



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
INSTITUTO DE GEOLOGÍA
SISTEMÁTICA

REVISIÓN MORFOMÉTRICA DE LOS OSTEODERMOS DEL GÉNERO
***GLYPTOTHERIUM* (MAMMALIA: CINGULATA)**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

GONZALO ÁNGEL RAMÍREZ CRUZ

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS:
DRA. MARISOL MONTELLANO BALLESTEROS
INSTITUTO DE GEOLOGÍA, UNAM
COMITÉ TUTOR:
DR. JOAQUÍN ARROYO CABRALES
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS, UNAM
DR. FERNANDO ALFREDO CERVANTES REZA
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM

MÉXICO, D.F. JUNIO, 2014



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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




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

Me permito informar a usted que en la reunión de subcomité de Biología Evolutiva y Sistemática del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 10 de marzo del presente, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** del alumno **RAMÍREZ CRUZ GONZALO ÁNGEL** con número de cuenta **302548084** con la tesis titulada **“REVISIÓN MORFOMÉTRICA DE LOS OSTEODERMOS DEL GÉNERO *Glyptotherium* (MAMMALIA: CINGULATA)”**, realizada bajo la dirección de la **DRA. MARISOL MONTELLANO BALLESTEROS:**

Presidente: DRA. LIVIA SOCORRO LEÓN PANIAGUA
Vocal: DR. JOSÉ JAIME ZUÑIGA VEGA
Secretario: DR. JOAQUÍN ARROYO CABRALES
Suplente: M.EN C. LUIS JAVIER VICTOR ROSAS
Suplente: DR. FERNANDO ALFREDO CERVANTES REZA

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

ATENTAMENTE
“POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU”
Cd. Universitaria, D.F., a 21 de mayo de 2014.


DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
COORDINADORA DEL PROGRAMA

c.c.p. Expediente del interesado

AGRADECIMIENTOS

Primeramente al Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM.

A los apoyos recibidos por parte del CONACYT y el Instituto de Geología de la UNAM.

A los miembros del Comité Tutor: Dra. Marisol Montellano Ballesteros, Dr. Fernando Alfredo Cervantes Reza y Dr. Joaquín Arroyo Cabrales.

A los miembros del jurado: Dra. Livia Socorro León Paniagua, M. en C. Luis Javier Víctor Rosas y Dr. José Jaime Zúñiga Vega.

AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL

Agradezco a todas esas personas que se asomaron a mi escritorio durante la elaboración de esta tesis. A quienes compartieron su conocimiento, y en especial a aquellos que además de interesarse en cómo progresaba el proyecto, se tomaron la molestia de ver por mi bienestar. La lista incluye pero no se limita a mis familiares más cercanos Elena y Luis Roberto; mis colegas y amigos Ángel, Rosario, Ricardo, Víctor, Germán, Gisel, Romano, Itzi y Ana Lilia; y a la alineación estelar del Laboratorio de Conducta Animal: Monse, Nadia, Ruth y Bibiana.

Gracias a los responsables de las colecciones paleontológicas. A la Dra. María del Carmen Perrilliat, por brindarme acceso una vez más a uno de mis lugares favoritos sobre la Tierra, la también llamada Colección Nacional de Paleontología; al maestro Luis Espinosa Arrubarrena que con buena onda y buen rock me permitió estudiar los caparzones en el Museo de Geología de la UNAM; a Ricardo H. Aguilar por recibir mi visita en el Museo de Paleontología de Guadalajara; nuevamente al Dr. Joaquín Arroyo Cabrales y al Dr. Eduardo Corona por hacer posible y ágil la revisión de los fósiles en el Laboratorio de Aqueozoología del INAH; al Biól. Marco Antonio Coutiño José por darme la oportunidad de trabajar al menos un día en el Museo de Paleontología Eliseo Palacios Aguilera y al Biól. Luis Enrique Gómez Pérez cuya ayuda y amabilidad fueron pieza clave para estudiar el material de Chiapas; y desde luego al Dr. Robert "Bob" McCord, responsable de la colección del Arizona Museum of Natural History.

Deseo agradecer en especial al Dr. David D. Gillette, pues su obra no sólo es la base de este trabajo, sino que su ejemplo y amistad son el tesoro más grande que descubrí durante esta aventura académica que llega a su fin.

Para Marcela M. J.

"Oh this is her

No regrets

I embrace your defects

To confess

You were my every wish

I admit that I will never feel alone

Once I call, oh, you home"

ÍNDICE

RESUMEN	9
INTRODUCCIÓN	11
ANTECEDENTES	12
HIPÓTESIS	18
OBJETIVO GENERAL	18
MATERIAL	18
<i>Glyptotherium texanum</i>	18
<i>Glyptotherium cylindricum</i>	19
<i>Glyptotherium floridanum</i>	19
<i>Glyptotherium mexicanum</i>	20
<i>Glyptotherium</i> sp.	20
MÉTODO	22
PROTOCOLO DE OBTENCIÓN DE IMÁGENES	23
SEMIMARCAS ANATÓMICAS (SEMILANDMARKS)	24
POSICIONAMIENTO DE MARCAS ANATÓMICAS (LANDMARKS)	25
SOBREPOSICIÓN DE LAS MARCAS ANATÓMICAS	26
ALINEAMIENTO DE SEMIMARCAS	27
ANÁLISIS ESTADÍSTICOS	28
ANÁLISIS DE COMPONENTES PRINCIPALES	28
ANÁLISIS DE VARIANZA DE UNA Y DOS VÍAS	29
ANÁLISIS DE VARIABLES CANÓNICAS	30
ANÁLISIS DE "LÁMINA DE PLACA DELGADA"	31
RESULTADOS	32
OBSERVACIONES DE LOS INDIVIDUOS BAJO ESTUDIO	32
ANÁLISIS EXPLORATORIOS	35
ANÁLISIS DE COMPONENTES PRINCIPALES (PCA)	35
ANÁLISIS DE VARIABLES CANÓNICAS (CVA)	41
DISCUSIÓN	46
CONCLUSIÓN	53
LITERATURA CITADA	53

ÍNDICE DE FIGURAS

FIG. 1 Esqueleto de <i>Glyptotherium</i> .	12
FIG. 2 Mapa de localidades del género <i>Glyptotherium</i> en Norteamérica.	13
FIG. 3 Anatomía del caparazón de <i>Glyptotherium</i> .	15
FIG. 4 Arreglo de los osteodermos y dimorfismo sexual en <i>Glyptotherium</i> .	17
FIG. 5 Vista lateral del caparazón de <i>Glyptotherium cylindricum</i> .	22
FIG. 6 Ejemplo de fotografía para el análisis morfométrico.	23
FIG. 7 Ejemplo de colocación de las líneas radiales estandarizadas o abanico en el programa MakeFan6.	24
FIG. 8 Ejemplo de colocación de marcas anatómicas en el programa tpsDig.	25
FIG. 9 Superposición de las coordenadas Procrustes de las marcas anatómicas en CoordGenh.	26
FIG. 10 Alineamiento de las coordenadas Procrustes de las semimarcas en el programa Semiland6.	27
FIG. 11 Gráfica de dispersión del análisis de componentes principales.	35
FIG. 12 Media aritmética e intervalos de confianza de los dos primeros componentes principales.	36
FIG. 13 Media aritmética e intervalos de confianza del primer componente principal.	37
FIG. 14 Media aritmética e intervalos de confianza del segundo componente principal.	38
FIG. 15. 1 Análisis de "lámina de placa delgada" para el análisis de componentes principales comparando especies.	39
FIG. 15. 2 Análisis de "lámina de placa delgada" para el análisis de componentes principales comparando especies.	39
FIG. 16. 1 Análisis de "lámina de placa delgada" para el análisis de componentes principales comparando osteodermos de diferentes especies y regiones del caparazón.	40
FIG. 16. 2 Análisis de "lámina de placa delgada" para el análisis de componentes principales comparando osteodermos de diferentes especies y regiones del caparazón.	40
FIG. 17. Gráfica de dispersión del análisis de variables canónicas entre especies de <i>Glyptotherium</i> .	41
FIG. 18 Media aritmética e intervalos de confianza de las dos primeras variables canónicas.	42
FIG. 19 Gráfica de dispersión del análisis de variables canónicas entre regiones del caparazón del Gliptodonte 6.	43
FIG. 20 Media aritmética e intervalos de confianza de las dos primeras variables canónicas.	43

FIG. 21 Gráfica de dispersión del análisis de variables canónicas entre especímenes identificados a nivel de especie.	44
FIG. 22 Media aritmética e intervalos de confianza de las dos primeras variables canónicas.	45
FIG. 23. 1 Análisis de "lámina de placa delgada" para el análisis de variables canónicas agrupado por especies.	47
FIG. 23. 2 Análisis de "lámina de placa delgada" para el análisis de variables canónicas agrupado por especies.	47
FIG. 24. 1 Análisis de "lámina de placa delgada" para el análisis de variables canónicas agrupado por regiones del caparazón.	48
FIG. 24. 2 Análisis de "lámina de placa delgada" para el análisis de variables canónicas agrupado por regiones del caparazón.	48
FIG. 25. 1 Análisis de "lámina de placa delgada" para el análisis de variables canónicas incluyendo especímenes identificados a nivel de especie.	47

ÍNDICE DE CUADROS

CUADRO 1 Archivo de protocolo empleado en el análisis.	28
CUADRO 2 Número osteodermos para el segundo análisis de componentes principales.	30
CUADRO 3 Eigenvalores del análisis de componentes principales.	35
CUADRO 4 Cuadro del análisis de varianza de una vía.	36
CUADRO 5 Cuadro del análisis de varianza de dos vías.	37
CUADRO 6 Clasificación por análisis de variables canónicas de las especies de gliptodontes de Norteamérica.	42
CUADRO 7 Clasificación por análisis de variables canónicas de las osteodermos de las regiones del caparazón de un gliptodonte.	44
CUADRO 8 Clasificación por análisis de variables canónicas de los especímenes identificados a nivel de especie.	45
CUADRO 9 Clasificación por análisis de variables canónicas de los osteodermos de especímenes identificados a nivel de género.	46

RESUMEN

La identificación de taxones fósiles depende en gran medida del estudio de su morfología. En los gliptodontes del género *Glyptotherium*, los elementos que se encuentra con mayor frecuencia son los osteodermos que componen el caparazón. La morfología típica de un osteodermo consta de una figura ovalada central, rodeada por varias figuras periféricas de menor tamaño. La proporción existente entre el diámetro total del osteodermo con respecto al diámetro de la figura central es el carácter tradicionalmente usado para identificar especies dentro del género. Sin embargo, se ha visto que factores como la edad y el dimorfismo sexual están relacionados con la variación de la forma y proporciones entre diámetros total y central en los osteodermos. Como consecuencia muchos de los hallazgos de *Glyptotherium* son identificadas sólo a nivel de género. En este trabajo analicé los osteodermos de ejemplares de *Glyptotherium* mediante las técnicas de morfometría geométrica para separar los datos de la forma de los de la talla y así poder comparar estadísticamente las diferencias entre especímenes de diferentes especies. Los datos de la forma se sometieron a análisis de componentes principales, análisis de varianza de una y dos vías, y a análisis de variables canónicas. Los resultados sugieren que la variación morfológica capturada distingue en la mayoría de los casos a las especies *G. texanum* y *G. floridanum*. No obstante, las especies *G. mexicanum* y *G. cylindricum* no son igualmente discernibles entre sí ni con las otras. La separación gradual de los datos de forma de individuos del género *Glyptotherium* sugiere que alguna o algunas de las especies vigentes podría no ser válidas.

ABSTRACT

The identification of fossil taxa depends largely on the study of their morphology. In glyptodonts of the genus *Glyptotherium*, the most frequently found elements are the osteoderms that compose the carapace. The typical osteoderm morphology consists of an oval central figure surrounded by various smaller peripheral figures. The proportion between the total diameter of the osteoderms with regard to the central figure diameter has been used as a character to identify species within the genus. However, factors such as age and sexual dimorphism have been observed to be related findings are identified only at genus level. In this work I analyzed osteoderms from *Glyptotherium* specimens by means of geometric morphometry techniques to separate shape from size data, and be able to statistically compare differences between specimens from different species. Shape data was analyzed through a principal components analysis, one way and two way analysis of variance, and canonical variables analysis. The results suggest that the captured morphological variation distinguishes the species *G. texanum* and *G. floridanum* in most cases. Nevertheless, the species *G. mexicanum* and *G. cylindricum* are not as discernible between them and the others. The gradual segregation of the shape data from *Glyptotherium* individuals suggests that any or some of the current species of the genus, and therefore it is possible that some of the current species might not be valid.

INTRODUCCIÓN

Dentro de la paleontología, el concepto de especie que se aplica con mayor frecuencia es el morfológico. Dicho concepto define a la especie como un conjunto de organismos que resultan idénticos bajo criterios anatómicos (CRONQUIST, 1978). Por lo anterior, la clasificación con base en la similitud observable o fenética (SNEATH Y SOKAL, 1973), sigue siendo una herramienta útil para la identificación de organismos antiguos. La observación y caracterización de los rasgos físicos de taxones fósiles permite además poner a prueba el concepto de especie sucesional o cronoespecie (SIMPSON, 1944; GEORGE, 1956). Este se refiere a la ocurrencia de formas biológicas distintas del inicio al final de una serie de tiempo, que puede llevar a que se establezca una división arbitraria dentro de un mismo linaje evolutivo (ELDREDGE, 1989). Ante esta situación, la clasificación taxonómica de los organismos con base en la descripción de sus formas requiere de métodos analíticos especializados (ADAMS *ET AL.*, 2004).

El estudio de la variación de la forma y su covariación con otras variables, haciendo uso de análisis estadísticos univariados o multivariados de variables como longitud, ancho o altura, recibe el nombre de morfometría (ADAMS *ET AL.*, 2004). El desarrollo de métodos estadísticos ha permitido aumentar el rigor de estos análisis. Sin embargo, la comparación de medidas (distancias) requiere de un método de corrección del tamaño y diferentes métodos producen diferentes resultados. Adicionalmente, la homología de las distancias lineales es difícil de asegurar debido a que en muchos casos los sitios de medición no han sido definidos por puntos homólogos. Por último debe considerarse que es posible obtener medidas lineales iguales de elementos con diferente forma (ADAMS *ET AL.*, 2004).

El problema que plantea el estudio de figuras complejas condujo al desarrollo de la morfometría geométrica, definida como el análisis estadístico de la forma basado en coordenadas cartesianas (MITTEROECKER Y GUNZ, 2009). Utilizando morfometría geométrica, los datos de la forma se separan de los del tamaño, posición y orientación, con base en la colocación de marcas anatómicas (landmarks en inglés) sobre la imagen de una estructura biológica en particular. El resultado en conjunto de coordenadas comunes de la forma, que pueden ser analizadas estadísticamente en programas de computadora especializados. El análisis geométrico de la forma ha permitido la identificación y cuantificación de características previamente desconocidas en varios grupos biológicos (MITTEROECKER Y GUNZ, 2009).

Este estudio aborda el problema taxonómico de los gliptodontes de Norteamérica, un grupo extinto pariente de los armadillos actuales. Los gliptodontes presentan dientes molariformes trilobulados, columna vertebral fusionada, extremidades posteriores de tipo elefantino, y un caparazón inmóvil (sin bandas) que recubre el dorso y costados del cuerpo (HOFFSTETTER, 1958) y que está compuesto por cientos de huesos dérmicos llamados osteodermos (o escudos), presentes también en la cabeza, cola y extremidades (RINDERKNECHT, 2000; FERNICOLA Y PORPINO, 2012) (Fig. 1).

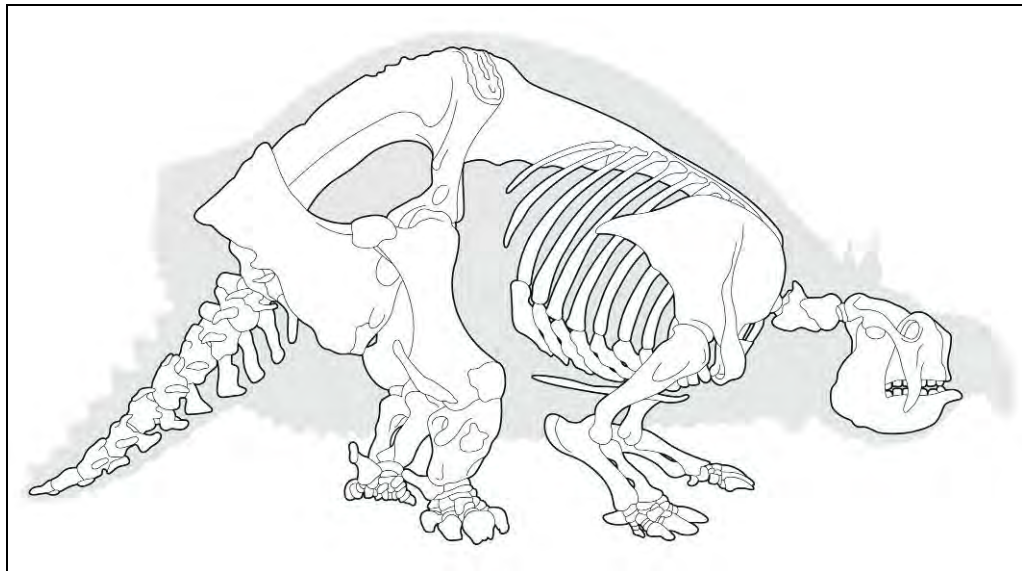


Fig. 1. Esqueleto de *Glyptotherium*.

ANTECEDENTES

Los gliptodontes se integraron a las faunas norteamericanas durante el Plioceno Temprano y se extinguieron en el Pleistoceno Tardío (del Blancano al Rancholabreano en Edad de Mamíferos Terrestres de Norteamérica) (GILLETTE Y RAY, 1981; CARRANZA-CASTAÑEDA Y MILLER 2004). Su clasificación ha atravesado varios cambios, llegando a proponerse en algún momento hasta cinco géneros distintos: *Glyptodon* Owen, 1839; *Brachyostracon* Brown, 1912; *Glyptotherium* Osborn, 1903; *Boreostracon* Simpson, 1929 y *Xenoglyptodon* Meade, 1953 (GILLETTE Y RAY, 1981). Sin embargo, tras una extensa revisión del material colectado, los gliptodontes de Norteamérica se clasifican todos dentro del género *Glyptotherium*; del cual se reconocen cuatro especies morfológicas: *G. texanum* Osborn, 1903 de edad blancana (de 4,750,000 a 1,808,000 años antes del presente) e irvingtoniana (de 1,800,000 a 240,000 años antes del presente) y *G. floridanum*

Simpson, 1929, *G. cylindricum* Brown, 1912 y *G. mexicanum* Cuatáparo y Ramírez, 1875 del Rancholabreano (de 240,000-11,000 años antes del presente) (GILLETTE Y RAY, 1981; GILLETTE *ET AL.*, 2012 Y GILLETTE Y CARRANZA-CASTAÑEDA, 2013).

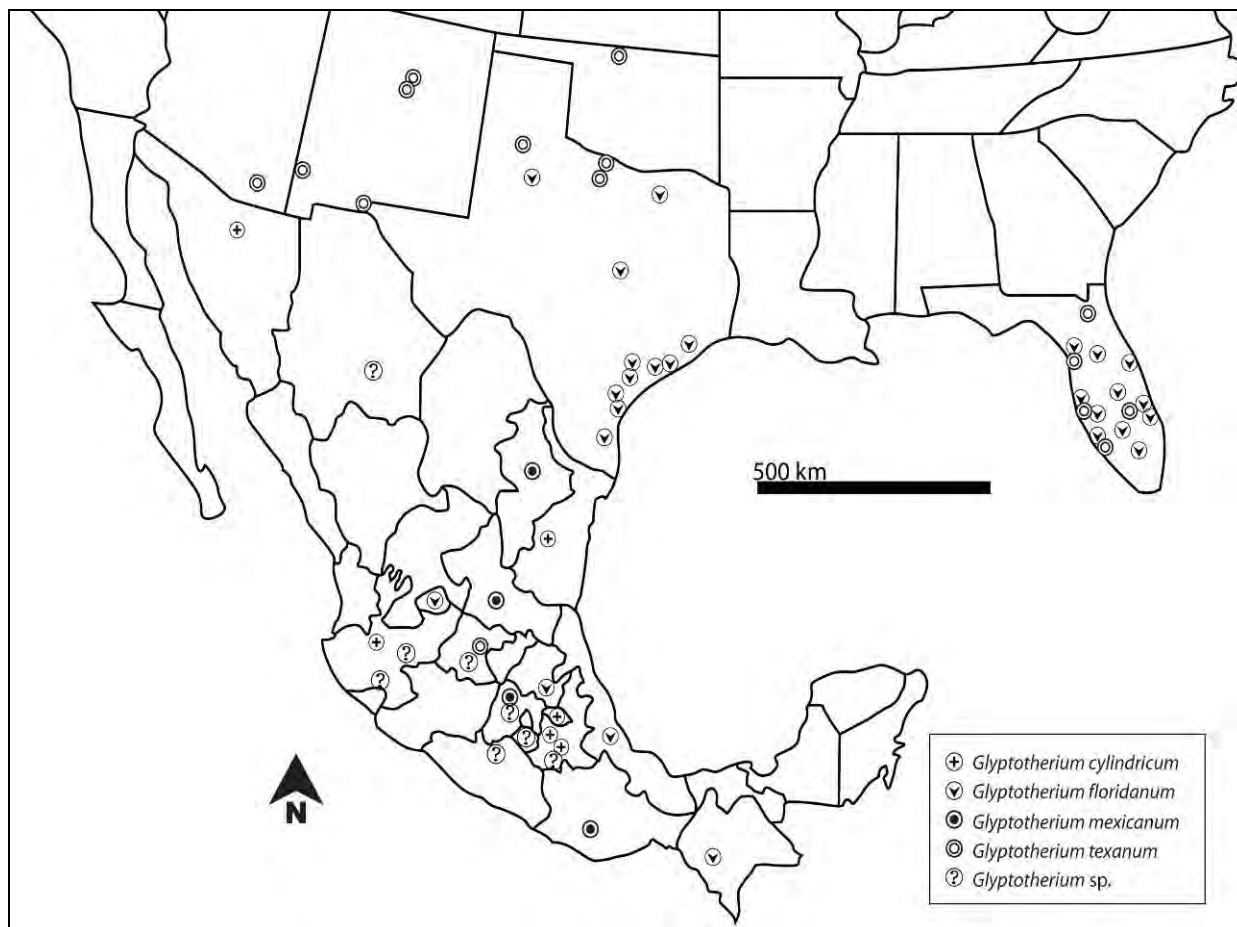


Fig. 2. Mapa de localidades del género *Glyptotherium* en Norteamérica.

México cuenta con varias localidades de edad rancholabreana con registros de: *G. floridanum* en Aguascalientes, Hidalgo y Chiapas; *G. cylindricum* en Jalisco, Puebla, Sonora, Tamaulipas y Tlaxcala; *G. mexicanum* en el Estado de México, Oaxaca, Nuevo León, Veracruz, San Luis Potosí y Morelos; además de numerosos hallazgos de *Glyptotherium sp.* provenientes de Guerrero, Puebla, Jalisco, Guanajuato, Distrito Federal, Estado de México y Oaxaca; y adicionalmente existe registro de *G. texanum* de edad blancana en el estado de Guanajuato (MONTELLANO-BALLESTEROS, 1992; CASTRO-AZUARA, 1997; POLACO-RAMOS *ET AL.*, 1997; CARRANZA-CASTAÑEDA Y MILLER, 2002; FERRUSQUÍA-VILLAFRANCA Y CRUZ-GUTIÉRREZ, 2003;

CARRANZA-CASTAÑEDA Y MILLER, 2004; TOVAR-LICEAGA, 2005; CARRANZA-CASTAÑEDA, 2007; MEAD *ET AL.*, 2007; LUCAS, 2008; MONTELLANO *ET AL.*, 2008; BRAVO-CUEVAS *ET AL.*, 2009; JIMÉNEZ-HIDALGO *ET AL.*, 2011; PÉREZ-CRESPO *ET AL.*, 2011; TOVAR *ET AL.*, 2013 Y RAMÍREZ-CRUZ Y MONTELLANO-BALLESTEROS, 2014). En Estados Unidos existen registros de: *G. texanum* en Arizona, Florida, Nuevo México, Oklahoma y Texas (de edad blanca e irvingtoniana); y *G. floridanum* en Texas y Florida de edad rancholabreana (GILLETTE Y RAY, 1981; CZAPLEWSKI, 2004) (Fig.2). Fuera de Norteamérica se ha reportado la presencia de *Glyptotherium* en el Pleistoceno tardío de Panamá, Honduras, Guatemala, El Salvador y Costa Rica, así como en diversas localidades del Pleistoceno tardío en Venezuela y Brasil (WEBB Y PERRIGO, 1984; JACKSON Y FERNÁNDEZ, 2005; CISNEROS, 2005; MEAD *ET AL.*, 2012; MORA *ET AL.*, 2005; CARLINI *ET AL.*, 2008; ZURITA *ET AL.*, 2010; OLIVEIRA *ET AL.*, 2010 Y ZURITA *ET AL.*, 2011).

El género *Glyptotherium* se caracteriza por poseer un caparazón rígido dividido claramente en dos regiones (preiliaca o torácica y postiliaca o lumbar), compuesto por osteodermos cuya superficie dorsal muestra un patrón diagnóstico con forma de roseta (Fig. 3): una figura central ovalada o sub-ovalada, rodeada por figuras de menor tamaño de simetría trapezoidal (HILL, 2006). En los osteodermos ubicados en las zonas marginales del caparazón, la figura central se modifica formando una protuberancia cónica. Además del caparazón, existen un casco cefálico compuesto por osteodermos de menor talla y una armadura caudal formada por anillos móviles, que culmina en un breve tubo caudal en el extremo distal (GILLETTE Y RAY, 1981). La mayor parte de los hallazgos de gliptodontes constan únicamente de fragmentos del caparazón, por lo que la identificación del género *Glyptotherium* se ha basado principalmente en características del mismo.

En *G. texanum*, la figura central es de mayor tamaño que las periféricas, su superficie es convexa y se eleva ligeramente por encima del nivel de las figuras periféricas. En *G. cylindricum*, la figura central es relativamente más pequeña que las periféricas y su diámetro no es mayor al 50% del diámetro total del osteodermo, su superficie es generalmente aplanada o ligeramente convexa. En *G. floridanum*, la figura central es aproximadamente del mismo tamaño que las figuras periféricas, su superficie suele ser cóncava y elevada por encima del nivel de las figuras periféricas. Por último, en *G. mexicanum*, la figura central es generalmente grande, su diámetro nunca es menor al 50% del diámetro total del osteodermo (GILLETTE Y RAY, 1981).

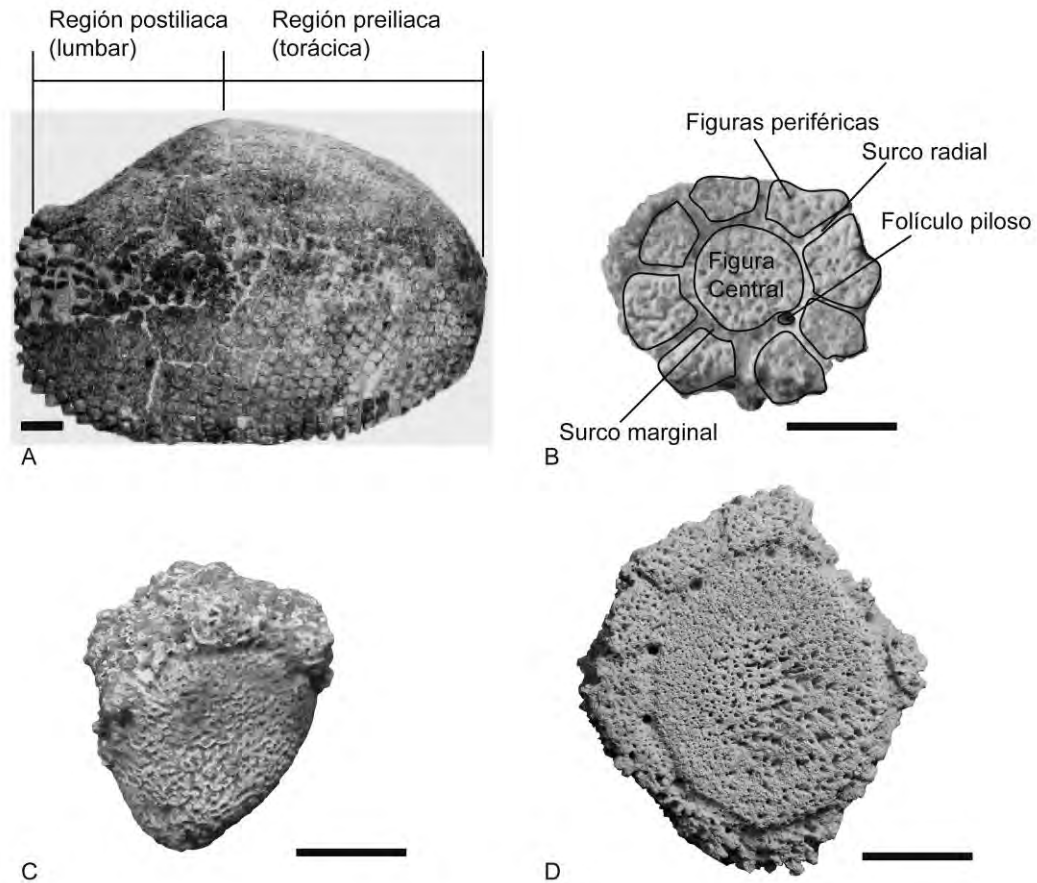


Fig. 3. Anatomía del caparazón de *Glyptotherium*. A, caparazón completo en vista lateral, la escala equivale a 10 cm; B, osteodermo interno ubicado cerca de la línea sagital del caparazón, se muestran las principales partes que configuran el patrón de roseta hexagonal simétrico, la escala equivale a 2 cm; C, osteodermo del borde marginal, se observa la figura central proyectada en forma cónica, la escala equivale a 2 cm; D, osteodermo interno ubicado cerca del borde marginal del caparazón, la figura central abarca la mayor parte de la superficie, las figuras periféricas se encuentran reducidas y el contorno es hexagonal asimétrico, la escala equivale a 2cm.

Dentro de un caparazón completo los osteodermos se hallan articulados en hileras horizontales (Fig. 4A). Sin embargo, se puede observar que existen diferencias morfológicas entre las regiones que lo componen, por lo que el entendimiento de estas variaciones intraespecíficas es necesario para la identificación a nivel de especie. Los osteodermos de cada hilera presentan diferencias tanto en forma general, como en las proporciones entre las figuras de su superficie. Por un lado, las características distintivas descritas para cada una de las especies de Norteamérica son fácilmente observables en osteodermos ubicados cerca de la línea sagital del caparazón. Estos osteodermos, denominados "osteodermos internos", presentan contorno hexagonal simétrico y tienen menor grosor que otros osteodermos. Por otro lado, los osteodermos cercanos al borde del

caparazón, u "osteodermos marginales", presentan una forma hexagonal asimétrica o rectangular y la figura central se acrecienta gradualmente, hasta ocupar la mayor parte de la superficie de la roseta. Los osteodermos marginales presentan mayor grosor que los internos, alcanzando su máximo cerca de la apertura caudal del caparazón.

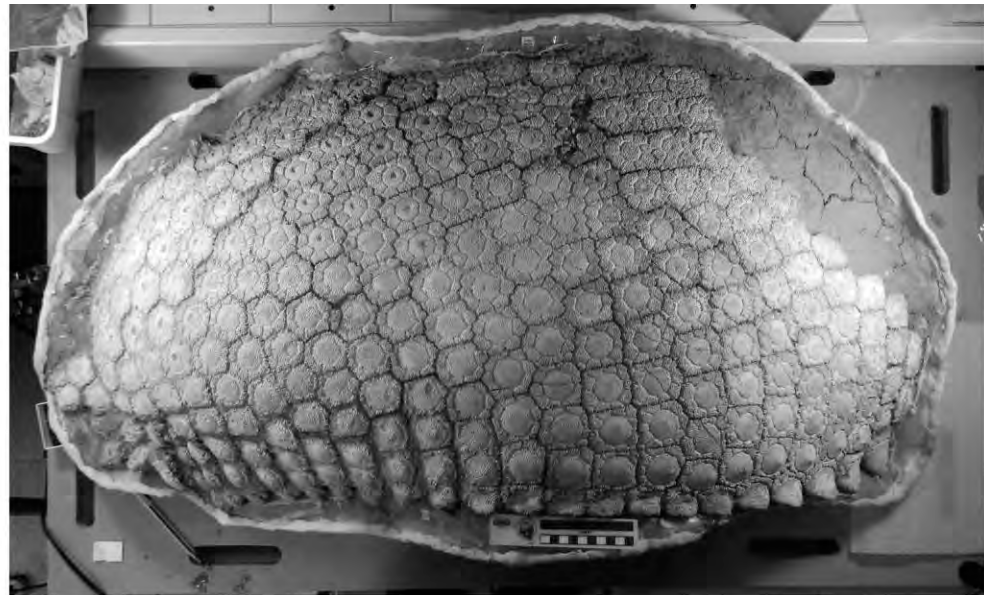
Además de la posición, la variación de los osteodermos también se encuentra relacionada con la edad de los individuos. En organismos juveniles, la superficie dorsal de los osteodermos no sólo es más lisa que en los adultos, donde es rugosa y cubierta de porosidades, sino que la figura central abarca la mayor proporción del área de la roseta aún en osteodermos internos. La proporción entre los diámetros interno y externo se balancea progresivamente en edades más avanzadas.

Adicionalmente, se ha propuesto que entre gliptodontes de edad adulta existe además dimorfismo sexual. La diferencia entre machos y hembras ha sido descrita principalmente en la especie *G. floridanum*, en donde se reconoce que en las hembras son ligeramente más pequeños, las figuras centrales llegan a ser del mismo tamaño que las figuras periféricas y su superficie se encuentra notablemente elevada. Mientras que los osteodermos de los machos son de mayor tamaño y presentan características parecidas a las de los escudos de *G. cylindricum* (GILLETTE Y RAY, 1981). En la especie *G. texanum*, es posible observar también dimorfismo sexual, sin embargo, éste es únicamente apreciable en la apertura caudal del caparazón y se basa en el tamaño y agudeza de los osteodermos cónicos del margen caudal (GILLETTE Y CARRANZA-CASTAÑEDA, 2013) (Fig. 4B).

La recuperación de osteodermos en el estado de Guanajuato y en la localidad 111 Ranch en Arizona ha permitido apreciar características de las especies *G. texanum* a la luz del desarrollo ontogénico y del dimorfismo sexual de los individuos. En consecuencia se ha propuesto que estas especies se diferenciaron muy poco en un lapso de 2.5 millones de años (CARRANZA-CASTAÑEDA Y GILLETTE, 2011). Adicionalmente, el estudio de nuevos ejemplares descubiertos en México ha permitido analizar las características morfológicas antes desconocidas en las especies *G. floridanum* y *G. cylindricum*, que junto con una distribución geográfica y cronológica muy similar, sugieren que las diferencias descritas entre ambas especies podrían dejar de ser válidas (GILLETTE Y RAY, 1981; MEAD *ET AL.*, 2007; CARLINI *ET AL.*, 2008; GILLETTE *ET AL.*, 2012 Y RAMÍREZ-CRUZ Y MONTELLANO-BALLESTEROS, 2014).

El género *Glyptotherium* es hasta el momento el único género de gliptodontes que se estableció en Norteamérica. Sus especies parecen acoplarse a un modelo de especiación anagenético en un periodo de tiempo que va desde el Plioceno hasta el final del Pleistoceno. Durante este

periodo, las poblaciones de gliptodontes pudieron haber acumulado lentamente pequeñas diferencias dentro de sus linajes (CARRANZA Y GILLETTE, 2011). El presente trabajo pretende darle continuidad al estudio del material fósil disponible del género *Glyptotherium*, para revisar, evaluar e integrar la información que se tiene sobre este género y reconocer las diferencias entre las morfoespecies que lo componen mediante técnicas morfométricas.



A



B



C

Fig. 4. Arreglo de los osteodermos y dimorfismo sexual en *Glyptotherium*. A, caparazón de *Glyptotherium texanum*, se aprecia la disposición en hileras horizontales de los osteodermos articulados. El caparazón ha sido identificado como perteneciente a un macho joven. B, osteodermos cónicos de la apertura caudal de un individuo macho de *Glyptotherium mexicanum*. C, apertura caudal de un individuo de *Glyptotherium cylindricum* (AMNH 15548), la presencia de osteodermos marginales achatados sugiere que se trata de una hembra. La escala corresponde a 10 cm.

HIPÓTESIS

Las especies de gliptodontes norteamericanos, presentan diferencias morfológicas claras en los osteodermos internos del caparazón.

OBJETIVO

Determinar las diferencias intraespecíficas e interespecíficas de carácter morfológico en los osteodermos del género *Glyptotherium*.

MATERIAL

El material analizado incluye gliptodontes alojados en colecciones de México y Estados Unidos.

Glyptotherium texanum

GLIPTODONTE 1

Localidad: Safford, Arizona.

Alojado en: Arizona Museum of Natural History, Mesa, Arizona. No. de Localidad 00-859 y No. de Espécimen P3875.

Material disponible: Osteodermos aislados y fragmentos de caparazón.

Tamaño de muestra: 52 osteodermos.

GLIPTODONTE 2

Localidad: Safford, Arizona.

Alojado en: Arizona Museum of Natural History, Mesa, Arizona. No. de Localidad 99-112 y No. de Espécimen P4465.

Material disponible: Osteodermos aislados y fragmentos grandes de caparazón.

Tamaño de muestra: 30 osteodermos.

GLIPTODONTE 3

Localidad: Safford, Arizona.

Alojado en: Arizona Museum of Natural History, Mesa, Arizona. No. de Localidad 02-248 y No. de Espécimen P4818.

Material disponible: Osteodermos aislados y fragmento grande de caparazón.

Tamaño de muestra: 30 osteodermos.

GLIPTODONTE 4

Localidad: Safford, Arizona.

Alojado en: Arizona Museum of Natural History, Mesa, Arizona. No. de Localidad 11-03 y No. de Espécimen P7820.

Material disponible: Osteodermos aislados y fragmento grande de caparazón.

Tamaño de muestra: 29 osteodermos.

Glyptotherium cylindricum

GLIPTODONTE 5

Localidad: Tepexi de Rodríguez, Puebla.

Alojado en: Colección Geográfica de Referencia del Museo de Paleontología María del Carmen Perrilliat M. del Instituto de Geología y en el Laboratorio de Paleontología de Vertebrados del Instituto de Geología, UNAM, México, D. F. No. de Localidad 2434, No. de Acceso 08-04.

Material disponible: Osteodermos y fragmentos de caparazón.

Tamaño de muestra: 31 osteodermos.

GLIPTODONTE 6

Localidad: San Lázaro, Tamaulipas.

Alojado en: Laboratorio de Paleontología de Vertebrados del Instituto de Geología, UNAM, México, D. F.

Material disponible: Osteodermos aislados y fragmentos grandes de caparazón.

Tamaño de muestra: 89 osteodermos.

Glyptotherium floridanum

GLIPTODONTE 7

Localidad: Los Mangos, Chiapas.

Alojado en: Museo de Paleontología Eliseo Palacios, Tuxtla Gutiérrez, Chiapas. No. de Control 11426.

Material disponible: Fragmentos articulados y osteodermos aislados de la mitad anterior del caparazón.

Tamaño de muestra: 31 osteodermos.

GLIPTODONTE 8

Localidad: Gliptodonte, Chiapas.

Alojado en: Museo de Paleontología Eliseo Palacios, Tuxtla Gutiérrez, Chiapas. No. de Catálogo IHNFG-2716.

Material disponible: Fragmentos articulados pequeños y osteodermos aislados.

Tamaño de muestra: 30 osteodermos.

GLIPTODONTE 9

Localidad: El Cedazo, Aguascalientes.

Alojado en: Colección de Tipos del Museo de Paleontología María del Carmen Perrilliat M. del Instituto de Geología y en el Laboratorio de Paleontología de Vertebrados del Instituto de Geología, UNAM, México, D. F., No. de Catálogo IGM 5955.

Material disponible: Osteodermos aislados.

Tamaño de muestra: 4 osteodermos.

Glyptotherium mexicanum

GLIPTODONTE 10

Localidad: Cuauchichinola, Morelos.

Alojado en: Laboratorio de Arqueozoología 'M. en C. Ticul Álvarez Solórzano', Subdirección de Laboratorios y Apoyo Académico, INAH, México, D.F.

Material disponible: Osteodermos aislados, fragmentos pequeños de caparazón.

Tamaño de muestra: 31 osteodermos.

Glyptotherium sp.

GLIPTODONTE 11

Localidad: Santa Cruz Nuevo, Puebla.

Alojado en: Colección Geográfica de Referencia del Museo de Paleontología María del Carmen Perrilliat M. del Instituto de Geología y en el Laboratorio de Paleontología de Vertebrados del Instituto de Geología, No. de Localidad 3568, No. de Acceso 02-06.

Material disponible: Osteodermos aislados.

Tamaño de muestra: 7 osteodermos.

GLIPTODONTE 12

Localidad: Chazumba, Oaxaca.

Alojado en: Laboratorio de Arqueozoología ‘M. en C. Ticul Álvarez Solórzano’, Subdirección de Laboratorios y Apoyo Académico, INAH.

Material disponible: Osteodermos aislados.

Tamaño de muestra: 4 osteodermos.

GLIPTODONTE 13

Localidad: Valsequillo, Puebla.

Alojado en: Laboratorio de Arqueozoología ‘M. en C. Ticul Álvarez Solórzano’, Subdirección de Laboratorios y Apoyo Académico, INAH.

Material disponible: Osteodermos aislados.

Tamaño de muestra: 7 osteodermos.

GLIPTODONTE 14

Localidad: Chapala, Jalisco.

Alojado en: Colección de Referencia del Museo de Paleontología de Guadalajara “Federico A. Solórzano Barreto”, Guadalajara, Jalisco.

Material disponible: Osteodermos aislados.

Tamaño de muestra: 32 osteodermos.

MÉTODO

Después de observar cada muestra asigné los osteodermos individualmente a una de las seis regiones distinguibles del caparazón: cefálica, anterolateral, lateral, posterolateral, caudal y dorsal (Fig. 5). Para lo anterior consideré la simetría general y el tamaño relativo de la figura central con respecto al diámetro total de la superficie de los escudos, así como la posición y número de folículos pilosos sobre el surco marginal como criterios para ubicarlos dentro del caparazón (GILLETTE Y RAY, 1981).

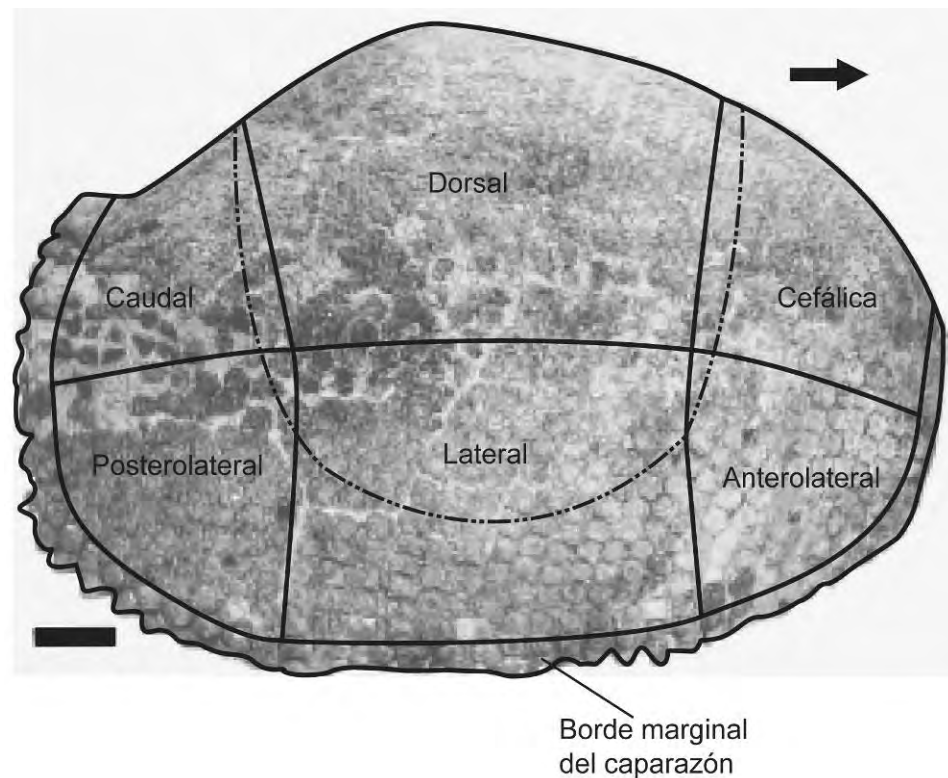


Fig. 5. Vista lateral del caparazón de *Glyptotherium cylindricum*. Se muestran las seis diferentes regiones que pueden ser identificadas dentro del caparazón y el borde marginal (modificada de GILLETTE Y RAY, 1981). La línea punteada delimita la zona de donde provienen los osteodermos de interés. La flecha señala en dirección anterior. La escala equivale a 10 cm.

Analicé la proporción existente entre el diámetro total del osteodermos y el diámetro de la figura central se mediante la técnica de morfometría geométrica. La cual consiste en el análisis estadístico de las dimensiones y forma, basado en coordenadas cartesianas (MITTEROECKER Y GUNZ, 2009). Para ello empleé fotografías digitales de osteodermos individuales y los programas

especializados de la serie TPS: tpsDig y tpsUtil (<http://life.bio.sunysb.edu/morph/>), y de la serie IMP6: Makefan6, CoordGen6h, Semiland6, PCAGen6p y CVAGeno (www3.canisius.edu/~sheets/morphsoft.html).

PROTOCOLO DE OBTENCIÓN DE IMÁGENES

1. SELECCIÓN DE LA ESTRUCTURA

Tomé fotografías de osteodermos de las regiones disponibles de cada muestra, intentando tomar mínimo de 30. Sin embargo, los osteodermos de mayor interés fueron aquellos pertenecientes a las regiones más interiores, es decir alejados de los márgenes del caparazón (Fig. 5). Estos escudos no sólo presentan la morfología menos modificada, sino que además fueron los que se encontraban presentes en la mayoría de las muestras y en mayor cantidad. Seleccioné aquellos donde el patrón hexagonal de roseta es más evidente.

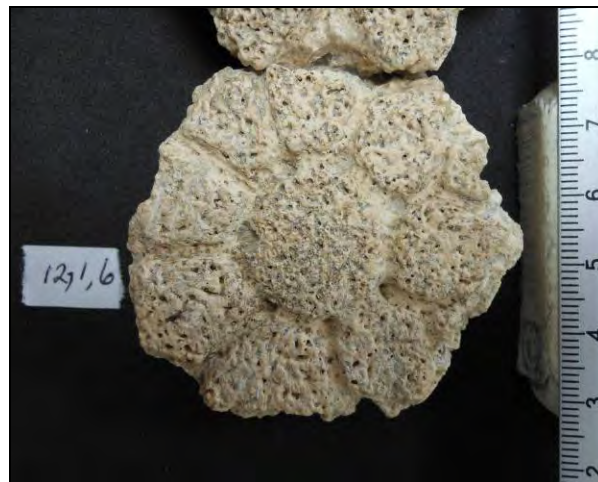


Fig. 6. Ejemplo de fotografía para el análisis morfométrico. Se muestra la superficie dorsal de un osteodermo. La etiqueta señala que se trata de la décima segunda fotografía del individuo 1 y que pertenece a la región dorsal. La escala está en centímetros.

2. POSICIONAMIENTO DEL EJEMPLAR

Monté la cámara en una base especial para evitar problemas de enfoque y poder utilizar una iluminación natural (sin necesidad de flash). Cada fotografía corresponde a un solo osteodermo en vista dorsal, centrado dentro de cada toma. Coloqué el máximo diámetro anteroposterior de cada escudo horizontalmente (Fig. 6). Para asegurar la correcta orientación de cada osteodermo utilicé la

posición y número de los folículos pilosos, pues suelen presentarse en mayor cantidad sobre el lado anterior del surco marginal. Cada fotografía llevó una escala en centímetros y una etiqueta con tres números de referencia: el primero señala el número de fotografía, el segundo el número de individuo y el tercero la región del caparazón a la que se atribuye (1-cefálica, 2-anterolateral, 3-lateral, 4-posterolateral, 5-caudal y 6-dorsal) (Fig. 6).

3. RESOLUCIÓN Y FORMATO DE LAS IMÁGENES

Tomé las fotografías con una cámara Nikon modelo Coolpix S6100 a una resolución de 14 Megapíxeles y las almacené en formato JPG y TIF, para minimizar la pérdida de resolución.

SEMIMARCAS ANATÓMICAS (SEMILANDMARKS)

Las semimarcas o semilandmarks son puntos a lo largo de una curva que no son individualmente homólogos, pero pueden ser estandarizados en todos los ejemplares para proveer información sobre el cambio en la forma de atributos homólogos en contornos que carecen de landmarks (ZELDITCH ET AL., 2004).

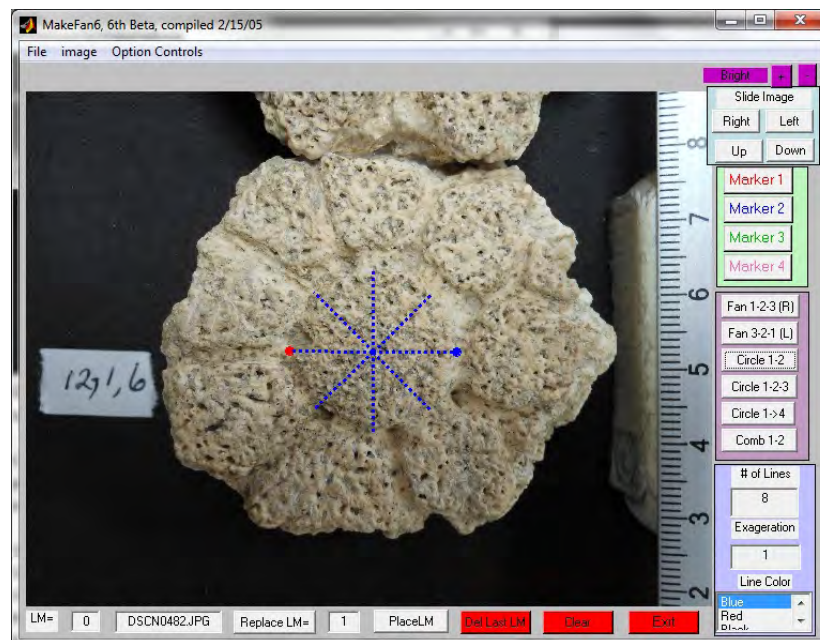


Fig. 7. Ejemplo de colocación de las líneas radiales estandarizadas o "abanico" en el programa MakeFan6. Se muestran los dos puntos utilizados como marcadores. Con respecto a éstos se ha trazado un abanico radial sobre la imagen del osteodermo.

Para posicionar las semimarcas, utilicé el programa MakeFan6. Coloqué dos marcadores en los puntos extremos del diámetro anteroposterior de la figura central del osteodermo como punto de referencia para dibujar ocho líneas radiales divergentes a un ángulo estandarizado a partir del punto medio entre ambos marcadores (también llamadas "abanicos") (Fig. 7). Los sitios justos en donde estas líneas intersectaban el borde externo de la figura central fueron marcados como semimarcas.

POSICIONAMIENTO DE MARCAS ANATÓMICAS (LANDMARKS)

Las marcas anatómicas, o landmarks, son puntos anatómicos discretos con una posición fija y presumiblemente homóloga entre todos los ejemplares en el estudio (BOOKSTEIN, 1991). En el caso de los osteodermos de gliptodonte se utilicé marcas del Tipo 3, las cuales corresponden a ápices y diámetros máximos (BOOKSTEIN, 1991). Coloqué las marcas anatómicas en los puntos máximos de los seis vértices que conforman el hexágono de cada osteodermo (marcas 1 a 6), y sobre los puntos referidos por el abanico trazado previamente coloqué ocho semimarcas (7 a 14) con el programa tpsDig (Fig. 8). Las últimas dos marcas (15 y 16) definieron la escala de la imagen.

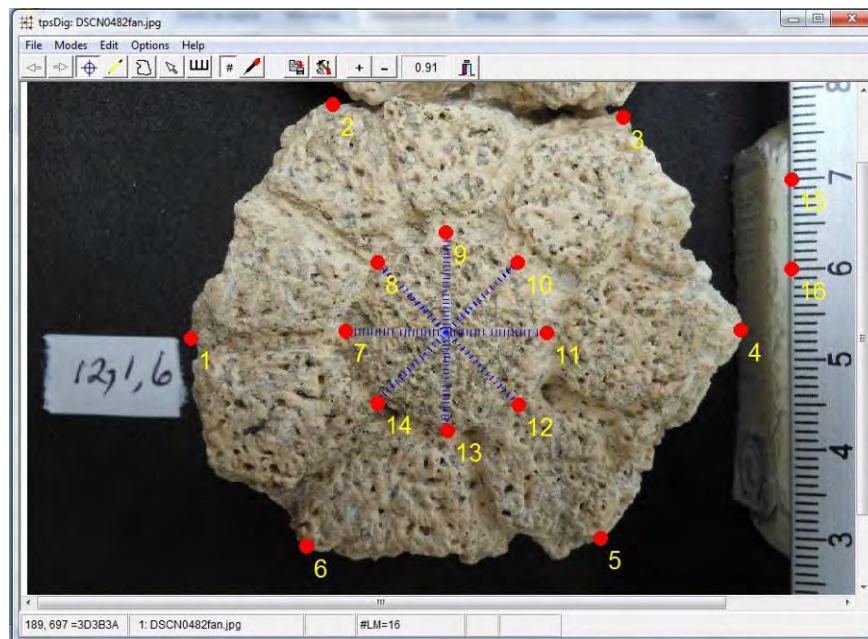


Fig. 8. Ejemplo de colocación de marcas anatómicas en el programa tpsDig. Se muestran las marcas numeradas. Las marcas 1-6 son marcas anatómicas. Las marcas 7-14 se han marcados sobre el abanico trazado y corresponden a las semimarcas. Las marcas finales 15-16 corresponden a la escala.

SUPERPOSICIÓN DE LAS MARCAS ANATÓMICAS

Una vez capturados los datos de forma de toda la muestra, éstos se almacenaron como coordenadas XY en un archivo TPS. Para realizar las comparaciones de la forma es necesario trasladar esa información a un nuevo espacio matemático común en el que se sobreponen todas las formas con base en un nuevo tipo de coordenadas comunes. Este proceso lo llevé a cabo con el programa CoordGen6h, en donde es posible desplegar una imagen de todas las formas superpuestas (Fig. 9). Para este estudio las coordenadas del archivo TPS fueron llevadas a coordenadas Procrustes por medio de una superposición generalizada de Procrustes (GPR) (ROHLF Y SLICE, 1990). El programa identifica automáticamente las últimas dos marcas (en este caso 15 y 16) como la escala y únicamente las coordenadas de las marcas 1 a 14 se guardaron en un nuevo tipo de archivo de texto. Antes de utilizarlas realicé el alineamiento de las semimarcas que se colocaron para reducir la influencia de la colocación subjetiva de los "abanicos" en los siguientes pasos del análisis (ver abajo).

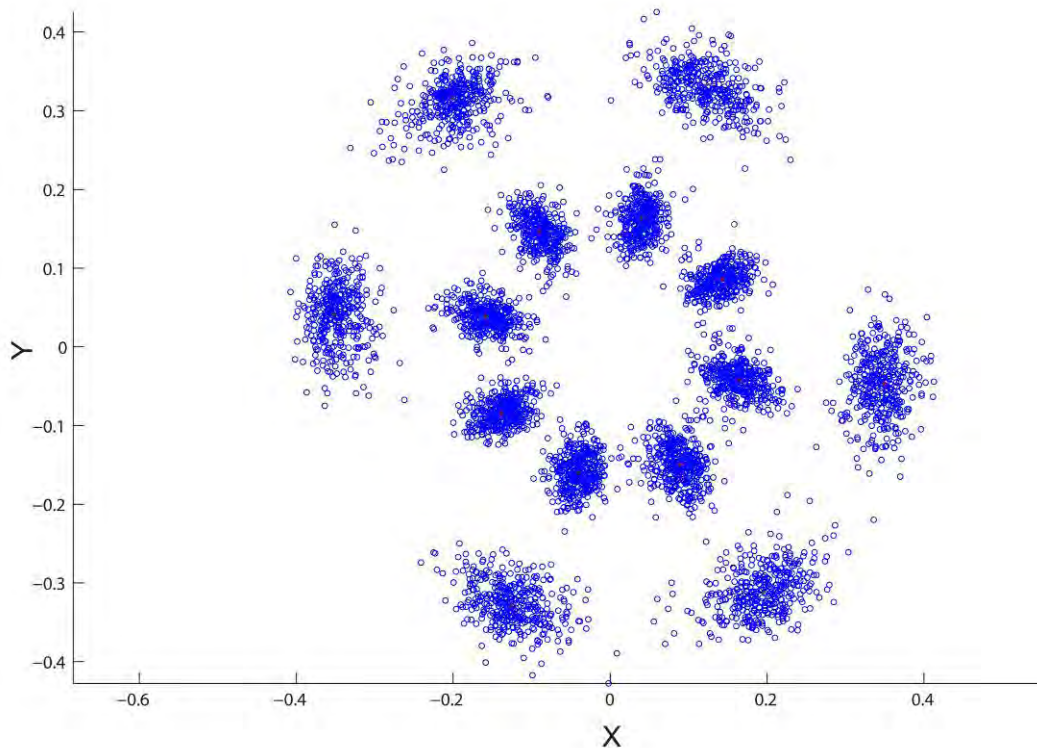


Fig. 9. Superposición de las coordenadas Procrustes de las marcas anatómicas en CoordGenh. La cruz señala la media aritmética de cada nube de coordenadas (i. e., la forma media de los osteodermos).

ALINEAMIENTO DE SEMIMARCAS

El uso de semimarcas asume que las curvas definidas por éstas son homólogas. Sin embargo, los puntos son en verdad resultado de una selección arbitraria y poseen una única dirección de cambio sobre la curva que definen (ZELDITCH ET AL., 2004). El alineamiento de semimarcas reduce el error producido por el método propio de las semimarcas, sin disminuir la variación propia de la muestra, un mayor número de semimarcas mejora el alineamiento, sin embargo es necesario mantener un balance entre el número de semimarcas y marcas anatómicas (ZELDITCH ET AL., 2004). Llevé a cabo el alineamiento en el programa Semiland6. Obtuve así las coordenadas que utilicé en los siguientes pasos del análisis (Fig. 10).

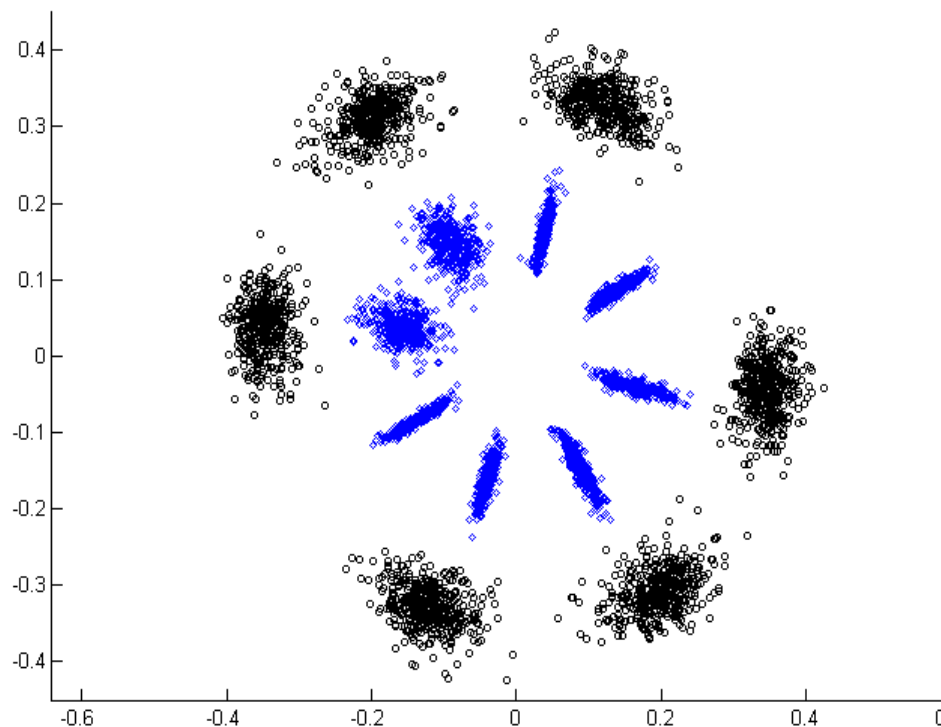


Fig. 10. Alineamiento de las coordenadas Procrustes de las semimarcas en el programa Semiland6. En azul se muestran las semimarcas alineadas. En negro se muestran las marcas anatómicas.

ARCHIVO DE PROTOCOLO

El archivo de protocolo sirve para realizar el alineamiento de las semimarcas. En éste se define qué marcas dentro de la numeración corresponden a marcas anatómicas o semimarcas anatómicas.

El orden en que se colocan las marcas y semimarcas debe ser el mismo en todas las imágenes (Cuadro 1).

Cuadro 1. Archivo de protocolo empleado en el análisis. La primera columna corresponde al símbolo para representar puntos (0), curvas abiertas (números positivos) o curvas cerradas (números negativos). La segunda columna contiene el orden de los puntos dentro de cada curva (primeros seis puntos 1-6 y las ocho semimarcas de la curva cerrada 1-8). La tercera columna contiene el orden progresivo de las marcas y semimarcas (1-14). La última columna representa si el punto debe ser tratado como una marca (0), una semimarca (1) o un punto de ayuda (2).

Tipo de curva	Posición ordinal	Orden de las marcas	Tipo de marca
0	1	1	0
0	2	2	0
0	3	3	0
0	4	4	0
0	5	5	0
0	6	6	0
-1	1	7	1
-1	2	8	1
-1	3	9	1
-1	4	10	1
-1	5	11	1
-1	6	12	1
-1	7	13	1
-1	8	14	1

ANÁLISIS ESTADÍSTICOS

ANÁLISIS DE COMPONENTES PRINCIPALES

El análisis de componentes principales (PCA por sus siglas en inglés), es un análisis de ordenamiento que describe la correlación entre múltiples variables, facilita la interpretación de éstas y simplifica la descripción de las diferencias entre individuos de una muestra. Lo anterior se logra mediante el reemplazo de las variables originales por un nuevo conjunto de variables, llamadas componentes principales, compuestas por combinaciones lineales independientes de las variables originales (ZELDITCH *ET AL.*, 2004).

Una vez que se cuenta con los datos, es posible detectar en la dispersión de éstos una primera dirección sobre la cual se distribuye la mayor proporción de varianza de la muestra. El PCA busca precisamente el eje que describe la mayor de la varianza total. Una vez ubicado este primer "eje" o componente principal (PC), el siguiente paso es encontrar un nuevo eje perpendicular que cargue con toda la variación no descrita por el primero. El proceso se repite un número de veces igual al número de dimensiones que posean los datos. Los componentes principales se ordenan entonces de acuerdo con la cantidad de variación que describen en la muestra dada, es decir sus valores propios (eigenvalores) (ZELDITCH *ET AL.*, 2004). Al inicio del análisis el programa indica cuántos variables componentes principales contienen una cantidad de variación mayor y significativamente diferente a la del resto.

Realicé el PCA de las variables morfométricas capturadas en el programa PCAGen6p. A partir de la matriz de varianza-covarianza de las deformaciones parciales obtuve los eigenvalores de los componentes principales creados a partir de la base de datos. Para este análisis incluí las coordenadas de todos los gliptodontes de la muestra agrupados por especie, con la finalidad de encontrar el rasgo más variable en la morfología del género *Glyptotherium* y conocer si la distribución de los datos mostraba separaciones claras entre los grupos.

Adicionalmente hice un segundo PCA incluyendo a las especies *G. texanum*, *G. cylindricum* y *G. floridanum*. Incluí los datos de osteodermos proveniente de las regiones: cefálica, anterolateral, lateral y dorsal. Para este análisis incluí un osteodermos por región de los 9 especímenes identificados a nivel de especie (Cuadro 2). Utilicé los valores del PC1 y PC2 para hacer un análisis de varianza posteriormente (ver abajo).

ANÁLISIS DE VARIANZA DE UNA Y DOS VÍAS

El análisis de varianza (ANOVA por sus siglas en inglés), es un método estadístico para conocer qué tan probable es que una muestra provenga de una población con la misma media, tomando como referencia la variación que existe entre muestras con respecto a la que variación dentro de dichas muestras. El ANOVA de dos vías se utiliza para estudiar si es que existe además interacción entre dos factores (vías) asociados a las muestras y si el efecto sobre la variación de ambos en conjunto es mayor al que tendrían por separado (ZELDITCH *ET AL.*, 2004).

Utilizando los puntajes del PC1 realicé un ANOVA de una vía para conocer si existen diferencias significativas entre las cuatro especies de *Glyptotherium*. Realicé además un ANOVA

de dos vías, para el cual utilicé la especie y región del caparazón a la que pertenecen los osteodermos como factores y a los puntajes de los PC1 y PC2 como variable dependiente. La meta del análisis fue conocer si existen diferencias estadísticas de forma entre las especies o entre las regiones, y si existe alguna combinación entre ambos factores que sea significativamente distinta a las demás.

Cuadro 2. Número osteodermos para el segundo análisis de componentes principales.

Especie	Individuo	Cefálico	Anterolateral	Lateral	Dorsal
<i>Glyptotherium texanum</i>	Gliptodonte 1	1		1	1
	Gliptodonte 2	1		-	1
	Gliptodonte 3	-		1	1
	Gliptodonte 4	-		-	1
<i>Glyptotherium cylindricum</i>	Gliptodonte 5	1		1	1
	Gliptodonte 6	1		1	1
<i>Glyptotherium floridanum</i>	Gliptodonte 7	-		1	1
	Gliptodonte 8	1		1	1
	Gliptodonte 9	1		1	-
Total		6		7	8

ANÁLISIS DE VARIABLES CANÓNICAS

El análisis de variables canónicas (CVA por sus siglas en inglés) es un método de ordenación que simplifica la descripción de las diferencias entre grupos preestablecidos de datos. De la misma manera que el PCA, construye un conjunto de variables nuevas o canónicas (CV), las cuales también tienen un valor asociado. Estos valores describen las diferencias entre las medias de los grupos estudiados. Los patrones de la variación intragrupal se utilizan para escalar los ejes a un nuevo sistema de coordenadas. Así, la primera variable canónica es la dirección en la que los grupos pueden discriminarse más fácilmente. En otras palabras, la dirección en la que se encuentran más distantes unos de otros (ZELDITCH *ET AL.*, 2004).

Realicé tres CVA en el programa CVAGen6o. El primer CVA incluyó a todos los representantes adultos agrupados en las especies *G. texanum*, *G. cylindricum*, *G. floridanum* y *G. mexicanum*. Para ello utilicé el archivo de coordenadas Procrustes de los organismos contenidos en los grupos establecidos de manera *a priori*, junto con un archivo donde está definido qué organismo pertenece a cada grupo. Al inicio del análisis el programa indica cuántas variables canónicas

contienen una cantidad de variación mayor y significativamente diferente a la del resto. Adicionalmente, el programa es capaz de evaluar la utilidad del CV1 como discriminante utilizando las distancias de Mahalanobis de los especímenes con respecto de la media del grupo *a priori*. De esta manera se realiza una predicción de pertenencia al grupo de cada espécimen basada en sus valores, asignando a cada uno al grupo con la media más cercana a su valor (ZELDITCH *ET AL.*, 2004).

El segundo CVA incluyó únicamente a los individuos adultos de la muestra que han sido identificados a nivel de especie. Posteriormente agregué a los individuos identificados únicamente a nivel de género para que fuesen asignados a los grupos preestablecidos y poner a prueba la identificación basada en la observación utilizada en el CVA anterior.

El último CVA lo hice con los osteodermos del espécimen cuya muestra incluyera la mayor cantidad de escudos de cada una de las regiones del caparazón (Gliptodonte 6, *G. cylindricum*), para evaluar las diferencias entre osteodermos clasificados previamente como cefálicos, anterolaterales, laterales y dorsales.

ANÁLISIS DE "LÁMINAS DE PLACA DELGADA"

El análisis de "láminas de placa delgada" (TPS por sus siglas en inglés) es un método que provee una descripción visualmente interpretable de la deformación, y permite visualizar los desplazamientos de cada una de las marcas anatómicas con respecto a todas las demás (ZELDITCH *ET AL.*, 2004). Después de realizar los análisis respectivos en PCAGen6p y CVAGen6o, obtuve en estos mismos programas las rejillas de deformación promedio sobre el PC1 y CV1. Adicionalmente, para explorar la deformación característica de los grupos incluidos en ambos análisis, obtuve además las rejillas de deformación particulares para la media de cada conjunto de datos.

RESULTADOS

OBSERVACIONES DE LAS MUESTRAS

Glyptotherium texanum

GLIPTODONTE 1

Los osteodermos pertenecen a las seis regiones del caparazón. Los osteodermos de la muestra son muy pequeños, su diámetro va de los 2 a los 2.5 mm. Su superficie dorsal es lisa y la figura central ocupa la mayor parte de la roseta. Estas características revelan que se trata de un individuo juvenil.

GLIPTODONTE 2

Los osteodermos pertenecen a las regiones lateral, posterolateral, caudal y dorsal. El tamaño y grado de fusión de los osteodermos corresponden a los de un individuo adulto. Con base en el tamaño y forma de las ornamentaciones achatadas de la apertura caudal puede suponerse que se trata de una hembra.

GLIPTODONTE 3

Los osteodermos pertenecen a las regiones anterolateral, lateral y dorsal. El tamaño y rugosidad de los osteodermos corresponden a los de un individuo adulto. Con base en el tamaño y forma de las ornamentaciones afiladas de la apertura caudal puede suponerse que se trata de un macho.

GLIPTODONTE 4

Los osteodermos pertenecen a las regiones caudal y dorsal. El gran tamaño y rugosidad de los osteodermos corresponden a los de un individuo adulto. Con base en el tamaño y forma de las ornamentaciones afiladas de la apertura caudal puede suponerse que se trata de un macho.

Glyptotherium cylindricum

GLIPTODONTE 5

Los osteodermos pertenecen a las seis regiones del caparazón. La muestra incluye algunos osteodermos cónicos del borde y anillos caudales. El tamaño sugiere que se trata de un individuo adulto.

GLIPTODONTE 6

Los osteodermos pertenecen a las seis regiones del caparazón. La muestra incluye algunos osteodermos cónicos del borde, fragmentos de los anillos caudales, y material poscraneal. El tamaño sugiere que se trata de un individuo adulto. Con base en el tamaño y forma de las ornamentaciones achatadas de la apertura caudal puede suponerse que se trata de una hembra. Los osteodermos de la región dorsal presentan folículos pilíferos ampliamente expandidos, los cuales podrían deberse a enfermedad o a procesos post mortem.

Glyptotherium floridanum

GLIPTODONTE 7

Los osteodermos provienen de las regiones: cefálica, anterolateral, lateral y dorsal. La muestra incluye también pocos osteodermos marginales y caudales. Las articulaciones entre osteodermos no se encuentran sólidamente fusionadas, por lo que remite a las características que se han adjudicado a *G. floridanum* o bien a un individuo subadulto.

GLIPTODONTE 8

Los osteodermos provienen de la región cefálica, lateral y dorsal. Los osteodermos son relativamente pequeños y el grado de fusión entre éstos es bajo, por lo que podrían pertenecer a una hembra o a un individuo juvenil.

GLIPTODONTE 9

De acuerdo con la simetría de los osteodermos, la muestra representa las regiones cefálica y anterolateral. Los osteodermos son de talla pequeña de 2.5 a 3.5 mm de diámetro anteroposterior. El tamaño general sugiere que se trata de un individuo juvenil.

Glyotherium mexicanum

GLIPTODONTE 10

Las seis regiones del caparazón se encuentran representadas. El tamaño de los osteodermos es mayor que el de organismos juveniles, pero menor que el de organismos adultos, lo que sugiere que pertenecen a un organismo subadulto.

Glyptotherium sp.

GLIPTODONTE 11

Los osteodermos pertenecen a las regiones cefálica, anterolateral, lateral y dorsal. La muestra incluye algunos osteodermos cónicos del borde y anillos caudales. Su tamaño y forma se asemejan a los osteodermos del ejemplar de Tepexi de Rodríguez, por lo que tentativamente podrían ser identificados como *G. cylindricum*.

GLIPTODONTE 12

Los escudos provienen de las regiones cefálica, anterolateral, lateral y posterolateral. Su tamaño sugiere que podrían pertenecer a un individuo juvenil, probablemente de la especie *G. floridanum* con base en la elevación de la superficie de la figura central por encima de las figuras periféricas.

GLIPTODONTE 13

Los escudos provienen de las regiones cefálica, anterolateral, lateral y posterolateral. De acuerdo con el tamaño podrían pertenecer a un organismo juvenil.

GLIPTODONTE 14

Los escudos provienen de las regiones cefálica, anterolateral, lateral y posterolateral. La muestra contiene algunos osteodermos de talla pequeña que podrían pertenecer a un individuo juvenil, junto con osteodermos más grandes de un organismo adulto. La proporción existente entre la figura central y el diámetro total del osteoderma, así como el número de figuras periféricas sugieren que podría pertenecer a la especie *G. cylindricum*.

ANÁLISIS EXPLORATORIOS

ANÁLISIS DE COMPONENTES PRINCIPALES (PCA)

En el primer PCA el programa muestra que el PC1 explica un porcentaje estadísticamente distinto al resto, y que junto con el PC2 explican únicamente el 38.3% de la variación total (Cuadro 3). Al graficar la dispersión de ambos componentes se observa que todas las especies se encuentran solapadas entre sí (Fig. 11). Posteriormente al graficar la media y los intervalos de confianza de las nubes de datos se puede ver que los intervalos de confianza sobre el PC1 se encuentran separados en las cuatro especies (Fig. 12). Sin embargo, sobre el PC2 los intervalos de confianza de las especies *G. floridanum* y *G. cylindricum* logran distinguirse de los de *G. texanum*, pero no claramente entre ellos mismos ni con los de *G. mexicanum*, que a su vez muestra cierto solape con *G. texanum*.

Cuadro 3. Eigenvalores del análisis de componentes principales. Se muestra el porcentaje de varianza explicada por cada eigenvalor.

PC	Eigenvalor	% total de varianza
1	0.00427821	23.5%
2	0.00270391	14.8%
3	0.00249806	13.7%
4	0.00207717	11.4%
5	0.0015907	8.7%
6	0.00134597	7.4%
7	0.00076856	4.2%

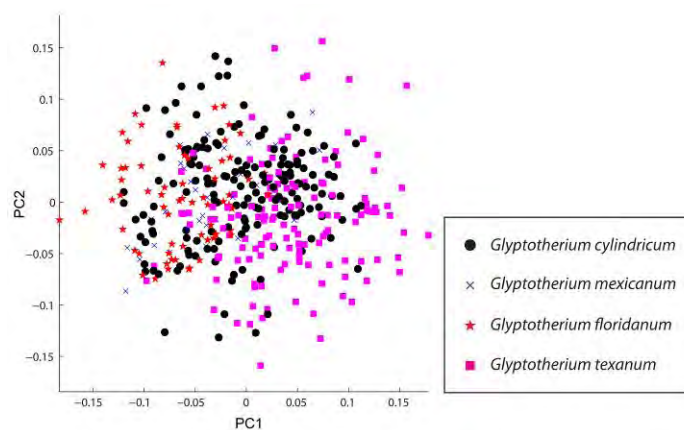


Fig. 11. Gráfica de dispersión del análisis de componentes principales. Los símbolos representan a las especies dentro de la muestra.

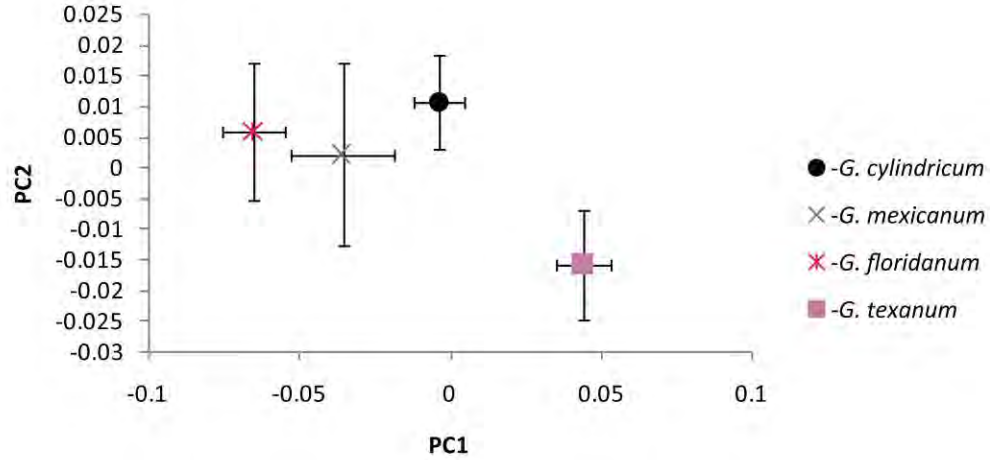


Fig. 12. Media aritmética e intervalos de confianza al 95% de los dos primeros componentes principales. Los símbolos representan a las especies dentro de la muestra.

ANÁLISIS DE VARIANZA DE UNA Y DOS VÍAS

El resultado del ANOVA utilizando los puntajes del PC1 y del PC2 de todas las especies reveló que al menos una de las especies fue significativamente diferente a las demás (Cuadro 4). Esta información complementa a la gráfica de dispersión, donde se puede ver que *G. texanum* es la especie que más se separa del resto sobre el PC1, a la vez que se distingue de *G. floridanum* y *G. cylindricum* sobre el PC2.

Cuadro 4. Cuadro del análisis de varianza de una vía.

Prueba de significancia para el PC1					
	Suma de cuadrados	Grados de libertad	Media al cuadrado	F	P
Especie	0.607369	3	0.202456	72.23008	<0.001
Error	1.129584	403	0.002803		

Prueba de significancia para el PC2					
	Suma de cuadrados	Grados de libertad	Media al cuadrado	F	P
Especie	0.056001	3	0.018667	7.221090	<0.001
Error	1.041785	403	0.002585		

El resultado del ANOVA de dos vías, comparando tres especies y cuatro regiones del caparazón, muestra que el factor "especie" para el PC1 y la interacción entre "especie y región" en el caso del PC2 tuvieron un efecto significativo sobre la variación en cada caso respectivamente (Cuadro 5). Al graficar los intervalos de confianza, se observa que la especie *G. floridanum* es la más distinta para el PC1 (Fig. 13), y que los osteodermos anterolaterales y dorsales de *G. cylindricum* son los más distintos para el PC2 (Fig. 14).

Cuadro 5. Cuadro del análisis de varianza de dos vías.

Prueba de significancia para el PC1					
	Suma de cuadrados	Grados de libertad	Media al cuadrado	F	P
Especie	0.02118	2	0.01059	3.742416	0.046415
Región	0.00771	3	0.00257	0.908251	0.45894
Especie*Región	0.012998	6	0.002166	0.765541	0.607556
Error	0.045276	16	0.002803		

Prueba de significancia para el PC2					
	Suma de cuadrados	Grados de libertad	Media al cuadrado	F	P
Especie	0.000724	2	0.000362	0.222956	0.802595
Región	0.01574	3	0.005247	3.230511	0.050361
Especie*Región	0.030749	6	0.005125	3.155564	0.030813
Error	0.025985	16	0.001624		

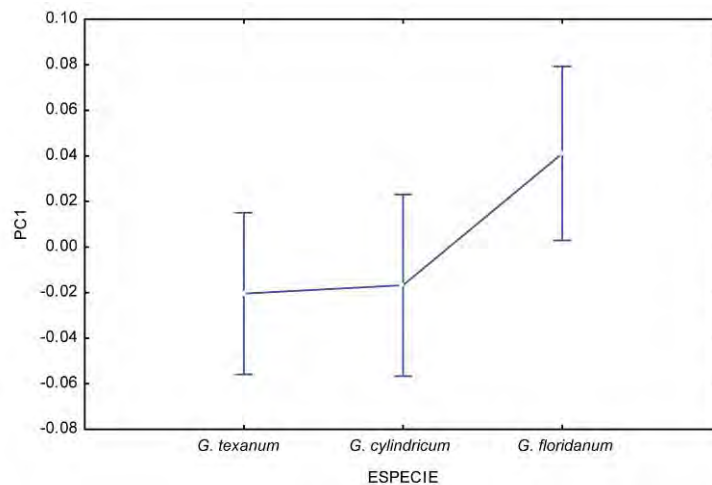


Fig. 13. Media aritmética e intervalos de confianza del primer componente principal. Se muestra la diferencia que existe en el factor especie.

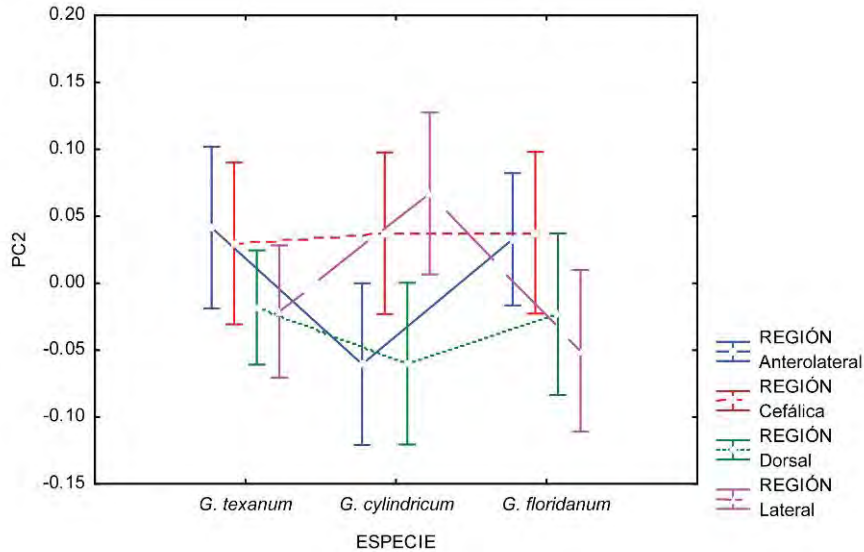


Fig. 14. Media aritmética e intervalos de confianza al 95% del segundo componente principal. Se muestra la diferencia que existe en la interacción de los factores especie y región.

ANÁLISIS DE "LÁMINAS DE PLACA DELGADA"

Para tener una idea de la relación de los valores del PC1 con las variables originales de forma, es posible crear una gráfica de la deformación a través de ese eje mediante el análisis de "láminas de placa delgada". En el primer PCA, el resultado revela que la mayor proporción de la variación se encuentra asociada con el desplazamiento de las marcas de los vértices del hexágono hacia el centro de la roseta y de las semimarcas que describen la figura central hacia el exterior (Fig. 15.1). En otras palabras, las especies con mayores valores de PC1 presentan osteodermos cuya figura central es de mayor tamaño en comparación con el diámetro total y viceversa. Por otro lado, la variación contenida en el PC2 muestra que los valores altos representan osteodermos más alargados en sentido anteroposterior, con figuras centrales de menor diámetro (Fig. 15.2).

En el segundo PCA la deformación sobre el PC1 se expresa como una disminución del tamaño de la figura central mientras que el diámetro externo se alarga en sentido anteroposterior (Fig. 16.1). El cambio de forma explicado por el PC2 muestra nuevamente una expansión de la superficie central, y una ligera rotación de las marcas que definen el contorno externo del osteoderma (Fig. 16.2).

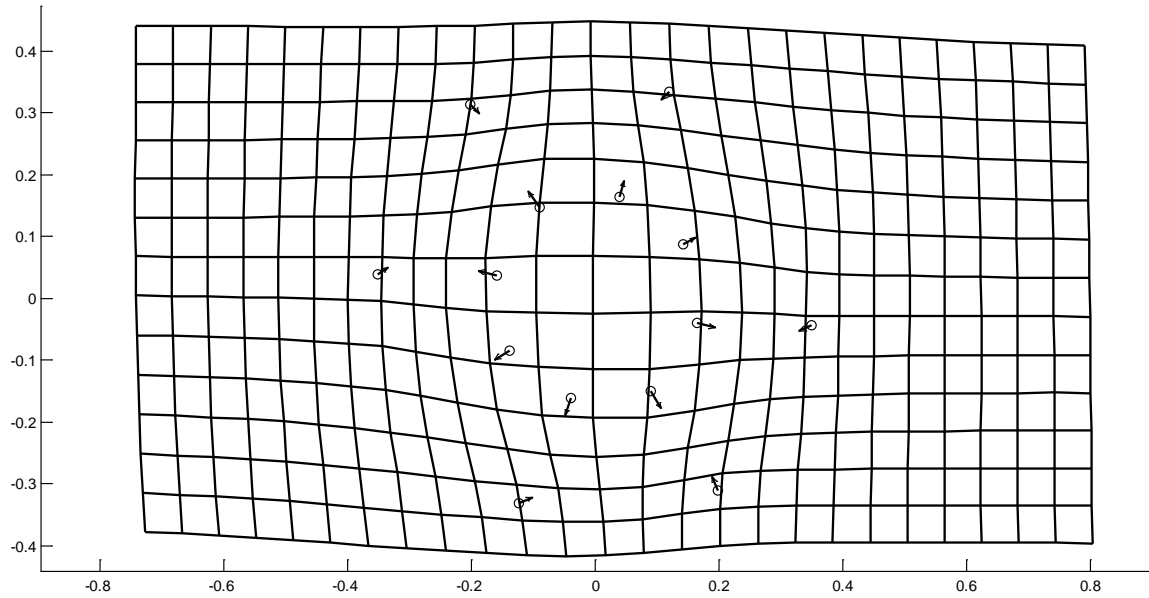


Fig. 15. 1. Análisis de "lámina de placa delgada" para el análisis de componentes principales comparando especies. Las flechas señalan los cambios en las posiciones relativas de las marcas que más influencia tienen en el componente principal 1.

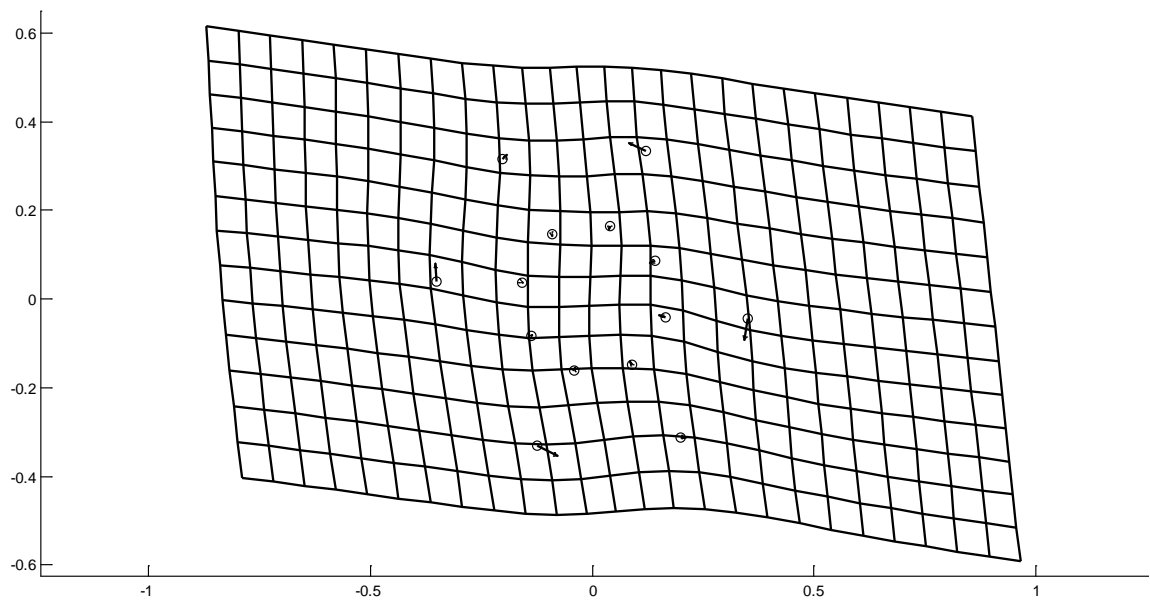


Fig. 15. 2. Análisis de "lámina de placa delgada" para el análisis de componentes principales comparando especies. Las flechas señalan los cambios en las posiciones relativas de las marcas que más influencia tienen en el componente principal 2.

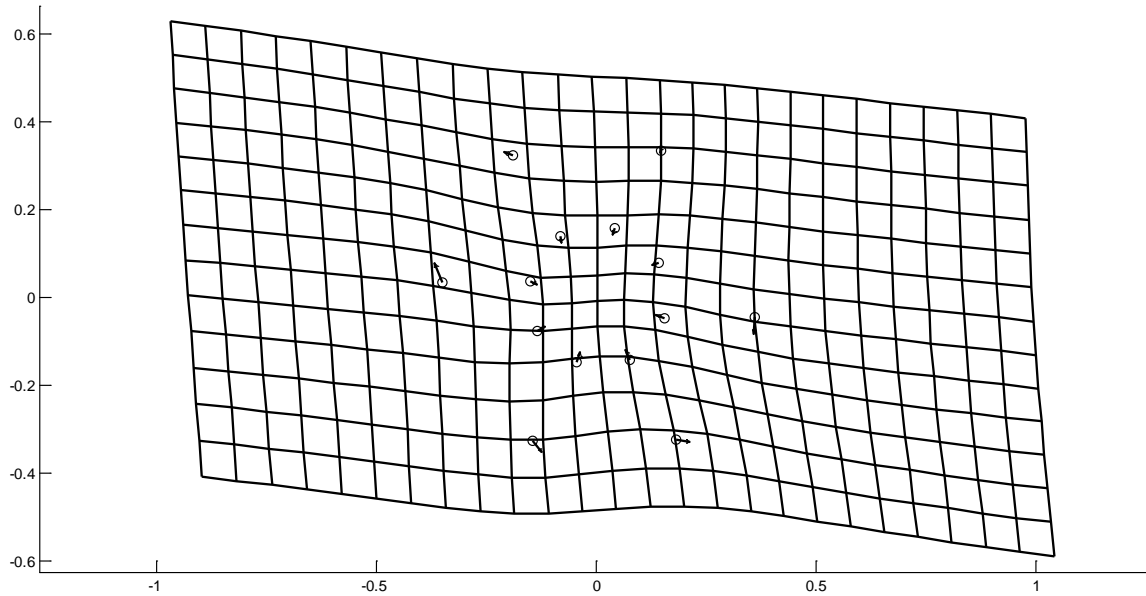


Fig. 16. 1. Análisis de "lámina de placa delgada" para el análisis de componentes principales comparando osteodermos de diferentes especies y regiones del caparazón. Las flechas señalan los cambios en las posiciones relativas de las marcas que más influencia tienen en el componente principal 1.

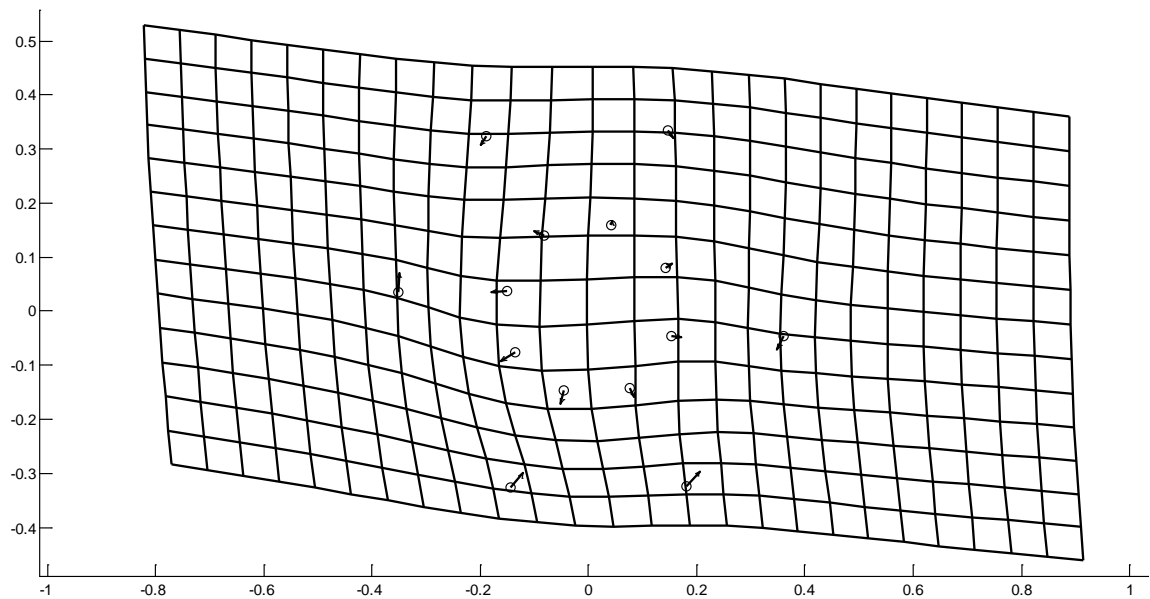


Fig. 16. 2. Análisis de "lámina de placa delgada" para el análisis de componentes principales comparando osteodermos de diferentes especies y regiones del caparazón. Las flechas señalan los cambios en las posiciones relativas de las marcas que más influencia tienen en el componente principal 2.

ANÁLISIS DE VARIABLES CANÓNICAS (CVA)

El primer CVA reveló que la CV1 y la CV2 son significativamente distintas al resto y por lo tanto son las mejores discriminantes de la forma. En la gráfica de dispersión puede verse una incipiente separación entre las especies *G. cylindricum* y *G. texanum*, mientras que *G. mexicanum* se solapa principalmente con la primera y *G. floridanum* ocupa una región en medio de las tres anteriores (Fig. 17). Al graficar las medias y los intervalos de confianza de cada una de las nubes, se observa que las cuatro especies son más distintas sobre la CV1 que sobre la CV2 (Fig. 18).

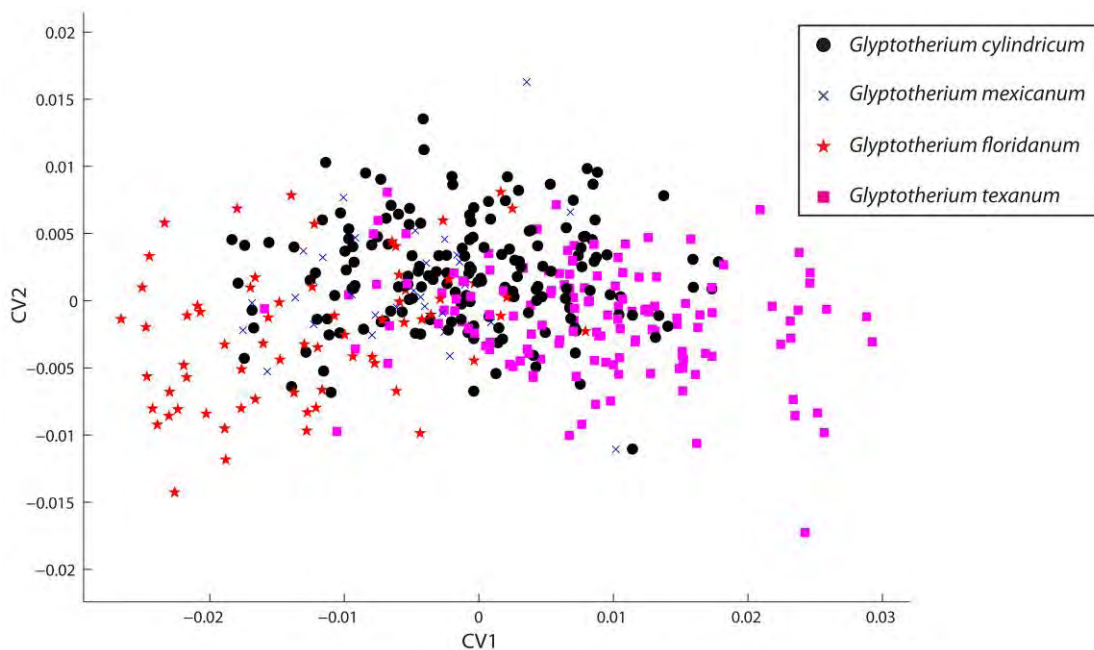


Fig. 17. Gráfica de dispersión del análisis de variables canónicas entre especies de *Glyptotherium*. Los diferentes colores representan a los grupos de la muestra.

En los resultados de la prueba de asignación (Cuadro 6) puede verse que, con base en la CV1, la mayoría de los especímenes son clasificados *a posteriori* dentro de la misma especie en que fueron identificados originalmente. Sin embargo, fue la especie *G. texanum* la que presenta el menor porcentaje de error, seguido por *G. floridanum*. Mientras que en las especies *G. cylindricum* y *G. mexicanum* el porcentaje de error es de más del 50%.

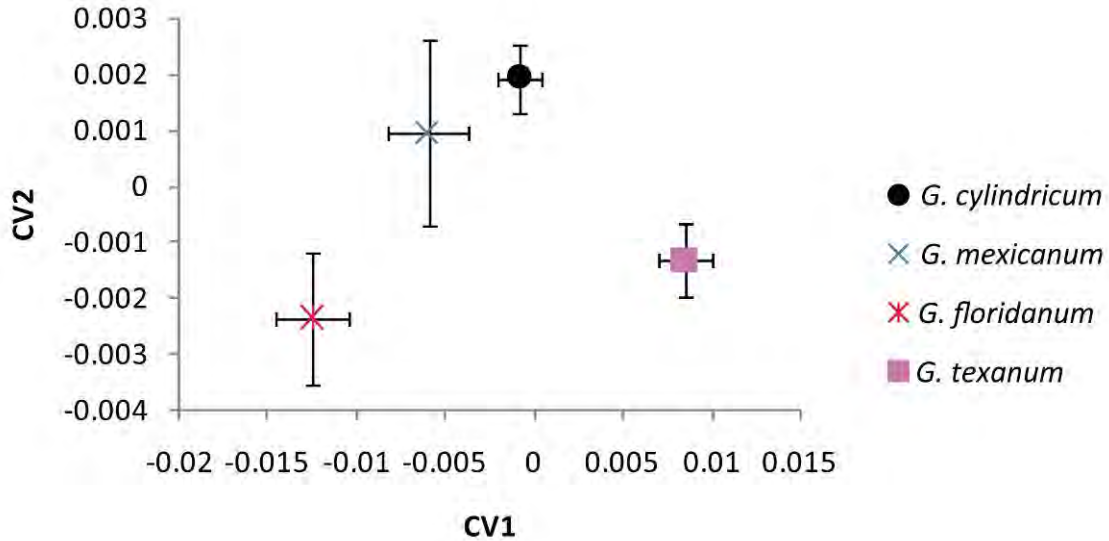


Fig. 18. Media aritmética e intervalos de confianza al 95% de las dos primeras variables canónicas. Los símbolos representan a las especies dentro de la muestra.

Cuadro 6. Clasificación por CVA de las especies de gliptodontes de Norteamérica. La primera columna muestra la asignación *a priori* basada en las descripciones del material fósil. Las siguientes columnas muestran la asignación *a posteriori* basada en las distancias de Mahalanobis de los individuos a la media de cada uno de los grupos *a priori*. La última columna corresponde al porcentaje de error en la reclasificación de cada especie.

	<i>G. texanum</i>	<i>G. cylindricum</i>	<i>G. floridanum</i>	<i>G. mexicanum</i>	Total	% de error
<i>G. texanum</i>	102	26	4	9	141	27.7%
<i>G. cylindricum</i>	36	72	13	45	166	56.7%
<i>G. floridanum</i>	2	9	44	14	69	36.3%
<i>G. mexicanum</i>	1	9	7	14	31	54.9%

En el segundo CVA, la prueba de significancia detectó una sola variable canónica distinta, la cual fue graficada contra la siguiente en magnitud (Fig. 19). Aún cuando existe cierto solape, cada una de las regiones parece distribuirse en direcciones distintas. Con excepción de los osteodermos cefálicos y anterolaterales, los cuales son muy parecidos tomando como base a la CV1. La gráfica de las medias e intervalos de confianza muestra que los osteodermos dorsales y laterales se separan del resto claramente sobre la CV1 y CV2 respectivamente (Fig. 20). En la prueba de asignación para saber qué tan bien se discriminan las regiones del caparazón con base en las distancias de

Mahalanobis (Cuadro 7), se observa que los osteodermos dorsales presentan el menor porcentaje de error en la clasificación *a posteriori*. Mientras que la región anterolateral presenta el mayor porcentaje, seguido por las regiones lateral y cefálica.

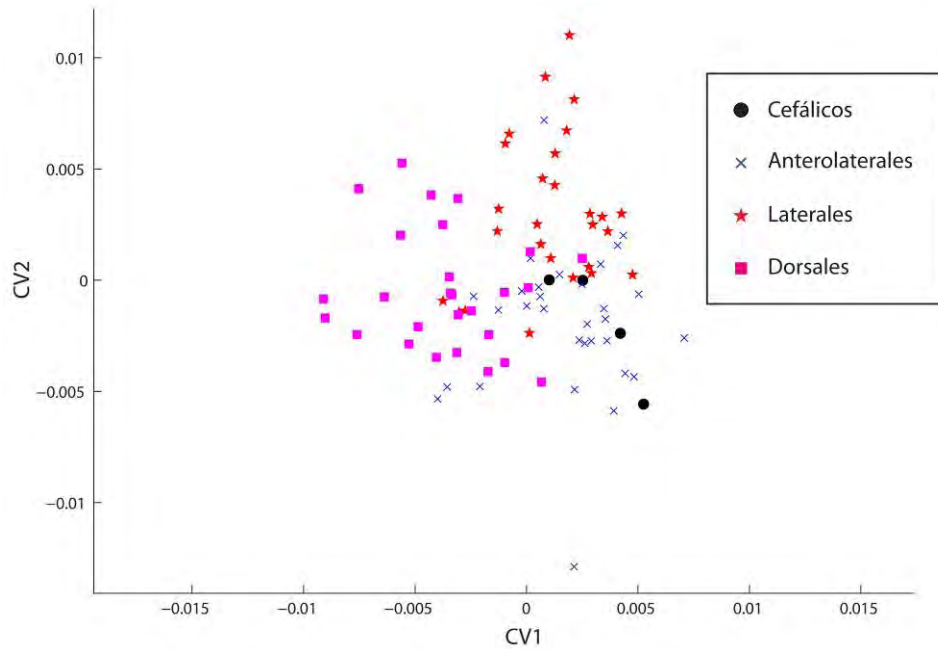


Fig. 19. Gráfica de dispersión del análisis de variables canónicas entre regiones del caparazón del Gliptodonte 6. Los diferentes colores representan a los grupos de la muestra.

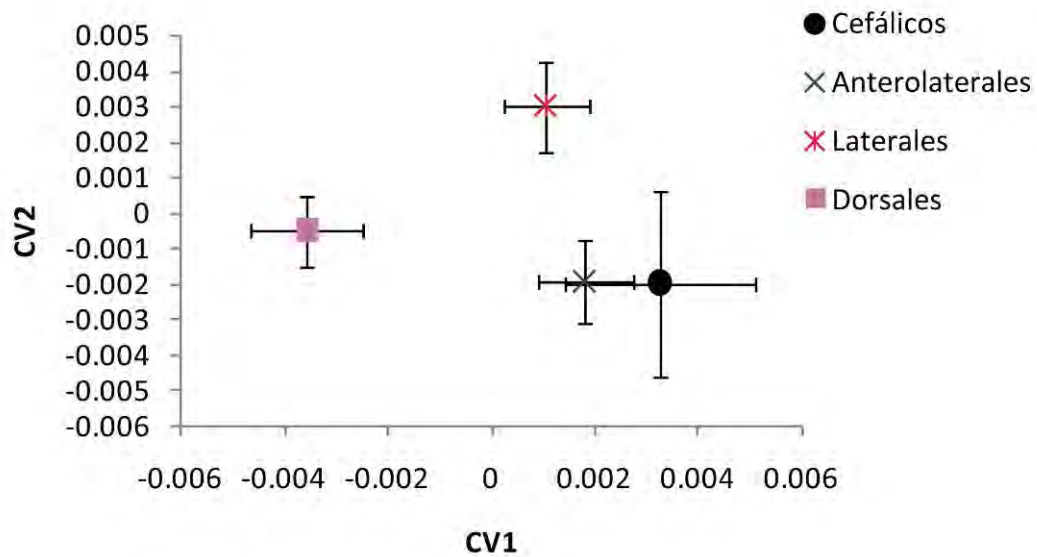


Fig. 20. Media aritmética e intervalos de confianza al 95% de las primeras dos variables canónicas. Se muestran las diferencias entre osteodermos de distintas regiones del caparazón.

Cuadro 7. Clasificación por análisis de variables canónicas de los osteodermos de las regiones del caparazón de un gliptodonte. La primera columna muestra la asignación *a priori* basada en la observación del material fósil. Las siguientes columnas muestran la asignación *a posteriori* basada en las distancias de Mahalanobis de los individuos a la media de cada uno de los grupos *a priori*. La última columna corresponde al porcentaje de error en la reclasificación de cada región del caparazón.

	<i>Cefálicos</i>	<i>Anterolaterales</i>	<i>Laterales</i>	<i>Dorsales</i>	<i>Total</i>	<i>% de error</i>
<i>Cefálicos</i>	2	1	1	0	4	50%
<i>Anterolaterales</i>	14	5	8	4	31	83.9%
<i>Laterales</i>	8	4	11	4	27	59.3%
<i>Dorsales</i>	0	1	5	21	27	22.3%

En el último CVA las dos primeras variables canónicas resultaron significativas. Al no incluir los datos de los especímenes identificados al nivel de género, la gráfica de dispersión muestra una distribución similar a la del primer CVA sobre la CV1 y la CV2 (Fig. 21). La gráfica de los intervalos de confianza muestra que las cuatro especies se distinguen sobre la CV1, pero *G. cylindricum* se separa además sobre la CV2 (Fig. 22).

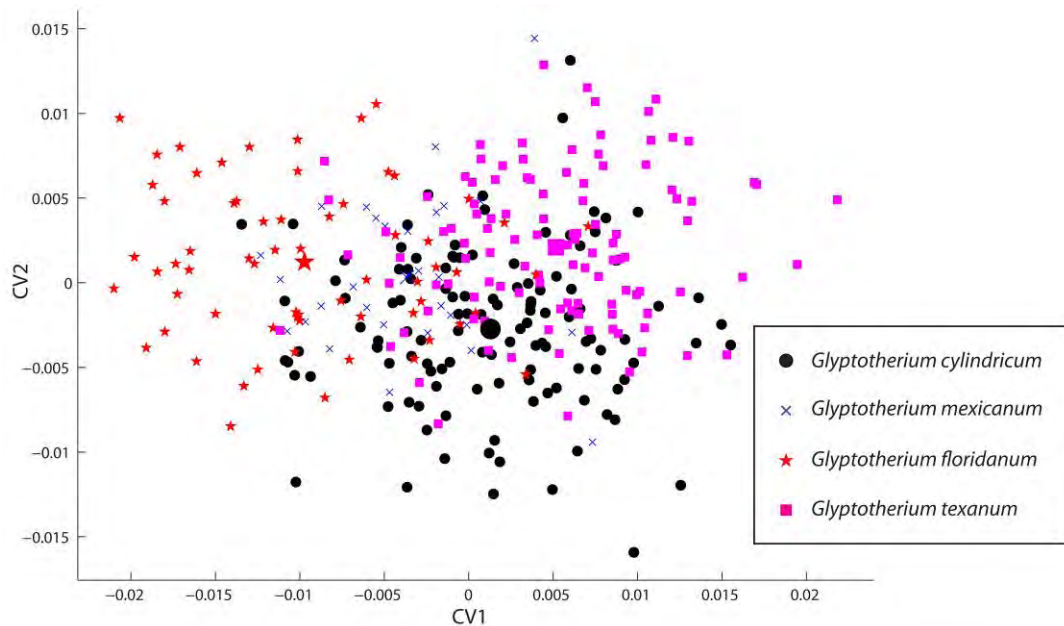


Fig. 21. Gráfica de dispersión del análisis de variables canónicas entre especímenes identificados a nivel de especie. Los diferentes colores representan a los grupos de la muestra.

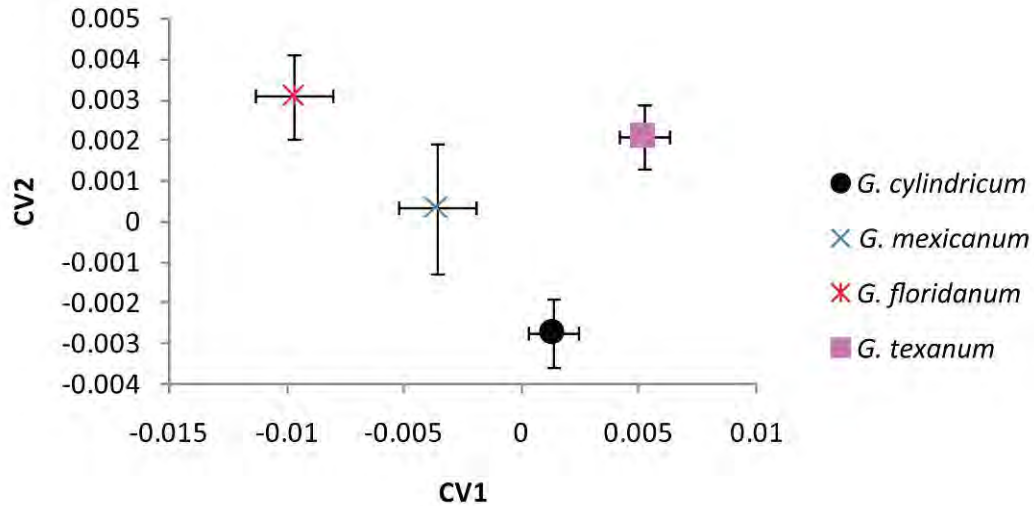


Fig. 22. Media aritmética e intervalos de confianza al 95% de las primeras dos variables canónicas. Se muestran las diferencias entre osteodermos de distintas regiones del caparazón.

En la tercera prueba de asignación las especies que se reclasificaron con menor porcentaje de error fueron *G. texanum* y *G. floridanum* (Cuadro 8). Los ejemplares de *Glyptotherium* sp. fueron comparados con los valores del CVA y asignados con base en estos a una de las cuatro especies (Cuadro 9). El Gliptodonte 11 obtuvo un mayor porcentaje de asignación a la especie *G. floridanum*, el Gliptodonte 12 a *G. cylindricum*, el Gliptodonte 13 a *G. mexicanum*, y el Gliptodonte 14 para *G. cylindricum* y *G. mexicanum*.

Cuadro 8. Clasificación por análisis de variables canónicas de los osteodermos de especímenes identificados al nivel de especie. La primera columna muestra la asignación *a priori* basada en la observación del material fósil. Las siguientes columnas muestran la asignación *a posteriori* basada en las distancias de Mahalanobis de los individuos a la media de cada uno de los grupos *a priori*. La última columna corresponde al porcentaje de error en la reclasificación de especie.

	<i>G. texanum</i>	<i>G. cylindricum</i>	<i>G. floridanum</i>	<i>G. mexicanum</i>	Total	% de error
<i>G. texanum</i>	75	22	4	13	114	34.3%
<i>G. cylindricum</i>	23	64	11	22	120	46.7%
<i>G. floridanum</i>	4	5	43	13	65	33.9%
<i>G. mexicanum</i>	2	8	8	13	31	58.1%

Cuadro 9. Clasificación por análisis de variables canónicas de los especímenes identificados a nivel de género. La primera columna muestra el número de individuo. Las siguientes columnas muestran la asignación basada en las distancias de Mahalanobis de los individuos de *Glyptotherium* sp. con respecto a la media de cada uno de los grupos definidos por los individuos clasificados a nivel de especie. La última columna corresponde al porcentaje en que los individuos fueron asignados a una especie sobre las demás.

	<i>G. texanum</i>	<i>G. cylindricum</i>	<i>G. floridanum</i>	<i>G. mexicanum</i>	Total	% de asignacion
Gliptodonte 11	1	-	5	1	7	71.4%
Gliptodonte 12	1	2	-	1	4	50%
Gliptodonte 12	1	2	1	3	7	42.8%
Gliptodonte 14	8	10	4	10	32	31%

ANÁLISIS DE "LÁMINAS DE PLACA DELGADA"

En el primer CVA, la variación de la forma contenida en la CV1 se refiere nuevamente a la expansión de la figura central y la disminución del diámetro externo del patrón de roseta (Fig. 23. 1). La deformación a lo largo de la CV2 se refiere a una disminución del tamaño de la figura central, asociado con el desplazamiento de las marcas exteriores y relativa elongación de los osteodermos en sentido anterior y posterior (Fig. 23. 2).

En el segundo CVA, la deformación contenida por la CV1 se observa también como un aumento del tamaño del contorno interno y una disminución del contorno definido por las marcas en los vértices del hexágono externo (Fig. 24. 1). No obstante, la expansión de la figura central es un poco mayor hacia uno de los extremos de la roseta. Esto significa que los osteodermos con valores mayores de la CV1 tienen figuras centrales más ovaladas. Los valores altos de la CV2 implican una disminución en el diámetro de la figura central junto con una ligera rotación y expansión en sentido anteroposterior de las marcas del contorno externo.

Por último, el cambio de forma representado por los valores de las CV1 en el tercer CVA es muy similar al del primer CVA (Fig. 25. 1). Pero a diferencia de anterior, los valores altos de la CV2 muestran un desplazamiento de las marcas exteriores hacia los extremos del patrón de roseta, dándole a los osteodermos un aspecto alargado mientras que las marcas interiores se acercan al centro (Fig. 25. 2).

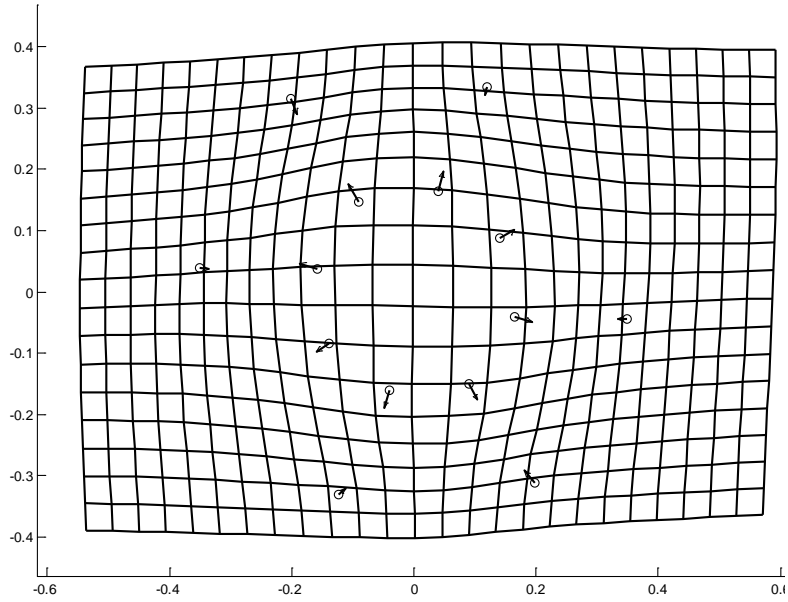


Fig. 23. 1. Análisis de "lámina de placa delgada" para el análisis de variables canónicas agrupado por especie. Las flechas señalan los cambios en las posiciones relativas de las marcas que más influencia tienen en la variable canónica 1.

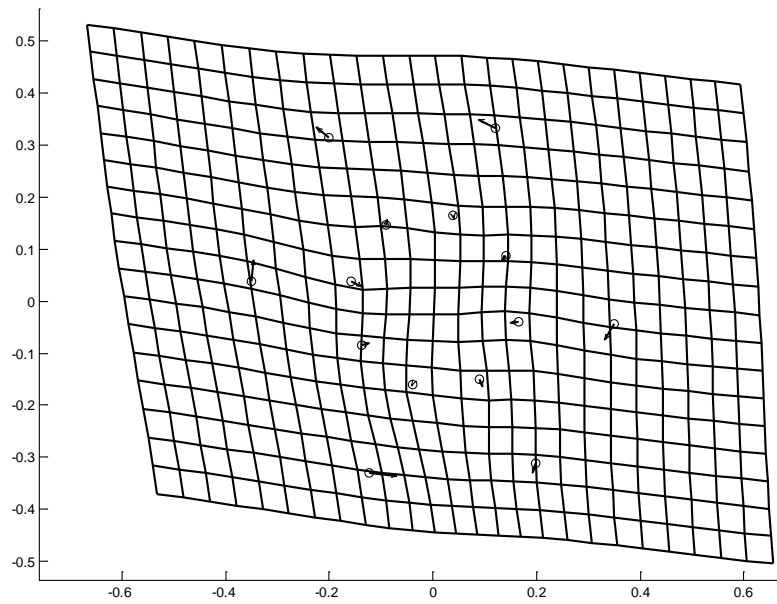


Fig. 23. 2. Análisis de "lámina de placa delgada" para el análisis de variables canónicas agrupado por especie. Las flechas señalan los cambios en las posiciones relativas de las marcas que más influencia tienen en la variable canónica 2.

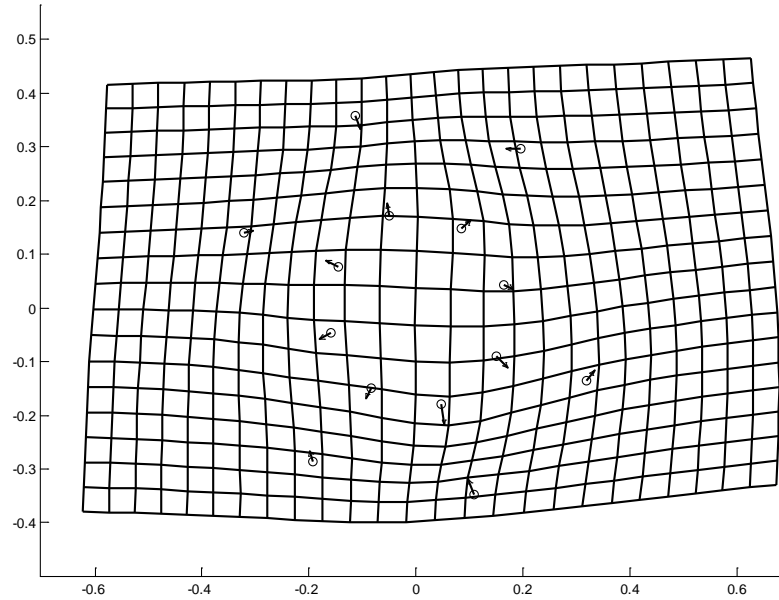


Fig. 24. 1. Análisis de "lámina de placa delgada" para el análisis de variables canónicas agrupado por regiones del caparazón. Las flechas señalan los cambios en las posiciones relativas de las marcas que más influencia tienen en la variable canónica 1.

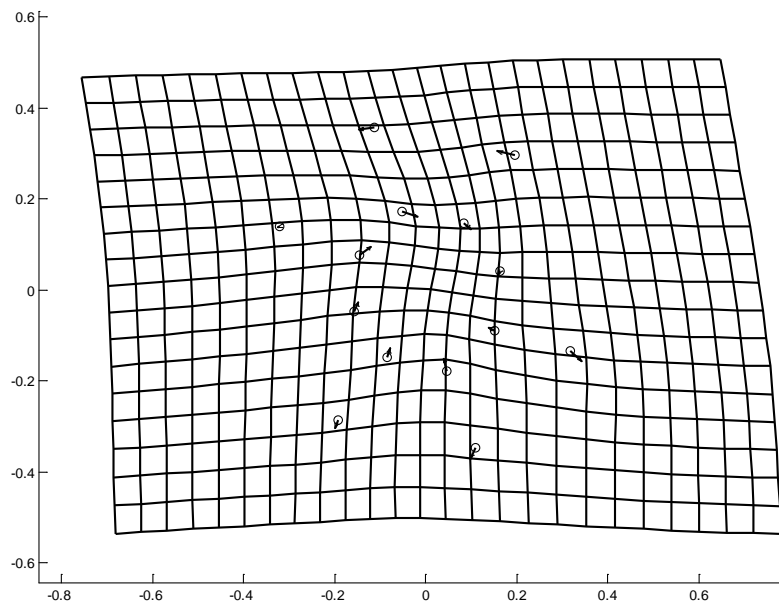


Fig. 24. 2. Análisis de "lámina de placa delgada" para el análisis de variables canónicas agrupado por regiones del caparazón. Las flechas señalan los cambios en las posiciones relativas de las marcas que más influencia tienen en la variable canónica 2.

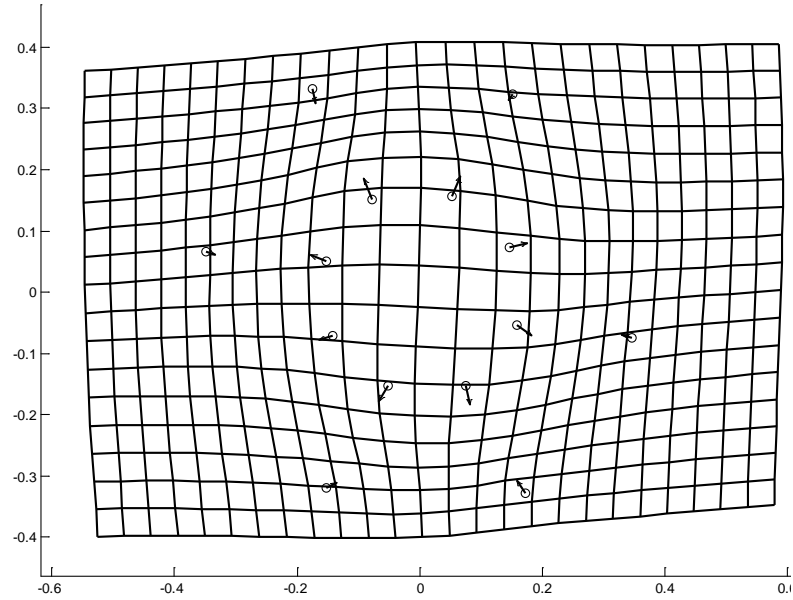


Fig. 25. 1. Análisis de "lámina de placa delgada" para el análisis de variables canónicas incluyendo especímenes identificados a nivel de especie. Las flechas señalan los cambios en las posiciones relativas de las marcas que más influencia tienen en la variable canónica 1.

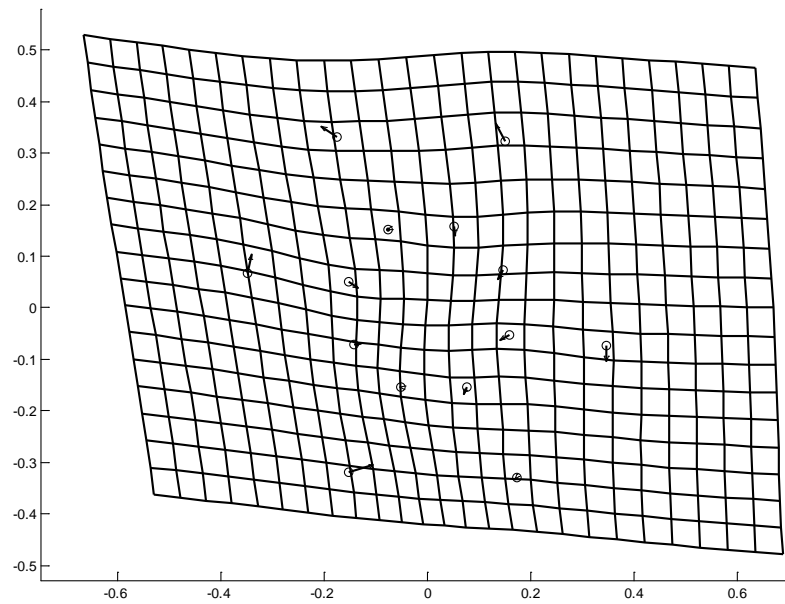


Fig. 25. 1. Análisis de "lámina de placa delgada" para el análisis de variables canónicas incluyendo especímenes identificados a nivel de especie. Las flechas señalan los cambios en las posiciones relativas de las marcas que más influencia tienen en la variable canónica 2.

DISCUSIÓN

La búsqueda de similitud morfológica para fines taxonómicos puede resultar un problema si ésta se busca en estructuras que exhiben poca variación entre individuos de diferentes especies, o bien que presentan una variación muy amplia entre individuos de la misma especie. En taxones fósiles, la exploración de estructuras útiles para la identificación y clasificación se ve limitada por el reducido número de ejemplares recolectados, y la tendencia de algunas estructuras a conservarse mejor que otras después del proceso de fosilización. Adicionalmente, el uso de medidas lineales puede ser afectado por factores no previstos dentro de la muestra, como lo son la edad y sexo de los organismos. La implementación de un estudio morfogeométrico permite extraer la información de la forma y analizarla de manera independiente a la de la talla. De esta manera, la variación contenida en la muestra se puede usar para entender si existen diferencias previamente desapercibidas o bien para descartar diferencias aparentes producto de la talla misma.

Los gliptodontes del género *Glyptotherium* presentan numerosas complicaciones para su estudio. El número de individuos es limitado, suelen colectarse únicamente fragmentos de caparazón, existe variación entre osteodermos de un mismo individuo, la morfología del endoesqueleto es muy conservada entre especies, y la edad de los organismos incide también en la forma y tamaño de los osteodermos. Para reducir el efecto de la variación entre regiones del caparazón analicé principalmente osteodermos de las regiones lateral y dorsal, en los cuales el patrón de roseta y la simetría hexagonal no se ven afectados por la aparente compactación de estos rasgos en las regiones marginales de caparazón. Coloqué las marcas anatómicas en los vértices del hexágono externo, por lo que de inmediato quedaron descartados aquellos osteodermos de contorno pentagonal o cuadrangular, al no poder colocarse en ellos el mismo número de marcas. Debido a que la figura central presenta un número de lados variable, capturé su contorno utilizando semimarcas colocadas sobre un "abanico" radial alineado con el eje anterolateral de cada osteoderma.

En el primer PCA incluí a todos los individuos de la muestra independientemente de la especie y edad a la que se han asignado. Al graficar los dos primeros componentes aprecié que la nube de datos no se separa del todo, sugiriendo que la variación máxima recopilada por el PC1 y el PC2 no es suficiente para diferenciar grupos dentro de la muestra. Sin embargo, el ANOVA de una vía mostró que para ambos componentes al menos una especie podía distinguirse de las demás. Pude visualizar mejor esto al graficar los intervalos de confianza para ambos ejes y compararlos con

los TPS correspondientes. Así pude apreciar ver que los osteodermos de *G. texanum* se distinguen de las otras especies al presentar una figura central de mayor tamaño en comparación con el diámetro total de cada escudo. No obstante, el resultado del ANOVA de dos vías señala que son estas mismas características morfológicas las que separan a *G. floridanum* de *G. texanum* y *G. cylindricum* sobre el PC1.

El primer CVA partió de la clasificación por especies de los individuos de la muestra. Para este análisis incluí a los Gliptodontes 11, 13 y 14 dentro del grupo clasificado como *G. cylindricum*, mientras que al Gliptodonte 12 lo incluí dentro de *G. floridanum*. Basé esta identificación tentativa en el estudio del material comparativo. Al graficar las dos variables canónicas significativas encontradas se pude ver que aunque la nube de datos se superpone, un extremo está ocupado principalmente por *G. floridanum*, el extremo opuesto contiene una mayor densidad de *G. texanum*, y el centro está ocupado por *G. cylindricum* y *G. mexicanum*. Comparando la grafica de los intervalos de confianza con los TPS de las variables canónicas correspondientes, pude ver que la figura central de los osteodermos de *G. floridanum* es la de menor tamaño en comparación con el diámetro total del escudo (CV1). Las especies *G. mexicanum* y *G. cylindricum* presentan proporciones del diámetro central y total ligeramente distintas, pero se parecen al tener osteodermos más alargados en sentido anteroposterior (CV2). En el caso de *G. texanum*, ésta nuevamente se distingue por tener las figuras centrales de mayor tamaño. En la prueba de asignación, los grupos de especies definidos *a priori* fueron identificados dentro de sí mismos en mayor proporción en la matriz de reclasificación, destacándose *G. texanum* y *G. floridanum* con los menores porcentajes de error.

El segundo CVA fue un ensayo para explorar la variación que se observa al momento de agrupar los osteodermos de una muestra. El análisis sugiere que los criterios utilizados para asignar osteodermos a las diferentes regiones del caparazón de un mismo individuo no consiguen distinguir plenamente las regiones cefálica y anterolateral. Confirma además que los osteodermos dorsales pueden distinguirse del resto por presentar un diámetro interno proporcionalmente más amplio y un contorno externo igualmente amplio en sentidos anteroposterior y transversal (CV1), y que los osteodermos laterales difieren del resto al presentar un diámetro anteroposterior mayor que las otras regiones (CV2). La prueba de asignación respalda además mi noción previa de que la identificación de los osteodermos dorsales tienen el menor porcentaje de error y que se trata de una región fácilmente reconocible mediante la observación directa.

El tercer CVA puso a prueba la identificación de los Gliptodontes 11-14 que utilicé en el primer CVA. La gráfica de dispersión, así como la gráfica de los intervalos de confianza, mostraron una separación similar a la observada entre especies en el primer CVA basada en el aumento del diámetro interno de la roseta (CV1). Sin embargo, el aumento en los valores de la CV2 simbolizan osteodermos alargados en sentido anteroposterior, siendo la especie *G. cylindricum* en la cual esta condición es menos notoria. En la prueba de asignación, las especies *G. texanum* y *G. floridanum* nuevamente fueron las que obtuvieron el menor porcentaje de error al ser reclasificadas. Al agregar los datos de las especies desconocidas pude ver que la reclasificación únicamente coincidió en el caso del Gliptodonte 14 (clasificado en el primer CVA como *G. cylindricum*), aunque este mismo individuo fue clasificado también a *G. mexicanum* con el mismo porcentaje de asignación.

En la mayoría los análisis encontré que las variables que explican la mayor proporción de la variación (PC1 y CV1) se encuentran asociadas al tamaño de la figura central con respecto al diámetro total de los osteodermos. Lo anterior resulta congruente con los criterios que se emplean tradicionalmente para caracterizar e identificar a los gliptodontes de Norteamérica. Sin embargo, esta variación es difícil de observar en la mayoría de los casos, y sin el uso de algún método analítico especializado y/o en ausencia de material comparativo no es posible asegurar si las proporciones de la forma corresponden a las de una especie en particular.

En todos los análisis en los que comparé a las especies del género *Glyptotherium* utilizando las variables de forma pude observar que las especies *G. texanum* y *G. floridanum*, de edad blancana y rancholabreana respectivamente, son las que más se distinguen de las otras. Mientras que la variación de forma en *G. mexicanum* y *G. cylindricum*, ambas de edad rancholabreana, con frecuencia tiene un rango intermedio o cercano a alguna de las dos especies anteriores. Lo anterior, parece congruente con la propuesta de que los gliptodontes de Norteamérica se mantuvieron en estasis evolutiva por más de dos millones de años (CARRANZA-CASTAÑEDA Y GILLETTE, 2011). Las diferencias reconocidas entre la especie más antigua (*G. texanum*) y la especie más reciente con el mejor control estratigráfico (*G. floridanum*) podrían en realidad estar asociadas con la distribución cronológica de las mismas. Lo anterior corrobora la idea que considera a las especies dentro de *Glyptotherium* como especies sucesionales a través del tiempo (GILLETTE ET AL., 2013).

CONCLUSIÓN

Los análisis muestran que el método de captura de forma empleado en los osteodermos de especímenes de *Glyptotherium* es insuficiente para proponer a la forma como un carácter útil para la identificación de las cuatro especies vigentes. Los criterios basados en la forma del patrón de roseta para identificar nuevos hallazgos son propensos a un alto grado de error proveniente de distintas fuentes, y por tanto son únicamente acertados a nivel de género. La carencia de diferencias observables entre los osteodermos de las especies de *Glyptotherium* podría significar que no existen razones para favorecer el uso de la forma del caparazón como carácter taxonómico, que las características a las que se les ha prestado mayor atención no son las indicadas, o bien que no han sido estudiadas aún de la manera más adecuada. Los resultados sugieren además que sólo existen diferencias incipientes entre especies separadas a través del tiempo, particularmente *G. texanum* y *G. floridanum*. Lo anterior apunta a que el linaje de los gliptodontes de Norteamérica pudo no estar sujeto a procesos de especiación y que alguna o algunas de las cuatro especies actualmente reconocidas son un artefacto que prevalece dada la limitada información que se tiene hasta el momento.

LITERATURA CITADA

- ADAMS, D. C., ROHLF, F. J. Y SLICE, D. E. 2004. Geometric morphometrics: ten years of progress following the 'revolution'. *Journal of Zoology*; 71: 5-16.
- BOOKSTEIN, F. L. 1991. *Morphometric tools for landmark data: geometry and biology*. Cambridge University Press, New York, p. 435.
- BRAVO-CUEVAS, V. M., ORTIZ-CABALLERO, E. Y CABRAL-PERDOMO, M. A. 2009. Gliptodontes (*Xenarthra*: *Glyptodontidae*) del Pleistoceno tardío (Rancholabreano) de Hidalgo, Centro de México. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 61 (2): 267-276.
- BROWN, B. 1912. *Brachyostrakon*, a new genus of glyptodont from Mexico. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 31: 167-177.
- CARLINI, A. A., ZURITA, A. E. Y AGUILERA, O. A. 2008. North American Glyptodontines (*Xenarthra*, *Mammalia*) in the upper Pleistocene of northern South America. *Paläontologische Zeitschrift*, 82 (2): 125-138.

- CARRANZA-CASTAÑEDA, O. 2007. The Early Blancan-Irvingtonian Glyptodonts from Central Mexico. Sixty seventh Annual Meeting Society of Vertebrate Paleontology, 27 supplement 3: 55A.
- CARRANZA-CASTAÑEDA, O. Y MILLER, W. E. 2002. Inmigrantes sudamericanos en las faunas del terciario tardío del centro de México. En: Montellano-Ballesteros, M., Arroyo-Cabrales, J. (eds.). Avances en los estudios paleomastozoológicos. México D. F. Instituto Nacional de Antropología e Historia. Colección Científica, Vol. 443. Pp. 69-81.
- CARRANZA-CASTAÑEDA, O. Y MILLER, W. E. 2004. Late Tertiary terrestrial mammals from Central Mexico and their relationship to South American immigrants. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 7 (2): 249-261.
- CARRANZA-CASTAÑEDA, O. Y GILLETTE, D. 2011. Origin of North American Glyptodonts: *Glyptotherium texanum* from Mexico and the United States (Early Blancan to Early Irvingtonian Nalma). Libro de resúmenes IV Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados San Juan, Argentina.
- CASTRO-AZUARA, H. 1997. Descripción de un gliptodonte (Xenarthra: Mammalia) del Pleistoceno de la Mixteca alta poblana, México. Tesis para obtener el título de Biólogo. Benemérita Universidad Autónoma de Puebla, Escuela de Biología. 65pp.
- CISNEROS, J. C., ZURITA A. E., AGUILAR, D. H. Y ROMERO, M. R. 2001. Nuevos materiales de Glyptodontidae en el Neógeno de El Salvador. *Ameghiniana (Resúmenes)*, 38(4): 31R.
- CISNEROS, J. C. 2005. New Pleistocene vertebrate fauna from El Salvador. *Revista Brasileira de Paleontología*, 8(3): 239-255.
- CRONQUIST, A. 1978. Once again, what is a species? En: J. A. Romberger, (ed.). *Biosystematics in Agriculture*. Allenheld, Osman & Company, Montclair, NJ: 3-20.
- CUATÁPARO, J. N. Y RAMÍREZ, S. 1875. Descripción de un mamífero fósil de especie desconocida perteneciente al género *Glyptodon*, encontrado en las capas postterciarias de Tequixquiac, en el distrito de Zumpango. *Boletín de la Sociedad de Geografía y Estadística*, 3(2): 354-362.
- CZAPLEWSKI, N. J., 2004. A *Glyptodont* (Mammalia: Xenarthra) from Northern Oklahoma. *Oklahoma Geology Notes*. 64: 4-10.
- ELDREDGE, N. 1989. *Macroevolutionary dynamics: Species, niches, and adaptive peaks*. New York: McGraw-Hill.

- FERNICOLA, J. C. Y PORPINO, K. O. 2012. Exoskeleton and Systematics: A Historical Problem in the Classification of Glyptodonts. *Journal of Mammal Evolution*, 19: 171-183.
- FERRUSQUÍA-VILLAFRANCA, I. Y CRUZ-GUTIÉRREZ, V. 2003. Advances in the study of Puebla's Pleistocene Mammals: The Santa Cruz Local Fauna. gsa.confex.com
- GEORGE, T. N. 1956. Biospecies, chronospecies and morphospecies. En: P. C. Sylvester-Bradley (ed.). *The species concept in paleontology*. Systematics Association: London, 123-137.
- GILLETTE, D. D. Y RAY, C. E. 1981. Glyptodonts of North America. *Smithsonian Contributions to Paleobiology*, 40: 1-251.
- GILLETTE, D. D., CARRANZA-CASTEÑEDA, O., WHITE, R., MCCORD, R., Y THRASHER, L. 2012. Evolutionary stasis of North American glyptodonts during the Great American Biotic Interchange. *Journal of Vertebrate Paleontology*, Annual Meeting of the Society of Vertebrate Paleontology Program and Abstracts, p. 101.
- GILLETTE, D. D. Y CARRANZA-CASTAÑEDA, O. 2013. Ontogeny and sexual dimorphism in the North American glyptodont, *Glyptotherium* (Xenarthra, Cingulata). *Journal of Vertebrate Paleontology Supplement*, abstract, p. 134.
- HILL, R. V. 2006. Comparative Anatomy and Histology of Xenarthran Osteoderms. *Journal of Morphology*, 267: 1441-1460.
- HOFFSTETTER, R. 1958. Xenarthra. En: Piveteau J (ed.). *Traité de Paléontologie*, 2(6): 535-636.
- JACKSON, D. R. Y FERNÁNDEZ, E. 2005. A small Pleistocene mammalian megafauna from southern Honduras. En *Cenozoic Vertebrates of the Americas. Papers to honor S. David Webb*. *Bulletin of the Florida Museum of Natural History*, 45(4): 261-269.
- JIMÉNEZ-HIDALGO, E., GUERRERO-ARENAS, R., MACFADDEN, B., CABRERA-PÉREZ, L. 2011. The late pleistocene (rancholabrean) Viko Vijin Local Fauna from La Mixteca Alta, Northwestern Oaxaca, Southern Mexico. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 14(1): 15-28.
- LUCAS, S. G. 2008. Late Cenozoic fossil mammals from the Chapala rift basin, Jalisco Mexico. *Bulletin of the New Mexico Museum of Natural History and Science*, 44: 39-49.
- MEAD, J. I., SWIFT, S. L., WHITE, R. S., McDONALD, H. G. Y BAEZ, A. 2007. Late Pleistocene (Rancholabrean) Glyptodont and Pamphotherium (Xenarthra: Cingulata) from Sonora, Mexico. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 24(3): 439-449.

- MEAD, J. I., BAEZ, A., SWIFT, S. L., LOHSE, J. Y PAIZ, L. 2012. Late Pleistocene mammals from Chivacabé, Huehuetenango, Guatemala. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 29(2): 319-329.
- MITTEROECKER, P. Y GUNZ, P. 2009. Advances in Geometric Morphometrics. *Evolutionary Biology*, 36: 235-247.
- MONTELLANO-BALLESTEROS, M. 1992. Una edad del Irvingtoniano al Rancholabreano para la fauna Cedazo del estado de Aguascalientes. *Univ. Nal. Auton. México, Inst. Geología, Revista*, 9 (2): 195-203.
- MONTELLANO-BALLESTEROS, M. 2000. Nueva localidad con vertebrados pleistocénicos del estado de Tamaulipas, México. VII Congreso Nacional de Paleontología y I Congreso Geológico en el Noreste de México. Linares, Nuevo León. Libro de Resúmenes, p. 107.
- MONTELLANO, M., CARBOT-CHANONA, G., DOMÍNGUEZ-VÁZQUEZ, G. E ISLEBE, G. 2008. Late Pleistocene vertebrate fauna from the Depresión Central of Chiapas, Mexico. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 28(3): 117A.
- MORA, C.L., ZAMORA, A.N.L.V. Y GAMBOA, E.A.P. 2005. Los xenarthras fósiles de la localidad de Buenos Aires de los Palmares (Blancano tardío-Irvingtoniano temprano), provincia de Alajuela, Costa Rica. *Revista Geológica de América Central*, 33: 83-90.
- OLIVEIRA, É. V., PORPINO, K. O., BARRETO, A. F. 2010. On the presence of *Glyptotherium* in the Late Pleistocene of Northeastern Brazil, and the status of "*Glyptodon*" and "*Chlamydotherium*". *Paleobiogeographic implications. Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie - Abhandlungen*. 258(3): 353-363.
- OSBORN, H. F. 1903. *Glyptotherium texanum*, a new glyptodont, from the Lower Pleistocene of Texas. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 19(17): 491-494.
- PÉREZ-CRESPO, V. A., ARROYO-CABRALES, J., ALVA-VALDIVIAS, L. M., MORALES-PUENTE, P. Y CIENFUEGOS-ALVARADO, E. 2011. Diet and habitat definitions for Mexican glyptodonts from Cedral (San Luis Potosí, México) based on stable isotope analysis. *Geological Magazine*, 149(1): 153-157.
- POLACO-RAMOS, O. J., GUZMÁN, A. F. Y CORONA, M. E. 1997. A new glyptodont from Mexico. *Current Research in the Pleistocene*, 14: 150.
- RINDERKNECHT, A. 2000. La presencia de osteodermos en las extremidades posteriores de *Glyptodon clavipes* Owen, 1839 (Mammalia: Cingulata). *Ameghiniana*, 3: 369-373.

- RAMÍREZ-CRUZ, G. A. Y MONTELLANO-BALLESTEROS, M. 2014. Two new glyptodont records (Mammalia: Cingulata) from the Late Pleistocene of Tamaulipas and Tlaxcala, Mexico: Implications for the taxonomy of the genus *Glyptotherium*. *The Southwestern Naturalist*, 59(4). En prensa.
- ROHLF, F. J., Y SLICE, D. E. 1990. Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. *Systematic Zoology*, 39, 40-59.
- SIMPSON, G. G., 1929. Pleistocene Mammalian Fauna of the Seminole Fields, Pinellas County, Florida. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 56(8): 561-599.
- SIMPSON, G. G. 1944. *Tempo and mode in evolution*. Columbia University Press, New York.
- SNEATH, P. H. A. Y SOKAL, R. R. 1973. *Numerical Taxonomy*. Freeman, San Francisco.
- TOVAR, R. E., SEDOV, S., MONTELLANO-BALLESTEROS, M., SOLLEIRO, E. Y BENAMMI, M. 2013. Paleosols, bones, phytoliths, and $\delta^{13}\text{C}$ signatures of humus and teeth in the alluvial sequence of Axamilpa, Puebla: Inferences for landscape evolution and megafauna paleoecology during MIS 3–2 in Southern Mexico. *Catena*, 112: 25-37.
- WEBB, S. D. Y PERRIGO, S. C. 1984. Late Cenozoic vertebrates from Honduras and El Salvador. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 4(2): 237-254.
- ZELDITCH, M. L., SWIDERSKI, D. L., H., SHEETS H. D. Y FINK, W. L. 2004. *Geometric Morphometrics for Biologists: A Primer*. Elsevier Academic Press, New York and London, 437p.
- ZURITA, A., CARLINI, A. Y GILLETTE, D. 2010. A new Glyptodontinae (Xenarthra, Glyptodontidae) from northern South America: Its implications in the Great American Biotic Interchange. *Society of Vertebrate Paleontology, Program and Abstracts*, 193A.
- ZURITA, A. E., CARLINI, A. A., GILLETTE, D., SÁNCHEZ, R. 2011. Late Pliocene Glyptodontinae (Xenarthra, Cingulata, Glyptodontidae) of South and North America: Morphology and paleobiogeographical implications in the GABI. *Journal of South American Earth Sciences*. 31(2-3): 178-185.