

Alometría craneana de mamíferos y su posible asociación con los hábitos arborícolas y terrestres

Juan José Sanchez Corrales

Universidad de Caldas
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales,
Departamento de ciencias biológicas
Programa de biología
Manizales, Colombia
2023

Alometría craneana de mamíferos y su posible asociación con los hábitos arborícolas y terrestres

Juan José Sanchez Corrales

Investigación presentada como requisito para optar al título de: **Biólogo**

Director:
Ph.D., Héctor E. Ramírez Chaves

Universidad de Caldas
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales,
Departamento de ciencias biológicas
Programa de biología
Manizales, Colombia
2023

Agradecimientos

Principalmente quiero agradecer a mis padres por ser el pilar de mi vida y todo el apoyo brindado durante mi proceso académico. Al profesor Héctor E. Ramírez Chaves por darme el apoyo, confianza, enseñanza y guía durante este estudio. Al MHN-UCa por brindarme el espacio de investigación y todo el material necesario. Finalmente, a Sebastián Reyes García por acompañarme como un amigo incondicional durante todo este tiempo y a Juan Mateo Rivera por ser mi guía y mentor durante mi camino en el pregrado.

Resumen

La morfología del cráneo de los mamíferos cuenta con adaptaciones y trayectorias alométricas asociadas con su dieta, ecología, y afinidades filogenéticas. En particular, el tipo de hábito (e.g., terrestre, arborícola) de una especie de mamífero puede influenciar la alometría de sus cráneos. Para evaluar lo anterior, se obtuvieron medidas craneales lineales de representantes de nueve de 27 órdenes taxonómicos de mamíferos vivos, con hábitos contrastantes, las cuales fueron analizadas mediante un análisis de componentes principales y discriminantes lineales. Los resultados indicaron patrones alométricos que pueden ser asociados a la selección de un comportamiento o hábito terrestre, arborícola o mixto. Esto visto en grupos que se segregaron con tendencias hacia un eje geométrico en específico como Folivora, Primates, algunos individuos de las familias Procyonidae y Felidae, grupos con preferencias por hábitos más arborícolas. En contraste, otros grupos como Artiodactyla, Canidae, Cingulata, Didelphimorphia, Paucituberculata y demás individuos de la familia Procyonidae que comparten tendencias más terrestres o mixtas se agruparon en el eje opuesto del espacio geométrico. Adicional a este tipo de patrones, también se encontró un fuerte remanente filogenético que definen la forma de los cráneos de algunos grupos, como lo fueron la cercanía de dos órdenes de Ameridelphia (Didelphimorphia y Paucituberculata) en el espacio morfométrico y la agrupación formada por las familias de Rodentia evaluadas y el orden Lagomorpha que conforman el clado Glires. Esto demuestra que, a pesar de las presiones ecológicas, en algunos grupos aún se conserva una morfología en el cráneo asociada a líneas evolutivas. En conclusión, si bien se observan remanentes filogenéticos en la composición de los cráneos de los mamíferos, presiones ecológicas como lo es el hábito, también afectan la alometría craneana en estos organismos.

Palabras Adaptaciones, Hábitos, Mammalia, Morfología, Morfometría.

Abstract

Skull morphology of mammals exhibits adaptations and allometric trajectories associated with their diet, ecology, and phylogenetic affinities. In particular, the type of habit (e.g., terrestrial, arboreal) of a mammal species can influence its skulls allometry. To assess this, linear measurements of the skull of species of nine of 27 taxonomic orders of living mammals with contrasting habits were obtained and analyzed by principal component and linear discriminant analysis. The results indicated allometric patterns that may be associated with the selection of a terrestrial, arboreal, or mixed behavior or habitus. This was seen in assemblages that segregated with tendencies towards a specific geometric axis such as Folivora, Primates, some individuals of the families Procyonidae and Felidae, groups with preferences for habits more arboreal. In contrast, other groups such as Artiodactyla, Canidae, Cingulata, Didelphimorphia, Paucituberculata and other individuals of the family Procyonidae that share more terrestrial or mixed tendencies were grouped on the opposite axis of the geometric space. In addition to this type of patterns, a strong phylogenetic remnant was also found that define the shape of the skulls of some groups, such as the proximity of two orders of Ameridelphia (Didelphimorphia and Paucituberculata) in the morphometric space and the grouping formed by the families of Rodentia evaluated and the order Lagomorpha that make up the Glires clade. This demonstrates that, despite ecological pressures, skull morphology associated with evolutionary lines is still preserved in some groups. In conclusion, although phylogenetic remnants are observed in the composition of mammalian skulls, ecological pressures such as habitus also affect cranial allometry in these organisms.

Keywords: Adaptations, Habits, Mammalia, Morphology, Morphometrics, Morphology.

Tabla de contenido

Introducción	7
Materiales y métodos	10
Toma de datos	10
Análisis de datos	10
Resultados	13
Discusión	18
Conclusión	20
Referencias bibliográficas	21

Introducción

El cráneo en los mamíferos es una estructura compleja que refleja los resultados de las adaptaciones a lo largo del tiempo (Camargo et al., 2019). El cráneo no solo contiene el centro sensorial, sino en muchos casos los músculos relacionados a la mandíbula y los dientes, que son relevantes en la historia de vida del individuo (Moore, 1981; Emerson and Bramble, 1993), ya que pueden reflejar su biología, ecología, biogeografía, entre otras (Martinez et al., 2013; Bubadué et al., 2016; Zurano et al., 2017). Todas las partes del cráneo se encuentran enlazadas entre sí, de tal manera que son el resultado de un desarrollo evolutivo y las funciones en los individuos (Klingenberg, 2013). Los patrones morfológicos craneales en conjunto reflejan no sólo relaciones genéticas sino también de desarrollo e interacciones funcionales, aunque estas últimas son expresadas durante el desarrollo del individuo (Klingenberg, 2010; Goswami, 2012). Algunos estudios realizados con la constitución de los cráneos de mamíferos (Goswami, 2006a; Porto et al., 2009) y sus partes, encontraron variedad de características conservadas, asociadas o derivadas, de procesos macroevolutivos (Marroig et al., 2009; Goswami and Polly, 2010). En consecuencia y a pesar de las diferencias en tamaños y formas, los cráneos en mamíferos presentan una disposición estructural bastante conservada (Bininda-Emonds et al., 2003; Sanchez-Villagra, 2010). Sin embargo, a lo largo de la vida de un individuo la forma y el tamaño de su cráneo pueden llegar a variar por diferentes motivos (Zelditch & Carmichael, 1989; Santana et al., 2010) tales como la dieta y cambios en las temperaturas ambientales (Thomason, 1991; Galatius et al., 2011; Damasceno et al., 2013).

Todas las partes del cráneo en conjunto comparten una historia evolutiva a pesar de que cuentan con precursores evolutivos diferentes (Moore, 1981; Depew et al., 2002; Lieberman, 2011). En este orden de ideas, la alometría craneal juega un papel preponderante en la variación craneal en mamíferos (Klingenberg, 2013), la cual puede evaluarse por medio de análisis empíricos a lo largo de todos los órdenes (Marcus et al., 2000). Así mismo, la alometría actúa como consenso en los procesos evolutivos puesto que reduce la importancia en grandes cambios de forma y la aumenta en variaciones fenotípicas de líneas de menor resistencia evolutiva (Gould, 1966). Como un ejemplo, los cráneos de

roedores presentan alometría y relación filogenética con sus hábitos, por ejemplo, en algunos linajes evolutivos la forma del cráneo se asocia con una actividad arborícola (Cardini & Polly, 2013). La alometría juega también una parte importante en la diversidad de cráneos y su forma (Morales & Giannini, 2010; Segura et al., 2021), que en consecuencia puede reducir la competencia ecológica segregando nichos a diferentes especies (Sicuro, 2011; Sicuro & Oliveira, 2011). Por otra parte, en mamíferos carnívoros la escultura del cráneo está relacionada parcialmente a relaciones filogenéticas y su dieta (Goswami, 2006b). Por ejemplo, el cráneo de marsupiales carnívoros y placentados carnívoros netos muestran combinaciones parecidas en su integración (Goswami et al., 2011).

Entender las adaptaciones, cambios y formas óseas, principalmente craneales en este caso, requiere asociar y comprender que estas se deben a la suma de muchas variables, que incluyen: 1) otros cambios morfológicos; 2) uso de hábitat; 3) dieta y, 4) demás aspectos ecológicos que incluyen fuerza de la mordida, locomoción y cantidad de masa cerebral (Camargo et al., 2019). Estos aspectos ambientales pueden explicar las diferencias tan marcadas entre cráneos de individuos cercanos filogenéticamente (Drake & Klingenberg, 2010). Con esto, las relaciones entre la morfología de los individuos y las interacciones de sus características con su medio son evidencia de su capacidad de adaptación (James, 1982; Maestri, 2016), y entenderlas son una prioridad de la morfología ecológica (Wainwright, 1994; Anderson et al., 2008). En casos de adaptaciones al medio se ha sugerido que organismos que se desplazan en tres dimensiones, es decir, se mueven tanto hacia sus lados como verticalmente (e.g., especies arborícolas), han desarrollado cerebros más grandes para lograr una mayor comprensión de su hábitat y dando como resultado cajas craneales de mayor tamaño (Eisenberg, 1983). Estudios puntuales sobre la masa y la evolución en cerebros han sido desarrollados para roedores actuales y fósiles (Mace et al., 1981; Roth & Thorington, 1982; Bertrand et al., 2017), y sugieren una asociación entre el aumento de estas dos variables (masa y desarrollo cerebral) y un comportamiento más arborícola (Pilleri et al. 1984; Bertrand & Silcox, 2016). Para algunas especies de ardillas fósiles se encontraron diferencias craneales del tamaño cerebral entre individuos terrestres y arborícolas (Bertrand et al., 2017). Similarmente, algunos grupos de babuinos con rostros alargados presentan un comportamiento menos arbóreo y la incorporación de nuevos ingredientes a su dieta en comparación con sus parientes cercanos del género *Cercocebus* con rostros más cortos, hábitos más arborícolas y con dietas frugívoras más estrictas (Singleton, 2005). Por otra parte, se ha demostrado que otros huesos como el cúbito

presentan variaciones entre mamíferos de hábitos terrestres y arborícolas de grupos como los primates y marsupiales, explicadas por la necesidad de adaptarse al terreno (Henderson et al., 2017). Por las razones antes expuestas se hipotetiza que las estructuras óseas respondan de manera similar de acuerdo con el hábito y uso de hábitat de diferentes especies de mamíferos (Hill, 1990; D'Elía & Teta, 2021). Teniendo en cuenta ello, el objetivo del presente trabajo es determinar la importancia de tres hábitos (arborícolas, terrestres e intermedios) en la alometría craneana de mamíferos con énfasis en especies neotropicales.

1. Materiales y métodos

1.1 Toma de datos

Para evaluar si existen tendencias alométricas en la forma del cráneo de mamíferos según sus hábitos ecológicos y categorías taxonómicas se revisaron especímenes de nueve órdenes (Artiodactyla, Carnivora, Cingulata, Didelphimorphia, Lagomorpha, Paucituberculata, Pilosa, Primates y Rodentia), tanto arborícolas como terrestres, depositados en la colección del Museo de Historia Natural de la Universidad de Caldas (MHN-UCa). De cada uno de los individuos revisados se tomaron 16 medidas craneales (figura 1) con un calibrador digital (0.01 mm de precisión) que incluyen: Largo de los nasales (NL), Largo del rostro (RL), Largo del premaxilar (PML), Largo del maxilar (ML), Largo occipitonasal (ONL), Profundidad del cráneo (SD), Longitud mayor del cráneo (GLS), Ancho de la caja craneal (CBW), Alto de la caja craneal (CBT), Medidas ancho de los nasales (NW), Ancho entre zigomáticos (ZW), Largo mandíbula (MNL), Alto mandíbula (MNT), Medida entre cóndilos maxilares (CM), Ancho paladar (PW) y Largo paladar (PL). Los datos tomados se transformaron por medio del logaritmo natural con el fin de limitar el sesgo dado por la gran diferencia en el tamaño de los individuos.

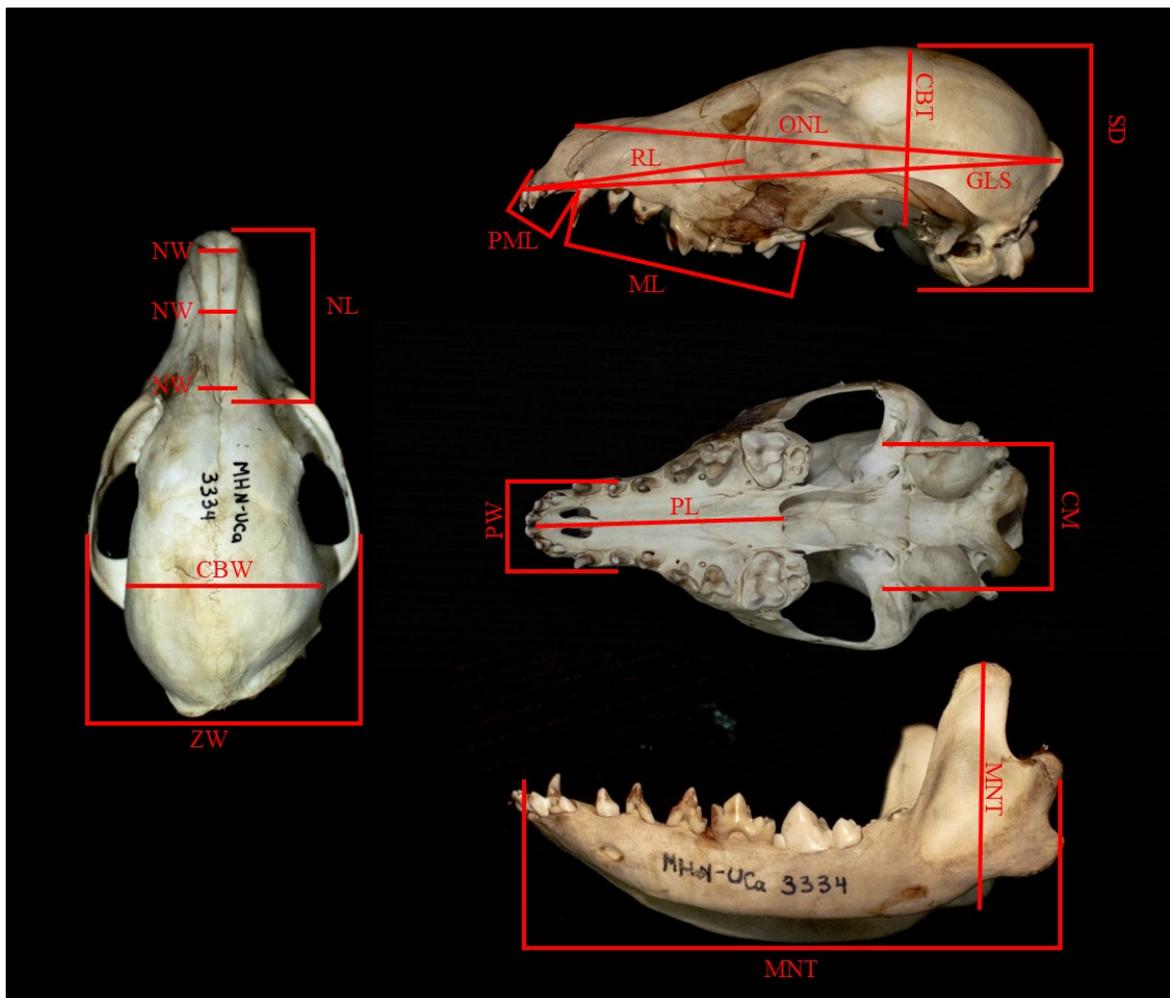
1.2 Análisis de datos

Para evaluar las tendencias alométricas de los cráneos en relación con la clasificación taxonómica y los hábitos ecológicos se analizó un conjunto de datos conformado por las

medias craneales de 153 individuos de los órdenes Artiodactyla (n=5), Carnivora (n=63), Cingulata (n=9), Didelphimorphia (n=19), Lagomorpha (n=8), Paucituberculata (n=5), Pilosa (n=9), Primates (n=9) y Rodentia (n=26). Las medidas fueron comparadas mediante análisis de componentes principales (PCA por sus siglas en inglés; Le et al., 2008; Kassambara & Mundt, 2020; Mitteroecker, 2004). Dentro del PCA se evaluaron los conjuntos de datos en principio organizados en categorías taxonómicas (orden para la mayoría de taxones). Debido a la gran variación morfológica, en el primer PCA, Rodentia y Carnivora fueron evaluados a nivel de familia y Pilosa a nivel de suborden (Folivora y Vermilingua). Las familias presentes para Carnivora fueron: Canidae, Felidae, Mephitidae, Mustelidae, Procyonidae y Ursidae. Para Rodentia, las familias analizadas fueron: Caviidae, Cuniculidae, Dasyproctidae, Erethizontidae y Sciuridae.

Los especímenes fueron separados en tres grupos según su comportamiento y hábitos dominantes, estos seleccionados según lo encontrado en la literatura (Hill, 1990; D'Elía & Teta, 2021): i) arborícolas, ii) terrestres, y iii) intermedios. En el grupo i están los órdenes: Carnivora (Procyonidae: Bassaricyon y Potos), Primates, dos familias de Rodentia (Cuniculidae y Sciuridae) y tres géneros del orden Pilosa (Bradypus, Choloepus y Tamandua). En el grupo ii: Artiodactyla, Cingulata, Lagomorpha, Pilosa (Myrmecophaga), Paucituberculata, dos familias de Rodentia (Dasyproctidae y Caviidae) y seis familias de Carnivora (Canidae, Felidae, Mephitidae, Mustelidae, Ursidae y tres géneros de Procyonidae: Nasua, Nasuella y Procyon. En el grupo iii estuvieron: Didelphimorphia y Rodentia (Erethizontidae). A partir de esta clasificación se realizó un análisis de discriminantes lineales (ADL; Venables & Ripley, 2002; Wickham et al., 2021), con el fin de generar un modelo que permita observar si los diferentes taxones evaluados se segregan según estas tres categorías. Este arroja una probabilidad de seleccionar un individuo pueda pertenecer a uno de estos tres grupos, su eficiencia se mide por un valor entre uno y cero, siendo uno lo más eficiente y cero lo menos. Todos los análisis fueron realizados empleando el programa estadístico R versión 4.1.1 (R Core Team, 2021).

Figura 1: Medidas craneales y mandibulares obtenidos de mamíferos terrerres y arborícolas para la evaluación de las trayectorias alométricas. Las medidas incluyen: Largo de los nasales (NL), largo del rostro (RL), largo del premaxilar (PML), largo del maxilar (ML), largo occipitonasal (ONL), profundidad del cráneo (SD), longitud mayor del cráneo (GLS), ancho de la caja craneal (CBW), alto de la caja craneal (CBT), ancho de los nasales (NW), ancho entre zigomáticos (ZW), largo mandíbula (MNL), alto de la mandíbula (MNT), ancho entre los cóndilos (CM), ancho del paladar (PW) y largo paladar (PL).



Fuente: Juan José Sanchez Corrales.

2. Resultados

Con un total de 153 individuos analizados (ver anexo 1), el PCA realizado a partir de las categorías taxonómicas evaluadas explico el 89.85 % de la varianza en los primeros tres componentes (PC1: 73.724%, PC2:8.799%, PC3: 7.328%; figura 2). Para el PC1 las variables con mayor contribución a la variación morfométrica fueron: MNL, ZW, SD, GLS, ML, ONL, PL, CBT, CBW y NWB. Para PC2 fueron: NWA, PML, NWM, PW y NL. Para el PC3 fueron: NL, CM, RL, PL, NWM, NWB, NWA y CBW. Para el componente uno, tanto en las medidas de mayor importancia y el grafico obtenido en su comparación con el PC2, encontramos que las variables de importancia y tendencias observadas en los grupos indican un mayor peso hacia el tamaño de los individuos. Esto lo podemos observar en el eje positivo del PC1, donde a sus extremos vemos grupos como Caviidae, Felidae (donde podemos encontrar algunos grandes felinos), Vermilingua (Con miembros del género Myrmecophaga) y Ursidae, siendo estos los grupos con mayor tamaño en su cráneo. En el lado negativo de este último eje mencionado vemos grupos como Paucituberculata, Primates (con algunos miembros de pequeños tamaños como los géneros Aotus y Saimiri) y la familia Sciuridae (Rodentia), presentando los individuos de estos órdenes tamaños menores en comparación a los demás grupos estudiados. A pesar de intentar normalizar los individuos en cuanto a su tamaño con el logaritmo natural de sus medidas, logramos observar el gran peso de estas, por lo tanto, decidimos utilizar los otros dos componentes más homogéneos en sus medidas de importancias y otras tendencias en su espacio alométricas. Tomado los componentes dos y tres para el grafico, viéndose observó que los órdenes Artiodactyla, Didelphimorphia y Paucituberculata se ubicaron en la sección negativa del PC3 y en ambos ejes, negativo y positivo, del PC2. Cingulata únicamente se presentó en el eje positivo del PC2, pero está presente en ambos ejes del PC3. El orden Carnivora se repartió por ambos ejes de los componentes 2 y 3, pero principalmente en el eje negativo del PC2. Pilosa, con sus dos subórdenes, se ubicó principalmente en el eje positivo del PC2; Folivora únicamente en el eje positivo del PC3 y Vermilingua en ambos. Primates se presentó en el extremo negativo del PC2 y en el eje positivo del PC3. Todas las familias de Rodentia evaluadas se ubicaron en el eje positivo del espacio morfométrico del PC2, junto con el orden Lagomorpha. En términos de las agrupaciones taxonómicas, el orden Primates se encontró en el eje negativo del componente 2 y positivo del eje PC3 con el orden Carnívora. Este último, a nivel de orden, se solapó a muchos otros grupos, con la

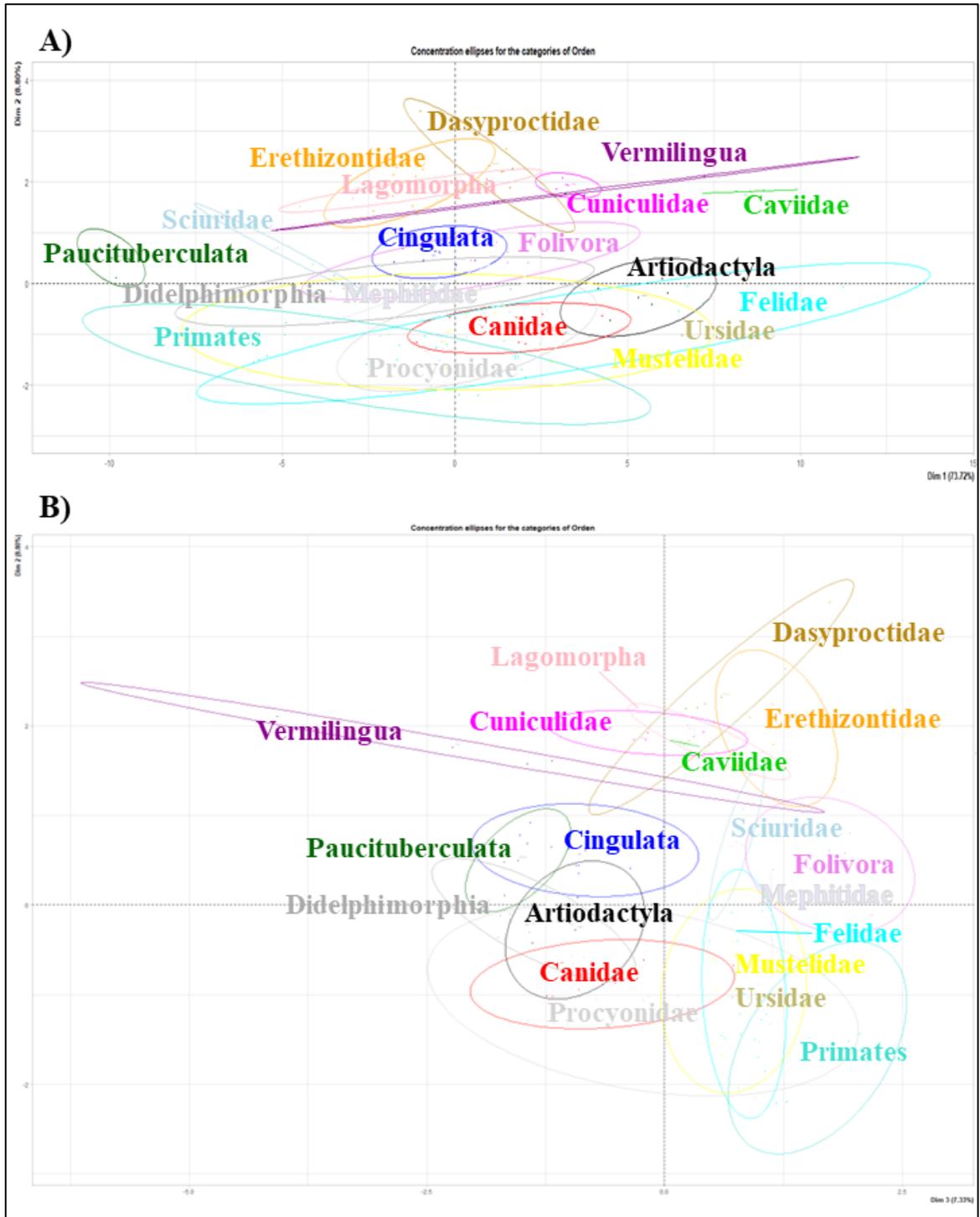
división en categorías de familia marcó otras tendencias. La familia Procyonidae se agrupó junto a otros ordenes como lo fueron: Artiodactyla y Didelphimorphia en el eje negativo del componente 3, y Primates en el positivo. Dentro de su mismo orden, se solapó con Canidae, Ursidae, Mephitidae, Felidae y Mustelidae, en el eje negativo del componente 2. Estas dos últimas familias también presentaron solapamiento con los órdenes Primates, Sciuridae (Rodentia) y con el suborden Folívora, en la zona positiva del PC3. Por otro lado, la familia Mephitidae, en cuanto a ordenes adicionales, se agrupó únicamente al suborden Folívora, en la zona positiva de ambos componentes. Se generó un conjunto entre varios órdenes, formado por Artiodactyla, Didelphimorphia, Cingulata y Paucituberculata, en el extremo negativo del PC3, pero Cingulata y Paucituberculata con tendencia hacia la distribución en el espacio geométrico de las familias de Rodentia localizadas en el eje positivo segundo componente (Figura 2).

En términos biológicos los órdenes Rodentia y Lagomorpha poseen una gran presión filogenética en la alometría de sus cráneos, que los hace separarse de los demás grupos y concentrarse todos, a excepción de Sciuridae (Rodentia) que presentó una tendencia hacia otros grupos con hábitos más arborícolas (e.g., Folívora y Primates). Paucituberculata comparte espacio alométrico dentro del grafico con los cingulados por una inclinación a un comportamiento más fosorial y con Didelphimorphia por afinidad filogenética. Para Carnívora, los representantes de Procyonidae que se ubicaron hacia el lado positivo del PC3, en confrontación con el segundo componente, se encuentran con órdenes u otras familias de rostros más cortos, como lo son Primates, Felidae, Ursidae y Mephitidae, y en el extremo negativo con grupos de rostros más largos, como Canidae, Artiodactyla y Didelphimorphia. Esto marca la presencia de un cambio alométrico al interior de algunos órdenes, siendo que se ubican con grupos de rasgos más reducidos en longitud, como sus nasales, largo del rostro, premaxilar y paladar; y con otros grupos taxonómicos con tendencias opuestas en estas facciones. Para los ejes de estos componentes, en general, se presencia una mayor influencia en variables asociadas al largo del cráneo y rostro de los individuos. Con estas ubicaciones de los grupos en el espacio del PCA, principalmente con los componentes dos y tres, podemos decir que están posiblemente marcados por sus hábitos (terrestres y arborícolas).

Para el ADL (Figura 3) se obtuvo un modelo donde todas las variables se presentan independientemente, a excepción de los anchos de los nasales, los cuales se han

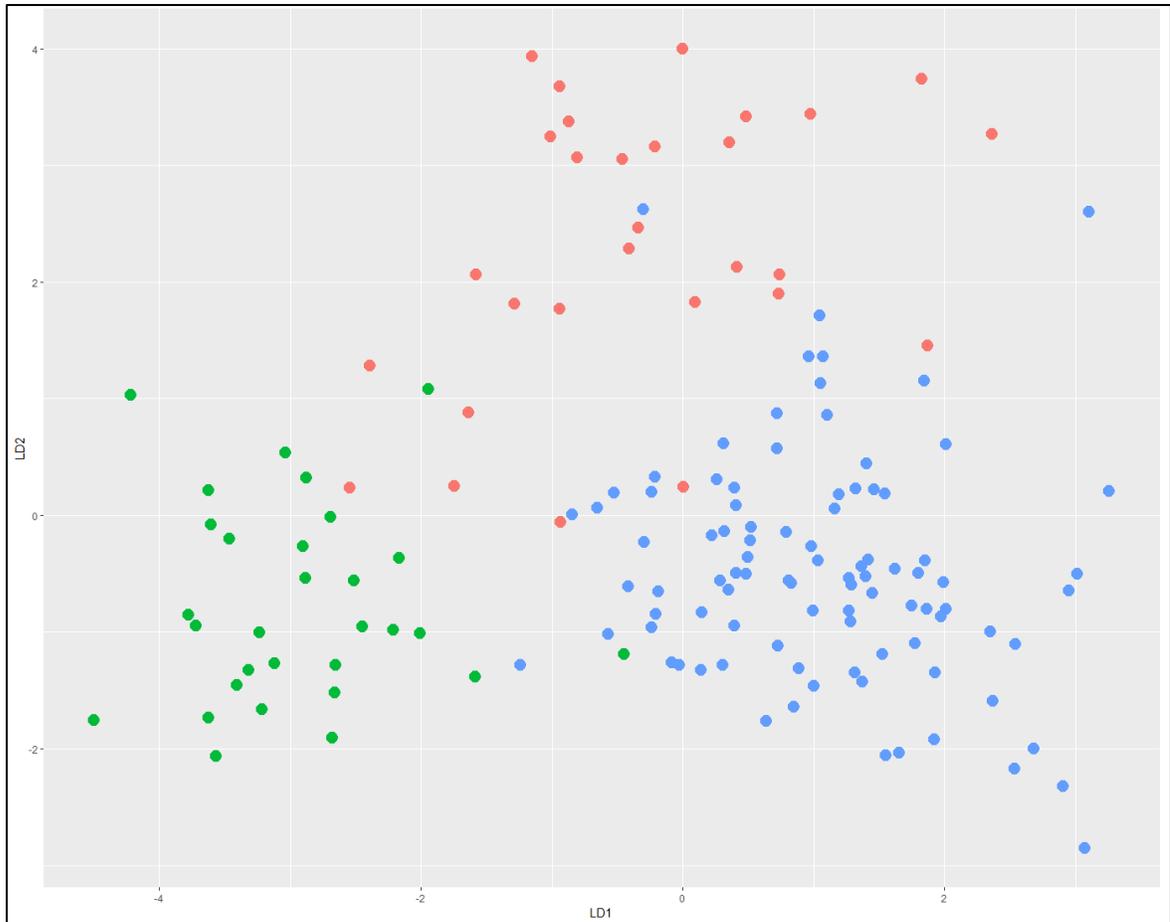
promediado en un solo valor. Para los 153 individuos analizados en las tres categorías evaluadas (ver anexo 1) se encontró un total de: i) arborícolas (n=29), ii) terrestres (n=94), y iii) intermedios (n=30). El análisis arrojó una eficacia de predicción de hábito alto para un organismo de 0.9281046, lo que indica que, con las variables craneales seleccionadas es altamente probable predecir el tipo de comportamiento y hábito, para su forrajeo y selección de hábitat, tienen mayor presencia en el organismo.

Figura 2: Análisis de componentes principales de medidas craneales de 19 grupos taxonómicos de mamíferos.: A) componentes 1 y 2 formando las agrupaciones con mayor importancia al tamaño de los individuos en el PC1. B) componentes 2 y 3, explicando el 8.80% y el 7.33% de la varianza, respectivamente, formando las agrupaciones con mayor enfoque a forma. Ambos PCA representados con elipses de concentración para cada grupo taxonómico, según color al margen izquierdo, a un 95% de nivel de confianza.



Fuente: Juan José Sanchez Corrales.

Figura 2: Análisis de discriminantes lineares. Dispersión de los individuos según su comportamiento y hábitos dominantes determinados en su naturaleza: Arborícola (rojo), Intermedio (Verde), y Terrestre (Azul).



Fuente: Juan José Sanchez Corrales.

3. Discusión

Dentro de este trabajo tomamos grupos con diferentes distancias filogenéticas, gran diversidad en la estructura y composición de sus cráneos, y, se estandarizó el tamaño de las medidas por medios matemáticos (para evitar el sesgo por las diferencias en tallas de los individuos) con la finalidad de evaluar cualquier tipo de presión en los cambios que pudieran tener su morfología craneal. Con todo esto se logró encontrar patrones diferentes de alometría independientes para lo dicho anteriormente, demostrando que para todos los grupos no se conserva la disposición de sus cráneos por linajes evolutivos como lo han sugerido otros autores (Bininda-Emonds et al., 2003; Sanchez-Villagra, 2010).

Con las medidas que tienen mayor peso el PC3 (NL, CM, RL, PL, NWM, NWB, NWA y CBW) podemos decir que, si se puede observar en algunos ordenes una segregación debida al largo o corto de sus rostros (e.g., Carnivora y Pilosa), que extrapolándose puede asociar a un comportamiento de selección de hábitat (Cardini y Polly, 2013). Podemos ver esto en la familia Procyonidae, donde presenta solapamiento con organismos de comportamientos muy diferentes, siendo el género *Potos* muy cercano alométricamente a los individuos de Primates evaluados y otros géneros (Como *Nasua* y *Nasuella*) de comportamientos más mixtos (arborícolas e intermedios) con tendencias alométricas con inclinaciones hacia otros órdenes como Canidae, Didelphimorphia y Artiodactyla, que presentan hábitos similares o terrestres. También se apoya en lo descrito en la literatura (Henderson et al., 2017), donde encontraron que dentro de el mismo orden se encontraban organismos con diferencias óseas, y estaban relacionadas con sus comportamientos terrestres o arborícolas. La presencia de especies de un mismo orden taxonómico con diferencias craneales considerables descritas en la literatura (Drake & Klingenberg, 2010), concuerda con lo encontrado para el orden Pilosa, donde el suborden Vermilingua presenta rostros y cráneos mucho más alargados y un comportamiento de forrajeo mucho más asociado a la tierra, y por el otro lado el suborden Folivora, con un comportamiento mucho más arborícola (D'Elía & Teta, 2021) y rostros más cortos, ambos ubicados en diferentes ejes (negativo y positivo, respectivamente) del tercer componente.

También, para ciertos ordenes emparentados entre sí, como Rodentia y Lagomorpha, y los dos órdenes de marsupiales evaluados, la estructura de sus cráneos está muy relacionada, lo que denota una influencia fuerte de las relaciones filogenéticas (Cheverud, 1982; Cardini & Polly, 2013). Siendo una presión evolutiva, no solo encontradas en mamíferos carnívoros (orden: Carnivora) como se ha demostrado anteriormente (Goswami, 2006b). A pesar de estas presiones encontramos una familia dentro del orden Rodentia que presenta unos patrones diferentes, la familia Sciuridae. Esta tiene tendencia hacia otros ordenes como Pilosa (suborden Folivora), Carnivora (Familia Felidae) y Primates, lo cual puede ser una segregación explicada por una presión ambiental (Drake & Klingenberg, 2010).

Los cráneos de los mamíferos pueden reflejar gran cantidad de adaptaciones e interacciones con su medio (Klingenberg, 2010; Goswami, 2012; Goswami & Polly, 2010). Dando más peso al resultado los análisis de discriminantes el modelo generado predijo el hábito dominante al cual está adaptado un organismo dentro las tres categorías básicas analizadas (terrestre, arborícola e intermedio). Así vemos la importancia de la alometría para la diversidad de cráneos que encontramos en la clase Mammalia (Segura et al., 2012).

4. Conclusión

Este estudio muestra que, a pesar de las distancias filogenéticas entre muchos grupos o dentro de los mismos ordenes se detectaron tendencias alométricas asociadas a la selección de hábitat. Mamíferos con comportamientos más arborícolas pueden presentar cráneos con rostros y longitudes más cortas a sus semejantes de hábitos más terrestres, independiente de la asociación filogenética. Para grupos como Rodentia y Lagomorpha, y Didelphimorphia y Paucituberculata ese remanente de parentesco filogenético logra conformar una estructura en sus cráneos con patrones alométricos diferentes a los demás órdenes, a pesar de su hábito dominante.

Referencias bibliográficas

- Anderson, R.A., Macbrayer, L.D. & Herrel, A. (2008). Bite force in vertebrates: opportunities and caveats for use of a nonpareil whole-animal performance measure. *Biol. J. Linn. Soc.* 93, 709–720.
- Bertrand, O. C., Amador-Mughal, F., & Silcox, M. T. (2017). Virtual endocast of the early Oligocene *Cedromus wilsoni* (Cedromurinae) and brain evolution in squirrels. *Journal of Anatomy*, 230(1), 128–151. doi:10.1111/joa.12537
- Bertrand, O. C. & Silcox, M. T. (2016) First virtual endocasts of a fossil rodent: *Ischyromys typus* (Ischyromyidae) and brain evolution in rodents. *J Vert Paleontol* 36, 1–19.
- Bininda-Emonds, O. R. P., Jeffrey J. E. & Richardson, M. K. (2003). Is sequence heterochrony an important evolutionary mechanism in mammals? *J. Mammal. Evol.* 10, 335–361.
- Bubadué, J., Cáceres, N., dos Santos Carvalho, R., & Meloro, C. (2016). Ecogeographical variation in skull shape of South- American Canids: Abiotic or biotic processes? *Evolutionary Biology*, 43, 145–159. <https://doi.org/10.1007/s11692-015-9362-3>.
- Camargo, N. F., Machado, L. F., Mendonça, A. F. & Vieira, E. M. (2019). Cranial shape predicts arboreal activity of Sigmodontinae rodents. *Journal of Zoology*, 308(2), 128–138. doi:10.1111/jzo.12659
- Cardini, A. & Polly, P. D. (2013). Larger mammals have longer faces because of size-related constraints on skull form. *Nature Communications*, 4(1), 2458 doi:10.1038/ncomms3458.
- Cheverud, J. M. (1982). Relationships among ontogenetic, static, and evolutionary allometry. *American Journal of Physical Anthropology*, 59(2), 139–149. doi:10.1002/ajpa.1330590204.
- D'Elía, G. & Teta, P. (2021). Illustrated Checklist of the Mammals of the World. *Journal of Mammalogy* 102(5), 1445-1446. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyab075>.
- Damasceno, E. M., Hingst-Zaher, E., & Astúa, D. (2013). Bite force and encephalization in the Canidae (Mammalia: Carnivora). *Journal of Zoology*, 290, 246–254. <https://doi.org/10.1111/jzo.12030>.

- Depew, M. J., Tucker, A.S. & Sharpe, P. T. (2002). Craniofacial development. In: Rossant J., Tam P.P.L. (Eds.) *Mouse development: patterning, morphogenesis, and organogenesis*. Academic Press, San Diego. 421–498p.
- Drake, A. G. & Klingenberg, C. P. (2010). Large-scale diversification of skull shape in domestic dogs: disparity and modularity. *Am. Nat.* 175, 289–301.
- Eisenberg, J.F & Wilson, D.E. (1983). Relative brain size and demographic strategies in didelphid marsupials. *Am. Nat.* 118, 1–15.
- Emerson, S. B., & Bramble, D. M. (1993). Scaling, allometry and skull design. In J. Hanken & B. K. Hall (Eds.), *The skull* (pp. 384–416). Chicago: The University of Chicago Press.
- Galatius, A., Berta, A., Frandsen, M. S., & Goodall, R. N. P. (2011). Interspecific variation of ontogeny and skull shape among porpoises (Phocoenidae). *Journal of Morphology*, 272, 136–148. <https://doi.org/10.1002/jmor.10900>.
- Goswami, A. (2006a). Cranial modularity shifts during mammalian evolution. *Am. Nat.* 168, 270–280.
- Goswami, A. (2006b). Morphological integration in the carnivoran skull. *Evolution* 60, 169–183.
- Goswami, A., Milne, N. & Wroe, S. (2011). Biting through constraints: cranial morphology, disparity and convergence across living and fossil carnivorous mammals. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 278, 1831–1839.
- Goswami, A. & Polly, P. D. (2010). The influence of modularity on cranial morphological disparity in Carnivora and Primates (Mammalia). *PLoS ONE* 5(3): e9517. doi:10.1371/journal.pone.0009517.
- Goswami, A., Polly, P. D., Mock, O. B., & Sánchez-Villagra, M. R. (2012). Shape, variance and integration during craniogenesis: contrasting marsupial and placental mammals. *Journal of Evolutionary Biology*, 25(5), 862–872. doi:10.1111/j.1420-9101.2012.02477.x.
- Gould, S. J. (1966). Allometry and size in ontogeny and phylogeny. *Biol. Rev.* 41, 587–638.
- Henderson, K., Pantinople, J., McCabe, K., Richards, H. L. & Milne, N. (2017). Forelimb bone curvature in terrestrial and arboreal mammals. *Virginia Abdala. PeerJ* 5, e3229; DOI 10.7717/peerj.3229
- Hill, J. (1990). J. F. Eisenberg 1989. *Mammals of the Neotropics. Volume 1. The Northern Neotropics*. University of Chicago Press, USA. x 449 pages. Clothbound: ISBN 0-

226-19539-2. Paperback: ISBN 0-226-19540-6. *Journal of Tropical Ecology*, 6(3), 290-290.
doi:10.1017/S0266467400004521

- James, F. C. (1982). The ecological morphology of birds. *Ann. Zool. Fenn.* 19: 265–275.
- Kassambara, A. & Mundt, F. (2020). factoextra: Extract and Visualize the Results of Multivariate Data Analyses. R package version 1.0.7. <https://CRAN.R-project.org/package=factoextra>.
- Klingenberg, C. P. (2010). Evolution and development of shape: integrating quantitative approaches. *Nat. Genet.* 11, 623–635.
- Klingenberg, C. P. (2013). Cranial integration and modularity: insights into evolution and development from morphometric data. *Hystrix It. J. Mammal.* 24, 43–58.
- Lieberman, D. E. (2011). *The evolution of the human head*. Harvard University Press, Cambridge, MA.
- Mace, G. M., Harvey, P. H. & Clutton-Brock, T. H. (1981) Brain size and ecology in small mammals. *J Zool* 193, 333–354.
- Maestri, R., Patterson, B. D., Fornel, R., Monteiro, L. R., & de Freitas, T. R. O. (2016). Diet, bite force and skull morphology in the generalist rodent morphotype. *Journal of Evolutionary Biology*, 29(11), 2191–2204. doi:10.1111/jeb.12937
- Marcus L. F., Hingst-Zaher E. & Zaher H. (2000). Application of landmark morphometrics to skulls representing the orders of living mammals. *Hystrix* 11(1), 27–47. doi:10.4404/hystrix-11.1-4135.
- Marroig, G., Shirai, L. T., Porto, A., de Oliveira, F. B. & De Conto V. (2009). The evolution of modularity in the mammalian skull II: evolutionary consequences. *Evol. Biol.* 36, 136–148.
- Martinez, P. A., Marti, D. A., Molina, W. F., & Bidau, C. J. (2013). Bergmann's rule across the equator: A case study in *Cercopithecus thomasi* (Cercopithecidae). *Journal of Animal Ecology*, 82, 997–1008. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12076>.
- Mitteroecker, P., Gunz, P., Bernhard, M., Schaefer, K., & Bookstein, F. L. (2004). Comparison of cranial ontogenetic trajectories among great apes and humans. *Journal of Human Evolution*, 46(6), 679–698. doi:10.1016/j.jhevol.2004.03.006.
- Moore, W. J. (1981). *The mammalian skull*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Morales, M. M., & Giannini, N. P. (2010). Morphofunctional patterns in Neotropical felids: Species co-existence and historical assembly. *Biological Journal of the Linnean Society*, 100, 711–724. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2010.01461.x>.

- Pilleri, G., Gihl M. & Kraus, C. (1984). Cephalization in rodents with particular reference to the Canadian beaver (*Castor canadensis*). In: Investigations on Beavers. (ed. Pilleri G), pp. 11–102. Berne, Switzerland: Brain Anatomy Institute.
- Porto, A., De Oliveira, F. B., Shirai, L. T., De Conto, V. & Marroig, G. (2009). The evolution of modularity in the mammalian skull I: Morphological integration patterns and magnitudes. *Evol. Biol.* 36, 118–135.
- R Core Team (2021). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Roth, V. L. & Thorington, R. W. (1982). Relative brain size among African squirrels. *J Mammal* 63, 168–173.
- Sanchez-Villagra, M. R. (2010). Developmental palaeontology in synapsids: the fossil record of ontogeny in mammals and their closest relatives. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 277(1685), 1139–1147. doi:10.1098/rspb.2009.2005.
- Santana, S. E., Dumont, E. R. & Davis, J. L. (2010). Mechanics of bite force production and its relationship to diet in bats. *Funct. Ecol.* 24, 776–784.
- Le, S., Josse, J. & Husson, F. (2008). FactoMineR: An R Package for Multivariate Analysis. *Journal of Statistical Software*, 25(1), 1-18. 10.18637/jss.v025.i01.
- Segura, V., Cassini, G. H., & Prevosti, F. J. (2021). Evolution of cranial ontogeny in South American canids (Carnivora: Canidae). *Evolutionary Biology*, 48(2), 170–189. doi:10.1007/s11692-020-09529-3.
- Sicuro, F. L. (2011). Evolutionary trends on extant cat skull morphology (Carnivora: Felidae): A three-dimensional geometrical approach. *Biological Journal of the Linnean Society*, 103, 176–190. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2011.01636.x>.
- Sicuro, F. L., & Oliveira, L. F. B. (2011). Skull morphology and functionality of extant Felidae (Mammalia: Carnivora): A phylogenetic and evolutionary perspective. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 161, 414–462. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2010.00636.x>.
- Singleton, M. (2005). Functional shape variation in the cercopithecine masticatory complex. *Mod. Morphometric. Phys. Anthropol.* 319–348.
- Thomason, J. J. (1991). Cranial strength in relation to estimated biting forces in some mammals. *Canadian Journal of Zoology*, 69, 2326–2333. <https://doi.org/10.1139/z91-327>.
- Venables, W. N. & Ripley, B. D. (2002). *Modern Applied Statistics with S*. Fourth Edition. Springer, New York.

- Wainwright, P. C. (1994). Functional morphology as a tool in ecological research. In: *Ecological Morphology: Integrative Organismal Biology* (P.C. Wainwright & S.M. Reilly, eds), pp. 42–59. The University of Chicago Press, Chicago, IL.
- Wickham, H., François, R., Henry, L. & Müller, K. (2021). dplyr: A Grammar of Data Manipulation. R package version 1.0.7. <https://CRAN.R-project.org/package=dplyr>.
- Zelditch, M. L., & Carmichael, A. C. (1989). Growth and intensity of integration through postnatal growth in the skull of *Sigmodon fulviventer*. *Journal of Mammalogy*, 70, 477–484. <https://doi.org/10.2307/1381419>.
- Zurano, J. P., Martínez, P. A., Canto-Hernández, J., Montoya-Burgos, J. I., & Costa, G. C. (2017). Morphological and ecological divergence in south American canids. *Journal of Biogeography*, 44, 821–833. <https://doi.org/10.1111/jbi.12984>.