VOROS) fueron transformados a raíces cúbicas y los estimadores de áreas (AAROC, AMAS y AALBO) a raíces cuadradas.

Categorías de Edad

Los ejemplares fueron asignados a una de las cinco categorías de edad propuestas por Hoffmeister (1951) para *Peromyscus truei*, las cuales se basan en el grado de desgaste de las cúspides dentales de los molares superiores:

Edad 1. Incluye aquellos individuos en los cuales el M3 aún está dentro del alvéolo ó recientemente ha brotado y no muestra desgaste.

Edad 2. Incluye a los individuos en los que el M3 esta desgastado, excepto en las cúspides labiales y el ángulo reentrante completo es evidente. Los M1 y M2 muestran poco ó ningún desgaste.

Edad 3. Incluye a los individuos en los que el M3 está desgastado, pero las cúspides linguales del M1 y M2 muestran poco desgaste y las cúspides labiales no están desgastadas, tres ángulos reentrantes completos son evidentes en el M1 y M2 y el ángulo reentrante en el M3 se observa incompleto.

Edad 4. Incluye a los individuos en los que las cúspides linguales están desgastadas y las labiales muestran desgaste considerable, en el M2 sólo son evidentes dos ángulos reentrantes, el tercer ángulo reentrante se ve incompleto o totalmente desgastado; dos o tres ángulos reentrantes completos son evidentes en el M1.

Edad 5. Individuos en los que las cúspides están lisas por el desgaste y dos de los tres ángulos reentrantes en el M1 y M2 se observan incompletos ó, incluso, ya no se observan.

Análisis Estadístico de Datos

Todas las pruebas estadísticas fueron realizadas con las distintas rutinas del paquete computacional Statistical Analysis System (SAS; SAS Institute Inc., 1988). Con el fin de contrastar los resultados obtenidos con los componentes craneales funcionales y los obtenidos con la metodología tradicional (*i. e.*, análisis de variables "crudas"), éstas últimas fueron sujetas a las mismas técnicas de análisis estadístico.

1) Análisis Exploratorio

Una vez creada la base de datos, cada variable fue sujeta a un análisis exploratorio, empleando diagramas de tallo y hoja, diagramas de caja con bigotes y gráficas de distribución normal (Tuckey, 1977; PROC UNIVARIATE) para identificar y, en su caso, eliminar o corregir observaciones atípicas o errores de medición y/o captura. Asimismo, se analizaron histogramas de frecuencias y gráficas bivariadas para estudiar el tipo de distribución de cada variable para aplicar las transformaciones requeridas (logaritmos, raíz cuadrada, etc.) y convertir estas distribuciones a una de tipo normal, requerida en las pruebas paramétricas (análisis de varianza univariado y multivariado, prueba *t-student* y técnicas multivariadas como el análisis de

componentes principales).

2) Pruebas de Hipótesis

A) Análisis del Dimorfismo Sexual Secundario

Para cada una de las cinco edades, se analizó la presencia/ausencia de dimorfismo sexual secundario para cada uno de los componentes craneales funcionales por medio de pruebas *t-student* (PROC TTEST), que se usó para ver en donde se daba la segregación, con el objeto de definir en que región o componente particular existe diferenciación entre sexos y cual es la tendencia de éstos a lo largo de la ontogenia. Asimismo se realizó un análisis global por medio de un análisis múltiple de varianza (PROC GLM).

B) Variación Ontogenética

Debido a que el análisis de variación sexual secundaria en términos generales no demostró la presencia de dimorfismo sexual secundario estadísticamente significativo (ver sección de resultados), el análisis de variación ontogenética se realizó considerando juntos a machos y hembras en cada edad. Se aplicaron análisis de varianza univariados y multivariados. En el caso del primero, se empleó la prueba de Duncan (Day y Quinn, 1989; PROC GLM) para definir los grupos de mínima significancia entre edades.

C) Variación Individual

Esta fuente de variación fue analizada a partir de la comparación de los coeficientes de variación entre los grupos resultantes de los estudios de variación sexual secundaria y ontogenética. Se empleó la prueba no-paramétrica de Wilcoxon (PROC NPAR1WAY) con el objetivo de verificar si la variabilidad entre estos grupos es estadísticamente significativa. En todas las pruebas se consideraron niveles de significancia $p \leq 0.05$ como estadísticamente significativos.

D) Análisis de Patrones de Diferenciación

Recientemente Willig y Hollander (1995) propusieron una técnica para evaluar la importancia de caracteres en la diferenciación de grupos. Aunque la desarrollaron para el análisis de variación sexual secundaria, aclaran que es posible generalizarla a casos con más de dos grupos. La determinación de la importancia de una variable determinada en la diferenciación entre n grupos se estima con el índice de importancia I , a través de la fórmula:

$$I = \sum_{j=1}^{n-1} r_{ij}^2$$

Donde j es la proporción de variación entre grupos explicada por la función discriminante j (PROC DISCRIM) y r_{ij}^2 es el cuadrado del coeficiente de correlación entre la variable original i (componentes funcionales o variables tradicionales) y la función discriminante j (PROC CORR).

En el análisis de funciones discriminantes los coeficientes de cada variable son una medida de la importancia de cada variable en la discriminación de cada grupo, pero algunas variables que son importantes en la diferenciación de grupos pueden presentar coeficientes de magnitud pequeña si tienen comunalidad alta con otras variables (*i. e.*, la cantidad de varianza de una variable original que es compartida con otras variables incluidas en el análisis), pero poder discriminatorio particular pequeño. Como consecuencia, variables que difieren significativamente entre grupos (*e. g.*, sexos, edades, poblaciones, etc.) pueden no tener coeficientes altos en análisis discriminantes e incluso pueden no aparecer en las ecuaciones finales basadas en algoritmos paso a paso, hacia atrás o hacia adelante.

El método propuesto por Willig y Hollander (1995) compensa este problema al estimar el poder de una variable para discriminar entre grupos empleando la magnitud del cuadrado del coeficiente de correlación entre la variable y la función discriminante. La última cuantifica la importancia de la variable para distinguir entre grupos y

establecer la proporción de variación en los coeficientes de la función discriminante que es explicada por variación en el carácter morfométrico original. Los valores de los índices de importancia se muestran representados en histogramas de frecuencias para la comparación visual directa de la importancia de cada variable entre los grupos a analizar.

RESULTADOS

A) Variación Sexual Secundaria

Componentes Craneales Funcionales

Dados los tamaños muestrales pequeños de las edades 1 y 5 (Cuadro 1), la presencia de dimorfismo sexual secundario en componentes craneales funcionales se examinó con la prueba no paramétrica de Wilcoxon para estas dos edades. De los siete componentes craneales funcionales estudiados, sólo se encontraron diferencias estadísticamente significativas en tres (VOBUL, edad 2 y AALBO para las edades 4 y 5). En todos los casos, las hembras presentaron valores promedio más altos que los machos. Dados estos resultados, en los estudios posteriores se consideró que esta fuente de variación es mínima, por lo que se incluyó a machos y hembras como una sólo edad en el estudio de variación ontogenética.

Variables Tradicionales.

En la edad 1 (Cuadro 2) se observaron diferencias estadísticamente significativas en ANCUOC, LODI y ALDEN. En la edad 2 únicamente en ALBU las diferencias fueron significativas, ninguna variable difirió en la edad 3. LOMACUOC difirió en la edad 4 y para la edad 5 LODEN, ALDEN y ANDEN. En todos los casos las hembras mostraron consistentemente valores promedio más altos que los machos.

B) Variación ontogenética

Componentes Craneales Funcionales

establecer la proporción de variación en los coeficientes de la función discriminante que es explicada por variación en el carácter morfométrico original. Los valores de los índices de importancia se muestran representados en histogramas de frecuencias para la comparación visual directa de la importancia de cada variable entre los grupos a analizar.

RESULTADOS

A) Variación Sexual Secundaria

Componentes Craneales Funcionales

Dados los tamaños muestrales pequeños de las edades 1 y 5 (Cuadro 1), la presencia de dimorfismo sexual secundario en componentes craneales funcionales se examinó con la prueba no paramétrica de Wilcoxon para estas dos edades. De los siete componentes craneales funcionales estudiados, sólo se encontraron diferencias estadísticamente significativas en tres (VOBUL, edad 2 y AALBO para las edades 4 y 5). En todos los casos, las hembras presentaron valores promedio más altos que los machos. Dados estos resultados, en los estudios posteriores se consideró que esta fuente de variación es mínima, por lo que se incluyó a machos y hembras como una sólo edad en el estudio de variación ontogenética.

Variables Tradicionales.

En la edad 1 (Cuadro 2) se observaron diferencias estadísticamente significativas en ANCUOC, LODI y ALDEN. En la edad 2 únicamente en ALBU las diferencias fueron significativas, ninguna variable difirió en la edad 3. LOMACUOC difirió en la edad 4 y para la edad 5 LODEN, ALDEN y ANDEN. En todos los casos las hembras mostraron consistentemente valores promedio más altos que los machos.

B) Variación ontogenética

Componentes Craneales Funcionales

De los siete componentes craneales funcionales, se encontraron diferencias significativas en seis: LODEN, AROC, AMAS, AALBO, VOBUL y VOROS (Cuadro 3). El crecimiento de los individuos es un continuo en todas las variables después de la edad 1, la cual se observa como un subgrupo distinto del resto en LODEN, AMAS, VOBUL y VOROS. En AALBO se distinguen tres grupos: la edad 1, las edades 2 y 3 y el último conformado por 4 y 5.

Se observa que la edad 1 es la más divergente, ya que al efectuar contrastes con todas las combinaciones posibles de edades (PROC GLM, Cuadro 4), esta edad difiere significativamente en LODEN, AROC, AMAS, AALBO, VOBUL y VOROS.

Dados los resultados del estudio de variación ontogenética y sexual secundaria, y de un análisis múltiple de varianza (Lambda de Wilks=0.760, F=1.5791, gl=28, 560.28 P=0.0309), se aplicó el método propuesto por Willig y Hollander (1995) para calcular índices de importancia, considerando cinco grupos en el cálculo de funciones discriminantes, correspondientes a las edades.

Variables Tradicionales.

De las 27 variables analizadas, se encontró que en nueve (33.3%, LHMD, ANMO3, ANCOIN, LOOC, LOPARI, ANPARI, LOFR, ALBU, LHMDD y ALCR) no existen diferencias significativas entre los valores promedio de cada edad (Cuadro 5).

La edad más divergente fue la 1, presentando valores significativamente más pequeños que el resto en ocho variables (29.62 %; LOCR, ANMO1, LOBU, ANBU, LORO, ALRO, ALDEN y LODEN). En esta edad se observa como un subgrupo estadísticamente distinto al resto de edades. La segunda edad más divergente fue la 5, en cuatro variables (18.5 %; LODI, ANMO1, LOBU, y ALDEN) esta edad se observó como un subgrupo con valores promedio significativamente más altos que el resto de edades. Se observó un crecimiento continuo (*i. e.*, diferencias significativas entre las

edades de edad extremas, pero con las intermedias sobreponiéndose con ambas, de tal forma que no se aprecian grupos distintos) en las variables ANEM1, ANRO, ANEM3 y ANDEN.

En términos generales la edad 1 fue la más divergente, en las variables LOCR, ANMO1, LORO, ALRO y LODEN.

C) Variación individual

Componentes Craneales Funcionales

Se observó un patrón similar de los valores de los coeficientes de variación (Cuadro 6) para juveniles y adultos: el componente craneal funcional con valor más bajo fue LODEN (4.036 y 3.42, respectivamente), mientras que VOBUL y VOROS fueron los componentes con valores más altos (16.486 y 14.57 para juveniles y 11.728 y 12.237 para los adultos).

Al comparar los coeficientes entre juveniles y adultos por medio de la prueba no paramétrica de Wilcoxon no se encontraron diferencias significativas ($Z=0.255$; $P=0.798$), el promedio fue más alto para los ejemplares juveniles (9.997%) que para los adultos (9.103 %).

VARIABLES TRADICIONALES

Los valores más pequeño de coeficiente de variación (Cuadro 7). para los juveniles se observaron en ALCR y LHMDD (2.448 y 2.987, respectivamente), mientras que los más altos fueron LOOC, ANBU y ANRO (15.78, 13.924 y 13.721). En los adultos la menor variabilidad se observó en ALCR (2.654), y a continuación se observa un grupo de variables con valores ligeramente más grandes, entre las que se incluyen LOCR (3.216), LOMACUOC (3.292), ANCOIN (3.264), LODEN (3.42), LHMD (3.504) y LHMDD (3.76). El valor más alto se observó en LOOC (15.416)

Los juveniles presentan mayor variabilidad (promedio 6.774%) que los adultos (promedio 6.175%), aunque éstas diferencias no fueron significativas ($Z= 0.086500$, $P=0.9311$).

D) Patrones de Diferenciación

Componentes Craneales Funcionales

Dado que los coeficientes de variación (Cuadro 7) de los componentes craneales funcionales en general fueron altos, para el cálculo de los índices de importancia, éstos fueron transformados a logaritmos de base 10. En el análisis de funciones discriminantes requerido como paso preliminar para la obtención de índices de importancia, se encontró que la primera función discriminante explica el 81.81% de la variación total de la muestra, la segunda función el 12.36% y la tercera el 4.39%, por lo que con tres funciones discriminantes se explica casi el 100 % de variación en la muestra.

En el Cuadro 8 se muestran las correlaciones entre los logaritmos de los componentes craneales funcionales y cada una de las tres funciones discriminantes y en la Figura 4 se muestra el perfil de los índices de importancia arreglados de forma decreciente. Los componentes funcionales más importantes en la discriminación de las edades son LODEN y VOROS; por el contrario, el componente VOCACR muestra muy poco poder discriminatorio. Los restantes componentes (AROC, AMAS, AALBO y VOBUL) muestran valores intermedios y similares entre sí en la discriminación de las edades.

Variables Tradicionales

En contraste con los componentes craneales funcionales, el 100% de la varianza total de este grupo de variables es sintetizada en cuatro funciones discriminantes, las que explican el 56.5, 23.1, 12.7 y 7.6%, respectivamente del total (Cuadro 9).

Los índices de importancia (Cuadro 9, Figura 4) muestran que no se define con claridad un grupo de variables con valores más altos y distintivos del resto, por el contrario, se observa una disminución gradual en los valores. LOMACUOC, LOCR y ANBU presentan los valores más altos, a continuación se observa un segundo grupo de variables (LODI, ALDEN, LODEN, ANMO1 y LOBU) con valores ligeramente menores.

Estas ocho variables no pertenecen consistentemente a una región craneal particular: dos están asociadas a la bufa auditiva, dos a la mandíbula (ALDEN y LODEN), dos a la región maxilar (LODI y ANMO1), una a la ocular (LOMACUOC) y la otra (LOCR) puede considerarse como un estimador del tamaño craneal total.

DISCUSION

Variación Sexual Secundaria

No se observó un componente craneal funcional o un conjunto de variables tradicionales que consistentemente mostrara la presencia de dimorfismo sexual secundario significativo a través de las cinco edades consideradas. Sin embargo, se encontró en ambos conjuntos de variables que las hembras presentan valores promedio más grandes que los machos para todas las variables en que las diferencias fueron significativas. Este patrón fue observado consistentemente tanto con el análisis de variables tradicionales como con el de componentes craneales funcionales. Esta homogeneidad morfológica entre sexos puede bien ser una causa o una consecuencia del uso similar de algunos recursos por los miembros de ambos sexos. Estudios ecológicos como el de Van Horne (1982), demuestran que no existen diferencias entre los patrones alimentarios de machos y hembras de *Peromyscus maniculatus*. En general, el consumo de insectos, semillas, frutos e inflorescencias no presentó diferencias significativas.

Los índices de importancia (Cuadro 9, Figura 4) muestran que no se define con claridad un grupo de variables con valores más altos y distintivos del resto, por el contrario, se observa una disminución gradual en los valores. LOMACUOC, LOCR y ANBU presentan los valores más altos, a continuación se observa un segundo grupo de variables (LODI, ALDEN, LODEN, ANMO1 y LOBU) con valores ligeramente menores.

Estas ocho variables no pertenecen consistentemente a una región craneal particular: dos están asociadas a la bula auditiva, dos a la mandíbula (ALDEN y LODEN), dos a la región maxilar (LODI y ANMO1), una a la ocular (LOMACUOC) y la otra (LOCR) puede considerarse como un estimador del tamaño craneal total.

DISCUSION

Variación Sexual Secundaria

No se observó un componente craneal funcional o un conjunto de variables tradicionales que consistentemente mostrara la presencia de dimorfismo sexual secundario significativo a través de las cinco edades consideradas. Sin embargo, se encontró en ambos conjuntos de variables que las hembras presentan valores promedio más grandes que los machos para todas las variables en que las diferencias fueron significativas. Este patrón fue observado consistentemente tanto con el análisis de variables tradicionales como con el de componentes craneales funcionales. Esta homogeneidad morfológica entre sexos puede bien ser una causa o una consecuencia del uso similar de algunos recursos por los miembros de ambos sexos. Estudios ecológicos como el de Van Horne (1982), demuestran que no existen diferencias entre los patrones alimentarios de machos y hembras de *Peromyscus maniculatus*. En general, el consumo de insectos, semillas, frutos e inflorescencias no presentó diferencias significativas.

La ausencia de dimorfismo sexual secundario observada en *P. gratus*, sugiere que el sistema de apareamiento es la monogamia obligada (sistema tipo 11b *sensu* Eisenberg, 1981), la cual ocurre cuando la madre es ayudada en la crianza por el macho e incluso por las crías de mayor edad. Este sistema usualmente ocurre cuando la capacidad de carga dentro del ámbito hogareño del grupo no permite que más de una hembra a la vez este criando. Para corroborar esto se requiere realizar estudios *in situ* o en condiciones de laboratorio.

Variación Ontogenética

Del estudio de los componentes craneales funcionales se deduce que existe una clara diferenciación de la edad 1, ya que después de ésta el resto de las edades muestran un crecimiento continuo en el cual ya no es posible distinguir grupos, debido a que aún cuando las edades extremas difieren entre sí (e. g., edades 4-5 y 2-3 en LODEN), las intermedias (edades 4 y 3) fungen como vínculo entre ambos extremos.

A diferencia de la variación sexual secundaria, la literatura sobre aspectos de ecología es más abundante en estudios de uso diferencial de recursos entre individuos de distintas edades. Alvarez y Mayo-A. (1993) no encontraron diferencias significativas en proporciones de distintos elementos alimenticios entre juveniles y adultos del ratón de los volcanes (*Neotomodon alstoni*), pero observaron que los juveniles consumen menor proporción de semillas y mayor cantidad de hojas y tallos, en comparación con los adultos.

En forma similar, Van Horne (1982) encontró para *Peromyscus maniculatus* que los ejemplares juveniles tienen una dieta distinta a la de los adultos. Esta observación es coherente con los resultados obtenidos en este estudio, donde craneométricamente también se pueden distinguir dos grupos: a los juveniles (edad 1) y adultos (edades 2, 3, 4 y 5). Este patrón es reconocible con los dos conjuntos de variables analizados en este estudio, pero es particularmente claro con el uso de componentes craneales

funcionales.

Al comparar las proporciones consumidas de distintas fuentes alimentarias, Van Horne (1982) encontró que los juveniles consumen proporcionalmente menores cantidades de insectos de cuerpo duro y, por el contrario, consumen más inflorescencias que los adultos. Entre las posibles explicaciones para esta observación, menciona distintos patrones de forrajeo, reducida efectividad de los juveniles para atrapar y manipular insectos de cuerpo duro y movimientos rápidos y requerimientos proteínicos distintos a los de los adultos.

Una explicación alternativa basada en los resultados de este estudio, es que la eficacia mecánica de los juveniles para consumir a estos organismos sea menor en función de tener un dentario más corto, lo que en consecuencia, disminuye la potencia de la mordida. En contraste, las inflorescencias son tejidos blandos fácilmente macerables y proporcionalmente más consumidos por los juveniles.

Parece ser que este patrón no es exclusivo de los mamíferos, Wainwright (1988) encontró un patrón similar al estudiar la dieta en distintos estados ontogenéticos de tres especies de peces de la familia Labridae, en donde los individuos más jóvenes consumían proporcionalmente mayor cantidad de poliquetos que de cangrejos y conforme se alcanzaba el estado adulto, se incrementaba la proporción consumida de presas de cuerpo duro.

Es probable que estos cambios en la longitud y, probablemente también en la forma del dentario, sean una estrategia para disminuir la competencia tanto interespecífica como intraespecífica, tal como lo menciona Carraway (1996), quien documentó un incremento en la eficiencia del aparato masticatorio con la edad en la musaraña *Sorex trowbridgii*. Este autor afirma que si la potencia de mordida no se incrementa con la edad y si los animales adultos cambian su dieta hacia elementos más suaves al desgastarse sus dientes, puede

haber un incremento de la sobreposición entre los nichos tróficos de adultos de musarañas de especies con potencia de mordida relativamente baja y el de individuos jóvenes de especies con potencia relativamente grande. Los miembros viejos de especies con fuerza de mordida relativamente baja podrían estar en desventaja si fueran forzados a utilizar elementos suaves usualmente consumidos por las clases juveniles, siempre más numerosas, de especies sintópicas.

Es probable que el alto poder discriminatorio observado en VOROS, esté directamente relacionado no sólo con el consumo de alimentos, sino con las interacciones sociales de los individuos, ya que en varios grupos de mamíferos se ha demostrado que la comunicación olfativa es muy importante como medio de reconocimiento y de interacción social. En varias especies de roedores del género *Microtus* se ha observado que existe comunicación por medio de olores y muchas especies de este y otros géneros poseen glándulas sebáceas modificadas y alargadas en la porción posterolateral del cuerpo, las cuales son utilizadas para producir marcas odoríferas (Wolff, 1985). En *Microtus xanthognathus*, por ejemplo, las marcas odoríferas son usadas aparentemente para el reconocimiento individual, para indicar condición reproductiva y para marcar límites territoriales (Wolff y Johnson, 1979).

Variación Individual

En general se observó que los coeficientes de variación fueron más altos en los componentes craneales funcionales que en las variables tradicionales. Soulé (1982) propone el término de variación alométrica, y lo define como aquellas tendencias en variación atribuibles a cambios en el número de componentes. En términos generales, este concepto indica que la variabilidad de una estructura será proporcional al número de componentes o partes que la integran. Este hecho parece explicar los resultados obtenidos. El coeficiente de variación menor se observó en LODEN, el cual es obtenido como una sola variable, en contraste con los componentes que estiman volúmenes (e. g., VOCACR o VOBUL), los cuales se obtuvieron con la combinación de

cuando menos tres variables lineales (Figura 2). Aún cuando las unidades de los componentes craneales funcionales fueron linearizadas, son más variables.

Los resultados de este estudio no demuestran diferencias morfométricas significativas en los coeficientes de variación de los dos grupos de edad definidos (juveniles vs. adultos). En contraste, algunos estudios ecológicos si han detectado diferencias en la variabilidad dentro de las poblaciones.

Etheredge *et al.* (1989) estudiaron la selección de microhabitat en *Peromyscus pectoralis* en Texas y encontraron que la amplitud de nicho de los juveniles (se reconocieron tres edades: juveniles, subadultos y adultos) es mayor que la de los adultos y mencionan que los primeros usan hábitats que pueden considerarse como marginales. Lightbody y Millar (1983) encontraron que para *Peromyscus maniculatus* de distintas localidades, las hembras consistentemente presentan mayor variabilidad que los machos y proponen que este dimorfismo esta relacionado con diferencias en el uso del hábitat. Consideran que los machos vagan por territorios grandes por lo que la selección puede actuar para producir un tamaño óptimo que les permite explotar todos los microhábitats, por lo que tienen poca variabilidad morfológica, es decir, un fenotipo generalista. En contraste, las hembras son sedentarias y deben estar bien adaptadas a un microhabitat particular para tener una reproducción exitosa, pueden reducir la competencia intrasexual por los mejores hábitats si no todos los individuos requieren el mismo microhabitat, lo cual puede provocar altos niveles de variación morfológica o un arreglo de fenotipos especialistas.

Existe la posibilidad de que haya diferenciación morfológica en elementos del esqueleto postcraneal, los cuales no fueron evaluados en este estudio, pero que se han documentado para otras especies. Por ejemplo, Sobocinska-Janaszek (1976) encontró que en *Lepus europaeus* el dimorfismo sexual secundario se expresa claramente sólo en la estructura de la pelvis, tanto en el tamaño de la cavidad de ésta

como en la disposición de sus elementos. Para el ratón *Pitymys duodecimocostatus*, Herrera y Soriquer (1974) encontraron también diferencias en la estructura de la pelvis. La posibilidad de que exista diferenciación en estructuras poscraneales entre los estratos de la población analizada de *Peromyscus gratus* deberá ser verificada con estudios morfométricos en los que se analicen estos elementos.

Una posible explicación del hecho de no observarse diferencias morfológicas funcionales puede ser el uso de los mismos recursos pero en sitios diferentes por los subgrupos de una población. Esta hipótesis deberá ser corroborada con estudios en campo.

Una fuente adicional de variación en la población puede deberse a patrones demográficos; por ejemplo, Taitt y Krebs (1985) efectuaron una revisión de los patrones de fluctuación en la densidad poblacional en especies del género *Microtus*. Encontraron que, con una excepción (*M. ochrogaster*, Gaines y Rose, 1976), para el resto de las especies que se han estudiado de este género, los individuos de poblaciones pico ó de máxima densidad presentaban mayor peso corporal que aquellos presentes cuando las densidades son bajas. Aunque este tipo de eventos no se han observado para especies de *Peromyscus*, muchas especies, sobre todo de taxa con distribución tropical, han sido poco estudiadas.

Comparación entre Componentes Craneales Funcionales y Variables Tradicionales.

Es importante mencionar que a diferencia de los estudios con variables craneales tradicionales, los componentes craneales funcionales muestran correlaciones bajas (Cuadro 10). De 21 combinaciones posibles, 16 (76.19%) fueron significativas. Esta independencia de variables (24%) permite una discusión basada en factores separados y puntuales referentes a distintos aspectos de adaptación, competencia entre los subgrupos de la población estudiada, ó ambas.

En contraste, el número de correlaciones significativas entre variables craneales tradicionales es notablemente alto (Cuadro 11). De 351 combinaciones posibles, 320 (91.16%) resultaron ser significativas.

Finalmente, es necesario mencionar que aunque el uso de componentes craneales funcionales es una herramienta potencialmente útil, presenta algunos problemas técnicos. A continuación se mencionan algunos de los más relevantes.

Debido a las particularidades anatómicas craneales y a limitaciones técnicas, es necesario mencionar algunos problemas que deben ser considerados al interpretar y discutir los resultados obtenidos del análisis de los Componentes Craneales Funcionales. A continuación se mencionan los casos más sobresalientes en este estudio.

Región Ocular. *Area Ocular.* En los roedores miomorfos e histricomorfos no puede definirse la cuenca ocular como una unidad independiente, ya que se encuentra fusionada con la fosa masetérica. En contraste, en otros roedores como los sciurómorfos, aún se puede observar un proceso posorbital que delimita la cuenca ocular al menos parcialmente por lo que al cuantificar este componente se está sobrestimando la superficie real de esta unidad.

Región Olfativa. *Volumen Rostral.* Probablemente éste no sea el mejor estimador de la capacidad olfativa, ya que ésta puede estar mejor reflejada por el tamaño del bulbo olfativo. Sin embargo, dado que la capacidad de la fosa nasal alberga a los huesos turbinales y el epitelio que los recubre contiene a las células receptoras, se considera como un buen estimador de esta función.

Destaca el hecho de no observarse diferencias en el componente auditivo, éstas eran de esperarse debido a que el oído parece ser de gran importancia en la evasión

de ciertos depredadores como las lechuzas. Webster y Webster (1971) redujeron quirúrgicamente el volumen de la bula auditiva en ratas canguro (*Dipodomys merriami*), con lo que se incrementó en forma significativa la susceptibilidad a ser depredadas por una lechuza, en contraste con ejemplares a los cuales se les dejó ciegos y que a pesar de ello pudieron evadir al depredador en forma que no difería significativamente de ejemplares de control normales.

Estas observaciones fueron confirmadas por Lay (1974), quien encontró que para dos especies de jerbos (*Meriones libycus* y *M. crassus*), los juveniles son depredados en mayor cantidad por la lechuza *Athene brahma*, y sugieren que esta mayor susceptibilidad está directamente relacionada con el desarrollo del oído medio, ya que aunque tanto los componentes del oído como la porción del hueso petrosal que contiene el órgano de Corti se han osificado aproximadamente a los 10 días después del nacimiento, la bula auditiva no alcanza las proporciones de un adulto, sino hasta mucho después.

CONCLUSIONES

Aunque en términos generales los resultados del análisis de variables tradicionales mostraron concordancia con los de los componentes craneales funcionales (e. g., identificación de la mandíbula como elemento importante en la separación de edades, la ausencia de dimorfismo sexual secundario o la definición de dos grupos de edades), los patrones no fueron tan claros como en el caso de los componentes craneales funcionales.

Los resultados del uso de los índices de importancia de Willig y Hollander (1995), demostraron ser coherentes con los obtenidos por medio de análisis univariados, identificándose en ambos casos a LODEN y a VOROS como variables importantes en la discriminación de grupos. A diferencia de estudios en los que se emplean técnicas tradicionales como el análisis de componentes principales o el de funciones

discriminantes, se pudo observar armonía entre los resultados de pruebas uní y multivariadas con el empleo de esta técnica.

Finalmente, dados los resultados obtenidos en este estudio, se sugiere el empleo de componentes craneales funcionales y de índices de importancia para la realización de estudios de variación tanto intrapoblacional como geográfica, ya que estas variables cumplen con los objetivos de los estudios taxonómicos típicos (*i. e.*, diferenciación de grupos), a la vez que proporcionan una herramienta para ecólogos y biólogos evolutivos para estudiar los procesos de evolución y estructuración de las poblaciones.

LITERATURA CITADA

- Alvarez, T. y E. Mayo-A. 1993. Contribución al conocimiento de los hábitos del ratón de los volcanes, *Neotomodon alstoni* (Merriam, 1898). Acta Zoológica Mexicana (nueva serie) No. 59, 51 pp.
- Bowers, M. A. y H. D. Smith. 1979. Differential habitat utilization by sexes of the deer mouse, *Peromyscus maniculatus*. Ecology 60(5):869-875.
- Carleton, M. D. 1989. Systematics and evolution. Pp. 7-141 In: Advances in the study of *Peromyscus* (Rodentia) (G. L. Kirkland y J. N. Layne, eds.). Texas Tech University Press, Lubbock, vi+367 pp.
- Carraway, L. N. 1996. A search for age-related changes in bite force and diet in shrews. American Midland Naturalists 135:231-240.
- Cervantes, F. A., M. Martínez C. y Y. Hortelano M. 1993. Variación morfométrica intrapoblacional de *Peromyscus melanocarpus* (Rodentia: Muridae) de Oaxaca, México. Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoológica, 64(2):153-168.
- Cheverud, J. M. 1982. Phenotypic, genetic, and environmental morphological integration in the cranium. Evolution 36(3):499-516.
- Day, R. W. y G. P. Quinn. 1989. Comparisons of treatments after an analysis of variance in ecology. Ecological Monographs 59:433-463.
- Diersing, V. E. 1976. An analysis of *Peromyscus difficilis* from the Mexican-United States boundary area. Proceedings of the Biological Society of Washington 89(39):451-466.
- Emerson, S. B. y L. Radinsky. 1980. Functional analysis of sabertooth cranial morphology. Paleobiology 6(3):295-312.
- Eisenberg, J. F. 1981. The mammalian radiation. An analysis of trends in evolution, adaptation, and behavior. The University of Chicago Press. 610 p.
- Etheredge, D. R., M. D. Engstrom y R. C. Stone, Jr. 1989. Habitat discrimination between sympatric populations of *Peromyscus attwateri* and *Peromyscus pectoralis* in west-central Texas. Journal of Mammalogy 70(2):300-307.
- Freeman, P. W. 1981. Correspondence of food habits and morphology in insectivorous bats. Journal of Mammalogy 62(1):166-173.

- _____. 1984. Functional cranial analysis of large animalivorous bats (Microchiroptera). *Biological Journal of the Linnean Society* 21:387-408.
- _____. 1988. Frugivorous and animalivorous bats (Microchiroptera): Dental and cranial adaptations. *Biological Journal of the Linnean Society* 33:249-272.
- Gatz, A. J., Jr. 1979. Community organization in fishes as indicated by morphological features. *Ecology* 60(4):711-718.
- Gaines, M. S. y R. K. Rose. 1976. Population dynamics of *Microtus ochrogaster* in eastern Kansas. *Ecology* 57:1145-1161.
- Hall, R. A. 1981. The mammals of North America. John Wiley and Sons, New York, 2:601-1181+90.
- Herrera, M. C. y R. S. Soriguer. 1974. Morfología y dimorfismo sexual de la pelvis de *Pitymys duodecimcostatus*. *Doñana, Acta Vertebrata* 1:245-254.
- Hoffmeister, D. F. 1951. A taxonomic and evolutionary study of the pinion mouse, *Peromyscus truei*. *Illinois Biological Monographs* 21:1-104.
- Hoffmeister, D. F. y L. De la Torre. 1961. Geographic variation in the mouse *Peromyscus difficilis*. *Journal of Mammalogy* 42(1):1-13.
- Janecek, L. L. 1990. Genetic variation in the *Peromyscus truei* group (Rodentia: Cricetidae). *Journal of Mammalogy* 71:301-308.
- Lay, D. M. 1974. Differential predation on gerbils (*Meriones*) by the little owl, *Athene brahma*. *Journal of Mammalogy* 55:608-614.
- Levenson, H. 1990. Sexual size dimorphism in chipmunks. *Journal of Mammalogy* 71:161-170.
- Lightbody, J. P. y J. S. Millar. 1983. Morphological variation within populations of *Peromyscus maniculatus* from different geographic areas. *Canadian Journal of Zoology* 61:934-936
- Mayr, E. 1963. Animal species and evolution. Belknap Press, Cambridge, Massachusetts.
- Medellín, R. A. 1991. Ecomorfología del cráneo de cinco didélfidos: Tendencias, divergencias e implicaciones. *Anales del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología* 62(2):269-286.

- Modi, W. S. y M. R. Lee. 1984. Systematic implications of chromosomal banding analyses of populations of *Peromyscus truei* (Rodentia: Muridae). *Proceedings of the Biological Society of Washington* 97:716-723.
- Musser, G. G. y M. D. Carleton, 1993. Family Muridae. Pp. 501-755 *In: Mammal species of the world* (D. E. Wilson, and D. M. Reeder, edits.), 2a. edit. Smithsonian Institution Press and the American Society of Mammalogists, Washington. 1206 p.
- Osgood, W. A. 1909. Revision of the mice of the American genus *Peromyscus*. *North American Fauna* 28:1-285.
- Owen, R. D. y K. McBee. 1990. Analysis of asymmetry and morphometric variation in natural populations of chromosome-damaged mice. *Texas Journal of Science* 42:319-331.
- Radinsky, L. 1981a. Evolution of the skull shape in carnivores 1. Representative modern carnivores. *Biological Journal of the Linnean Society* 15:369-388.
- _____. 1981b. Evolution of the skull shape in carnivores 2. Additional modern carnivores. *Biological Journal of the Linnean Society* 16:337-357.
- _____. 1985a. Approaches in evolutionary morphology: A search for patterns. *Annual Review of Ecology and Systematics* 16:1-14.
- _____. 1985b. Patterns in the evolution of ungulate jaw shape. *American Zoologists* 25:303-314.
- Ralls, K. 1977. Sexual dimorphism in mammals: Avian models and unanswered questions. *The American Naturalist* 11:917-938.
- Santos M., J. A. 1994. Evaluación del uso de las medidas externas estándar en los análisis morfométricos de mamíferos. *Anales del Instituto de Biología, UNAM, Serie Zoológica* 65:275-285.
- Santos M., J. A. e Y. Hortelano. 1997. La variación en mamíferos: una revisión de los enfoques metodológicos actuales. *Acata Zoológica Mexicana (nueva serie)* 70:13-34.
- SAS Institute Inc. 1988. SAS user's guide: Statistics. SAS Institute Inc., Cary, North Carolina.
- Sicher, H. 1944. Masticatory apparatus in the giant panda and the bears. *Field Museum of Natural History (Zool. Ser.)* 29:61-73.

- Slatkin, M. 1984. Ecological causes of sexual dimorphism. *Evolution* 38:622-630.
- Smartt, R. A. y C. Lemen. 1980. Intrapopulation morphological variation as a predictor of feeding behavior in deer mice. *The American Naturalist* 116:891-894.
- Sobocinska-Janaszek, 1976. Sex dimorphism in certain bone elements of the European hare. *Acta Theriologica* 21:3-17.
- Soulé, M. A. 1982. Allometric variation. I. The theory and some consequences. *The American Naturalist* 120:751-764.
- Sugg, D. W. y M. L. Kennedy. 1990. Morphological variation in the Texas mouse, *Peromyscus attwateri*. *The Southwestern Naturalist* 35(2):163-172.
- Taitt, M. J. y C. J. Krebs. 1985. Population dynamics and cycles. Pp. 567-620 *In: Biology of New World Microtus* (R. H. Tamarin, edit.). Special Publications of The American Society of Mammalogists No. 8: XIII+893 p.
- Tuckey, J. W. 1977. Exploratory data analysis. Adisson Wesley Publ. Massachusetts.
- Van Horne, B. 1982. Niches of adult and juveniles deer mice (*Peromyscus maniculatus*) in seral stages of coniferous forest. *Ecology* 63(4):992-1003.
- Van Valen, L. 1962. A study of fluctuating asymmetry. *Evolution* 16:125-142.
- Wainwright, P. C. 1988. Morphology and ecology: functional basis of feeding constraints in Caribbean labrid fishes. *Ecology* 69(3):635-645.
- Webster, D. B. y M. Webster. 1971. Adaptive value of hearing and vision in kangaroo rat predator avoidance. *Brain, Behavior and Evolution* 4:310-322.
- Willig, M. R. y R. R. Hollander. 1995. Secondary sexual dimorphism and phylogenetic constraints in bats: a multivariate approach. *Journal of Mammalogy* 76:981-992.
- Wolff, J. O. 1985. Behavior. Pp. 340-372. *In: Biology of New World Microtus* (R. H. Tamarin, edit.) Special Publicationn No. 8., The American Society of Mammalogists, 893 pp.
- Wolff, J. O. y M. F. Johnson. 1979. Scent marking in taiga voles. *Journal of Mammalogy* 60:400-403.

Figura 1. Area de distribución geográfica de *Peromyscus gratus* (modificado de Carleton, 1989).

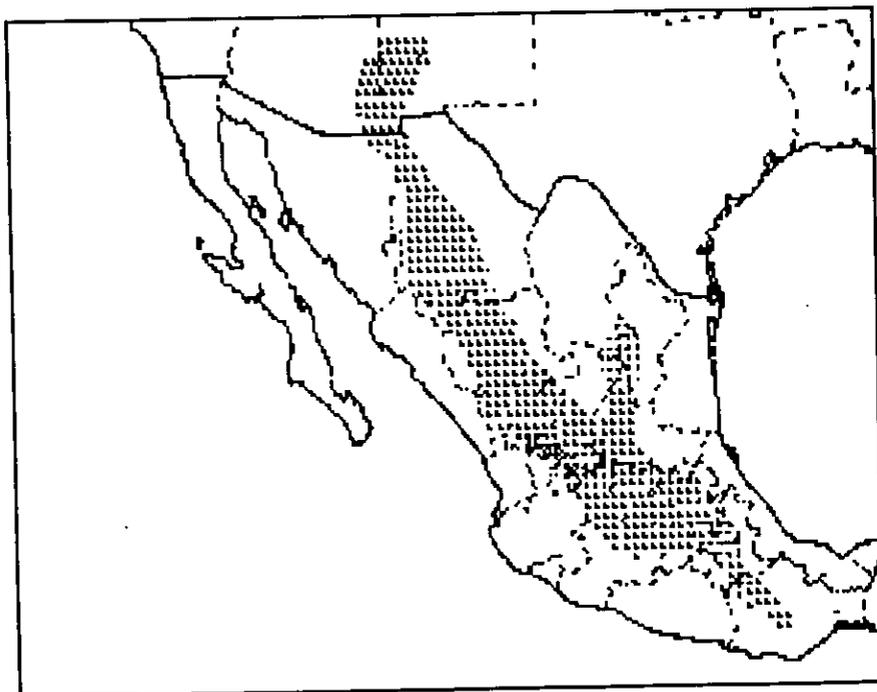


Figura 2. Ilustración de 27 medidas craneales y mandibulares estándar en *Peromyscus gratus* del Sur de la Ciudad de México.

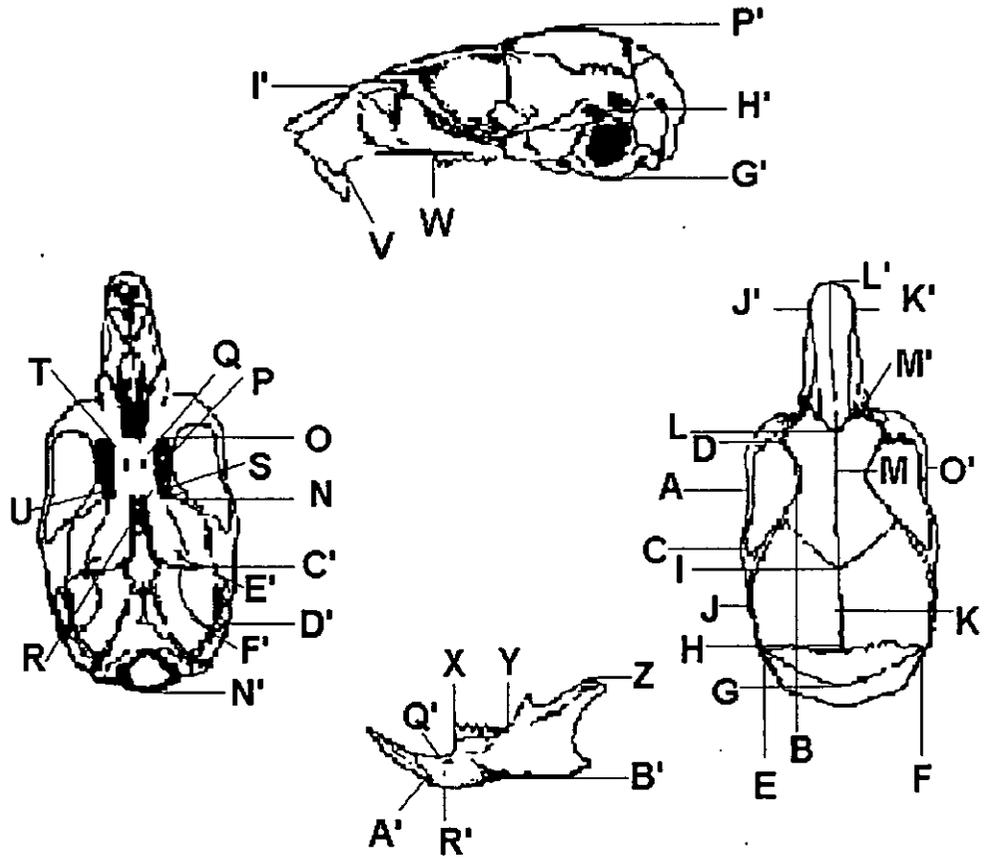


Figura 3. Siete componentes craneales funcionales en *Peromyscus gratus*: del Sur de la Ciudad de México AROC= área ocular; VOCACR= volumen de la caja craneal; AMAS=área-masticatoria; ALBO=área de almacenamiento del bolo; LODEN=longitud máxima del dentario; VOBUL= volumen de la bula auditiva; VOROS=volumen rostral.

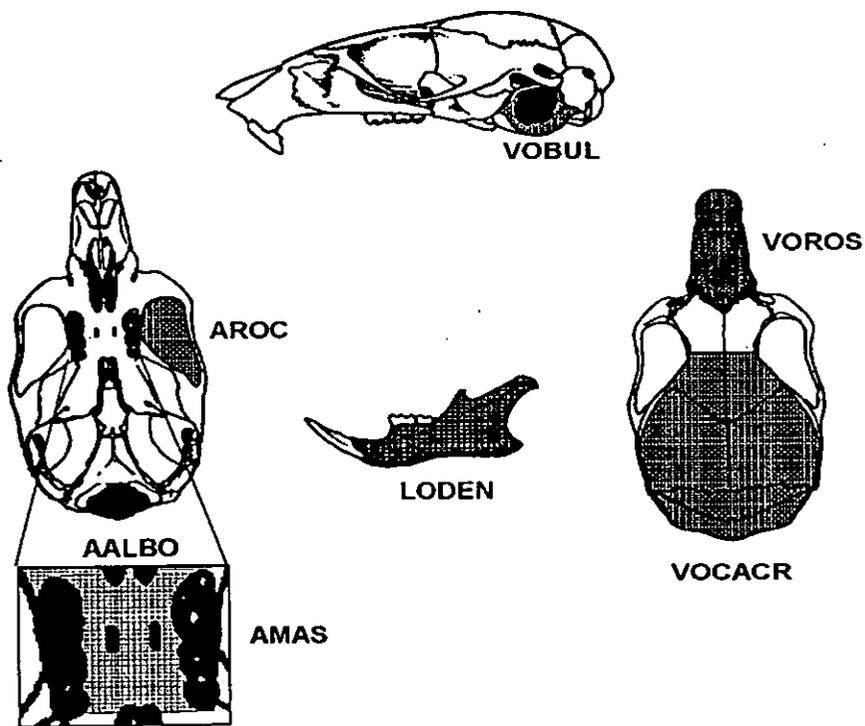


Figura 4. Índices de importancia para 27 variables craneales en *Peromyscus gratus* del Sur de la Ciudad de México ordenados en forma decreciente.

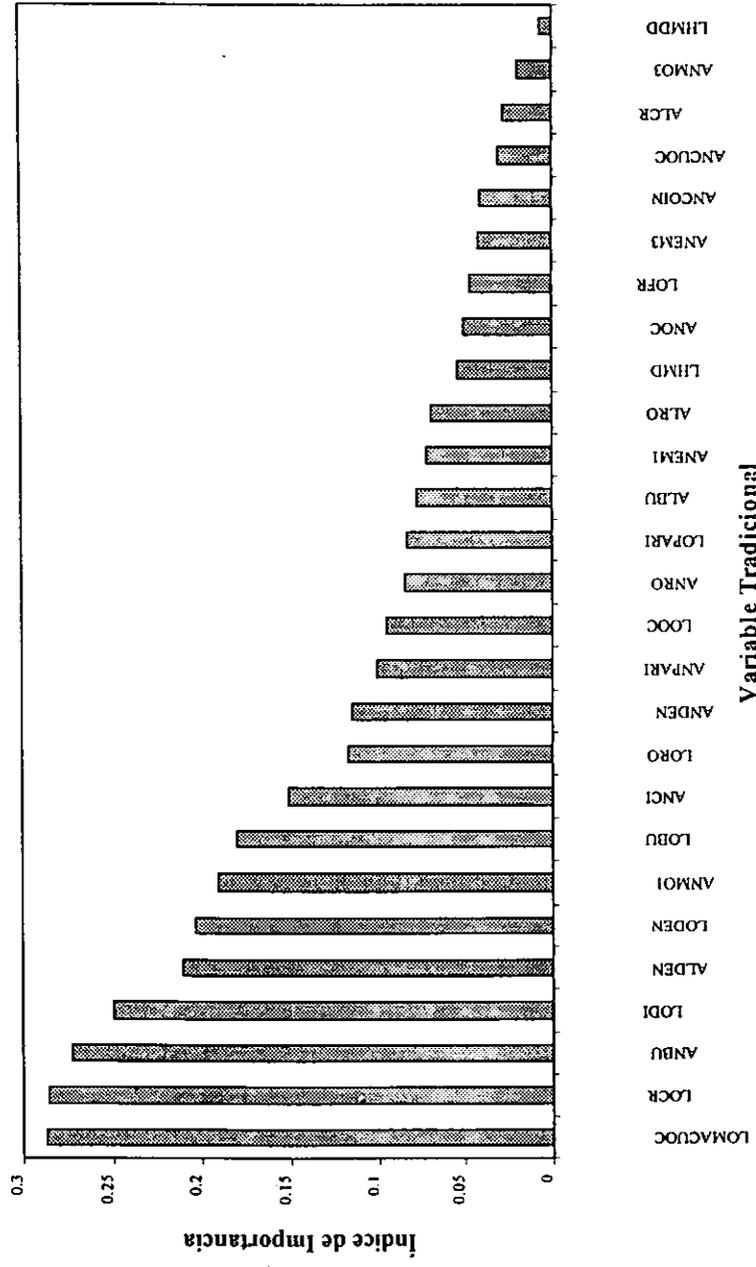


Figura 5. Índices de importancia para siete componentes craneales funcionales en *Peromyscus gratus* del Sur de la Ciudad de México ordenados en forma decreciente.



Cuadro 1. Comparación de valores promedio de siete componentes craneales funcionales entre sexos (1=hembras, 2=machos) por edad en *Peromyscus gratus*. En las edades 1 y 5 se empleó la prueba no paramétrica de Wilcoxon debido a los tamaños muestrales pequeños (N), para las otras edades se empleo la prueba *t-Student*. El asterisco indica diferencias estadísticamente significativas ($P \leq 0.05$).

Variable	Sexo	N	Z	P
EDAD 1				
LODEN	1	17	16.176	1.834 0.0666
	2	10	10.300	
AROC	1	10	10.900	1.8054 0.071
	2	7	6.285	
VOCACR	1	11	11.181	1.0321 0.302
	2	8	8.375	
AMAS	1	17	13.764	0.1757 0.8605
	2	10	14.400	
AALBO	1	17	15.000	0.8284 0.4074
	2	10	12.300	
VOBUL	1	15	12.466	0.4105 0.6748
	2	8	11.125	
VOROS	1	18	15.444	0.7911 0.4289
	2	10	12.800	
EDAD 2				
Variable	Sexo	N	t	P
LODEN	1	20	12.902	1.806 0.08
	2	19	12.644	
AROC	1	16	29.154	0.7099 0.4837
	2	14	28.636	
VOCACR	1	17	193.832	1.5902 0.1236
	2	13	208.871	
AMAS	1	20	2.158	1.4889 0.145
	2	19	2.068	
AALBO	1	20	6.100	0.3601 0.721
	2	19	6.053	
VOBUL	1	18	28.808	2.7318 0.0103*
	2	17	26.246	
VOROS	1	20	55.747	0.439 0.6633
	2	18	54.899	

Cuadro 1 (Continuación).

Variable	Sexo	N		t	P
EDAD 3					
LODEN	1	43	12.922	0.524	0.6017
	2	37	12.964		
AROC	1	37	29.187	1.2291	0.2246
	2	32	30.027		
VOCACR	1	40	200.59	0.1727	0.8634
	2	33	199.487		
AMAS	1	43	2.141	1.5049	0.1379
	2	37	2.074		
AALBO	1	42	6.16	1.3386	0.1847
	2	37	6.031		
VOBUL	1	42	27.778	0.6126	0.5421
	2	37	28.229		
VOROS	1	40	57.282	0.704	0.4838
	2	34	58.256		
EDAD 4					
LODEN	1	27	13.126	0.4625	0.6455
	2	33	13.066		
AROC	1	22	29.681	1.463	0.1512
	2	27	28.553		
VOCACR	1	27	200.911	0.5371	0.5935
	2	32	204.34		
AMAS	1	28	2.135	0.5086	0.6131
	2	33	2.155		
AALBO	1	27	6.39	2.2256	0.0301*
	2	33	6.174		
VOBUL	1	28	28.337	0.7252	0.472
	2	33	27.632		
VOROS	1	27	59.574	0.2405	0.811
	2	33	59.066		

Cuadro 1 (Continuación).

Variable	N		Z	P
	EDAD 5			
LODEN	1	17	24.941	1.76016 0.0784
	2	24	18.208	
AROC	1	12	16.833	0.6561 0.5117
	2	18	14.611	
VOCACR	1	15	17	0.2427 0.8082
	2	19	17.894	
AMAS	1	17	24.588	1.601 0.1094
	2	24	18.458	
AALBO	1	17	24.47	2.1383 0.0325*
	2	22	16.545	
VOBUL	1	15	19.733	0.3248 0.7453
	2	22	18.5	
VOROS	1	15	21.4	1.0981 0.2721
	2	22	17.363	

Cuadro 2. Comparación de valores promedio de 27 variables craneales tradicionales entre sexos por edad en *Peromyscus gratus*. En las edades 1 y 5 se empleó la prueba no paramétrica de Wilcoxon debido a los tamaños muestrales pequeños (N), para las otras edades se empleó la prueba *t-Student*. El asterisco indica diferencias estadísticamente significativas ($P \leq 0.05$).

Variable	SEXO	N	Media	Z	P
			EDAD 1		
LOCR	1	14	25.73	1.0104	0.3358
	2	8	25.238		
ANCI	1	10	12.843	0.1415	0.3017
	2	5	12.212		
LHMD	1	17	3.961	1.0054	0.3266
	2	10	4.012		
ANMO1	1	18	1.145	0.902	0.3755
	2	10	1.123		
ANMO3	1	17	0.875	0.0053	0.9958
	2	10	0.876		
ANEM1	1	17	2.868	1.1841	0.248
	2	10	2.789		
ANEM3	1	18	3.008	0.9812	0.337
	2	10	2.947		
ANCOIN	1	18	4.448	0.2683	0.7919
	2	10	4.465		
LOMACUOC	1	17	8.221	0.669	0.5139
	2	10	8.11		
ANCUOC	1	10	6.905	2.6098	0.0197*
	2	7	6.384		
LODI	1	18	6.346	2.1275	0.0456*
	2	10	6.115		
ANOC	1	12	9.428	0.472	0.6426
	2	8	9.53		
LOOC	1	12	3.06	1.763	0.0949
	2	8	2.731		
LOPARI	1	13	4.957	0.7358	0.4704
	2	10	5.131		
ANPARI	1	14	6.952	1.1179	0.2793
	2	10	7.258		
LOFR	1	17	8.385	1.1649	0.2595
	2	10	8.139		

Cuadro 2 (Continuación).

Variable	SEXO	N	Media	Z	P
LOBU	1	15	6.013	0.0973	0.9236
	2	8	6.0		
ANBU	1	15	4.755	0.4776	0.6379
	2	8	4.641		
ALBU	1	15	5.018	0.8773	0.3988
	2	8	5.115		
LORO	1	18	8.257	1.9059	0.0802
	2	10	7.82		
ANRO	1	18	4.261	0.5561	0.5911
	2	10	4.435		
ALRO	1	18	4.151	0.9567	0.3566
	2	10	4.054		
LODEN	1	17	12.471	1.8141	0.085
	2	10	12.129		
ALDEN	1	17	5.555	2.25	0.0342*
	2	10	5.264		
LHMDD	1	17	4.09	0.4891	0.6321
	2	8	4.116		
ANDEN	1	17	2.146	1.2799	0.214
	2	10	2.05		
ALCR	1	14	10.114	0.8218	0.4255
	2	8	10.021		
EDAD 2					
Variable	SEXO	N	Media	t	P
LOCR	1	19	26.364	0.1632	0.8713
	2	16	26.331		
ANCI	1	13	12.987	0.7491	0.4612
	2	16	12.743		
LHMD	1	20	4.057	0.9381	0.3552
	2	19	4.015		
ANMO1	1	20	1.209	1.6816	0.1014
	2	19	1.161		
ANMO3	1	20	0.917	0.9359	0.3555
	2	19	0.896		
ANEM1	1	20	2.951	0.2197	0.8273
	2	19	2.933		

Cuadro 2 (Continuación).

Variable	SEXO	N	Media	t	P
ANEM3	1	20	3.065	0.4987	0.6215
	2	19	3.095		
ANCOIN	1	20	4.45	1.138	0.2629
	2	19	4.494		
LOMACUOC	1	20	8.34	0.0633	0.9499
	2	19	8.345		
ANCUOC	1	16	6.963	0.8856	0.3835
	2	14	6.842		
LODI	1	20	6.477	0.3503	0.7281
	2	19	6.448		
ANOC	1	19	9.62	0.5717	0.5714
	2	16	9.757		
LOOC	1	20	2.977	0.7443	0.4617
	2	17	3.09		
LOPARI	1	20	5.137	1.0753	0.2892
	2	19	5.004		
ANPARI	1	20	7.265	0.532	0.598
	2	19	7.204		
LOFR	1	20	8.305	0.395	0.6957
	2	19	8.219		
LOBU	1	18	6.303	1.5846	0.1253
	2	17	6.175		
ANBU	1	18	5.043	1.3463	0.1876
	2	17	4.901		
ALBU	1	18	5.182	2.6051	0.0139*
	2	17	4.965		
LORO	1	20	8.481	0.2731	0.7864
	2	18	8.526		
ANRO	1	20	4.47	1.1838	0.2443
	2	19	4.385		
ALRO	1	20	4.403	0.562	0.5777
	2	19	4.374		
LODEN	1	20	12.902	1.806	0.08
	2	19	12.644		
ALDEN	1	19	5.83	1.6468	0.1083
	2	19	5.661		

Cuadro 2 (Continuación).

Variable	SEXO	N	Media	t	P
LHMDD	1	20	4.146	1.223	0.2291
	2	19	4.091		
ANDEN	1	20	2.168	0.2348	0.8158
	2	19	2.176		
ALCR	1	18	10.089	0.7006	0.4902
	2	15	10.174		
EDAD 3					
LOCR*	1	40	26.647	0.0349	0.9723
	2	34	26.641		
ANCI	1	30	12.965	0.4217	0.6749
	2	29	13.054		
LHMD	1	43	4.015	0.694	0.4903
	2	37	3.989		
ANMO1	1	43	1.201	0.5859	0.5596
	2	37	1.192		
ANMO3	1	43	0.93	1.646	0.1064
	2	37	0.884		
ANEM1	1	43	2.939	0.1836	0.8549
	2	37	2.95		
ANEM3	1	42	3.156	1.1001	0.2748
	2	37	3.094		
ANCOIN	1	42	4.442	0.7413	0.4609
	2	36	4.468		
LOMACUOC	1	43	8.491	1.2638	0.2108
	2	36	8.571		
ANCUOC	1	37	6.875	0.8521	0.3981
	2	32	6.99		
LODI	1	42	6.624	0.5734	0.568
	2	37	6.657		
ANOC	1	41	9.754	0.2899	0.7727
	2	34	9.712		
LOOC	1	42	2.872	0.1917	0.8485
	2	35	2.892		
LOPARI	1	42	5.177	0.9529	0.3439
	2	37	5.089		

Cuadro 2 (Continuación).

Variable	SEXO	N	Media	t	P
ANPARI	1	42	7.157	0.1501	0.8811
	2	37	7.148		
LOFR	1	43	8.433	0.3126	0.7558
	2	37	8.474		
LOBU	1	42	6.275	0.6799	0.4986
	2	37	6.311		
ANBU	1	43	4.933	1.2505	0.2159
	2	37	5.044		
ALBU	1	43	5.109	0.5108	0.6112
	2	37	5.075		
LORO	1	40	8.645	0.5941	0.5552
	2	34	8.556		
ANRO	1	43	4.459	1.0199	0.3137
	2	37	4.578		
ALRO	1	43	4.409	1.2128	0.229
	2	36	4.465		
LODEN	1	43	12.922	0.524	0.6017
	2	37	12.964		
ALDEN	1	42	5.82	0.8201	0.4152
	2	37	5.885		
LHMDD	1	43	4.102	1.0874	0.2813
	2	37	4.057		
ANDEN	1	43	2.216	1.1531	0.2524
	2	37	2.172		
ALCR	1	41	10.152	0.5993	0.5508
	2	35	10.116		
EDAD 4					
LOCR	1	27	26.853	0.2318	0.8175
	2	33	26.808		
ANCI	1	20	13.065	1.8233	0.0754
	2	24	12.603		
LHMD	1	28	4.055	0.5112	0.6112
	2	33	4.039		
ANMO1	1	28	1.2	0.558	0.5791
	2	33	1.21		

Cuadro 2 (Continuación).

Variable	SEXO	N	Media	t	P
ANMO3	1	28	0.904	1.1319	0.2624
	2	33	0.923		
ANEM1	1	28	3.078	1.4784	0.146
	2	33	2.991		
ANEM3	1	27	3.225	1.7582	0.084
	2	33	3.123		
ANCOIN	1	27	4.46	0.3717	0.7116
	2	33	4.475		
LOMACUOC	1	28	8.621	2.1611	0.035*
	2	32	8.458		
ANCUOC	1	22	6.934	0.9537	0.3457
	2	27	6.801		
LODI	1	28	6.722	0.9193	0.3618
	2	33	6.662		
ANOC	1	27	9.804	0.1315	0.8959
	2	33	9.828		
LOOC	1	28	2.895	0.6455	0.5213
	2	33	2.972		
LOPARI	1	27	5.094	0.289	0.7738
	2	32	5.057		
ANPARI	1	28	7.139	0.9793	0.3327
	2	33	7.251		
LOFR	1	27	8.293	1.0939	0.2787
	2	33	8.443		
LOBU	1	28	6.299	0.7605	0.4507
	2	33	6.354		
ANBU	1	28	5.05	1.7703	0.0849
	2	33	4.826		
ALBU	1	28	5.091	0.9798	0.3312
	2	33	5.153		
LORO	1	27	8.792	0.0894	0.9291
	2	33	8.805		
ANRO	1	28	4.581	0.8388	0.4053
	2	33	4.522		
ALRO	1	28	4.435	0.0086	0.9932
	2	33	4.434		

Cuadro 2 (Continuación).

Variable	SEXO	N	Media	t	P
LODEN	1	27	13.126	0.4625	0.6455
	2	33	13.066		
ALDEN	1	28	5.94	1.1334	0.2623
	2	33	5.85		
LHMDD	1	28	4.103	0.4444	0.6585
	2	32	4.118		
ANDEN	1	28	2.237	0.9613	0.341
	2	33	2.187		
ALCR	1	27	10.165	1.1829	0.2421
	2	33	10.246		
EDAD 5					
Variable	SEXO	N	Media	Z	P
LOCR	1	14	27.175	1.3087	0.2017
	2	21	26.664		
ANCI	1	12	13.227	0.1526	0.8802
	2	12	13.176		
LHMD	1	17	4.037	0.6456	0.5249
	2	24	4.011		
ANMO1	1	17	1.266	1.4572	0.1541
	2	24	1.23		
ANMO3	1	17	0.911	0.618	0.5415
	2	24	0.896		
ANEM1	1	17	3.08	1.4004	0.1709
	2	24	3.005		
ANEM3	1	17	3.283	1.5772	0.1242
	2	22	3.185		
ANCOIN	1	17	4.51	0.904	0.3717
	2	23	4.466		
LOMACUOC	1	17	8.552	0.7866	0.4373
	2	23	8.616		
ANCUOC	1	12	7.195	1.5406	0.1381
	2	18	6.919		
LODI	1	17	6.914	0.7258	0.4727
	2	24	6.855		
ANOC	1	17	9.598	0.9908	0.3283
	2	22	9.832		

Cuadro 2 (Continuación).

Variable	SEXO	N	Media	Z	P
LOOC	1	17	2.96	0.2725	0.7867
	2	23	2.921		
LOPARI	1	17	4.976	0.0383	0.9697
	2	23	4.971		
ANPARI	1	17	7.07	0.264	0.7932
	2	23	7.051		
LOFR	1	17	8.327	0.6461	0.5226
	2	23	8.433		
LOBU	1	15	6.495	1.0161	0.3182
	2	22	6.426		
ANBU	1	15	4.901	0.2531	0.8017
	2	22	4.935		
ALBU	1	15	5.127	0.0562	0.9556
	2	22	5.131		
LORO	1	15	8.807	0.9119	0.3681
	2	22	8.947		
ANRO	1	17	4.658	1.6636	0.1066
	2	24	4.536		
ALRO	1	16	4.556	0.6607	0.5182
	2	24	4.428		
LODEN	1	17	13.409	2.1957	0.0359*
	2	24	13.157		
ALDEN	1	17	6.345	3.785	0.0006*
	2	21	6.049		
LHMDD	1	17	4.128	1.2266	0.2321
	2	23	4.066		
ANDEN	1	17	2.355	2.3771	0.0271*
	2	24	2.205		
ALCR	1	15	10.158	0.7093	0.4833
	2	21	10.21		

Cuadro 4. Contraste entre edades para siete componentes craneales funcionales. La primera columna muestra los valores de F y la segunda el nivel de significancia. El asterisco indica diferencias estadísticas significativas ($P \leq 0.05$).

Contraste	LODEN		AROC		VOCACR		AMAS	
	F	P	F	P	F	P	F	P
1 vs 2-5	19.26	0.0001*	6.03	0.0152*	0.65	0.4216	6.39	0.0124*
2 vs 1, 3-5	0.02	0.8842	0.00	0.9970	0.01	0.9060	0.60	0.4391
3 vs 1-2, 4-5	0.66	0.4188	2.99	0.0856	0.11	0.7410	0.01	0.9226
4 vs 1-3, 5	1.75	0.188	0.00	0.9940	1.27	0.2609	1.58	0.2111
5 vs 1-4	21.56	0.0001*	5.30	0.0227*	0.02	0.8973	3.87	0.0510
			VOBUL		VOROS			
			AALBO	F	F	P		
1 vs 2-5	5.34	0.0221*	4.5	0.0355*	15.76	0.0001*		
2 vs 1, 3-5	0.01	0.9279	0.03	0.8705	0.12	0.73		
3 vs 1-2, 4-5	0.02	0.8919	0.68	0.4098	1.23	0.2696		
4 vs 1-3, 5	3.10	0.0802	0.45	0.5015	1.62	0.205		
5 vs 1-4	4.70	0.0316*	3.16	0.0774	13.08	0.0004*		

Cuadro 5. Agrupación de valores promedio por el método de rangos de Duncan para 26 variables craneales tradicionales en *Peromyscus gratus*. Las edades que en la columna de grupo muestran la misma letra representan grupos estadísticamente homogéneos. ns=diferencias no significativas. El asterisco indica diferencias estadísticamente significativas ($P \leq 0.05$).

Variable	Media N EDAD F P					Variable	Media N EDAD F P							
	Grupo	Media	N	EDAD	F		P	Grupo	Media	N	EDAD	F	P	
LOCR	A	26.869	35	5	10.87	0.0001*	ANCI	A	13.202	24	5	1.53	0.1958	
	A	26.829	60	4				AB	13.009	59	3			
	AB	26.645	74	3				AB	12.853	29	2			
	B	26.35	35	2				AB	12.813	44	4			
	C	25.552	22	1				B	12.633	15	1			
LHMD	A	4.0466	61	4	1.52	0.1968	ANMO3	ns	A	0.9146	61	4	1	0.4062
	AB	4.0367	39	2				A	0.9095	80	3			
	AB	4.0222	41	5				A	0.9069	39	2			
	AB	4.0036	80	3				A	0.9024	41	5			
	B	3.98	27	1				A	0.8759	27	1			
ANEM1	A	3.0361	41	5	4.23	0.0025*	ANMO1	A	1.2451	41	5	9.18	0.0001*	
	A	3.0315	61	4				B	1.2054	61	4			
	AB	2.9447	80	3				B	1.1973	80	3			
	AB	2.9428	39	2				B	1.1859	39	2			
	B	2.8389	27	1				C	1.1371	28	1			
ANRO	A	4.5871	41	5	2.56	0.0394*	ANEM3	A	3.2279	39	5	5.83	0.0002*	
	A	4.5492	61	4				AB	3.1695	60	4			
	A	4.5146	80	3				B	3.1275	79	3			
	AB	4.4287	39	2				BC	3.0797	39	2			
	B	4.3232	28	1				C	2.9868	28	1			

Cuadro 5 (Continuación).

Variable						Variable							
	Grupo	Media	N	EDAD	F	P	Variable	Media	N	EDAD	F	P	
ANCOIN	ns	4.4852	40	5	0.35	0.8416	LOMACUOC	A	8.5892	40	5	12.29	0.0001*
	A	4.4721	39	2				A	8.5345	60	4		
	A	4.4685	60	4				A	8.5281	79	3		
	A	4.4547	78	3				B	8.3428	39	2		
	A	4.4546	28	1				C	8.1804	27	1		
ANCUOC	A	7.03	30	5	1.45	0.2188	LODI	A	6.8795	41	5	27.91	0.0001*
	AB	6.929	69	3				B	6.6898	61	4		
	AB	6.907	30	2				B	6.6397	79	3		
	AB	6.861	49	4				C	6.4631	39	2		
	B	6.691	17	1				D	6.2639	28	1		
ANOC	A	9.818	60	4	1.05	0.3799	LOOC	ns	3.029	37	2	0.67	0.6163
	AB	9.735	75	3				A	2.938	40	5		
	AB	9.731	39	5				A	2.937	61	4		
	AB	9.683	35	2				A	2.929	20	1		
	B	9.469	20	1				A	2.882	77	3		
LOPARI	ns	5.1362	79	3	0.94	0.4389	ANPARI	ns	7.2354	39	2	1.57	0.1844
	A	5.0744	59	4				A	7.2	61	4		
	A	5.0723	39	2				A	7.153	79	3		
	A	5.033	23	1				A	7.0796	24	1		
	A	4.9735	40	5				A	7.0592	40	5		

Cuadro 5 (Continuación).

Variable	Grupo	Media	N	EDAD	F	P		Variable	Grupo	Media	N	EDAD	F	P	
						0.93	0.4479							0.54	0.0001*
LOFR	ns A	8.452	80	3	0.93	0.4479		LOBU	A	6.4546	37	5	11.55	0.0001*	
	A	8.388	40	5					B	6.3292	61	4			
	A	8.376	60	4					B	6.2924	79	3			
	A	8.294	27	1					B	6.2414	35	2			
	A	8.264	39	2					C	6.0087	23	1			
ANBU	A	4.9846	80	3	1.77	0.1365		ALBU	ns A	5.13	37	5	0.54	0.7072	
	A	4.9746	35	2					A	5.1248	61	4			
	A	4.9297	61	4					A	5.0936	80	3			
	A	4.9219	37	5					A	5.0769	35	2			
	B	4.7157	23	1					A	5.0522	23	1			
LORO	A	8.891	37	5	10.67	0.0001*		ALRO	A	4.4798	40	5	9.12	0.0001*	
	AB	8.8	60	4					A	4.4349	79	3			
	BC	8.605	74	3					A	4.4348	61	4			
	C	8.502	38	2					A	4.3892	39	2			
	D	8.101	28	1					B	4.1168	28	1			
ALDEN	A	6.1821	38	5	21.28	0.0001*		LHMDD	ns A	4.1195	39	2	0.55	0.6963	
	B	5.8915	61	4					A	4.1115	60	4			
	B	5.851	79	3					A	4.0988	25	1			
	B	5.7458	38	2					A	4.0932	40	5			
	C	5.4474	27	1					A	4.0817	80	3			

Cuadro 5 (continuación).

Variable	Grupo	Media	N	EDAD	F	P	Variable	Grupo	Media	N	EDAD	F	P
ANDEN	A	2.2673	41	5	3.26	0.0125*	ALCR	ns	10.2103	60	4	1.39	0.2381
	AB	2.2108	61	4				A	10.1892	36	5		
	AB	2.1961	80	3				A	10.1359	76	3		
	BC	2.1723	39	2				A	10.1282	33	2		
	C	2.1107	27	1			A	10.0805	22	1			

Cuadro 6. Valores mínimo, máximo, promedio (Media), desviación estándar (D. E.) y coeficiente de variación (CV) en ejemplares juveniles y adultos para siete componentes craneales funcionales en *Peromyscus gratus*.

Componente	N	Mínimo	Máximo	Media	D. E.	CV
Juveniles						
LODEN	27	11.33	13.13	12.344	0.498	4.036
AROC	17	23.319	33.748	27.582	2.742	9.94
VOCACR	19	159.024	227.331	189.955	19.68	10.36
AMAS	27	1.753	2.352	2.003	0.157	7.844
AALBO	27	4.915	6.291	5.805	0.392	6.748
VOBUL	23	11.683	30.059	25.025	4.126	16.486
VOROS	28	28.117	62.187	48.077	7.005	14.57
Adultos						
LODEN	220	11.65	14.35	13.014	0.445	3.42
AROC	178	17.052	34.654	29.423	2.61	8.871
VOCACR	196	132.052	273.695	200.804	25.581	12.739
AMAS	221	1.122	2.569	2.13	0.174	8.154
AALBO	217	4.87	7.16	6.179	0.406	6.572
VOBUL	212	20.457	40.844	27.993	3.283	11.728
VOROS	209	40.798	91.999	58.365	7.142	12.237

Cuadro 7. Valores mínimo, máximo, promedio (Media), desviación estándar (D. E.) y coeficientes de variación (CV) en ejemplares juveniles y adultos para 27 variables craneales tradicionales en *Peromyscus gratus*.

Variable	N	Mínimo	Máximo	Media	D. E.	CV
		Juveniles				
LOCR	22	22.75	27.07	25.552	0.973	3.808
ANCI	15	10.75	13.61	12.633	0.871	6.897
LHMD	27	3.74	4.2	3.98	0.130	3.255
ANMO1	28	1.02	1.31	1.137	0.070	6.190
ANMO3	27	0.76	1.02	0.876	0.052	5.951
ANEM1	27	2.37	3.12	2.839	0.184	6.487
ANEM3	28	2.57	3.3	2.987	0.170	5.679
ANCOIN	28	4.16	4.69	4.455	0.142	3.196
LOMACUOC	27	7.15	8.8	8.18	0.383	4.680
ANCUOC	17	5.91	7.67	6.691	0.493	7.365
LODI	28	5.5	6.92	6.264	0.302	4.825
ANOC	20	8.47	10.23	9.469	0.501	5.293
LOOC	20	2.26	4.07	2.929	0.462	15.780
LOPARI	23	3.86	6.06	5.033	0.557	11.059
ANPARI	24	5.05	8.85	7.08	0.642	9.071
LOFR	27	7.1	9.98	8.294	0.523	6.310
LOBU	23	5.29	6.54	6.009	0.328	5.465
ANBU	23	2.25	5.47	4.716	0.657	13.924
ALBU	23	4.7	5.66	5.052	0.228	4.508
LORO	28	6.52	8.88	8.101	0.535	6.606
ANRO	28	3.45	7.08	4.323	0.593	13.721
ALRO	28	3.59	4.54	4.117	0.226	5.478
LODEN	27	11.33	13.13	12.344	0.498	4.036
ALDEN	27	4.78	6.04	5.447	0.371	6.816
LHMDD	25	3.86	4.36	4.099	0.122	2.987
ANDEN	27	1.81	3.13	2.111	0.234	11.077
ALCR	22	9.67	10.55	10.08	0.247	2.448

Cuadro 8 (Continuación).

Variable	N	Mínimo	Máximo	Media	D. E.	CV
			Adultos			
LOCR	204	20.040	28.570	26.687	0.858	3.216
ANCI	156	11.050	14.480	12.955	0.832	6.420
LHMD	221	3.330	4.490	4.025	0.141	3.504
ANMO1	221	1.030	1.450	1.206	0.077	6.383
ANMO3	221	0.010	1.120	0.909	0.090	9.874
ANEM1	221	1.270	3.990	2.985	0.245	8.220
ANEM3	217	2.000	3.920	3.149	0.230	7.317
ANCOIN	217	4.130	4.980	4.467	0.146	3.264
LOMACUOC	218	7.920	9.300	8.508	0.280	3.292
ANCUOC	178	4.060	7.930	6.924	0.486	7.024
LODI	220	5.750	7.550	6.667	0.284	4.257
ANOC	209	7.480	11.350	9.749	0.681	6.986
LOOC	215	2.000	4.150	2.933	0.452	15.416
LOPARI	217	4.040	6.370	5.078	0.433	8.521
ANPARI	219	6.270	8.810	7.164	0.336	4.695
LOFR	219	5.260	11.610	8.386	0.559	6.671
LOBU	212	5.430	6.860	6.323	0.253	4.001
ANBU	213	4.170	7.100	4.956	0.408	8.236
ALBU	213	4.390	6.460	5.106	0.261	5.120
LORO	209	5.050	11.180	8.693	0.561	6.458
ANRO	221	3.720	8.450	4.522	0.357	7.890
ALRO	219	3.010	6.930	4.435	0.275	6.209
LODEN	220	11.650	14.350	13.014	0.445	3.420
ALDEN	216	4.850	7.720	5.902	0.347	5.885
LHMDD	219	3.170	4.510	4.099	0.154	3.760
ANDEN	221	1.470	3.290	2.209	0.178	8.044
ALCR	205	9.280	10.880	10.166	0.270	2.654

Cuadro 8. Índices de importancia de siete componentes craneales funcionales de *Peromyscus gratus* y la correlación de cada componente craneal funcional con las tres primeras variables canónicas.

Componente Funcional	Índice de importancia	Correlación con		
		CAN1	CAN2	CAN3
LODEN	0.15818	0.87751	0.06137	0.22918
AROC	0.05128	0.46418	0.43969	0.33576
VOCACR	0.00731	0.07458	0.3392	0.48824
AMAS	0.04645	0.44483	0.4384	0.05766
AALBO	0.05375	0.46672	0.53619	0.17057
VOBUL	0.04769	0.47321	0.53619	0.41309
VOROS	0.12433	0.77346	0.06424	0.41082

Cuadro 9. Índices de importancia de 27 variables craneales tradicionales de *Peromyscus gratus* y su correlación con las primeras cuatro variables canónicas. El asterisco indica correlaciones estadísticamente significativas ($P \leq 0.05$).

Variable	Índice de Importancia	Correlación con			
		CAN1	CAN2	CAN3	CAN4
LOCR	0.286434	0.64937	0.06827	0.2709	0.08292
ANCI	0.150622	0.17827	0.34225	0.13994	0.31289
LHMD	0.053775	0.1634	0.20296	0.04313*	0.15924
ANMO1	0.191247	0.54216	0.01713*	0.04302*	0.20535
ANMO3	0.020327	0.02021*	0.16075	0.09503	0.02591*
ANEM1	0.071209	0.21043	0.22535	0.16129	0.06976
ANEM3	0.042011	0.23411	0.09407	0.07964	0.06561
ANCOIN	0.040883	0.24105	0.00464*	0.00573*	0.11895
LOMACUOC	0.286557	0.48161	0.353	0.38615	0.03395*
ANCUOC	0.030787	0.18527	0.10993	0.01012*	0.08911
LODI	0.249292	0.66154	0.01924*	0.0314*	0.04384*
ANOC	0.049954	0.14704	0.15554	0.19547	0.0658
LOOC	0.095122	0.08122	0.30734	0.12102	0.22921
LOPARI	0.083702	0.07848	0.20552	0.29912	0.10085
ANPARI	0.100959	0.29578	0.13524	0.08388	0.25642
LOFR	0.047108	0.09053	0.15053	0.00903	0.22887
LOBU	0.180192	0.52534	0.15776	0.11652	0.0652
ANBU	0.273282	0.24022	0.10742	0.40729	0.49821
ALBU	0.077539	0.21525	0.02687*	0.19737	0.22612
LORO	0.117307	0.32467	0.23932	0.18914	0.09496
ANRO	0.084683	0.26876	0.09336	0.2454	0.09277
ALRO	0.068756	0.20221	0.08945	0.15249	0.2224
LODEN	0.204326	0.53041	0.25938	0.09939	0.05378
ALDEN	0.211168	0.51421	0.08538	0.25436	0.19257
LHMDD	0.00726	0.04212*	0.01287*	0.02943*	0.10017
ANDEN	0.114549	0.34101	0.18605	0.14986	0.17099
ALCR	0.028462	0.05314	0.1218	0.1006	0.1502

Cuadro 10. Coeficientes de Correlación de Pearson (primera línea) y niveles de significancia (segunda línea) entre siete componentes craneales funcionales en *Peromyscus gratus*. El asterisco indica correlaciones estadísticamente significativas ($P \leq 0.05$).

Variable	LODEN	AROC	VOCACR	AMAS	AALBO	VOBUL	VOROS
LODEN	1 0						
AROC	0.38501 0.0001*	1 0					
VOCACR	0.2084 0.0022*	0.35524 0.0001*	1 0				
AMAS	0.30458 0.0001*	0.0885 0.2198	0.03622 0.5974	1 0			
AALBO	0.50365 0.0001*	0.33966 0.0001*	0.13396 0.0509	0.4361 0.0001*	1 0		
VOBUL	0.35048 0.0001*	0.38919 0.0001*	-0.09999 0.144	0.09127 0.164	0.37581 0.0001*	1 0	
VOROS	0.62692 0.0001*	0.41749 0.0001*	0.30572 0.0001*	0.2913 0.0001*	0.44623 0.0001*	0.38139 0.0001*	1 0

Cuadro 11. Coeficientes de Correlación de Pearson (primera línea) y niveles de significancia (segunda línea) entre 27 variables craneales tradicionales en *Peromyscus gratus*. El asterisco indica correlaciones estadísticamente significativas ($P \leq 0.05$).

Variable	LOCR	ANCI	LHMD	ANMO1	ANMO3	ANEM1
LOCR	1 0					
ANCI	0.32355 0.0001*	1 0				
LHMD	0.27811 0.0001*	-0.00018 0.9981	1 0			
ANMO1	0.25305 0.0001*	-0.00393 0.9593	0.40879 0.0001*	1 0		
ANMO3	0.09987 0.1353	-0.00698 0.928	0.251 0.0001*	0.27454 0.0001*	1 0	
ANEM1	0.17192 0.0098*	0.15676 0.0412*	0.01626 0.7989	-0.00346 0.9568	0.05316 0.4046	1 0
ANEM3	0.27912 0.0001*	0.28315 0.0002*	0.04354 0.4984	0.08305 0.1951	0.02515 0.6959	0.24477 0.0001*
ANCOIN	0.06939 0.3023	-0.03287 0.6714	0.05621 0.382	0.01088 0.8654	0.05234 0.4157	0.16297 0.0108*
LOMACUO C	0.57983 0.0001*	0.523 0.0001*	0.27658 0.0001*	0.27215 0.0001*	0.08662 0.1774	0.19847 0.0018*
ANCUOC	0.32152 0.0001*	0.64722 0.0001*	-0.00218 0.9759	0.08952 0.2133	-0.03339 0.6439	0.1691 0.0184*
LODI	0.67196 0.0001*	0.38806 0.0001*	0.10373 0.1039	0.23709 0.0002*	0.08113 0.2038	0.34588 0.0001*
ANOC	0.13084 0.0543	0.26687 0.0007*	-0.01512 0.8203	0.01009 0.8793	-0.13575 0.0406*	0.03668 0.5816

Cuadro 11 (continuación).

Variable	LOCR	ANCI	LHMD	ANMO1	ANMO3	ANEM1
LOOC	-0.02914	-0.03234	-0.01656	-0.01927	-0.03667	-0.03421
	0.6673	0.6838	0.801	0.7689	0.5767	0.6026
LOPARI	0.20316	0.0535	0.13597	0.12301	0.02092	-0.09947
	0.0024*	0.491	0.0353*	0.0571	0.7471	0.1244
ANPARI	0.14036	0.09427	0.06929	-0.01414	-0.02101	0.09465
	0.0354*	0.2214	0.283	0.8265	0.7451	0.1421
LOFR	0.12113	0.10118	0.00638	0.07172	0.08435	0.09236
	0.0704	0.1906	0.9207	0.2624	0.1873	0.1487
LOBU	0.45605	0.29713	0.10045	0.22158	0.00095	0.23696
	0.0001*	0.0001*	0.1255	0.0006*	0.9885	0.0003*
ANBU	0.21636	0.52964	-0.05261	0.01458	-0.01328	0.19306
	0.0012*	0.0001*	0.4221	0.8237	0.8395	0.003*
ALBU	0.12842	0.0047	0.12169	0.09966	0.11357	0.09637
	0.0566	0.9522	0.0625	0.1268	0.0823	0.1408
LORO	0.54774	0.22194	0.19983	0.25537	0.04197	0.19877
	0.0001*	0.0043*	0.002*	0.0001*	0.5211	0.0022*
ANRO	0.25517	0.17579	0.08934	0.13972	0.04773	0.1431
	0.0001*	0.0215*	0.1607	0.0275*	0.4543	0.0242*
ALRO	0.3775	0.14211	0.15009	0.20034	0.06464	0.11612
	0.0001*	0.0653	0.0185*	0.0016*	0.3126	0.0691
LODEN	0.61629	0.19622	0.23516	0.34129	0.09565	0.26704
	0.0001*	0.0106*	0.0002*	0.0001*	0.1346	0.0001*
ALDEN	0.55704	0.32161	0.17191	0.28515	0.06746	0.27051
	0.0001*	0.0001*	0.0074*	0.0001*	0.2959	0.0001*
LHMDD	0.11213	-0.03188	0.57095	0.29475	0.23535	-0.17379
	0.0949	0.6826	0.0001*	0.0001*	0.0002*	0.0066*

Cuadro 11 (continuación).

Variable	LOCR	ANCI	LHMD	ANMO1	ANMO3	ANEM1
ANDEN	0.27236 0.0001*	0.19927 0.0092*	0.08719 0.172	0.12733 0.0452*	0.05273 0.4093	0.15026 0.0181
ALCR	0.3277 0.0001*	0.07366 0.3561	0.13239 0.0468*	0.09451 0.1558	0.05871 0.3797	0.02435 0.7158
Variable	ANCOIN	LOMACUOC	ANCUOC	LODI	ANOC	LOOC
LOCR	0.06939 0.3023	0.57983 0.0001*	0.32152 0.0001*	0.67196 0.0001*	0.13084 0.0543	-0.02914 0.6673
ANCI	-0.03287 0.6714	0.523 0.0001*	0.64722 0.0001*	0.38806 0.0001*	0.26687 0.0007*	-0.03234 0.6838
LHMD	0.05621 0.382	0.27658 0.0001*	-0.00218 0.9759	0.10373 0.1039	-0.01512 0.8203	-0.01656 0.801
ANMO1	0.01088 0.8654	0.27215 0.0001*	0.08952 0.2133	0.23709 0.0002*	0.01009 0.8793	-0.01927 0.7689
ANMO3	0.05234 0.4157	0.08662 0.1774	-0.03339 0.6439	0.08113 0.2038	-0.13575 0.0406*	-0.03667 0.5767
ANEM1	0.16297 0.0108*	0.19847 0.0018*	0.1691 0.0184*	0.34588 0.0001*	0.03668 0.5816	-0.03421 0.6026
ANEM3	0.12382 0.0549	0.37546 0.0001*	0.27672 0.0001*	0.44432 0.0001*	0.26058 0.0001*	-0.10237 0.12
ANCOIN	1 0					
LOMACUO	C 0.09629 0.1361	1 0				
ANCUOC	0.0894 0.2163	0.46058 0.0001*	1 0			

Cuadro 11 (continuación).

Variable	ANCOIN	LOMACUOC	ANCUOC	LODI	ANOC	LOOC
LODI	0.15548 0.0151*	0.63602 0.0001*	0.3162 0.0001*	1 0		
ANOC	0.06683 0.3172	0.274 0.0001*	0.314 0.0001*	0.24435 0.0002*	1 0	
LOOC	0.07262 0.2717	-0.04074 0.5369	0.06076 0.4139	-0.05595 0.3943	0.07017 0.2904	1 0
LOPARI	-0.0637 0.3289	0.2227 0.0005*	0.01356 0.8523	0.08982 0.1664	-0.01532 0.8185	-0.04155 0.5297
ANPARI	0.11535 0.0751	0.12636 0.0506	0.15677 0.0299*	0.08108 0.2088	0.18227 0.0057*	0.04647 0.4793
LOFR	-0.02514 0.696	0.14423 0.0248*	0.2011 0.0049*	0.1294 0.043*	0.04046 0.5442	-0.08486 0.1978
LOBU	0.09398 0.1545	0.39355 0.0001*	0.26476 0.0002*	0.54763 0.0001*	0.16799 0.0122*	-0.0184 0.7823
ANBU	0.08933 0.1751	0.29755 0.0001*	0.33689 0.0001*	0.22432 0.0005*	0.09154 0.1741	-0.08327 0.2103
ALBU	0.16566 0.0115*	0.06796 0.3016	-0.02196 0.7643	0.1906 0.0034*	0.00806 0.905	0.00246 0.9705
LORO	0.06651 0.311	0.49009 0.0001*	0.22053 0.00203*	0.58133 0.0001*	0.17835 0.0082*	0.08144 0.2247
ANRO	0.02874 0.6544	0.19583 0.0021*	0.11335 0.1146	0.25285 0.0001*	0.0561 0.3982	0.00641 0.9221
ALRO	0.00019 0.9977	0.36592 0.0001*	0.25457 0.0004*	0.43636 0.0001*	0.21133 0.0014*	-0.04042 0.5393
LODEN	0.0886 0.1686	0.60338 0.0001*	0.25663 0.0003*	0.71899 0.0001*	0.16522 0.0125*	-0.11907 0.069

Cuadro 11 (continuación).

Variable	ANCOIN	LOMACUOC	ANCUOC	LODI	ANOC	LOOC
ALDEN	0.09964 0.1245	0.47882 0.0001*	0.29535 0.0001*	0.62556 0.0001*	0.21224 0.0014*	-0.03839 0.5624
LHMDD	0.0607 0.3491	0.13099 0.0426*	-0.02249 0.7575	0.00962 0.8813	-0.05466 0.4125	0.06647 0.3134
ANDEN	0.13877 0.0302*	0.34993 0.0001*	0.26269 0.0002*	0.26731 0.0001*	0.10621 0.109	-0.03495 0.594
ALCR	0.24953 0.0002*	0.28939 0.0001*	0.22359 0.0023*	0.32171 0.0001*	0.19547 0.0038*	0.17654 0.0085*
Variable	ANPARI	LOFR	LOBU	ANBU	ALBU	LORO
LOCR	0.14036 0.0354*	0.12113 0.0704	0.45605 0.0001*	0.21636 0.0012*	0.12842 0.0566	0.54774 0.0001*
ANCI	0.09427 0.2214	0.10118 0.1906	0.29713 0.0001*	0.52964 0.0001*	0.0047 0.9522	0.22194 0.0043*
LHMD	0.06929 0.283	0.00638 0.9207	0.10045 0.1255	-0.05261 0.4221	0.12169 0.0625	0.19983 0.002*
ANMO1	-0.01414 0.8265	0.07172 0.2624	0.22158 0.0006*	0.01458 0.8237	0.09966 0.1268	0.25537 0.0001*
ANMO3	-0.02101 0.7451	0.08435 0.1873	0.00095 0.9885	-0.01328 0.8395	0.11357 0.0823	0.04197 0.5211
ANEM1	0.09465 0.1421	0.09236 0.1487	0.23696 0.0003*	0.19306 0.003*	0.09637 0.1408	0.19877 0.0022*
ANEM3	0.06157 0.3432	0.07804 0.2265	0.39004 0.0001*	0.20455 0.0017*	0.05349 0.4154	0.28226 0.0001*
ANCOIN	0.11535 0.0751	-0.02514 0.696	0.09398 0.1545	0.08933 0.1751	0.16566 0.0115*	0.06651 0.311

Cuadro 11 (continuación).

Variable	ANPARI	LOFR	LOBU	ANBU	ALBU	LORO
LOMACUO	0.12636 0.0506	0.14423 0.0248*	0.39355 0.0001*	0.29755 0.0001*	0.06796 0.3016	0.49009 0.0001*
ANCUOC	0.15677 0.0299*	0.2011 0.0049*	0.26476 0.0002*	0.33689 0.0001*	-0.02196 0.7643	0.22053 0.0023*
LODI	0.08108 0.2088	0.1294 0.043*	0.54763 0.0001*	0.22432 0.0005*	0.1906 0.0034*	0.58133 0.0001*
ANOC	0.18227 0.0057*	0.04046 0.5442	0.16799 0.0122*	0.09154 0.1741	0.00806 0.905	0.17835 0.0082*
LOOC	0.04647 0.4793	-0.08486 0.1978	-0.0184 0.7823	-0.08327 0.2103	0.00246 0.9705	0.08144 0.2247
LOPARI	0.03744 0.5639	-0.16809 0.0092*	0.0677 0.3067	0.11114 0.0927	-0.02204 0.7395	0.07668 0.2478
Variable	ANPARI	LOFR	LOBU	ANBU	ALBU	LORO
ANPARI	1 0					
LOFR	0.12209 0.0589	1 0				
LOBU	0.1098 0.0945	0.0776 0.239	1 0			
ANBU	0.13631 0.0376*	-0.03711 0.573	0.25714 0.0001*	1 0		
ALBU	0.03385 0.6072	0.06725 0.3067	0.18341 0.0048*	0.08831 0.1763	1 0	
LORO	0.01408 0.8311	0.09954 0.1281	0.29175 0.0001*	0.07865 0.239	0.10497 0.1156	1 0

Cuadro 11 (continuación).

Variable	ANPARI	LOFR	LOBU	ANBU	ALBU	LORO
ANRO	0.15437 0.016*	0.1179 0.0649	0.30929 0.0001*	0.32665 0.0001*	0.10853 0.0963	-0.08017 0.2188
ALRO	0.09303 0.1499	0.12171 0.0576*	0.17701 0.0068*	0.15108 0.0208*	0.16187 0.0132	0.37177 0.0001*
LODEN	0.05705 0.3769	0.15839 0.0132*	0.5246 0.0001*	0.12929 0.0482*	0.21071 0.0012*	0.54149 0.0001*
ALDEN	0.14721 0.0231*	0.08926 0.1681	0.48343 0.0001*	0.25976 0.0001*	0.16636 0.0113*	0.4711 0.0001*
LHMDD	0.01052 0.8712	0.00212 0.9739	-0.00288 0.9652	-0.06311 0.3385	0.05148 0.4352	0.09239 0.1607
ANDEN	0.12891 0.0447*	0.07191 0.2622	0.23494 0.0003*	0.09527 0.1454	-0.00131 0.9841	0.2203 0.0007*
ALCR	0.31415 0.0001*	0.11738 0.0789	0.1795 0.0067*	-0.04305 0.5187	0.07682 0.249	0.31937 0.0001*
Variable	ALRO	LODEN	ALDEN	LHMDD	ANDEN	ALCR
LOCR	0.3775 0.0001*	0.61629 0.0001*	0.55704 0.0001*	0.11213 0.0949	0.27236 0.0001*	0.3277 0.0001*
ANCI	0.14211 0.0653	0.19622 0.0106*	0.32161 0.0001*	-0.03188 0.6826	0.19927 0.0092*	0.07366 0.3561
LHMD	0.15009 0.0185*	0.23516 0.0002*	0.17191 0.0074*	0.57095 0.0001*	0.08719 0.172	0.13239 0.0468*
ANMO1	0.20034 0.0016*	0.34129 0.0001*	0.28515 0.0001*	0.29475 0.0001*	0.12733 0.0452*	0.09451 0.1558
ANMO3	0.06464 0.3126	0.09565 0.1346	0.06746 0.2959	0.23535 0.0002*	0.05273 0.4093	0.05871 0.3797

Cuadro 11 (continuación).

Variable	ALRO	LODEN	ALDEN	LHMDD	ANDEN	ALCR
ANEM1	0.11612 0.0691	0.26704 0.0001*	0.27051 0.0001*	-0.17379 0.0066*	0.15026 0.0181*	0.02435 0.7158
ANEM3	0.22205 0.0005*	0.41605 0.0001*	0.33172 0.0001*	0.1205 0.0623	0.27734 0.0001*	0.14677 0.0277*
ANCOIN	0.00019 0.9977	0.0886 0.1686	0.09964 0.1245	0.0607 0.3491	0.13877 0.0302*	0.24953 0.0002*
LOMACUO	0.36592 0.0001*	0.60338 0.0001*	0.47882 0.0001*	0.13099 0.0426*	0.34993 0.0001*	0.28939 0.0001*
ANCUOC	0.25457 0.0004*	0.25663 0.0003*	0.29535 0.0001*	-0.02249 0.7575	0.26269 0.0002*	0.22359 0.0023*
LODI	0.43636 0.0001*	0.71899 0.0001*	0.62556 0.0001*	0.00962 0.8813	0.26731 0.0001*	0.32171 0.0001*
ANOC	0.21133 0.0014*	0.16522 0.0125*	0.21224 0.0014*	-0.05466 0.4125	0.10621 0.109	0.19547 0.0038*
LOOC	-0.04042 0.5393	-0.11907 0.069	-0.03839 0.5624	0.06647 0.3134	-0.03495 0.594	0.17654 0.0085*
LOPARI	0.13395 0.0389*	0.14574 0.0242*	0.02084 0.7506	0.10893 0.0943	0.03385 0.6018	0.19182 0.004*
ANPARI	0.09303 0.1499	0.05705 0.3769	0.14721 0.0231*	0.01052 0.8712	0.12891 0.0447*	0.31415 0.0001*
LOFR	0.12171 0.0576	0.15839 0.0132*	0.08926 0.1681	0.00212 0.9739	0.07191 0.2622	0.11738 0.0789
LOBU	0.17701 0.0068*	0.5246 0.0001*	0.48343 0.0001*	-0.00288 0.9652	0.23494 0.0003*	0.1795 0.0067*
ANBU	0.15108 0.0208*	0.12929 0.0482*	0.25976 0.0001*	-0.06311 0.3385	0.09527 0.1454	-0.04305 0.5187

Cuadro 11 (continuación).

Variable	ALRO	LODEN	ALDEN	LHMDD	ANDEN	ALCR
ALBU	0.16187 0.0132*	0.21071 0.0012*	0.16636 0.0113*	0.05148 0.4352	-0.00131 0.9841	0.07682 0.249
LORO	0.37177 0.0001*	0.54149 0.0001*	0.4711 0.0001*	0.09239 0.1607	0.2203 0.0007*	0.31937 0.0001*
ANRO	0.12669 0.0467*	0.26857 0.0001*	0.27031 0.0001*	0.06133 0.3401	0.11268 0.0765	0.14144 0.0332*
ALRO	1 0					
LODEN	0.40902 0.0001*	1 0				
ALDEN	0.34441 0.0001*	0.66206 0.0001*	1 0			
LHMDD	0.09681 0.1332	0.06637 0.3028	0.03458 0.5948	1 0		
ANDEN	0.2475 0.0001*	0.29801 0.0001*	0.28904 0.0001*	0.12552 0.0502	1 0	
ALCR	0.19374 0.0035*	0.34803 0.0001*	0.21697 0.0011*	0.06896 0.3042	0.12685 0.0563	1 0