



INSTITUTO POLITECNICO NACIONAL
CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS



**ONTOGENIA Y DIMORFISMO SEXUAL DEL
CRÁNEO DEL LOBO FINO DE GUADALUPE,
Arctocephalus townsendi.**

TESIS

**QUE PARA OBTENER EL GRADO DE
MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS**

PRESENTA

TANIA NOHEMI CALDERÓN MARMOLEJO

LA PAZ, B.C.S., FEBRERO DEL 2018.



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO
ACTA DE REVISIÓN DE TESIS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., siendo las 12:00 horas del día 09 del mes de Febrero del 2018 se reunieron los miembros de la Comisión Revisora de Tesis designada por el Colegio de Profesores de Estudios de Posgrado e Investigación de CICIMAR para examinar la tesis titulada:

**"ONTOGENIA Y DIMORFISMO SEXUAL DEL CRÁNEO DEL
LOBO FINO DE GUADALUPE, *Arctocephalus townsendi*"**

Presentada por el alumno:

CALDERÓN

Apellido paterno

MARMOLEJO

materno

TANIA NOHEMÍ

nombre(s)

Con registro:

A	1	6	0	9	3	4
---	---	---	---	---	---	---

Aspirante de:

MAESTRIA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS

Después de intercambiar opiniones los miembros de la Comisión manifestaron **APROBAR LA DEFENSA DE LA TESIS**, en virtud de que satisface los requisitos señalados por las disposiciones reglamentarias vigentes.

LA COMISION REVISORA

Directores de Tesis

DR. DAVID AURIOLES GAMBOA
Director de Tesis

DR. FRANCISCO JAVIER GARCÍA RODRÍGUEZ
2º. Director de Tesis

DR. JOSÉ DE LA CRUZ AGÜERO

DR. HÉCTOR VILLALOBOS ORTIZ

DRA. CLAUDIA JANETL HERNANDEZ CAMACHO

PRESIDENTE DEL COLEGIO DE PROFESORES

DR. SERGIO HERNÁNDEZ TRUJILLO



I.P.N.
CICIMAR
DIRECCIÓN



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

CARTA CESIÓN DE DERECHOS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., el día 12 del mes de Febrero del año 2018

El (la) que suscribe OCEAN. TANIA NOHEMÍ CALDERÓN MARMOLEJO Alumno (a) del Programa

MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS

con número de registro A160934 adscrito al CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS

manifiesta que es autor(a) intelectual del presente trabajo de tesis, bajo la dirección de:

DR. DAVID AURIOLES GAMBOA Y DR. FRANCISCO JAVIER GARCÍA RODRÍGUEZ

y cede los derechos del trabajo titulado:

"ONTOGENIA Y DIMORFISMO SEXUAL DEL CRÁNEO DEL

LOBO MARINO DE GUADALUPE, *Arctocephalus townsendi*"

al Instituto Politécnico Nacional, para su difusión con fines académicos y de investigación.

Los usuarios de la información no deben reproducir el contenido textual, gráficas o datos del trabajo sin el permiso expreso del autor y/o director del trabajo. Éste, puede ser obtenido escribiendo a la

siguiente dirección: nohemi.calderon@uabc.edu.mx - daurioles@gmail.com - fj_gr@yahoo.com

Si el permiso se otorga, el usuario deberá dar el agradecimiento correspondiente y citar la fuente del mismo.


OCEAN. TANIA NOHEMI CALDERÓN MARMOLEJO

Nombre y firma del alumno

TABLA DE CONTENIDO.

TABLA DE CONTENIDO.	I
ÍNDICE DE FIGURAS.	III
ÍNDICE DE TABLAS.	VI
ÍNDICE DE APÉNDICE.	VI
GLOSARIO.	VII
RESUMEN.	XIII
ABSTRACT.	XIV
1. INTRODUCCIÓN.	1
2. ANTECEDENTES.	5
3. JUSTIFICACIÓN.	6
4. OBJETIVOS.	7
5. ÁREA DE ESTUDIO.	8
6. MATERIALES Y MÉTODOS.	10
6.1. Recolección de material.	10
6.2. Determinación de edad.	10
6.2.1. Determinación de edad por grupos de capas de crecimiento (GCC). ...	10
6.2.2. Determinación de edad mediante modelo de crecimiento.	11
6.3. Obtención de datos morfométricos.	12
6.3.1. Captura de imágenes.	12
6.3.2. Obtención de coordenadas para análisis morfométrico.	13
6.4. Análisis estadísticos.	20
6.4.1. Ontogenia.	20

6.4.2. Dimorfismo sexual.	21
7. RESULTADOS.	23
7.1. Edad.	23
7.2. Modelo de edad.	23
7.3. Ontogenia.	26
7.3.1. Análisis de la ontogenia de la vista lateral del cráneo.	26
7.3.2. Análisis de la ontogenia de la vista dorsal del cráneo.	29
7.3.3. Análisis de la ontogenia de la vista posterior del cráneo.	32
7.3.4. Análisis de la ontogenia de la vista ventral del cráneo.	35
7.3.5. Análisis de la ontogenia de la vista lateral de la mandíbula.	38
7.4. Dimorfismo sexual.	42
7.4.1. Análisis del dimorfismo sexual en la vista lateral del cráneo.	46
7.4.2. Análisis del dimorfismo sexual en la vista dorsal del cráneo.	47
7.4.3. Análisis del dimorfismo sexual en la vista posterior del cráneo.	49
7.4.4. Análisis del dimorfismo sexual en la vista ventral del cráneo.	51
7.4.5. Análisis del dimorfismo sexual en la vista lateral de la mandíbula.	52
8. DISCUSIÓN.	54
9. CONCLUSIÓN.	65
10. BIBLIOGRAFÍA.	66
11. ANEXO.	75

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Área de recolección de cráneos en México y en Estados Unidos del lobo fino de Guadalupe.	9
Figura 2. Ubicación de marcas y semi-marcas colocadas en cada vista de este trabajo.	19
Figura 3. Crecimiento de la longitud cóndilo-basal del cráneo del lobo fino de Guadalupe (<i>Arctocephalus townsendi</i>) basado en el modelo von Bertalanffy en función de la edad obtenida por GCC.	25
Figura 4. Distancia Procrustes de ambos sexos de <i>Arctocephalus townsendi</i> en función de la edad de la vista lateral del cráneo.	27
Figura 5. Gradillas de deformación y zonas de mayor cambio de la vista lateral del cráneo en ambos sexos.	28
Figura 6. Ontogenia del dimorfismo sexual de la vista lateral del cráneo.	29
Figura 7. Distancia Procrustes de la vista dorsal del cráneo de ambos sexos de <i>Arctocephalus townsendi</i> en función de la edad.	30
Figura 8. Gradillas de deformación y zonas de mayor cambio de la vista dorsal del cráneo.	31
Figura 9. Ontogenia del dimorfismo sexual de la vista dorsal del cráneo.	32
Figura 10. Distancia Procrustes de la vista posterior de ambos sexos de <i>Arctocephalus townsendi</i> en función de la edad.	33
Figura 11. Gradillas de deformación y zonas de mayor cambio de la vista posterior del cráneo.	34
Figura 12. Ontogenia del dimorfismo sexual de la vista posterior del cráneo.	35
Figura 13. Distancia Procrustes de la vista ventral de ambos sexos de <i>Arctocephalus townsendi</i> en función de la edad.	36

Figura 14. Gradillas de deformación y zonas de mayor cambio de la vista ventral del cráneo.	37
Figura 15. Ontogenia del dimorfismo sexual de la vista ventral del cráneo.	38
Figura 16. Distancia Procrustes de la vista lateral de la mandíbula de ambos sexos de <i>Arctocephalus townsendi</i> en función de la edad.	39
Figura 17. Gradillas de deformación y zonas de mayor cambio de la vista lateral de la mandíbula.	40
Figura 18. Ontogenia del dimorfismo sexual de la vista lateral de la mandíbula.	41
Figura 19. Ontogénias de ambos sexos de la vista lateral, dorsal y posterior del cráneo.	43
Figura 20. Ontogénias de ambos sexos de la vista ventral del cráneo y lateral de la mandíbula.	44
Figura 21. Valores del CVA de la vista lateral del cráneo.	43
Figura 22. Gradillas de deformación de la vista lateral del cráneo de organismos maduros.....	47
Figura 23. Valores del CVA de la vista dorsal del cráneo.	47
Figura 24. Gradillas de deformación de la vista dorsal del cráneo de organismos maduros.....	48
Figura 25. Valores del CVA de la vista posterior del cráneo.	49
Figura 26. Gradillas de deformación de la vista posterior del cráneo de organismos maduros.	50
Figura 27. Valores del CVA de la vista ventral del cráneo.	51
Figura 28. Gradillas de deformación de la vista ventral del cráneo de organismos maduros.	52
Figura 29. Valores del CVA de la vista lateral de la mandíbula.	52

Figura 30. Gradillas de deformación de la vista lateral de la mandíbula de organismos maduros.	53
Figura 31. Hipótesis de variaciones en la ontogenia del dimorfismo sexual (DS) por métodos bivariados.	59

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Listado de marcas y semi-marcas utilizadas en este trabajo.....	14
Tabla 2. Número de organismos y número de marcas para cada vista por sexo. En esta tabla se muestran los organismos que fueron utilizados para describir la ontogenia en cada vista.	20
Tabla 3. Número de organismos y número de marcas utilizados para cada vista por sexo, en la determinación del dimorfismo sexual.	22
Tabla 4. Parámetros ajustados para predecir la edad de los individuos mediante el modelo de crecimiento von Bertalanffy.	23
Tabla 5. Número de organismos con edad observada e inferida para cada sexo y categoría.	24
Tabla 6. Matrices de asignación correcta para las vistas lateral del cráneo, lateral de la mandíbula, dorsal y ventral del cráneo.....	45

ÍNDICE DE APÉNDICES

Apéndice 1. Datos de la procedencia de los ejemplares usados en este trabajo.....	75
Apéndice 2. Alometría encontrada en las vistas lateral, dorsal, posterior y ventral del cráneo y en lateral de la mandíbula.	80
Apéndice 3. Módulos de la vista lateral y dorsal del cráneo de <i>Arctocephalus townsendi</i> de un macho adulto.	82

GLOSARIO

Alometría. Relación diferencial entre el tamaño de un organismo y el tamaño de cualquiera de sus partes. Las relaciones alométricas se pueden estudiar durante el crecimiento de un solo organismo, entre diferentes organismos dentro de una especie, o entre organismos de diferentes especies.

Análisis de regresión. La relación entre el análisis de la regresión y el análisis discriminante con dos grupos es muy estrecha. Si se realiza un ajuste por mínimos cuadrados, tomando como variable dependiente la variable que define la pertenencia a uno u otro grupo y como variables explicativas a las variables clasificadoras, se obtienen unos coeficientes que guardan una estricta proporcionalidad con la función discriminante de Fisher.

Análisis Procrustes Generalizado. (APG). Análisis de las coordenadas de la forma generadas por superposición de mínimos cuadrados de las configuraciones de los puntos homólogos para más de dos objetos.

Ancestro común. La forma ancestral más reciente de especies a partir de la cual evolucionaron dos especies diferentes.

Centroide. Concepto que se refiere al centro geométrico de un objeto (lineal, plano ó solido), que no responde a propiedades físicas del material si no solo a la forma, por lo que el centroide nunca cambiará. En caso de que el cuerpo tenga un eje de simetría, el centroide generalmente estará ubicado sobre este eje y coincidirá con el centro de gravedad de la forma.

Configuración consenso. Corresponde a un grupo de puntos homólogos (coordenadas) que representan la tendencia central de una muestra para el proceso de superposición, la matriz de peso o cualquier otro propósito morfométrico. Generalmente es computada para optimizar alguna medida de ajuste a la muestra completa.

Cráneo. En biología, dicese de la caja ósea que forma la parte superior de la cabeza que encierra y protege el cerebro, el cerebelo y el bulbo raquídeo (caja craneal). En

anatomía, dicese de la porción de la calavera compuesta sobre todo por hueso plano que encierran y protegen el frágil encéfalo y los órganos de audición y el equilibrio.

Desarrollo. Producción progresiva de las características fenotípicas de un organismo multicelular, que comienza con la fecundación de un oocito.

Dimorfismo sexual. (Del Gr. di, dos o doble, y morphe, forma). Se refiere a las diferencias en el aspecto físico (tamaño, forma, ornamentación y órganos de ofensa y defensa), aparte de los órganos reproductivos, entre los dos sexos de la misma especie. Algunas personas incluyen también aquí a las diferencias en coloración, pero éstas van más apropiadamente bajo dicromatismo sexual.

Distancia de Mahalanobis. En el análisis discriminante es el espacio entre las medias proyectadas en el espacio multifactorial de dos o más grupos descritos por un n número de descriptores o variables. Es una medida de distancia introducida por Mahalanobis en 1936. Su utilidad radica en que es una forma de determinar la similitud entre dos variables aleatorias multidimensionales.

Distancia Procrustes. Es considerada la medida que define la medición en el espacio de forma de Kendall. Corresponde a la raíz cuadrada de la suma de las diferencias al cuadrado entre las posiciones de los puntos homólogos en dos configuraciones óptimamente superimpuestas (por mínimos cuadrados), al tamaño del centroide.

Forma (Shape). Para efectos del presente trabajo, se considera como aquellas propiedades geométricas de un objeto que no varían por diferencias en posición, orientación, ni escala. Esta palabra se ajusta al término de la palabra inglesa “shape”, de la cual no se tiene un término equivalente en el español.

Homología. Es la relación que existe entre dos partes orgánicas diferentes cuando sus determinantes genéticos tienen el mismo origen evolutivo. Es considerada como un atributo o característica derivada que comparten dos o más especies, que puede o no haberse modificado y que tiene un ancestro común. En la aplicación de la Morfometría geométrica, las variables basadas en homología son las que están asociadas directamente con estructuras particulares que son biológicamente homólogas.

Homología ancestral. Homología que evolucionó antes que el ancestro común de un conjunto de especies, y que está presente en otras especies fuera de ese conjunto de especies.

Mamíferos. Son una clase de vertebrados amniotas homeotermos (de «sangre caliente») que poseen glándulas mamarias productoras de leche con las que alimentan a las crías. Grupo (específicamente, una clase) de animales, descendientes de un ancestro común, que comparten los caracteres derivados del pelo o la piel, las glándulas mamarias y varias características distintivas de la anatomía del esqueleto, incluido un tipo particular de oído medio.

Marcas Homólogas (Landmarks). Dichas marcas también son llamadas puntos anatómicos de referencia, hitos morfométricos, puntos homólogos, entre otros. Para efectos del presente trabajo se utilizó el término “puntos o marcas homologas”. Los puntos homólogos son marcas específicas en una forma biológica o imagen de una forma, ubicados de acuerdo con una escala. Estos pueden ser de tres tipos, de acuerdo con la clasificación de Bookstein (1991).

Tipo I. También llamados tradicionales o anatómicos; son puntos matemáticos cuya homología de un caso a otro está soportada por evidencia robusta ó significado biológico (p. ej. parches de histología inusual, patrones de yuxtaposición de un tipo de tejido, intersección de suturas craneanas inserción de aletas).

Tipo II. Son puntos matemáticos cuya homología de un caso a otro está soportada únicamente por evidencia geométrica y no anatómica (p. ej. cúspide de un diente, centroide o ápice de una estructura).

Tipo III. También son llamados puntos contruidos ó “pseudolandmaks”. Son puntos que caracterizan una región del diseño corporal o la forma general, pues tienen por lo menos una coordenada deficiente (p. ej. puntos extremos del diámetro máximo del ojo, la zona más profunda de una concavidad). La estructura matemática de los análisis morfométricos, permiten la inclusión de

estos puntos, pero la interpretación geométrica o biológica de los mismos debe hacerse con precaución.

Mínimos Cuadrados Parciales. Es un método estadístico multivariado utilizado para determinar las relaciones entre dos o más grupos de variables medidas en las mismas entidades. En estos se analizan las covarianzas entre los grupos de variables más que optimizar las combinaciones lineales de las variables en varios grupos. Su cómputo generalmente no incorpora la inversión de las matrices.

Morfología. En biología, constituye el estudio de las formas de los seres orgánicos y de sus modificaciones o transformaciones que experimentan.

Morfometría. Es el estudio cuantitativo de las formas de los órganos y de las partes del cuerpo, y examina la tendencia central, variaciones, diferencias y asociaciones de la forma, con factores extrínsecos. Esto lo hace estudiando la variación de la forma y su covariación con otras variables; es decir que su objeto no es la forma en sí misma, si no sus asociaciones, causas y efectos.

Morfometría Geométrica (MG). Técnica morfométrica que analiza la información morfológica basándose en coordenadas correspondientes a puntos homólogos, ubicados sobre las estructuras anatómicas; después de que las diferencias en tamaño, posición y orientación han sido matemáticamente removidas. Esta técnica posee mayores ventajas que las otras metodologías morfométricas, pues a través del análisis se preservan las relaciones geométricas, permitiendo además realizar comparaciones estadísticas de la forma y generar representaciones gráficas de la misma.

Morfometría Tradicional. Técnica morfométrica que considera la aplicación de análisis estadísticos multivariados a variables cuantitativas que generalmente corresponden a medidas lineales (p. ej. longitud, ancho, altura), aunque también incluye conteos, radios y ángulos. Dado que las distancias lineales están muy correlacionadas con el tamaño de los individuos, esta técnica requiere un elevado esfuerzo matemático para hacer las correcciones de escala y poder analizar por sí solas las variables de forma y así elucidar las variaciones en los diseños corporales.

Ontogenia. Describe el desarrollo de un organismo, desde la fecundación del cigoto hasta su muerte. Estos cambios estructurales, pueden desencadenarse por interacciones provenientes del medio donde se encuentre o como resultado de su dinámica interna.

Pinnípedo. Mamíferos marinos del Orden Carnívora que se distinguen por presentar miembros anteriores y posteriores en forma de aleta y un cuerpo fusiforme que facilita su desplazamiento en agua. La palabra deriva del latín *pinna* (aleta, pala o ala) y *pedis* (pie) (Tollu, 1986).

Poliginia. Estrategia reproductiva en la cual el macho reúne un harén de hembras, apareándose con todas ellas, generalmente de forma exclusiva, no permitiendo que otros machos del grupo accedan a ellas si no es mediante su sustitución como líder del clan.

Selección Sexual. Se refiere a la selección en el comportamiento de apareamiento, ya sea a través de competencia entre miembros del mismo sexo (usualmente machos) para tener acceso a los miembros del sexo opuesto; o a través de la selección de miembros de uno de los sexos (generalmente hembras) hacia ciertos miembros del otro sexo. En la selección sexual los individuos son favorecidos por su desempeño, en relación con otros miembros del mismo sexo; a diferencia de la selección natural, que trabaja sobre el desempeño del genotipo en relación con la población entera.

Semi-marcas (Sliding semi-landmarks). Las semi-marcas deslizantes son definidas por estructuras biológicas para describir una curva que bordee la forma analizada. Este tipo de marcas fueron desarrolladas después de la categorización de Bookstein de los puntos homólogos, por lo que en realidad su concepto no está incluido en ninguna de las tres categorías. Estos puntos son analizados bajo el mismo procedimiento matemático de Procrustes que los puntos homólogos, con la diferencia que pueden cambiar su posición en el espacio sobre las curvas con el fin de minimizar su energía y de esta manera aportan información únicamente en la dirección perpendicular de la curva.

Tamaño del Centroide. Es una medida de tamaño usada para escalar una configuración de puntos homólogos, de modo que puedan ser gráficos en un punto de espacio de forma de Kendall. Se usa en MG porque es poco correlacionado con cada variable de forma cuando los puntos homólogos están distribuidos alrededor de las posiciones medias por error independiente de la misma pequeña varianza hacia cada punto y en cada dirección. Es calculado como la raíz cuadrada de la suma de las distancias al cuadrado de un grupo de puntos homólogos a su centroide.

Deformaciones Parciales (Partial Warps). Son estructuras auxiliares para la interpretación de los cambios de forma y de la variación de la forma en grupos de puntos homólogos. Las deformaciones parciales son consideradas como proyecciones o sombras de las deformaciones principales.

Deformaciones Principales (Principal Warps). Son funciones eigen de la matriz de deformación interpretada como superficies con deformación (placa fina de deformación) sobre la fotografía de la configuración original de puntos homólogos. Este método expresa las diferencias entre puntos homólogos como la energía necesaria para deformar una lámina metálica infinitamente delgada.

RESUMEN

El “lobo fino” de Guadalupe (*Arctocephalus townsendi*) es una especie que fue explotada intensamente y para la cual existe una controversia acerca de su estatus taxonómico junto con el “lobo fino” de Juan Fernández (*Arctocephalus philippii*). Poco se conoce sobre su historia de vida y hasta el momento son pocos los trabajos que la abordan. El objetivo de este trabajo fue describir aspectos del desarrollo ontogénico del dimorfismo sexual en cráneos. Se utilizaron 32 cráneos de hembras y 66 de machos, provenientes de varamientos registrados desde Baja California Sur, México hasta California, E.U.A. La edad de los individuos fue determinada mediante el conteo de capas de crecimiento en dientes y estimada mediante el modelo von Bertalanffy. Para describir los cambios en la forma de los cráneos de ambos sexos se usó la técnica de Morfometría Geométrica sobre cuatro vistas o planos del cráneo y una de la mandíbula. Para describir la ontogenia se utilizó una regresión considerando la edad y la magnitud de los cambios morfométricos ocurridos en ambos sexos. La cuantificación del dimorfismo sexual se estimó a través de un Análisis de Variables Canónicas. El grado de dimorfismo sexual se determinó a través de la distancia de Mahalanobis. La ausencia de alometría en hembras se observó hasta alrededor de los cinco años en todas las vistas, excepto en la posterior, mientras que en machos se observó aproximadamente a los cuatro y ocho años dependiendo del plano estudiado. El dimorfismo sexual fue significativo ($p < 0.05$) en todas las vistas. Se obtuvo un 100% de asignación correcta en todos los casos excepto en la vista lateral de la mandíbula para machos (97.7%). El patrón de cambio de la forma del cráneo fue diferente entre machos y hembras en las cinco vistas. El mayor grado de dimorfismo se encontró en la vista ventral. Los cambios en la forma del cráneo de ambos sexos están relacionados con sus características de historia de vida.

ABSTRACT

The Guadalupe fur seal (*Arctocephalus townsendi*) is a species that was exploited intensively and for which there is a controversy about its taxonomic status with the Juan Fernández fur seal (*Arctocephalus philippii*). Little is known about its life history and so far, there are scarce works that address it. The objective of this work was to describe aspects of the ontogenic development of the sexual dimorphism in the skull. A total of 32 females and 66 males skulls collected of strandings from Baja California Sur, Mexico to California, E.U.A were analyzed. The age of the individuals was determined by the counting of growth layers in teeth and indirect estimation using a von Bertalanffy model. Changes in the shape of skulls of both sexes were studied by the Geometric Morphometry technique on four views or planes of the skull and one of the jaw. To describe ontogeny, a regression was used considering the age and magnitude of the morphometric changes that occurred in both sexes. The quantification of sexual dimorphism was estimated through an Analysis of Canonical Variables. The degree of sexual dimorphism was determined through Mahalanobis distance. Absence of allometry in females was recorded until reaching the five years of age in all the views, except in the posterior one, while the allometry in males was observed until four and eight years of age depending on the plane studied. The sexual dimorphism was significant ($p < 0.05$) in all the views. A 100% correct sex allocation was obtained in all cases except for the lateral view of the jaw for males (97.7%). The pattern of change in the shape of the skull was different between males and females in the five views. The greatest degree of sexual dimorphism was found in the ventral view. Changes in the shape of the skull of both sexes were related to the characteristics of their life history.

1. INTRODUCCIÓN

El lobo fino de Guadalupe (*Arctocephalus townsendi*, Merriam 1897) es un pinnípedo de la familia otariidae, la cual incluye seis miembros del género *Arctocephalus*.

Se distribuye desde el Golfo de California hasta Punta Concepción, California, E.U.A., aunque durante fenómenos “El Niño” se han realizado avistamientos y varamientos más al norte, en la costa de Oregon, Estados Unidos (Hanni *et al.*, 1997; Etnier, 2002).

Esta especie sufrió una intensa cacería durante el siglo XIX, la cual produjo una drástica reducción de su tamaño poblacional al punto de considerarse extinta a principio de la década de 1950 (Bartholomew, 1952). La población se ha recuperado durante el siglo XX a partir de unas cuantas decenas de individuos (Hubbs, 1979). Previo a la explotación comercial, el tamaño poblacional fue estimado en aproximadamente 200,000 individuos (Hubbs, 1979). Actualmente, se calcula una población de unos 20,000 individuos (Sierra-Rodríguez, 2015; García-Capitanachi, 2011). La UICN (*International Union for Conservation of Nature*) lo ubica en la categoría de Preocupación Menor (Auriolles-Gamboa, 2015), sin embargo en México, esta especie se encuentra catalogada como en peligro de extinción (NOM-059-SEMARNAT-2010).

El lobo fino de Guadalupe (*Arctocephalus townsendi*), se encuentra en incertidumbre taxonómica con el lobo fino Juan Fernández (*Arctocephalus philippii*) ya que algunos autores basados en datos morfométricos (p. ej. Sivertsen, 1954; Brunner *et al.*, 2004) los ubican dentro de una misma especie, mientras que otros basados en evidencias morfológicas (p. ej. King, 1954; Scheffer, 1958) y genéticas (p. ej. Wynen *et al.*, 2001; Higdon *et al.*, 2007) los consideran como especies distintas. Debido a lo anterior, su validez taxonómica se encuentra actualmente debatida. En el presente estudio se considera al lobo fino de Guadalupe como *Arctocephalus townsendi* siguiendo el criterio de la IUCN. Para resolver la situación taxonómica entre estos dos taxos nominales, son necesarios trabajos que proporcionen características de la historia de vida de los mismos.

La alometría cuantifica los cambios en las dimensiones relativas de las partes del cuerpo de los organismos que están correlacionadas con los cambios en el tamaño total por efectos del crecimiento o desarrollo, por lo que es posible comparar los tamaños relativos de diferentes estructuras entre diferentes especies (Gayon, 2000). La alometría generalmente se presenta con mayor intensidad en las primeras etapas de la ontogenia y se pierde en las etapas finales.

Los cambios que se observan en las estructuras de los organismos son una consecuencia mecánica del aumento de tamaño, lo cual es un fenómeno adaptativo. Por esta razón la alometría es a menudo una fuente de diversidad biológica (Gayon, 2000).

Brunner *et al.*, (2004) reportan distintos patrones de crecimiento del cráneo en otáridos tales como: monofásico (el crecimiento se mantiene a lo largo de la vida postnatal); bifásico (cuando en el crecimiento relativo se observan diferencias significativas entre periodos); neural (crecimiento del sistema nervioso central) y somático (crecimiento del cráneo). También, se reportan variaciones inter e intraespecíficas en las tasas de crecimiento indicando que el desarrollo se completa más rápido en hembras que en machos (Brunner, 1998a; Brunner, 2000; Brunner, 2003; Brunner *et al.*, 2004).

El dimorfismo sexual consiste en las diferencias sistemáticas externas e internas entre machos y hembras en tamaño, color, forma, desarrollo de ornamentación sexual, comportamiento y diferentes repertorios vocales, entre otras. Algunas diferencias pueden presentarse en el cráneo (Ralls, 2002). Se considera que la mayor parte del dimorfismo sexual se debe a la selección sexual, donde las fuerzas evolutivas actúan separadamente sobre los sexos (Darwin, 1871).

Esta condición está íntimamente relacionada con la estrategia reproductiva y es notoria en algunas especies de mamíferos donde los machos copulan con el mayor número posible de hembras. Esto puede lograrse debido a que los machos producen un gran número de gametos energéticamente “baratos” y rara vez participan en actividades de cuidado parental. Por otro lado, las hembras tienen un número fijo y bajo de gametos enérgicamente “costosos” que pueden producir durante su vida. Por lo tanto, existe mayor presión de selección sexual en machos que en hembras

(Emlen, 1977), que conduce a desarrollar características físicas y morfológicas útiles que les confieren una ventaja durante la competencia con otros machos por el acceso a las hembras reproductoras (Ralls, 2002). Los machos con las mejores características tienen mayor éxito reproductivo.

La descripción cualitativa y cuantitativa de la ontogenia, se vincula con la filogenia, con factores ecológicos y con el comportamiento. Los pinnípedos pueden diferenciarse por sus hábitos de vida, particularmente, los otáridos y los odobénidos presentan un dimorfismo sexual muy marcado, debido a su sistema reproductivo poligínico, donde los machos controlan grupos de hembras en tierra.

Por otra parte, los fócidos están más especializados al medio acuático, presentan menores periodos de lactancia que los otáridos, y por lo general el grado de dimorfismo sexual en estos es menos marcado (con excepción de los géneros *Halichoerus*, *Cystophora* y *Mirounga*; Tarnawski, 2015). En los otáridos, (lobos marinos), odobénidos (morsas) y en menor grado en los fócidos (focas y elefantes marinos), el dimorfismo sexual es más evidente en organismos adultos, aunque el desarrollo craneal entre sexos es diferenciado debido a que existe una inter-especifica en los parámetros de crecimiento (Brunner, 2004; Molina-Schiller, 2004; Sanfelice, 2008).

El dimorfismo sexual tiene un costo en los machos en términos de supervivencia.. Los machos de especies dimórficas realizan migraciones más largas que las hembras a zonas de menor competencia con el fin de ingerir mayores cantidades de alimento y de esta forma poder desarrollar las características secundarias que les permitan aumentar el número de desendientes (Repenning *et al.*, 1979). Sin embargo, durante dichas migraciones, los machos están expuestos a depredación, accidentes y enfermedades, entre otros; además del costo asociado a la defensa de los territorios (peleas con otros machos y pérdida de peso por el ayuno en el que se mantienen durante la temporada reproductiva; Berta, 2005).

Existen varias formas de describir la ontogenia y el dimorfismo sexual en una especie; en este sentido, las estructuras duras como el cráneo son muy informativas ya que son el resultado de un proceso complejo de desarrollo y las partes que lo conforman

crecen a diferentes velocidades (Vázquez-Cuevas, 2000; Berta, 2005). El sistema cráneo-mandibular es importante debido a que dentro de él se encuentran órganos vitales como el cerebro, parte del aparato respiratorio, órganos relacionados con los sentidos y estructuras asociadas con la alimentación (Webster & Webster, 1974; Chai & Maxson, 2006). Particularmente, se encuentra relacionado con funciones de alimentación, termorregulación, orientación, vocalización, reproducción y defensa. Su forma varía de acuerdo con el sexo, como consecuencia de los distintos patrones de crecimiento y la diferenciación de los tejidos, lo cual es asociado a las interacciones con el ambiente (Chai & Maxson, 2006; Hallgrímsson *et al.*, 2007a).

En el presente estudio se analizaron los cambios temporales en la morfometría del cráneo de lobo fino de Guadalupe (*Arctocephalus townsendi*). El objetivo principal de este estudio fue revisar y detectar las partes del cráneo que más varían en su crecimiento entre machos y hembras y hacer una comparación del dimorfismo sexual en la etapa adulta.

2. ANTECEDENTES

Los trabajos morfométricos craneales son de gran importancia en la comprensión de procesos complejos durante el desarrollo, los cuales reflejan fuerzas evolutivas que definen su morfología (Brunner, 1998a; 2000; 2003; Molina-Schiller & Pinedo, 2004; Sanfelice & De Freitas, 2008; Tarnawski *et al.*, 2013; 2014; Tarnawski, 2015).

El trabajo de Brunner *et al.* (2004) es uno de los estudios morfométricos craneales más completos para la identificación de especies de la familia Otariidae. En este trabajo se incluyen al lobo fino de Guadalupe (*Arctocephalus townsendi*) y lobo fino de Juan Fernandez (*Arctocephalus philippii*). En ambas especies el tamaño de la muestra fue reducido y se encontró que *Arctocephalus philippii* exhibe un mayor grado de dimorfismo sexual que *Arctocephalus townsendi*. En el género *Arctocephalus* encontró poca variación interespecífica en el tamaño de la órbita después de completar el crecimiento, independientemente de la longitud cóndilo-basal. Esto fue más evidente cuando compararon esta variable con respecto a la longitud cóndilo-basal, en las especies más pequeñas (p. ej. *Arctocephalus tropicalis*, *Arctocephalus galapagoensis*) y en las especies más grandes (p. ej. *Arctocephalus gazella*, *Arctocephalus pusillus*).

Sanfelice & De Freitas (2008), encontraron diferencias ontogenicas entre sexos en *Arctocephalus australis*, *Callorhinus ursinus* y *Otaria byronia*, concluyeron que es posible que exista una heterocronía en los orígenes de las modificaciones sufridas durante la ontogenia de ambos sexos de *Arctocephalus australis* y *Otaria byronia*.

En un estudio realizado con nueve especies de pinnípedos (Otaridos y focidos) se encontraron algunas semejanzas en la ontogenia de ambas familias. En los otaridos observaron cambios concentrados en la región rostral y palatal. Las comparaciones angulares entre las regresiones de las especies indicaron una mayor similitud morfológica entre las especies del género *Arctocephalus*, mientras que las comparaciones entre sexos indicaron un mayor dimorfismo sexual en *Mirounga leonina* y *Otaria flavescens*, que en *Arctocephalus australis* (Tarnawski, 2015).

3. JUSTIFICACIÓN

El lobo fino de Guadalupe es una especie con una población reducida. La información sobre su historia de vida es escasa y a pesar de que se ha intentado describir las variaciones de la forma del sistema cráneo-mandibular en ambos sexos, el número de especímenes empleado ha sido insuficiente.

Las variaciones morfométricas craneales nos permiten tener una mejor comprensión de la influencia que tienen los factores ecológicos y evolutivos sobre la forma y desarrollo del sistema cráneo-mandibular; particularmente las variaciones ocurridas durante la ontogenia. El dimorfismo sexual varía entre los pinnípedos y su descripción puede ser abordada mediante el análisis de la forma del cráneo.

Este trabajo aportará una base de datos morfométricos que en un trabajo posterior podría ayudar a resolver el problema taxonómico en el que se encuentra esta especie.

4. OBJETIVOS

4.1. Objetivo general.

Determinar los cambios ontogénicos y diferencias craneales entre sexos en el lobo fino de Guadalupe (*Arctocephalus townsendi*)

4.2. Objetivos particulares

- Evaluar el patrón de crecimiento de distintas estructuras del cráneo para cada sexo.
- Determinar el grado de dimorfismo sexual en el cráneo de individuos adultos de esta especie.

5. ÁREA DE ESTUDIO

Los cráneos analizados en el presente estudio provienen de varamientos ocurridos en Isla Magdalena, Islas San Benito, Isla Guadalupe e Isla Santa Margarita, en la costa occidental de la península de Baja California, México. También provienen de varamientos ocurridos en algunos condados ubicados en la costa noroeste de California, en Estados Unidos como: Del norte, Sonoma, San Francisco, San Mateo, Santa Cruz, Monterrey y San Luis Obispo.

La zona donde ocurrieron estos varamientos se encuentra entre los 41° y 23° N y -124° y -111° O. Con una línea de costa de aproximadamente 2,805.6 km desde Isla Magdalena Baja California Sur, México hasta el límite al norte del estado de California, Estados Unidos (Figura 1). En México, la zona principal de varamientos es la Isla Magdalena, la cual forma parte del complejo lagunar Magdalena-Almejas, en el Golfo de Ulloa. Con una extensión máxima de la plataforma continental en la parte central, cuenta con una pendiente suave, siendo más abrupta hacia el norte y el sur donde la plataforma se reduce (Chávez-López, 1995; Mercuri, 2007).

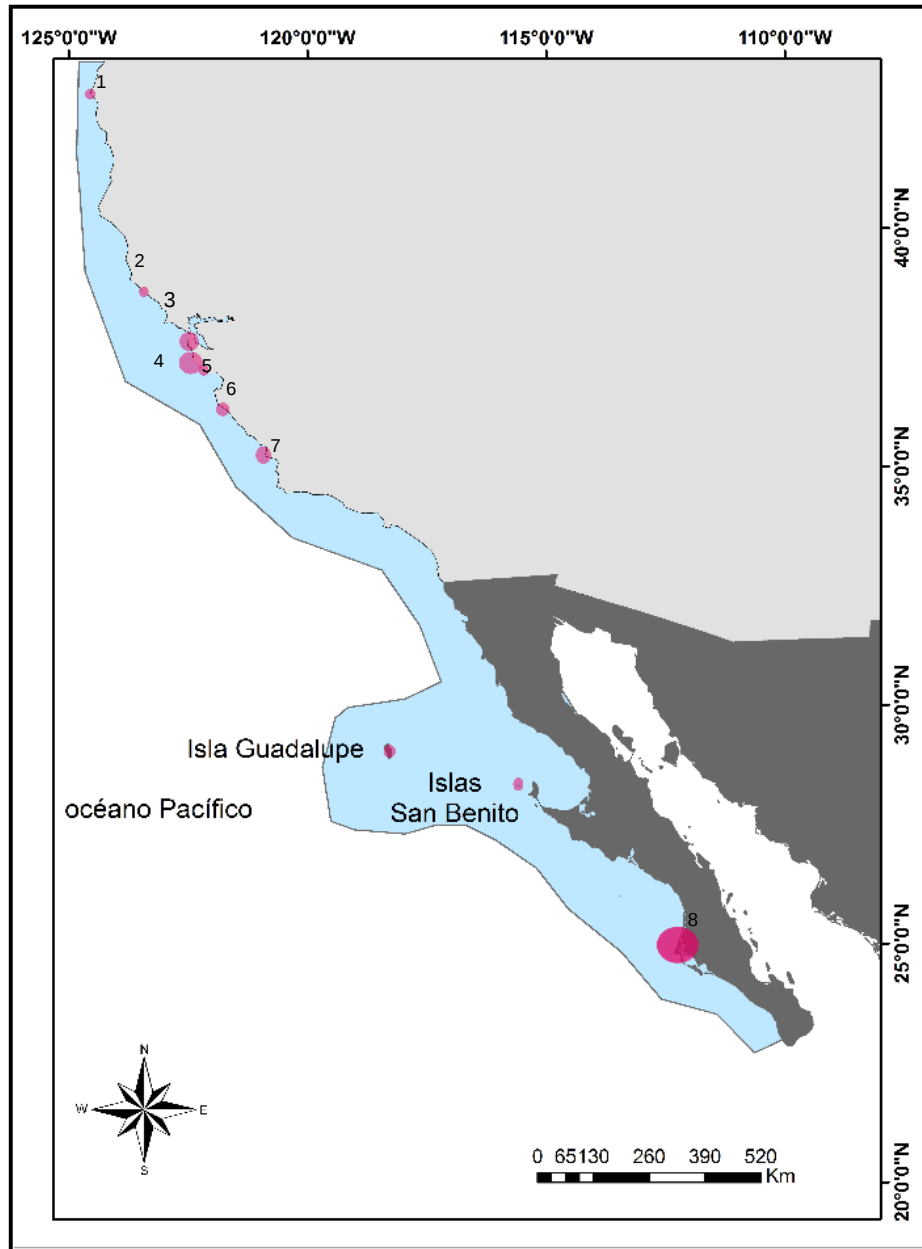


Figura 1. Área de recolección de cráneos del lobo fino de Guadalupe. En México: Isla Guadalupe, Islas San Benito, Isla Magdalena e Isla Santa Margarita (8). En Estados Unidos: Del Norte Co. (1), Sonoma Co. (2), San Francisco Co. (3), San Mateo Co. (4), Santa Cruz Co. (5), Monterrey Co. (6), San Luis Obispo Co. (7).

6. MATERIALES Y MÉTODOS

6.1. Recolección de material.

Para la realización de este trabajo se utilizaron 98 cráneos (especímenes), 67 de los cuales pertenecen a la colección del Laboratorio de Ecología de Pinnípedos Burney J. Le Boeuf (LEP) del Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas del Instituto Politécnico Nacional (CICIMAR-IPN) y 31 a la Academia de Ciencias de California (CAS), Estados Unidos. Estos cráneos han sido recolectados desde el 2001 hasta la fecha y se cuenta con una base de datos que contiene fecha de recolecta, sitio de recolecta y sexo, entre otros. Se verificó la especie de cada cráneo en el laboratorio.

Además de los 98 cráneos se incluyó una mandíbula. La mandíbula fue identificada mediante una comparación meticulosa con otras mandíbulas depositadas en la colección del LEP, la cual incluye también ejemplares de otras especies de pinnípedos.

6.2. Determinación de edad.

La edad fue estimada con el fin de relacionarla con los cambios ontogénicos ocurridos en los cráneos. Ésta, fue inferida en meses considerando junio como el mes cero o mes de nacimiento (Atkinson, 1997). Para los individuos, que tienen menos de un año de nacimiento (crías), la edad fue estimada directamente a partir de la fecha de muerte. Para los individuos con edades posteriores la estimación se realizó de la siguiente manera.

6.2.1. Determinación de la edad por grupos de capas de crecimiento (GCC).

Para los especímenes que contaban con al menos un diente, la edad se determinó mediante lectura de grupos de capas de crecimiento (GCC) empleando la técnica descrita por Newsome *et al.*, (2006), y que consiste en realizar un corte longitudinal en un diente canino (por ser más grandes), empleando una cortadora de baja velocidad marca Isomet® (Isomet Corporation, Springfield, VA. USA). Luego, se pulieron con lijas

muy finas del grano #400 a #800 y se sumergieron en una solución de ácido fórmico al 10% por un periodo de 1-1.5 horas, con el fin de limpiar las hendiduras y observar con mayor facilidad las capas de crecimiento de la dentina. Al terminar el tratamiento químico, se enjuagaron con agua y se secaron a la intemperie. Una vez secas las dos mitades del canino, se tomó una para el conteo de GCC mediante dos lectores que contaron de manera independiente las capas de crecimiento usando un microscopio estereoscópico. Dicho conteo se llevó a cabo siguiendo el protocolo establecido para mamíferos por Klevezal (1996), que establece que el número de capas es proporcional al número de años del organismo. En este protocolo se diferencian dos tipos de capas o bandas, una translúcida (hipercalcificada) y otra opaca. La densidad en el color de cada capa se debe a periodos alternos de mayor y menor alimentación respectivamente, asociados a la estacionalidad anual en la abundancia de alimentos. Posteriormente Serezhenkov *et al.*, (1996), determinó que el número total de capas es igual al número de años que vivió el animal, descontando una que se forma durante la etapa fetal.

6.2.2 Determinación de la edad mediante modelo de crecimiento.

Para esta estimación se usó la edad obtenida por GCC, la edad inferida en crías y la longitud cóndilo-basal del cráneo. Esta longitud ha sido comúnmente empleada para la estimación de la edad en pinnípedos (Molina-Schiller & Pinedo, 2004; Tarnawski, 2015).

A través de esta estimación se obtuvo la edad de los individuos mayores a un año, que no contaban con dientes caninos. Dicha estimación fue realizada mediante el modelo de crecimiento von Bertalanffy (ecuación 1).

Ecuación 1

$$L_t = L_{\infty}(1 - e^{-k(t-t_0)})$$

Este modelo trabaja con tres parámetros: L_{∞} (define la talla máxima – asintótica), k (constante de crecimiento) y t_0 (parámetro de condición inicial).

El modelo se ajustó para cada sexo de manera independiente mediante un método iterativo que se alimentó con los mismos valores semilla de los parámetros para ambos sexos. Los parámetros iniciales de k y t_0 para cada modelo fueron los mismos: L_∞ = Largo máximo para cada sexo, $k=0.1$ y $t_0=0$. Una vez ajustados, los modelos se gráfcaron en la misma figura con fines comparativos. Estos análisis fueron realizados en el lenguaje de programación R versión 3.4.0 (R Core Team, 2017).

Para estimar la edad se despejó el parámetro requerido de la ecuación del modelo de crecimiento von Bertalanffy (Ecuación 2).

Ecuación 2

$$t = t_0 - \left(\frac{1}{k}\right) \times \ln\left(1 - \left(\frac{L_t}{L_\infty}\right)\right)$$

6.3. Obtención de datos morfométricos

6.3.1. Captura de imágenes

La cuantificación de las diferencias (entre edades y sexos) se realizó con datos morfométricos obtenidos a partir de los cráneos. Las diferencias fueron abordadas para cinco planos o vistas: cuatro del cráneo (dorsal, ventral, lateral y posterior) y uno de la mandíbula (lateral). Los perfiles lateral y posterior del cráneo y lateral de la mandíbula fueron fotografiados empleando una cámara Canon® réflex digital, mientras que para los perfiles dorsal y ventral del cráneo fue usada una cámara Ipevo® HD. Ambas cámaras mantuvieron siempre la misma posición para la obtención de las imágenes de cada plano. De esta manera, se trató de disminuir errores de paralaje y problemas para la detección de las marcas homólogas en todos los individuos. Algunos organismos fueron considerados para algunas vistas pero no para otras debido a que algunas partes del cráneo se encontraban dañadas.

6.3.2 Obtención de coordenadas para análisis morfométrico.

Una vez capturadas las imágenes se definieron las marcas homologas en cada vista (Tabla 1 y Figura 2). La ubicación y número de marcas se determinaron considerando capturar una cobertura adecuada de la forma (Zelditch *et al.*, 2004). Estas marcas, representan puntos identificados que tienen correspondencia en un origen ancestral común. Una vez establecidas las marcas se colocaron mallas equidistantes a partir de las marcas homologas con el programa Makefan8 (Sheets, 2005c; Figura 2). Dichas mallas nos permiten tener una referencia para colocar puntos adicionales (semi-marcas) que ayuden a definir curvas o superficies, que no pueden ser definidas con marcas homólogas. De esta manera, se incluye esta información en el análisis de la forma para posteriormente comparar las variaciones morfológicas que se han “ganado” o “perdido” en procesos evolutivos (Adams & Slice, 2004; Slice, 2007; Polly, 2008). Con el fin de registrar adecuadamente la información del diseño o forma craneal, cada marca homologa y semi-marca generada por las mallas colocadas en las imágenes de cada plano, se digitalizó con el programa TPSDig versión 1.40 (Rohlf, 2004) obteniéndose una matriz de coordenadas en X, Y de cada plano digitalizado.

Las coordenadas obtenidas mediante la digitalización se ajustaron empleando el método de superposición de Procrustes Generalizado (PG). Este procedimiento permite remover la información referente a la posición, la talla y la orientación de las configuraciones de los individuos, con el propósito de analizar únicamente la forma de las estructuras (Rohlf & Slice, 1990; Van der Molen *et al.*, 2007). Este procedimiento fue realizado en cada conjunto de datos sujeto a los diferentes análisis estadísticos.

Tabla 1. Listado de marcas y semi-marcas utilizadas en este trabajo. (VL= vista lateral, VML=vista mandíbula lateral, VD= vista dorsal, VP= Vista posterior, VV=vista ventral).

VL	VML	VD	VP	VV	Zona	VL	VML	VD	VP	VV	Zona
36		17			Margen anterior del premaxilar en la sutura inter-incisiva		18- 20 y 1				Rama de la mandíbula
35					Margen inicial del alvéolo del canino superior		20				Punto en curvatura máxima entre el proceso condiloide y el angular
33					Inicio del proceso infra-orbital (Lagrimal)		19-16				Semi-marcas en margen ventral de la rama mandibular.
25-32					Semi-marcas en margen inferior, infra-orbital del arco cigomático.		15				Extremo posterior-ventral de la sínfisis mandibular
24					Margen posterior de la órbita. (yugal)		14				Punto medio-anterior de la sínfisis mandibular

Continuación. Tabla 1. Listado de marcas y semi-marcas utilizadas en este trabajo. (VL= vista lateral, VML=vista mandíbula lateral, VD= vista dorsal, VP= Vista posterior, VV=vista ventral).

VL	VML	VD	VP	VV	Zona	VL	VML	VD	VP	VV	Zona
34					Margen inferior de la órbita			17			Margen anterior del premaxilar en la sutura Inter incisiva
23					Punto más externo de la fosa glenoidea			10 y 24			Punto más saliente del proceso post-orbital
22					Orificio auditivo externo			13-21			Lagrima
9					Línea media de la sutura parietal-occipital			10-12; 22-24			Proceso supra-orbital
16-21					Límite entre el Proceso parietal y supra occipital.			15-19			Contorno pre-maxilar
15					Extremo póst-lateral del proceso mastoideo			13-15; 19-21			Contorno maxilar
9-12					Proceso supra occipital (cresta nuchal lateral).			6-10; 24-28			Proceso post-orbital

Continuación. Tabla 1. Listado de marcas y semi-marcas utilizadas en este trabajo. (VL= vista lateral, VML=vista mandíbula lateral, VD= vista dorsal, VP= Vista posterior, VV=vista ventral).

VL	VML	VD	VP	VV	Zona	VL	VML	VD	VP	VV	Zona
13-14					Línea del dorso-medio del cóndilo occipital			1-6; 28-38			Parietal
1-8					Línea del surco sagital			39			Proceso supra-occipital
	9-12				Apófisis alveolar				16-23; 24-31		Cóndilos basi-occipitales (derecho e izquierdo)
	9-8				Base de la rama ascendente del dentario				32-37		<i>Foramen magnum</i>
	6-7				Semi-marcas en rama ascendente del proceso de la apófisis coronoides				1 y 15		Apófisis mastoidea

Continuación. Tabla 1. Listado de marcas y semi-marcas utilizadas en este trabajo. (VL= vista lateral, VML=vista mandíbula lateral, VD= vista dorsal, VP= Vista posterior, VV=vista ventral).

VL	VML	VD	VP	VV	Zona	VL	VML	VD	VP	VV	Zona
	5				Punta anterior del proceso de la apófisis coronoides				2-14		Cresta occipital o cresta nucal
	4-6				Apófisis coronoides				8		Cresta sagital
	4				Extremo posterior del proceso de la apófisis coronoides				38		Basion
	2-4				Escotadura mandibular					31,33; 32,34	Fosa glenoidea
	3				Punto en curvatura máxima entre proceso de la apófisis coronoides y proceso condiloide de la mandíbula					3,29,42; 21,30,43	Extremo lateral del meato auditivo
	2				Punto interno del proceso condiloide					31 y 32	Punto más externo de la fosa glenoidea

Continuación. Tabla 1. Listado de marcas y semi-marcas utilizadas en este trabajo. (VL= vista lateral, VML=vista mandíbula lateral, VD= vista dorsal, VP= Vista posterior, VV=vista ventral).

VL	VML	VD	VP	VV	Zona	VL	VML	VD	VP	VV	Zona
	1				Punto externo del proceso condiloide					4 y 13	Punto ventral de la sutura escamoso-yugal
	13				Margen inferior del premaxilar en la sutura Inter incisiva					6,50,7,51,8; 15,54,16,55,17	Ventral del arco cigomático y sutura yugo-maxilar ventral
	13-18				Cuerpo de la mandíbula					40 y 41	Margen posterior del alvéolo del último post-canino superior.
	18				Angulo de la mandíbula					12	Punto anterior-ventral de la sutura incisiva maxilar, a nivel de incisivos superiores

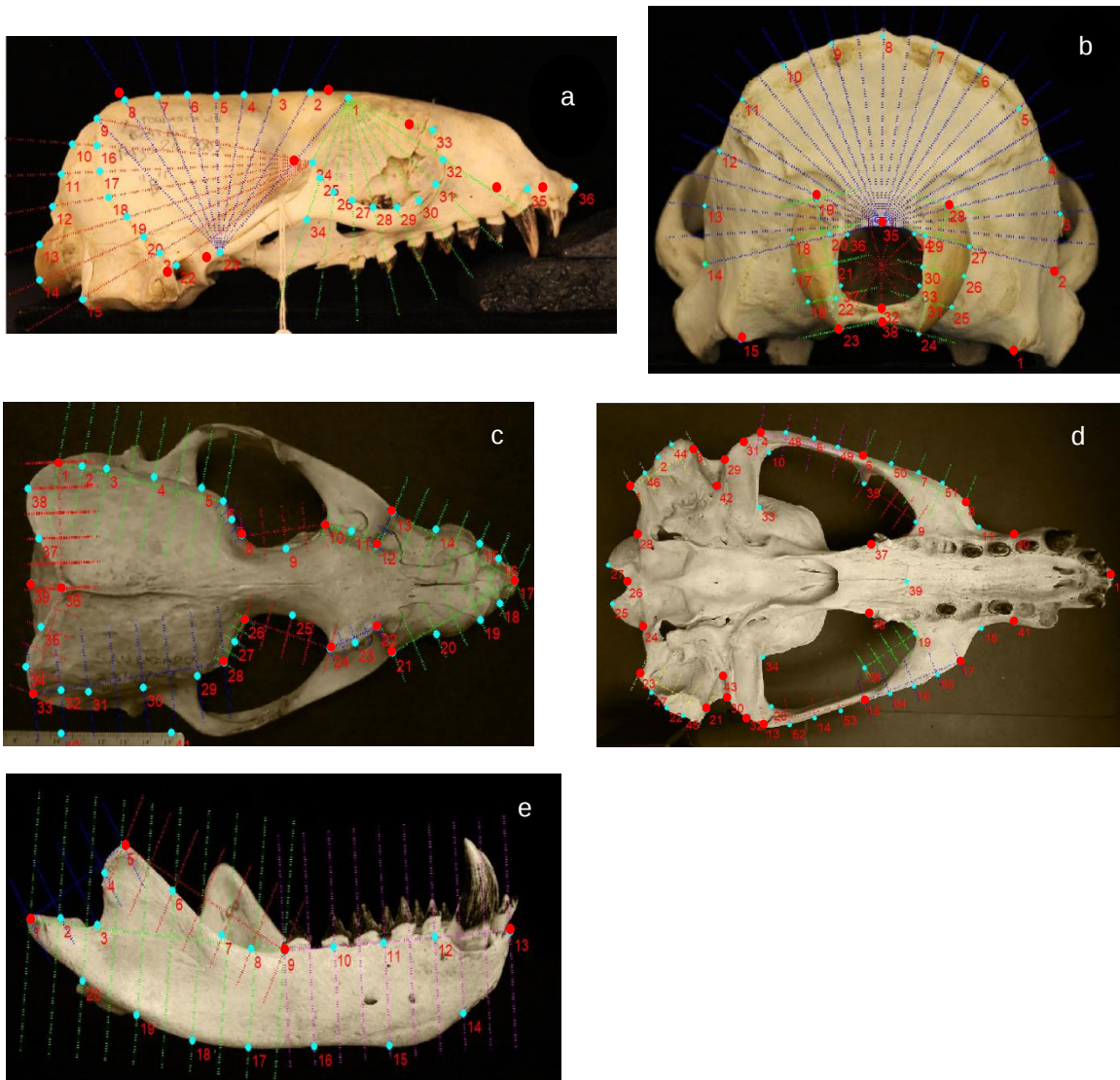


Figura 2. Marcas homólogas (en rojo) y semi-marcas (en azul) en cada vista del cráneo (a-d) y la mandíbula (e) del lobo fino de Guadalupe. (a) vista lateral (VL); (b) vista posterior (VP); (c) vista dorsal (VD); (d) vista ventral (VV); y (e) vista lateral de la mandíbula (VML). Las líneas de colores presentes en cada vista son los sistemas de referencias generados para ubicar marcas a lo largo de una curva (semi-marcas).

El total de organismos utilizados, así como el número de marcas colocadas en cada vista se muestran en la Tabla 2. El número desigual de organismos usados por vista se debe a las partes dañadas del cráneo por lo cual no fue posible ubicar todas las marcas en todas las vistas y en todos los cráneos. El número de marcas por vista incluye marcas y semi-marcas y en conjunto representan la configuración que define los cambios de forma en cada vista. Los individuos que se muestran en la Tabla 2 fueron utilizados para la descripción de la ontogenia de cada vista.

Tabla 2. Número de organismos y número de marcas para cada vista por sexo. Se muestran los organismos que fueron utilizados para describir la ontogenia en cada vista.

	Lateral		Mandíbula		Dorsal		Posterior		Ventral	
Sexo	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂
No. de individuos	32	60	14	44	14	30	29	45	30	59
Marcas	20		13		17		22		26	

6.4. Análisis estadísticos.

6.4.1. Ontogenia

Los individuos fueron agrupados por sexo para poder analizar los cambios ontogénicos en la forma del cráneo para cada sexo. Debido a que se pretende obtener las variaciones en la forma de los cráneos, se realizó un análisis PG con la intención de remover información referente a la posición, talla y orientación de cada una de las imágenes. De esta manera solo se analizó la información referente a la forma. Este análisis se realizó a través del programa Coordgen6 (Sheets, 2005a). Posteriormente, se aplicó un análisis de regresión a los datos de hembras y machos por separado, para definir la porción de la variación de la forma explicada por la co-variación de las

variables independientes, la cual se calcula a partir de la suma de las distancias Procrustes al cuadrado entre la forma observada y la predicha por el modelo de regresión para cada individuo, este análisis se realizó con el programa regress6 (Sheets, 2003; Sheets, 2006).

Para el análisis de regresión de cada sexo y para cada vista primero se obtuvo la relación entre el cambio de forma y la edad. Para representar los cambios ontogénicos se utilizó la distancia Procrustes como variación de la forma dependiente de la edad. Para ello, se emplearon los individuos de menor edad como referencia (uno en machos y tres en hembras de la misma edad), es decir, todos los cambios en forma de los demás individuos estuvieron referidos a las variaciones respecto a ese individuo. Considerando lo anterior una disminución del cambio de forma (menor distancia Procrustes) con la edad indicaría la pérdida de alometría (Slice, 1996; Zelditch *et al.*, 2004).

Para detectar la diferencia en el patrón de crecimiento entre machos y hembras los valores de edad fueron transformados a logaritmo natural para linealizar los datos y comparar los resultados de las regresiones entre machos y hembras. Se realizó una prueba de homogeneidad de pendientes a los datos linealizados de cada una de las vistas para probar si las pendientes entre sexos eran significativamente diferentes (Tabachnick & Fidell, 2007).

6.4.2 Dimorfismo sexual.

Con el fin de describir el dimorfismo sexual en esta especie se tomaron los organismos en los que ya no se observaban cambios alométricos (cambios en la forma) durante la ontogenia. Con los datos morfométricos de dichos individuos se realizó un análisis PG, y posteriormente un Análisis de Variables Canónicas empleando el software CVAGen8Win (Sheets, 2005b). Dicho análisis se enfocó en comparar las variaciones en la forma y se realizó en cada uno de los cinco planos.

La existencia del dimorfismo sexual en esta especie se evaluó a través de los resultados obtenidos por CVA, como el nivel de significancia y la Lambda (λ) de Wilks. Si la λ tiene un valor pequeño o muy próximo a cero, la variabilidad total será debida a las diferencias entre grupos y con ello las variables con una λ de Wilks pequeño serán las que más distingan o discriminen a los grupos. Si, por el contrario, su valor se aproxima a uno, los grupos estarán mezclados y por ello, las variables independientes con un valor de λ grande carecen de capacidad discriminante (Rodríguez & Mora, 2001). La primera variable que se incorporará en el modelo será aquella que presente la λ de Wilks más pequeño. También se estimaron las distancias de Mahalanobis a partir de las cuales se obtuvo una matriz de asignación (De la Fuente, 2017). Ésta arroja el porcentaje con que un individuo es asignado a cada sexo. Estas distancias se obtuvieron a través del programa PAST (Hammer *et al.*, 2013) mediante los scores de las deformaciones parciales obtenidas del CVA.

En la Tabla 3 se muestra el número de marcas y el total de individuos por sexo que fueron utilizados para determinar el dimorfismo sexual del lobo fino de Guadalupe.

Tabla 3. Numero de organismos y número de marcas utilizados para cada vista por sexo, en la determinación del dimorfismo sexual.

	Lateral		Mandíbula		Dorsal		Posterior		Ventral	
Sexo	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂
No. de individuos	16	46	14	44	14	30	9	34	15	35
Marcas	20		20		17		22		26	

7. RESULTADOS

7.1 Edad

Se estimó la edad de 37 individuos que contaban con dientes caninos por medio de GCC, para 48 individuos se hizo a través del modelo de crecimiento von Bertalanffy, mientras que trece individuos fueron menores a un año.

7.2 Modelo de edad

Los parámetros obtenidos del modelo (L_{∞} , k , t_0) para cada sexo se muestran en Tabla 4.

Tabla 4. Parámetros del modelo de crecimiento von Bertalanffy para hembras y machos de *Arctocephalus townsendi*. Los valores de L_{∞} están en milímetros.

Parámetros estimados	Machos	Hembras
L_{∞}	252.1	211.2
k	0.2	0.3
t_0	-3.96	-3.66

En total se determinó la edad de 98 organismos, uno de los cuales solo fue representado por la mandíbula. Dos cráneos excedieron el largo propuesto por el modelo de crecimiento, por lo que se asumió que tenían al menos la edad del individuo inmediatamente menor en talla a ellos; es decir del individuo más grande considerado por el modelo von Bertalanffy (Tabla 5). Estos dos organismos no fueron incluidos en el análisis de la ontogenia por no contar con una edad estimada, pero si en el análisis de dimorfismo sexual ya que exhiben una longitud cóndilo-basal del cráneo mayor a los organismos machos que consideramos maduros en la ontogenia.

Tabla 5. Número de organismos con edad observada (edad obtenida por GCC y por fecha de muerte) y estimada mediante el modelo von Bertalanffy.

Categoría	Machos			Hembras		
	Edad observada	Edad estimada	Total	Edad Observada	Edad Estimada	Total
Cría	6	0	6	7	0	7
Juvenil	6	6	12	2	11	13
Subadulto	5	3	8	-	-	-
Adulto	16	24	40	9	4	13
Total	33	33	66	18	15	33

En la Figura 3 se describen los datos de edad observados y los estimados mediante el modelo de crecimiento von Bertalanffy. El crecimiento del largo del cráneo de hembras y machos en el primer año es similar.

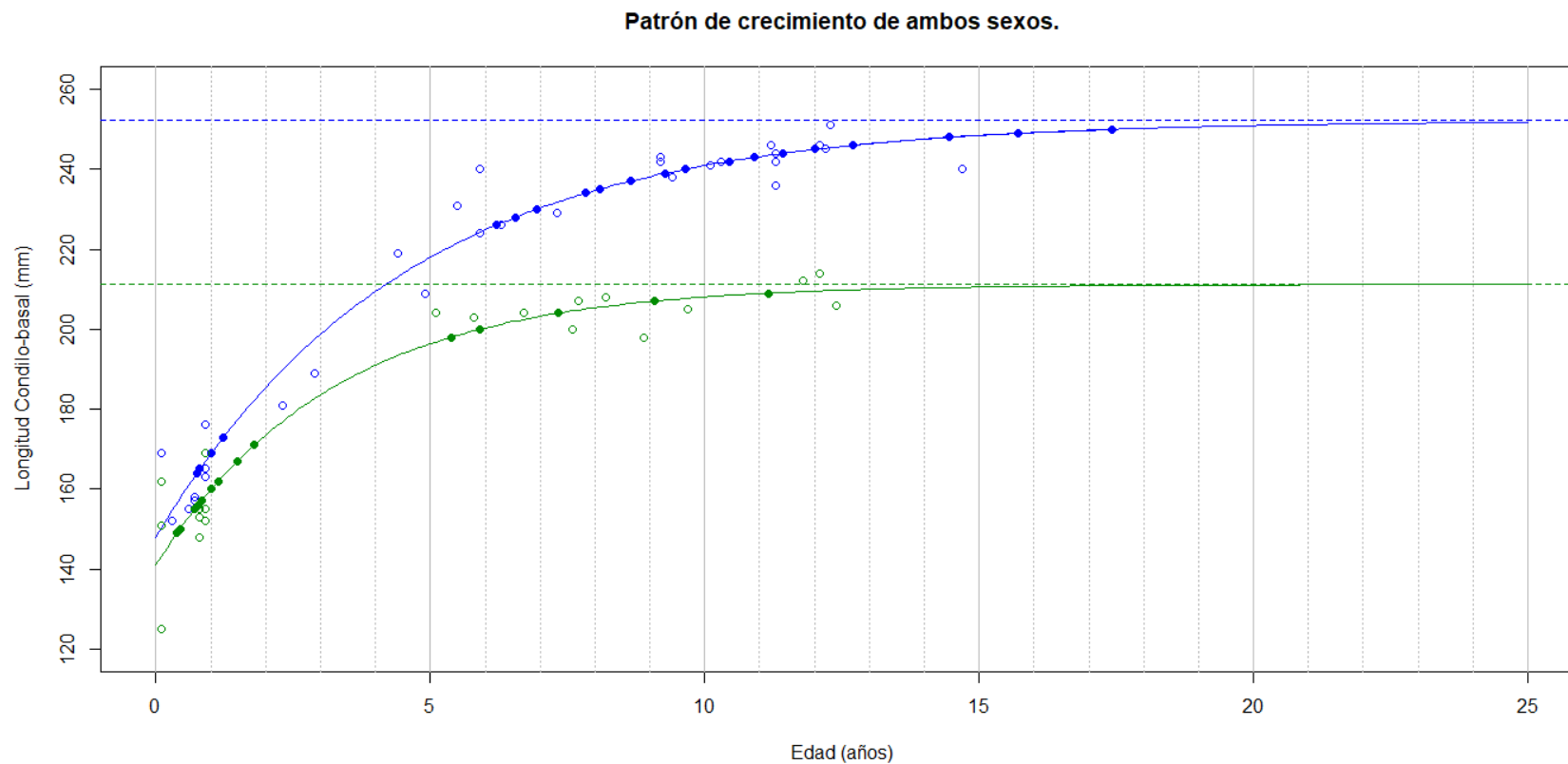


Figura 3. Crecimiento del largo del cráneo del lobo fino de Guadalupe (*Arctocephalus townsendi*) basado en el modelo von Bertalanffy en función de la edad obtenida por GCC. Las líneas continuas y círculos sólidos representan los valores estimados. Los machos son representados en color azul y las hembras en color verde. Las líneas punteadas horizontales representan la L_{∞} para cada sexo.

El parámetro de crecimiento (k) de machos y hembras son similares (Tabla 4), aunque ambos sexos alcanzan la asíntota a diferente longitud.

Los valores de los parámetros de crecimiento obtenidos por este modelo muestran que los machos y las hembras de esta especie tienen un desarrollo diferenciado entre sexos, siendo el cráneo de los machos el que presenta longitudes mayores respecto a los valores obtenidos en las hembras.

El macho más longevo encontrado tenía 17.4 años mientras que la hembra más longeva tenía 12.4 años.

El 95% de los machos llegan a la longitud asintótica a la edad de 26.8, mientras que el 95% de las hembras alcanzan la longitud asintótica a la edad de 20.9.

El cráneo de las hembras presenta un desarrollo temprano respecto al encontrado en los machos.

7.3. Ontogenia

Las zonas y estructuras de las distintitas vistas del cráneo y de la mandíbula del lobo fino de Guadalupe que se abordan en este trabajo se encuentran señaladas en el Anexo 3.

7.3.1. Análisis morfométrico de la vista lateral del cráneo de *Arctocephalus townsendi*.

Los cambios en la forma del cráneo de la vista lateral en relación con la edad se observan en la Figura 4. Tanto en machos como en hembras se observa que el efecto de la edad sobre la forma disminuye alrededor de los cinco años en ambos sexos. Es decir, durante esta etapa de crecimiento se pierde la alometría en las dimensiones de esta vista. Los

machos presentaron una distancia Procrustes mayor respecto al individuo macho de menor edad, que la que presentaron las hembras respecto a las tres hembras de menor edad. Un mayor número de individuos analizados entre la edad de dos y cinco años podría haber aportado información más precisa sobre el desarrollo ontogenético de esta vista.

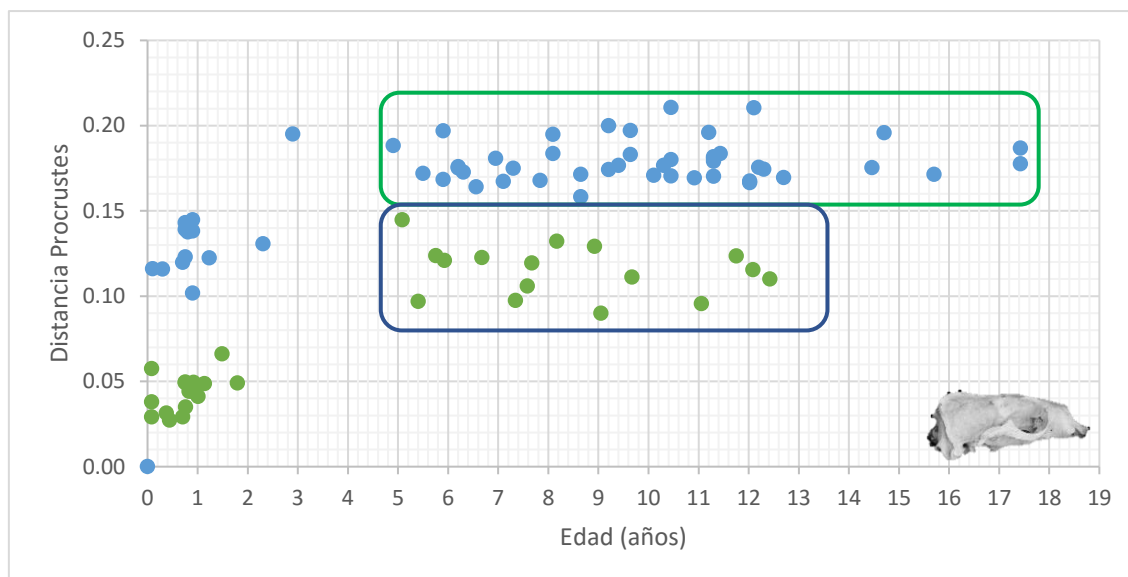


Figura 4. Distancia Procrustes de ambos sexos de *Arctocephalus townsendi* en función de la edad de la vista lateral del cráneo. Los puntos verdes representan a las hembras y los puntos azules a los machos. Las distancias son estimadas para cada individuo respecto al individuo más pequeño de cada sexo (organismo de menor edad). Dentro de los cuadros azules y verdes (hembras y machos) se encuentran los organismos que han perdido el efecto de la alometría para esta vista.

Con base en las gradillas de deformación de esta vista (Figura 5, lado izquierdo) se observó una mayor contribución a la variación de la forma por las fosas nasales, del punto colocado en el alveolo del canino, del foramen infra-orbital, del orificio auditivo externo, a lo largo de la sutura sagital, además del yugal. Mientras el análisis lateral del cráneo de los machos muestra una mayor contribución en las mismas zonas que las hembras, además del arco cigomático, la unión de las dos suturas en la parte posterior, el cóndilo occipital y del extremo post-lateral del proceso mastoideo. Las

zonas antes mencionadas se pueden observar coloreadas en las imágenes de la vista lateral del cráneo en la Figura 5 (lado derecho).

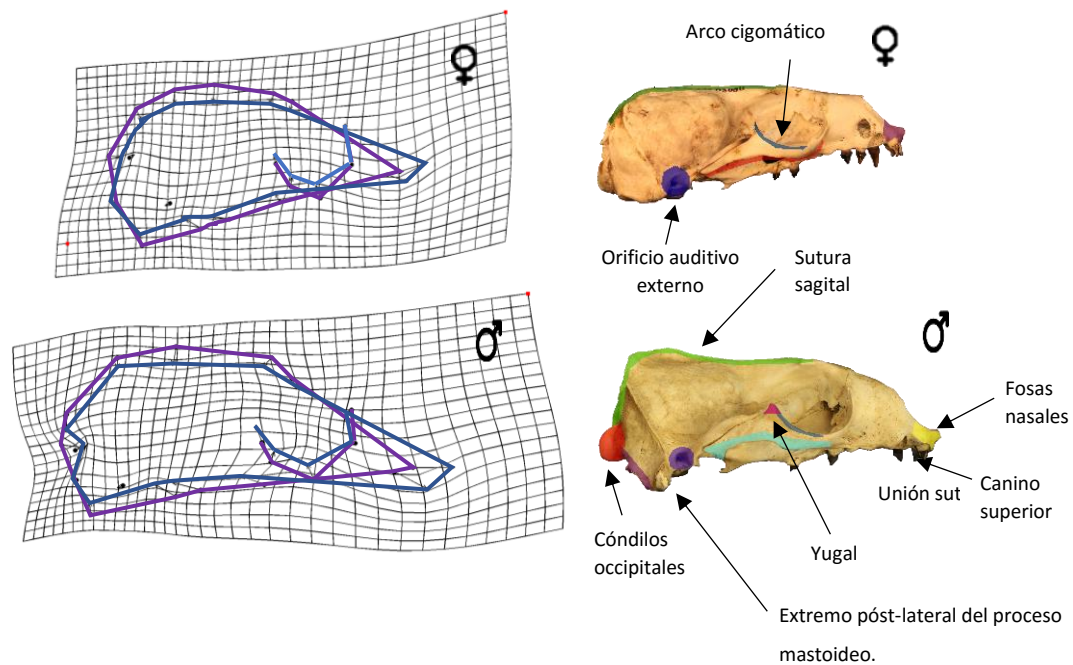


Figura 5. Gradillas de deformación y zonas de mayor cambio de la vista lateral del cráneo. En las gradillas del lado izquierdo se observan los puntos con mayor cambio entre las hembras (gradilla superior izquierda) y entre los machos (gradilla inferior izquierda) de todas las categorías de edad. Las gradillas muestran las modificaciones ontogénicas que sufre la vista lateral del cráneo. La línea azul representa los cambios ocurridos en relación con la posición de cada marca (línea morada).

Al comparar las pendientes de ambos sexos de la vista lateral del cráneo se encontró que las hembras tienen cambios en la forma, relativamente similares a los machos (Figura 6). El resultado de la prueba de homogeneidad de pendientes no mostró diferencias significativas ($F=2.6$, $p=0.113$). Por lo tanto, el patrón de cambio de forma es similar entre sexos.

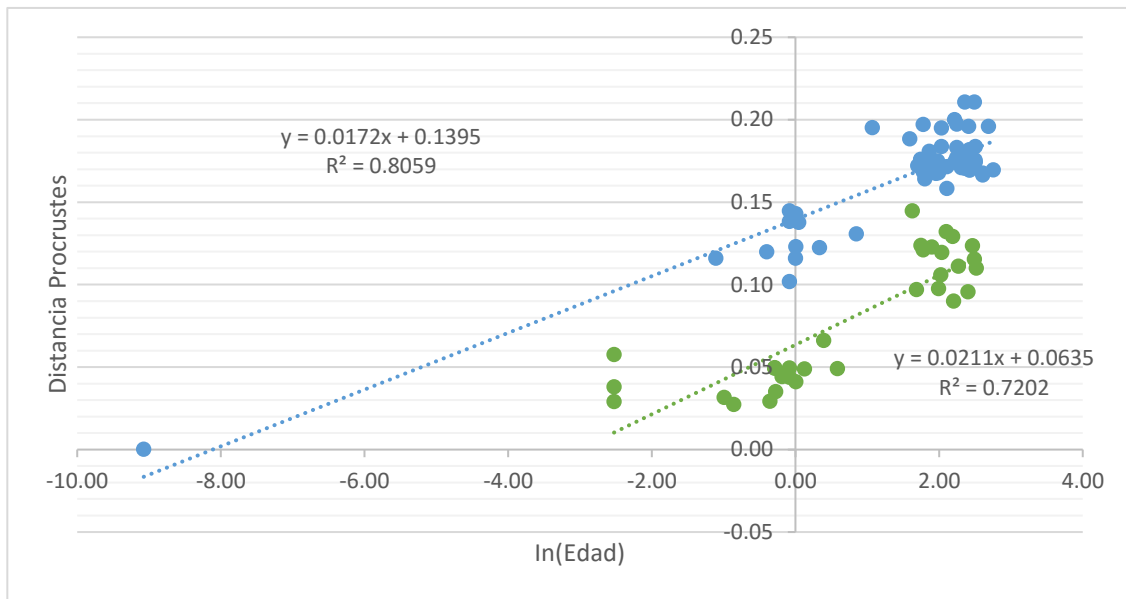


Figura 6. Ontogenia del dimorfismo sexual de la vista lateral del cráneo. En esta gráfica se observa el crecimiento de la distancia Procrustes con relación al logaritmo natural de la edad. En azul se muestran los machos y en verde las hembras.

7.3.2. Análisis morfométrico de la vista dorsal del cráneo de *Arctocephalus townsendi*.

En machos el efecto de la edad sobre la forma disminuye alrededor de los ocho años, mientras que este efecto desaparece alrededor de los cinco años en las hembras (Figura 7). Con base en los datos obtenidos, los machos presentaron una distancia Procrustes mayor respecto al individuo macho más joven, que la que presentaron las hembras respecto a las hembras más jóvenes.

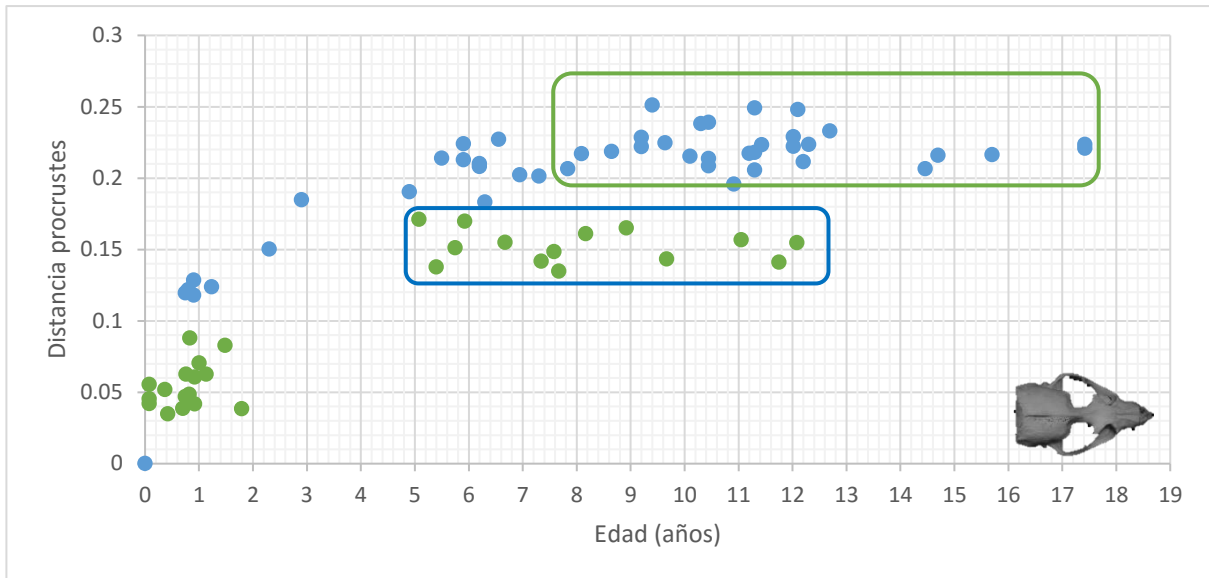


Figura 7. Distancia Procrustes de la vista dorsal del cráneo de ambos sexos de *Arctocephalus townsendi* en función de la edad. Los puntos verdes representan a las hembras y los puntos azules representan a los machos. Las distancias son estimadas para cada individuo respecto al individuo más pequeño de cada sexo (organismo de menor edad). Dentro de los cuadros azules y verdes (hembras y machos) se encuentran los organismos que han perdido el efecto de la alometría para esta vista.

En esta vista, se observó una mayor contribución a la variación de la forma según las gradillas de deformación de la Figura 8 (lado izquierdo), en las fosas nasales, la zona del rostro, zona parietal y zona frontal en las hembras. Mientras que para los machos la mayor contribución es de las fosas nasales, de la zona del rostro, de la zona parietal, de la zona frontal y de la zona occipital, estas zonas están marcadas en los cráneos de hembras y machos de la Figura 8 (lado derecho).

Los resultados muestran que se llevan a cabo más modificaciones en la vista dorsal del cráneo de los machos que en el de las hembras. Estas modificaciones se observan en torno a la aparición de la cresta sagital en machos, por lo que la culminación de estos cambios se prolonga por más tiempo los machos que en las hembras.

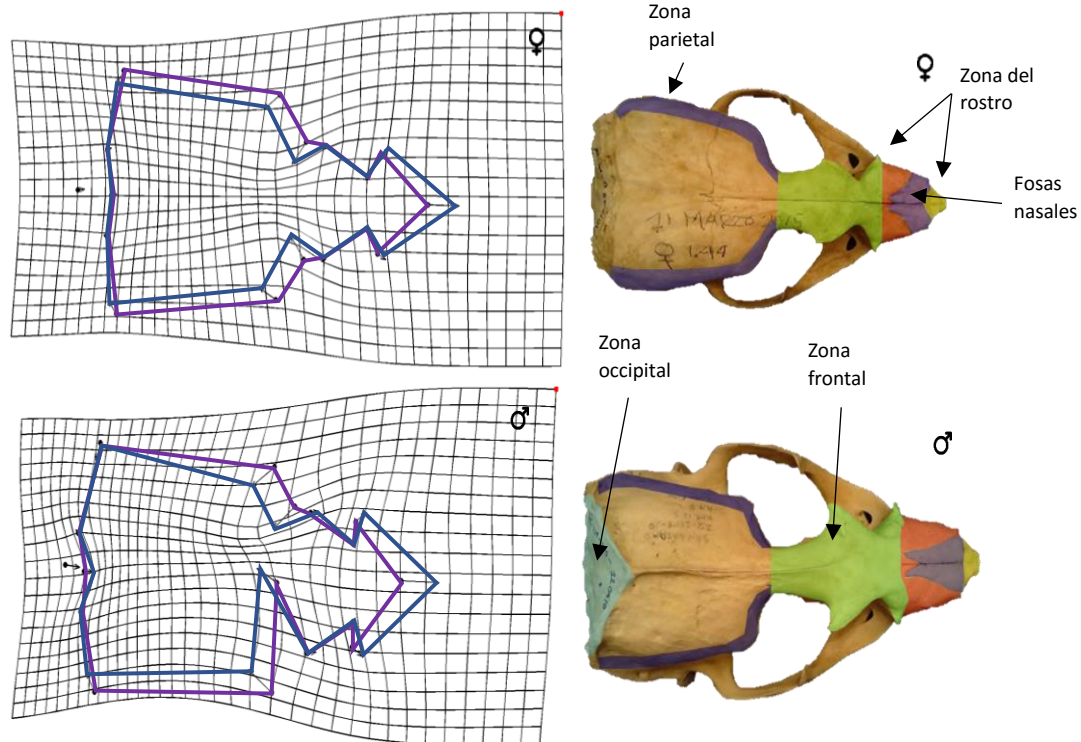


Figura 8. Gradillas de deformación y zonas de mayor cambio de la vista dorsal del cráneo. En las gradillas del lado izquierdo se observan los puntos con mayor cambio entre las hembras (gradilla superior izquierda) y machos (gradilla inferior izquierda) de todas las categorías de edad. Las gradillas muestran las modificaciones ontogénicas que sufre la dorsal del cráneo. La línea azul representa los cambios ocurridos en relación con la posición de cada marca (línea morada).

Al comparar las pendientes de ambos sexos de la vista dorsal del cráneo se encontró que las hembras tienen cambios en la forma relativamente similares a los machos (Figura 9). El resultado de la prueba de homogeneidad de pendientes no mostró diferencias significativas ($F=0.9$, $p=0.346$). Por lo tanto, el patrón de cambio de forma es similar entre sexos.

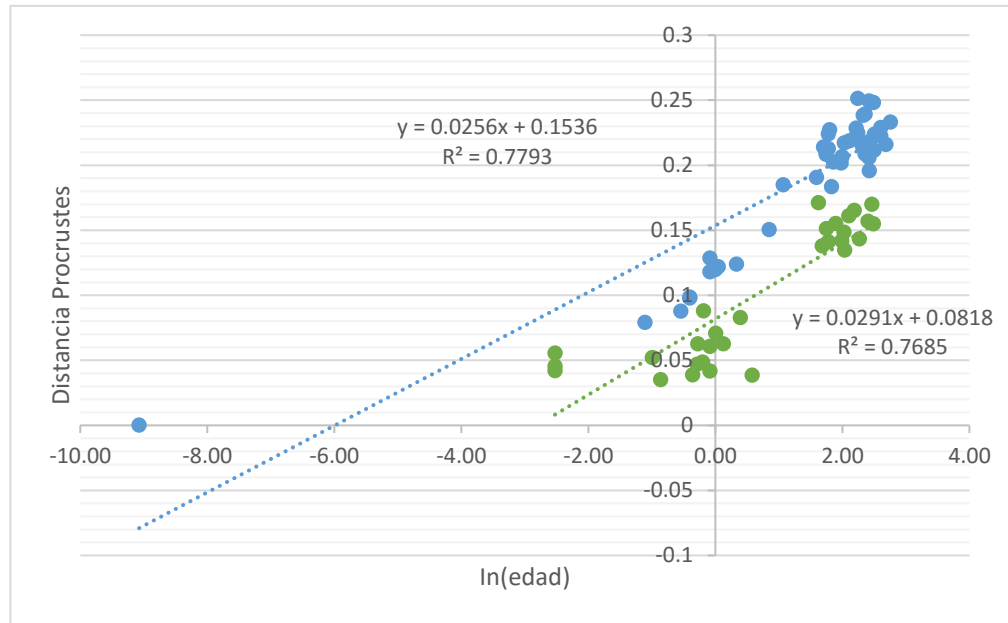


Figura 9. Ontogenia del dimorfismo sexual de la vista dorsal del cráneo. En esta gráfica se observa el crecimiento de la distancia Procrustes con relación al logaritmo natural de la edad. En azul se muestran los machos y en verde las hembras.

7.3.3. Análisis morfométrico de la vista posterior del cráneo de *Arctocephalus townsendi*.

En ambos sexos se observa que el efecto de la edad sobre la forma disminuye alrededor de los ocho años (Figura 10). Es decir, durante esta etapa de crecimiento se pierde la alometría en las dimensiones de esta vista. Con base en estos datos, los machos presentaron una distancia Procrustes mayor respecto al individuo macho más joven, que la que presentaron las hembras respecto a las hembras más pequeñas. Un mayor número de individuos analizados entre la edad de dos y cinco años podría haber aportado información más precisa sobre el desarrollo ontogénico de esta vista.

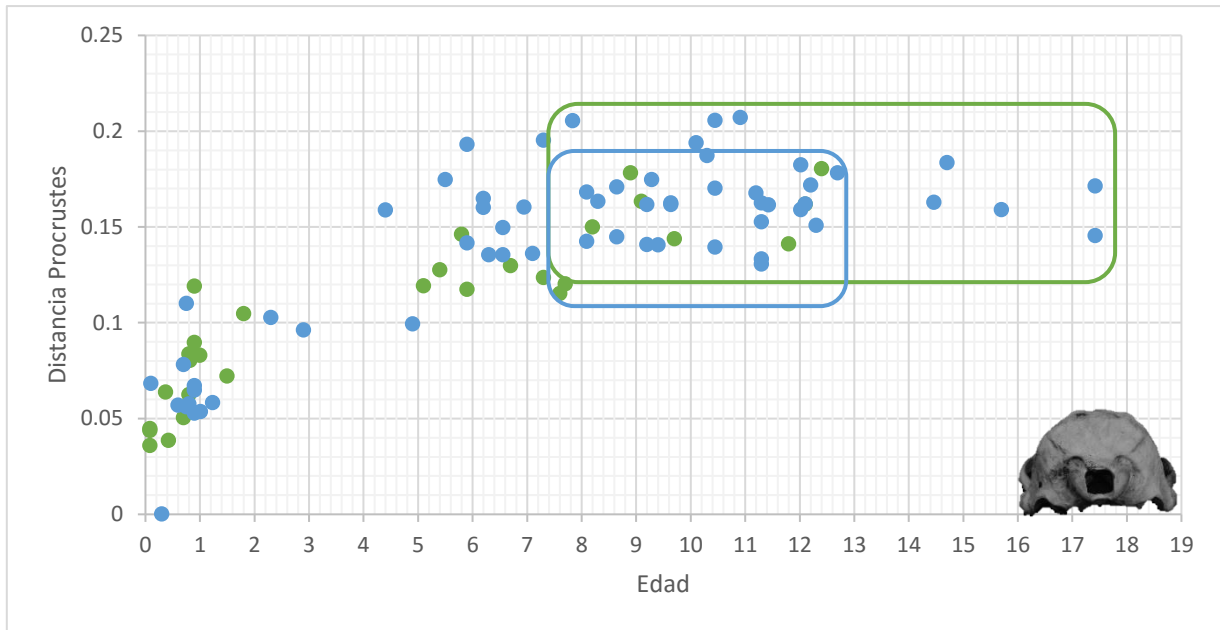


Figura 10. Distancia Procrustes de la vista posterior de ambos sexos de *Arctocephalus townsendi* en función de la edad. Los puntos verdes representan a las hembras y los puntos azules representan a los machos. Las distancias son estimadas para cada individuo respecto a los individuos más pequeños de cada sexo (organismos de menor edad). Dentro de los cuadros azules y verdes (hembras y machos) se encuentran los organismos que han perdido el efecto de la alometría para esta vista.

Los cambios ontogénicos de la vista posterior del cráneo, según las gradillas de deformación de la Figura 11 (lado izquierdo), nos muestran que la mayor contribución de la vista posterior de las hembras es de los cóndilos basi-occipitales (derecho e izquierdo) además del foramen magnum. Mientras que la mayor contribución en machos fue por los Cóndilos basi-occipitales (derecho e izquierdo), por el foramen magnum además de la cresta occipital. Figura 11 (lado derecho).

Los resultados nos muestran que se llevan a cabo más modificaciones en la vista posterior del cráneo de los machos que en el de las hembras. Estas modificaciones se

observan en torno a la aparición de la cresta sagital y al desarrollo de la apófisis mastoidea.

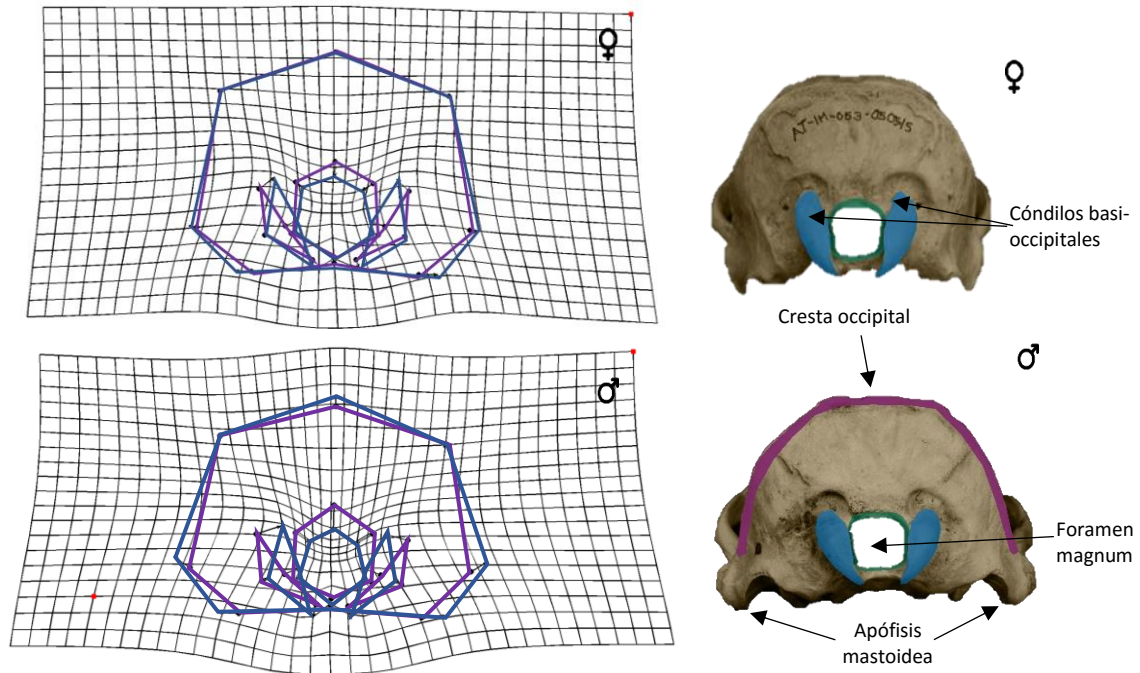


Figura 11. Gradillas de deformación y zonas de mayor cambio de la vista posterior del cráneo. En las gradillas del lado izquierdo se observan los puntos con mayor cambio entre las hembras (gradilla superior izquierda) y machos (gradilla inferior izquierda) de todas las categorías de edad. Las gradillas muestran las modificaciones ontogenéticas que sufre la vista posterior del cráneo. La línea azul representa los cambios ocurridos en relación con la posición de cada marca (línea morada)

Al comparar las pendientes de ambos sexos de la vista posterior del cráneo se encontró que las hembras tienen cambios en la forma, relativamente similares a los machos (Figura 12). El resultado de la prueba de homogeneidad de pendientes mostró diferencias significativas ($F=21.60$, $p=0.0000$). Por lo tanto, el patrón de cambio de forma es diferente entre sexos.

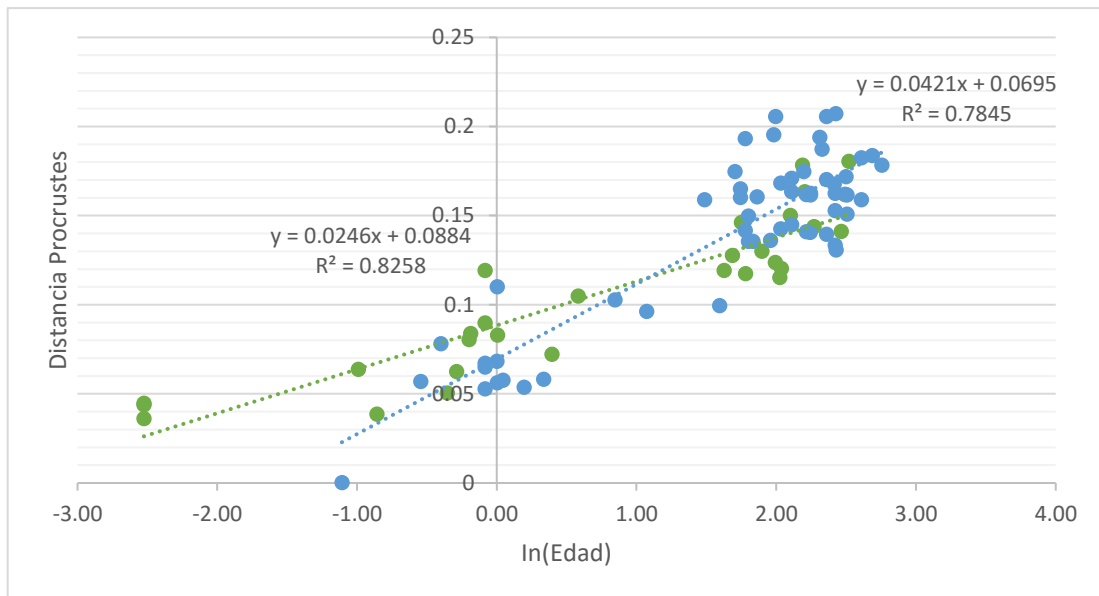


Figura 12. Ontogenia del dimorfismo sexual de la vista posterior del cráneo. En esta gráfica se observa el crecimiento de la distancia Procrustes con relación al logaritmo natural de la edad. En azul se muestran los machos y en verde las hembras.

7.3.4. Análisis morfométrico de la vista ventral del cráneo de *Arctocephalus townsendi*.

Tanto en machos como en hembras se observa que el efecto de la edad sobre la forma disminuye alrededor de los cinco años (Figura 13). Es decir, durante esta etapa de crecimiento se pierde la alometría en las dimensiones de esta vista. Con base en estos datos, los machos presentaron una distancia Procrustes mayor respecto al individuo macho más joven, que la que presentaron las hembras respecto a las hembras más jóvenes. Es decir, la forma del cráneo en esta vista tiene un cambio más intenso en los machos que en las hembras. Un mayor número de individuos analizados entre la edad de dos y cinco años podría haber aportado información más precisa sobre el desarrollo ontogénico de esta vista.

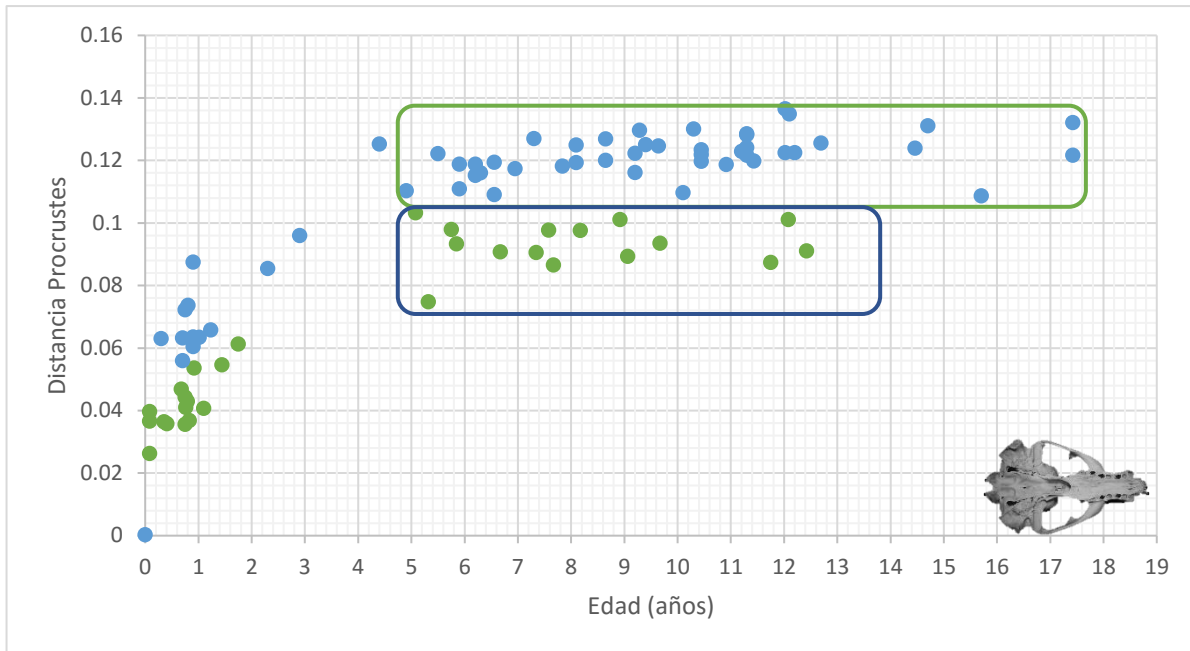


Figura 13. Distancia Procrustes de la vista ventral de ambos sexos de *Arctocephalus townsendi* en función de la edad. Los puntos verdes representan a las hembras y los puntos azules representan a los machos. Las distancias son estimadas para cada individuo respecto al individuo más pequeño de cada sexo (organismo de menor edad). Dentro de los cuadros azules y verdes (hembras y machos) se encuentran los organismos que han perdido el efecto de la alometría para esta vista.

Los cambios ontogénicos de la vista ventral del cráneo, según las gradillas de deformación de la Figura 14 (lado izquierdo), muestran que la mayor contribución de la vista posterior de las hembras es de los cóndilos basi-occipitales, de la fosa glenoidea, del punto ventral de la sutura escamoso-yugal, del punto situado entre el primero y segundo post-canino, además del punto anterior-ventral de la sutura incisiva maxilar a nivel de incisivos superiores. Mientras que para los machos la mayor contribución es de los cóndilos basi-occipitales, de la fosa glenoidea, del punto ventral de la sutura escamoso-yugal, del punto situado entre el primero y segundo post-canino, del punto anterior-ventral de la sutura incisiva maxilar a nivel de incisivos superiores además del extremo lateral del meato auditivo. Estas zonas están marcadas en los cráneos de hembras y machos de la Figura 14 (lado derecho).

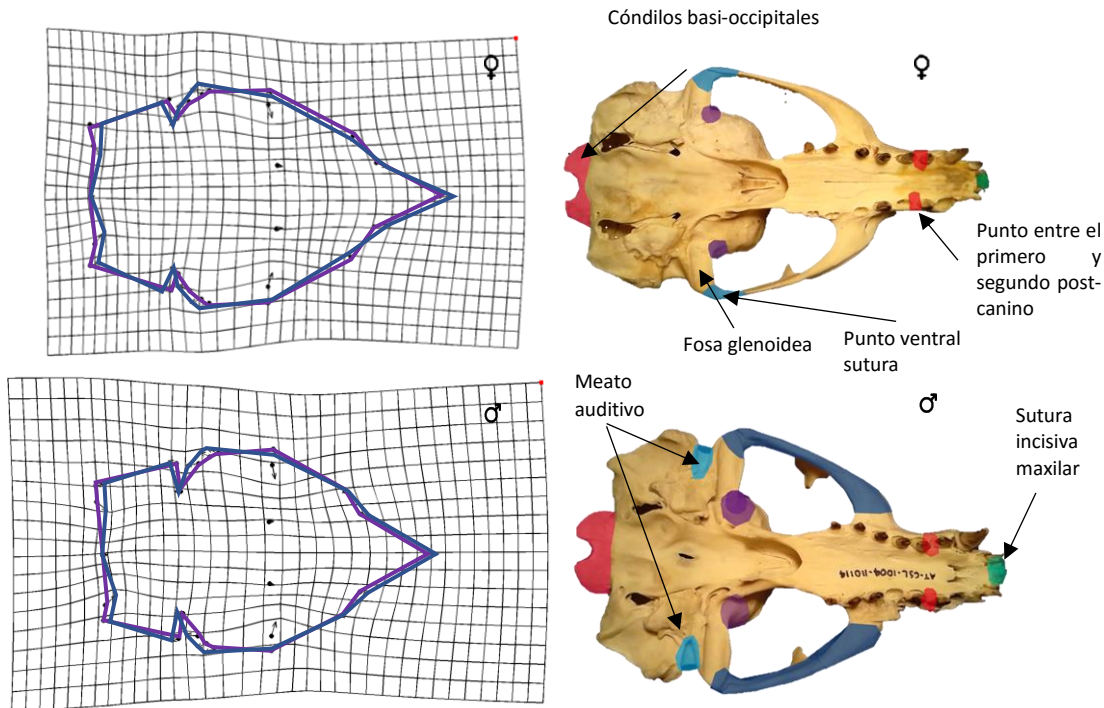


Figura 14. Gradillas de deformación y zonas de mayor cambio de la vista ventral del cráneo. En las que se observan los puntos con mayor cambio entre las hembras (gradilla superior izquierda) y entre los machos (gradilla inferior izquierda) de todas las categorías de edad. Las gradillas muestran las modificaciones ontogénicas que sufre la vista ventral del cráneo. La línea azul representa los cambios ocurridos en relación con la posición de cada marca (línea morada)

Al comparar las pendientes de ambos sexos de la vista ventral del cráneo se encontró que las hembras tienen cambios en la forma, relativamente similares a los machos (Figura 15). El resultado de la prueba de homogeneidad de pendientes no mostró diferencias significativas ($F=0.36$, $p=0.851$). Por lo tanto, el patrón de cambio de forma es similar entre sexos.

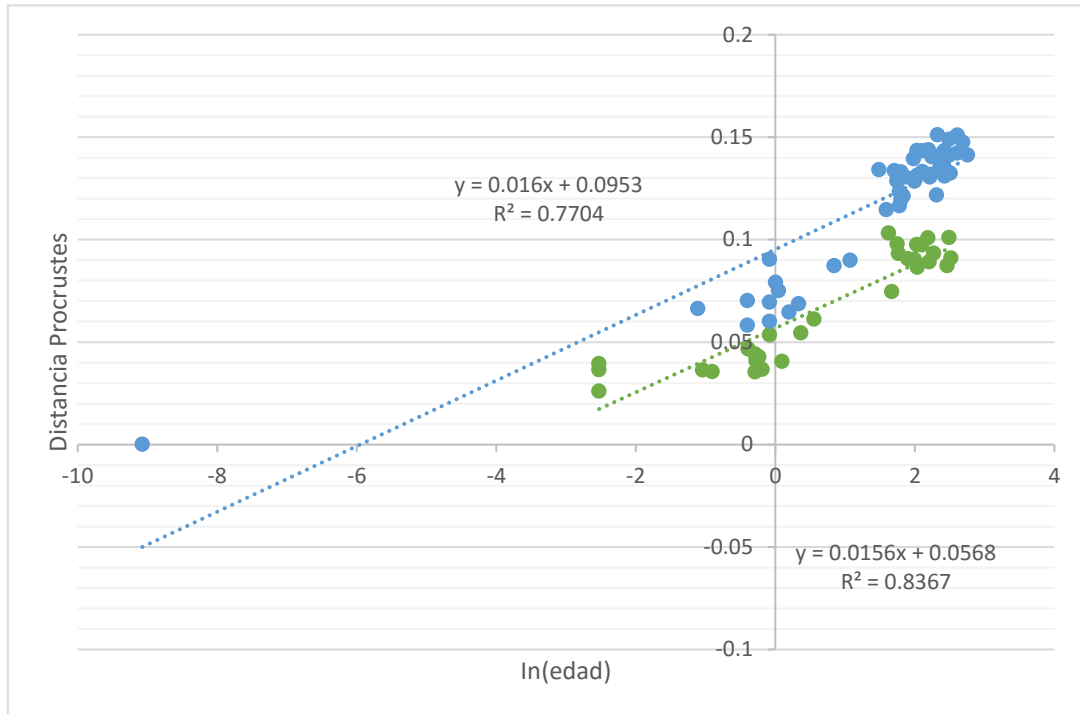


Figura 15. Ontogenia del dimorfismo sexual de la vista ventral del cráneo. En esta gráfica se observa el crecimiento de la distancia Procrustes con relación al logaritmo natural de la edad. En azul se muestran los machos y en verde las hembras.

7.3.5. Análisis morfométrico de la vista lateral de la mandíbula del cráneo de *Arctocephalus townsendi*.

En machos el efecto de la edad sobre la forma disminuye alrededor de los cuatro años, mientras en las hembras alrededor de los cinco años (Figura 16). Con base en los datos obtenidos, las hembras presentaron una distancia Procrustes menor respecto a las hembras más jóvenes, que la que presentaron los machos respecto al macho más joven

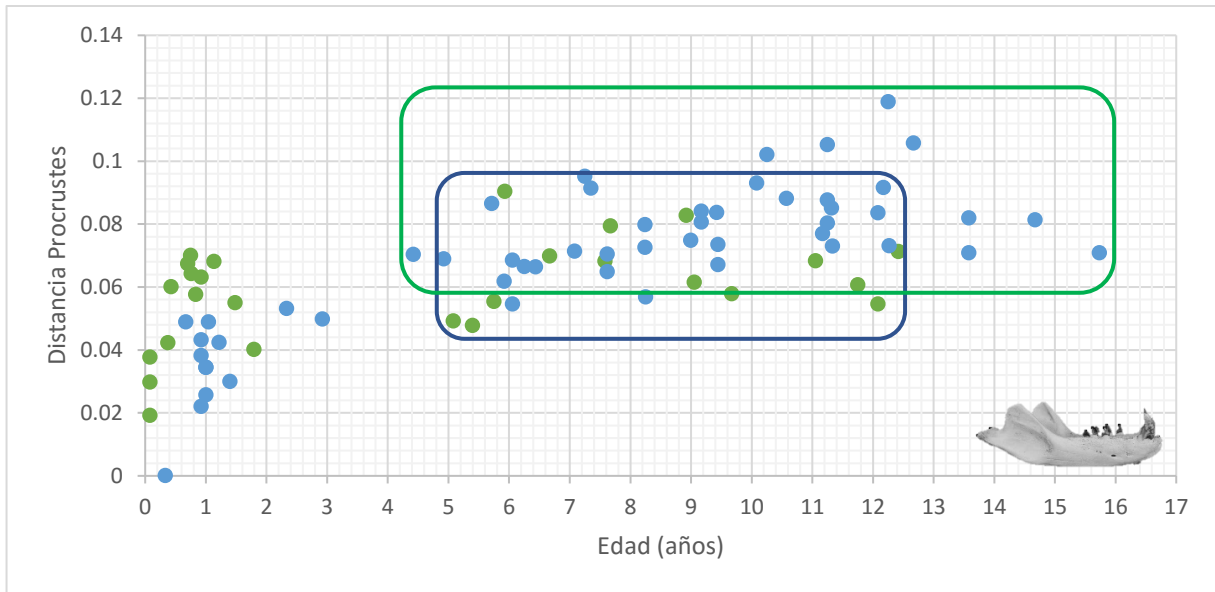


Figura 16. Distancia Procrustes de la vista lateral de la mandíbula de hembras y machos de *Arctocephalus townsendi* en función de la edad. Los puntos verdes representan a las hembras y los puntos azules representan a los machos. Las distancias son estimadas para cada individuo respecto al individuo más pequeño de cada sexo (organismo de menor edad). Dentro de los cuadros azules y verdes (hembras y machos) se encuentran los organismos que han perdido el efecto de la alometría para esta vista.

Con base en la información obtenida se encontró que las mayores variaciones en la vista lateral de la mandíbula fueron en el ángulo de la mandíbula, la apófisis condilar y coronoides, además de la apófisis alveolar también se observaron variaciones en la rama y cuerpo de la mandíbula de las hembras. Mientras que para los machos la mayor contribución es de la apófisis coronoides, del ángulo de la mandíbula, además de las variaciones observadas en la rama y cuerpo de la mandíbula. Las zonas antes mencionadas se pueden observar en colores en la Figura 17 (lado derecho).

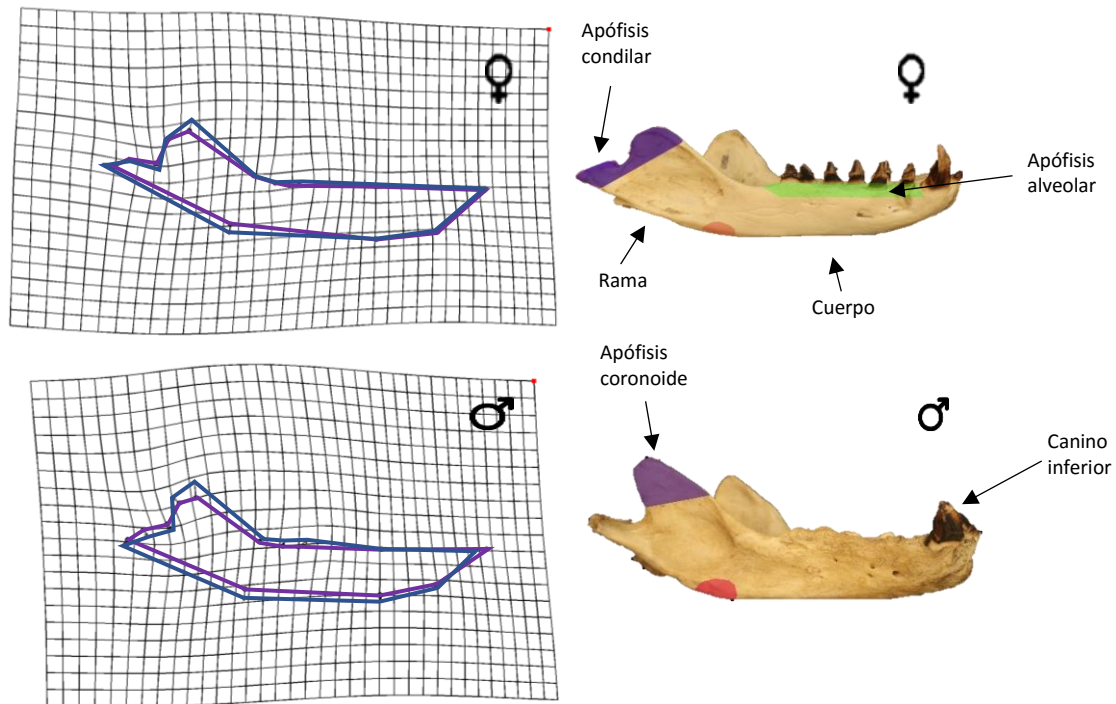


Figura 17. Gradillas de deformación y zonas de mayor cambio de la vista lateral de la mandíbula. En las gradillas del lado izquierdo se observan los puntos con mayor cambio entre las hembras (gradilla superior izquierda) y entre los machos (gradilla inferior izquierda) de todas las categorías de edad. La gradilla muestra las modificaciones ontogénicas que sufre la vista lateral del cráneo. La línea azul representa los cambios ocurridos en relación con la posición de cada marca (línea morada)

Al comparar las pendientes de ambos sexos de la vista lateral de la mandíbula se encontró que las hembras tienen cambios en la forma, relativamente diferentes a los machos (Figura 18). El resultado de la prueba de homogeneidad de pendientes mostró diferencias significativas ($F=39.52$, $p=0.0000$). Por lo tanto, el patrón de cambio de forma es diferente entre sexos.

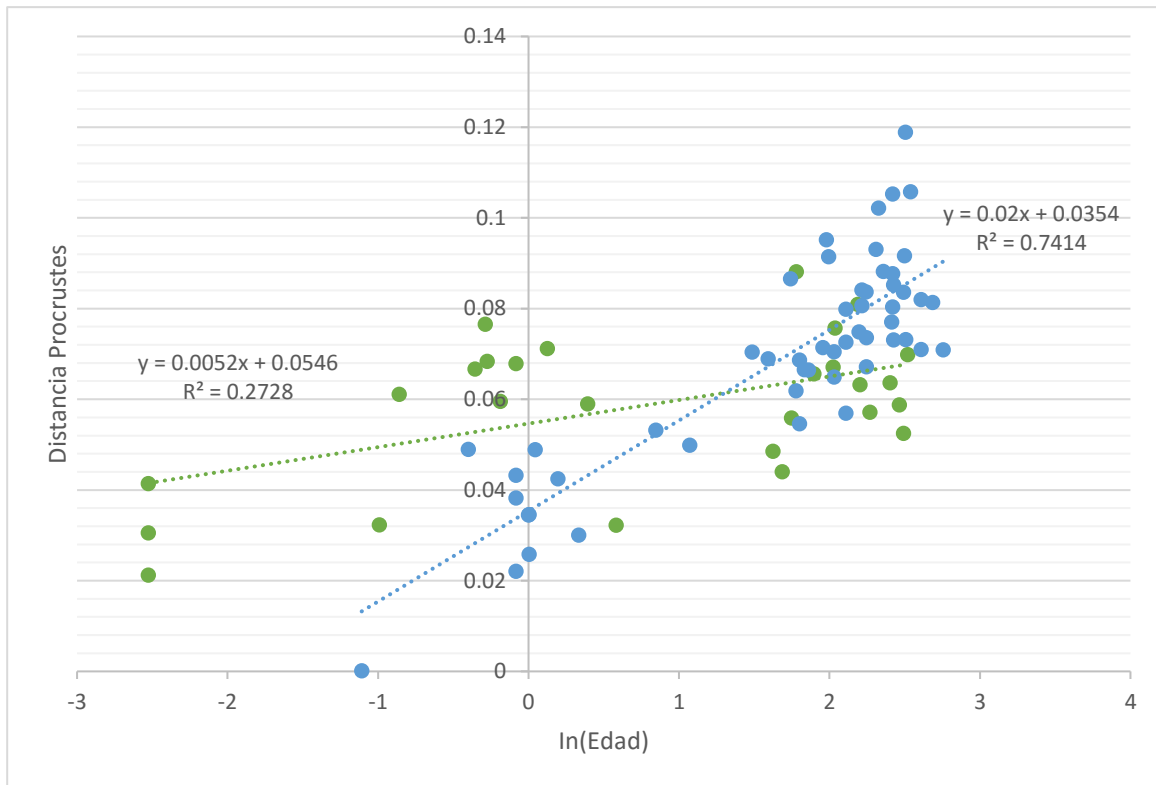


Figura 18. Ontogenia del dimorfismo sexual de la vista lateral de la mandíbula. En esta gráfica se observa el crecimiento de la distancia Procrustes con relación al logaritmo natural de la edad. En azul se muestran los machos y en verde las hembras.

7.4. Dimorfismo sexual

Para describir el dimorfismo sexual se emplearon los organismos que se consideró ya habían perdido la alometría para cada vista de acuerdo con el análisis previo: es decir aquellos que presentaron la edad en la cual la curva de cambio morfométrico alcanzó a su asíntota como se observa las Figuras 19 y 20; las cuales resumen los cambios morfométricos de todas las vistas.

La Figura 19 describe el comportamiento ontogénico de la vista lateral, dorsal y posterior del cráneo. Las gráficas 19a, 19c y 19e muestran la ontogenia de las hembras, mientras las gráficas 19b, 19d y 19f describen la de los machos.

Las gráficas de la Figura 20 describen el comportamiento ontogénico de la vista ventral y lateral de la mandíbula. Las gráficas 20a y 20c muestran la ontogenia de las hembras, mientras las gráficas 20b y 20d describen la de los machos respectivamente.

Cabe mencionar que hay cinco organismos machos que no se encuentran en estas regresiones, ya que el modelo von Bertalanffy no pudo predecir su edad, debido a que el largo cóndilo-basal de estos cráneos es mayor a la L^∞ ajustada por este modelo. Por esta razón consideramos a estos organismos como maduros y los incluimos en el análisis de dimorfismo sexual.

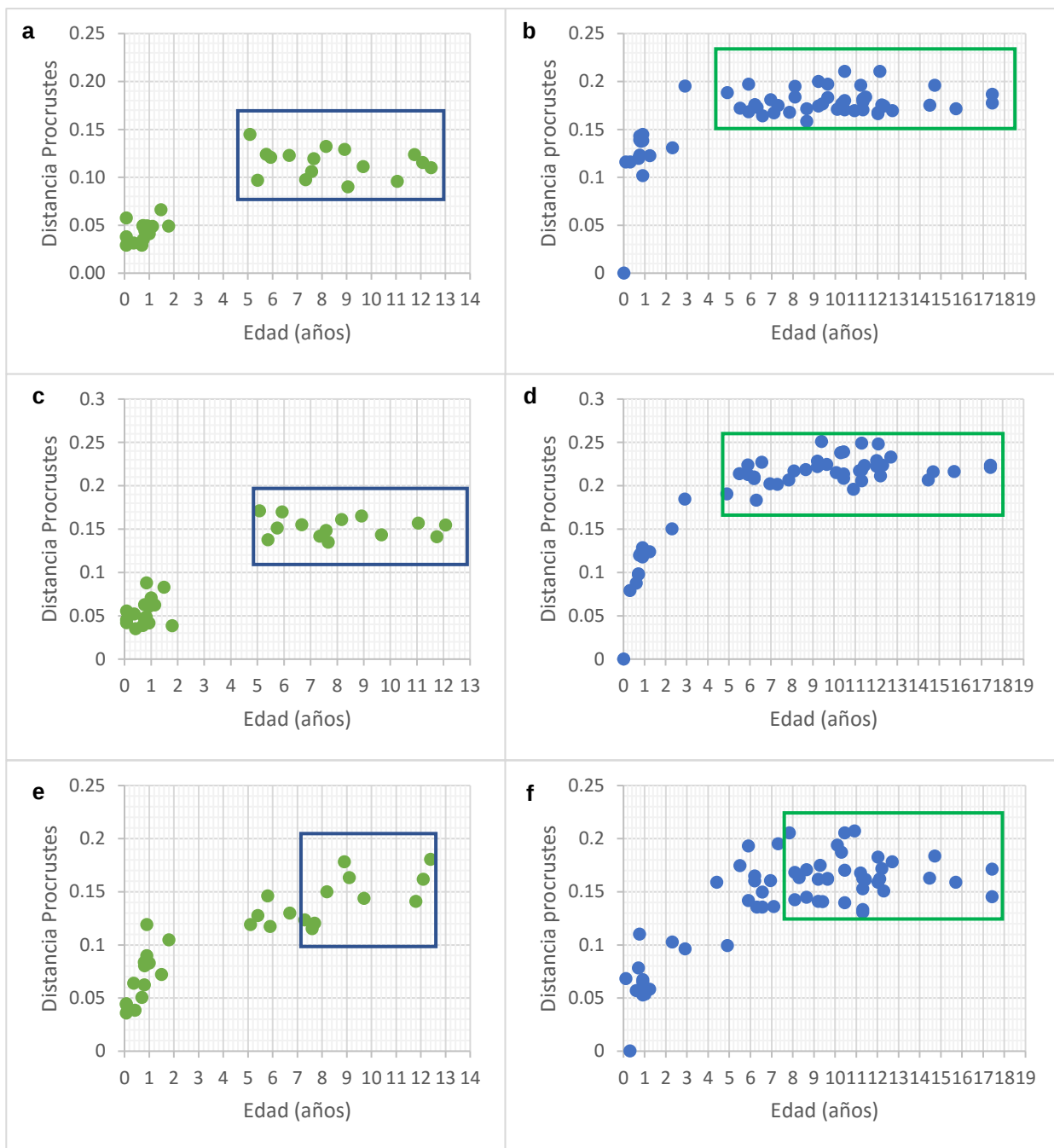


Figura 19. Distancia Procrustes de hembras (color verde) y machos (color azul) de *Arctocephalus townsendi* en función de la edad. Vista lateral del cráneo (a, b), vista dorsal del cráneo (c, d), vista posterior del cráneo (e, f). Las distancias son estimadas para cada individuo respecto al individuo más pequeño de cada sexo (organismo de menor edad). Dentro de los cuadros azules y verdes (hembras y machos) se encuentran los organismos que han perdido el efecto de la alometría para estas vistas.

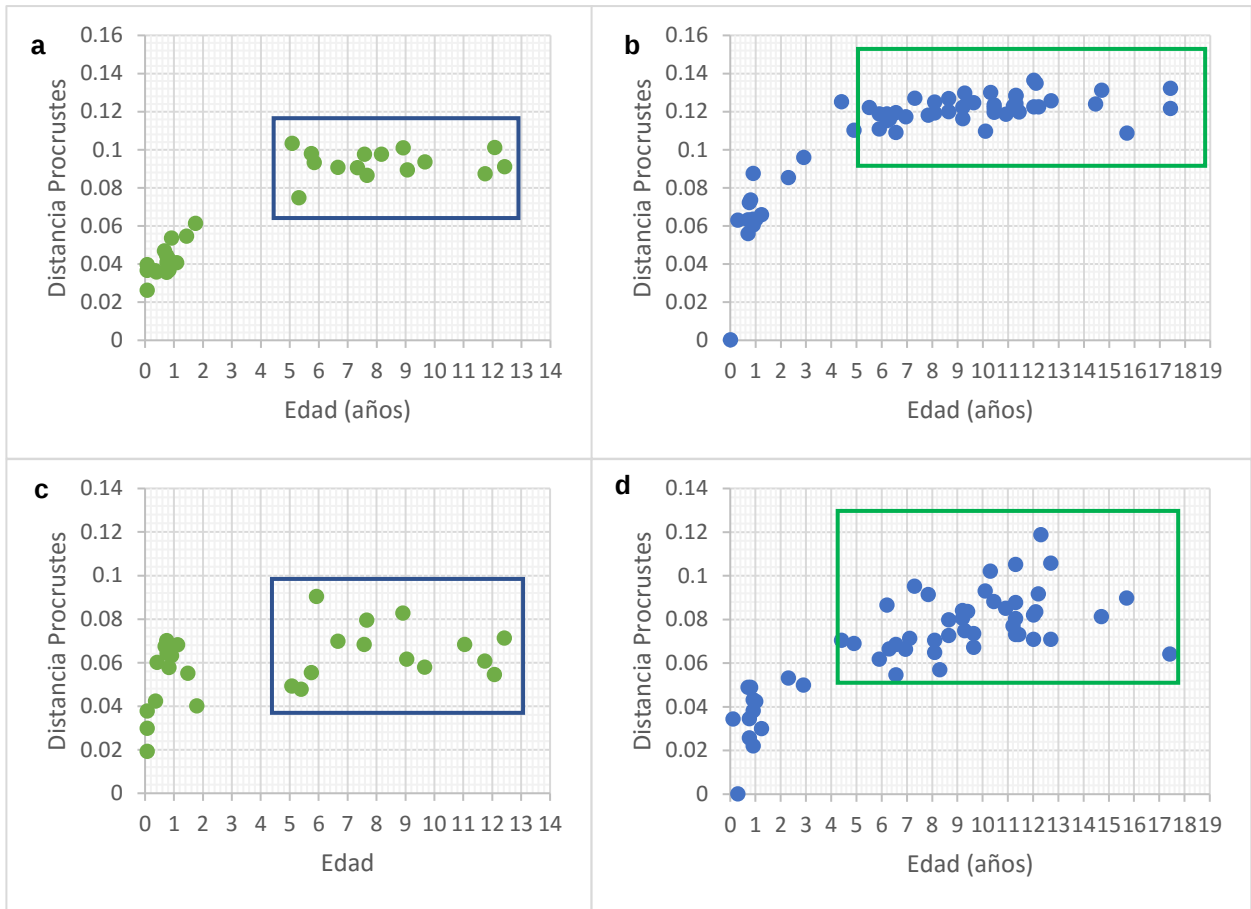


Figura 20. Distancia Procrustes de hembras (color verde) y machos (color azul) de *Arctocephalus townsendi* en función de la edad. Vista ventral del cráneo (a, b) y vista lateral de la mandíbula (c, d). Las distancias son estimadas para cada individuo respecto al individuo más joven de cada sexo (organismo de menor edad). Dentro de los cuadros azules y verdes (hembras y machos) se encuentran los organismos que han perdido el efecto de la alometría para estas vistas.

Se realizó un Análisis de Variables Canónicas para las cuatro vistas del cráneo y para la vista lateral de la mandíbula. En la Figura 21, 23, 25, 27 y 29 se puede observar los resultados de dicho análisis donde se obtuvieron valores de λ de Wilks para cada vista (vista lateral del cráneo $\lambda=0.1004$, $p=1.93954e^{-07}$; vista lateral de la mandíbula $\lambda=0.2130$, $p=7.6581e^{-07}$; vista dorsal del cráneo $\lambda=0.0464$, $p=7.42638e^{-07}$; vista posterior del cráneo $\lambda=0.02$, $p<4.45947e^{-05}$; vista ventral del cráneo $\lambda=0.0013$,

$p=5.93583e^{-14}$). Las lambdas obtenidas en las cinco vistas son muy cercanas a 0, por lo que los grupos de las cinco vistas se consideran significativamente diferentes.

Según las matrices de asignación, la vista lateral, dorsal, posterior y ventral del cráneo tienen el 100% de asignación correcta para ambos sexos, mientras la vista lateral de la mandíbula tiene el 97.7% para machos y el 100 % para hembras de asignación correcta (Tabla 6).

Tabla 6. Matrices de asignación correcta para las vistas lateral del cráneo, lateral de la mandíbula, dorsal, posterior y ventral del cráneo. En asterisco se resalta el macho mal clasificado.

Vistas														
Lateral			Mandíbula			Dorsal			Posterior			Ventral		
M	H		M	H		M	H		M	H		M	H	
M	46	0	M	43	*1	M	32	0	M	36	0	M	35	0
H	0	16	H	0	14	H	0	14	H	0	9	H	0	15

7.4.1. Análisis del dimorfismo sexual en la vista lateral del cráneo de *Arctocephalus townsendi*.

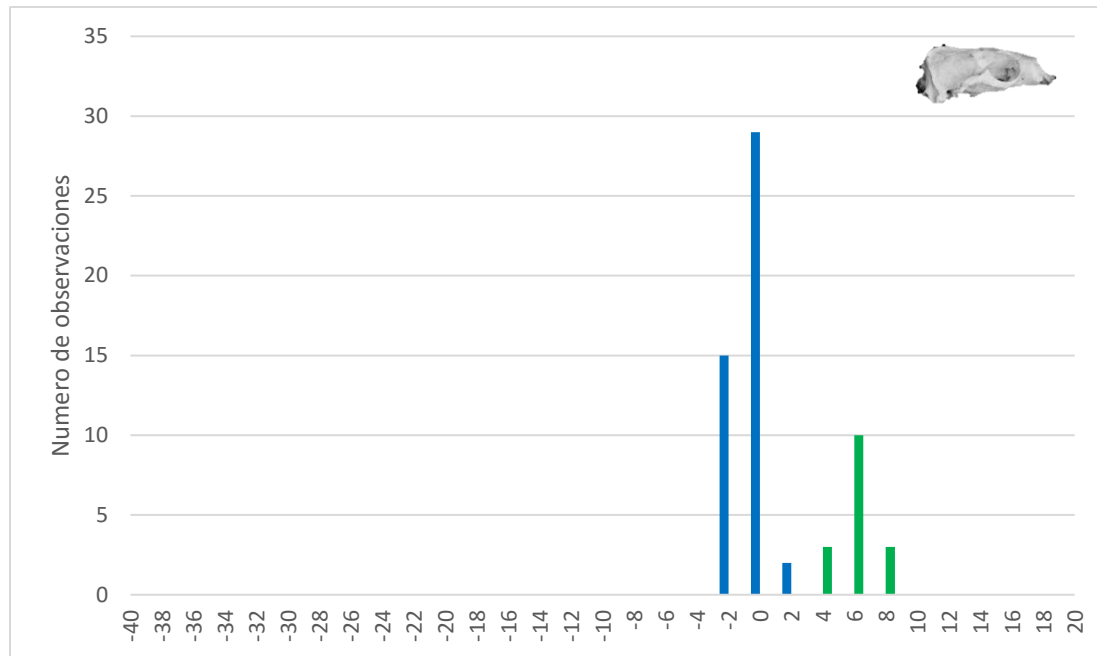


Figura 21. Valores del CVA de la vista lateral del cráneo. En donde se muestran las hembras (verde) y los machos (azul) maduros. Las barras indican el número de observaciones con respecto al valor de cada observación.

En esta vista se observó una mayor contribución a la variación de la forma en la zona del rostro (fosas nasales y del punto colocado en el alveolo del canino), del foramen infra-orbital, arco cigomático, del yugal, a lo largo de la sutura sagital, del cóndilo occipital y del extremo post-lateral del proceso mastoideo (Figura 22).

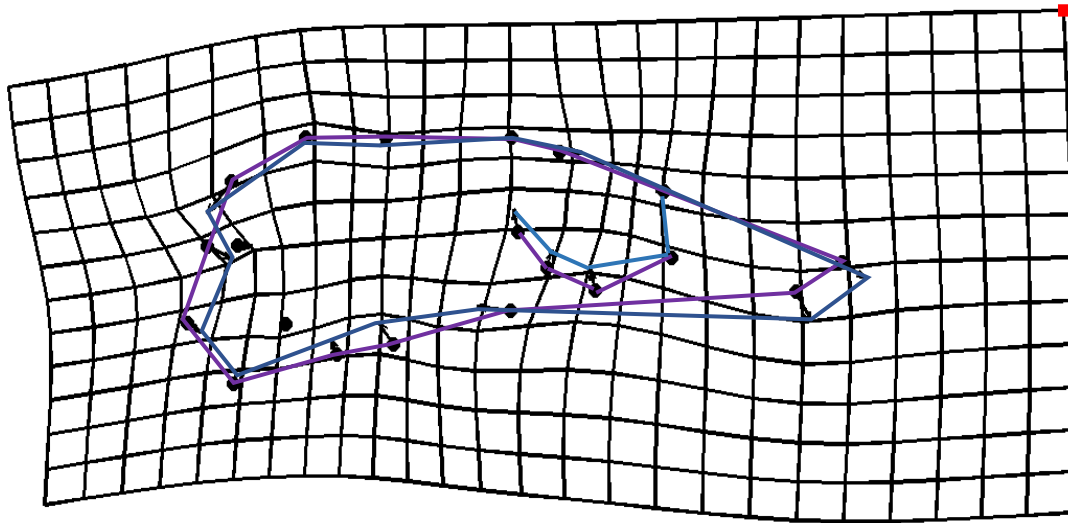


Figura 22. Gradillas de deformación de la vista lateral del cráneo de ambos sexos de *Arctocephalus townsendi*. La gradilla muestra las modificaciones que sufre la vista lateral del cráneo de las hembras (líneas moradas) hacia los machos (líneas azules).

7.4.2. Análisis del dimorfismo sexual en la vista dorsal del cráneo de *Arctocephalus townsendi*.

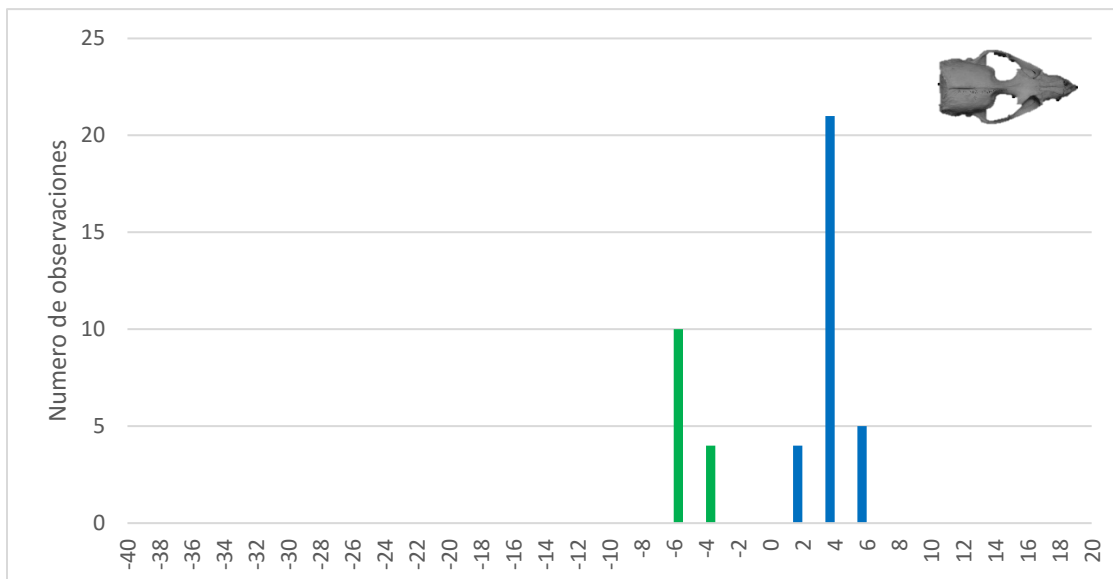


Figura 23. Valores del CVA de la vista dorsal. En donde se muestran las hembras (verde) y los machos (azul) maduros. Las barras indican el número de observaciones con respecto al valor de cada observación.

En esta vista, se observó una mayor contribución a la variación de la forma en ambos sexos en torno a la zona frontal, occipital, del rostro y en mayor grado en la zona parental. Lo cual puede observarse en la gradilla de deformación (Figura 24).

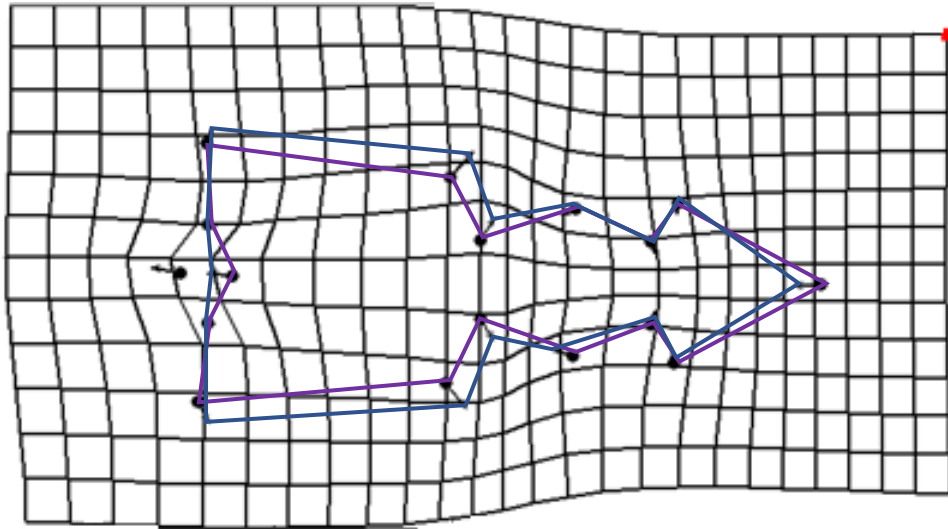


Figura 24. Gradillas de deformación de la vista dorsal del cráneo de ambos sexos de *Arctocephalus townsendi*. La gradilla muestra las modificaciones que sufre la vista dorsal del cráneo de las hembras (líneas moradas) hacia los machos (líneas azules).

7.4.3. Análisis del dimorfismo sexual en la vista posterior del cráneo de *Arctocephalus townsendi*.

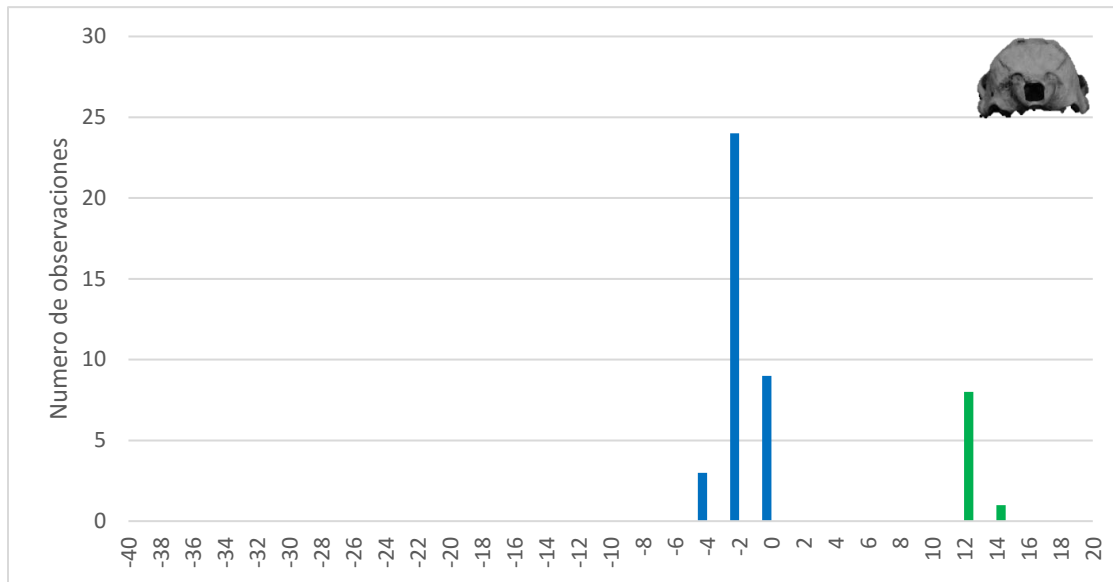


Figura 25. Valores del CVA de la vista posterior del cráneo. En donde se muestran las hembras (verde) y los machos (azul) maduros. Las barras indican el número de observaciones con respecto al valor de cada observación.

La gradilla de deformación nos muestra que la mayor contribución a la variación de la forma de esta vista del cráneo fue de la cresta occipital y del foramen magnum (Figura 26).

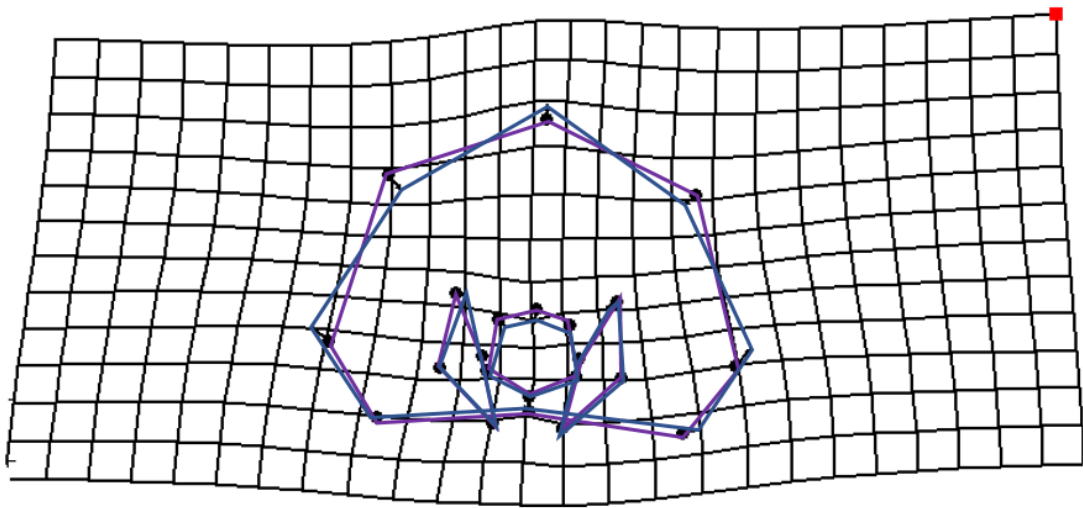


Figura 26. Gradillas de deformación de la vista posterior del cráneo de ambos sexos de *Arctocephalus townsendi*. La gradilla muestra las modificaciones que sufre la vista posterior del cráneo de las hembras (líneas moradas) hacia los machos (líneas azules).

7.4.4. Análisis del dimorfismo sexual en la vista ventral del cráneo de *Arctocephalus townsendi*.

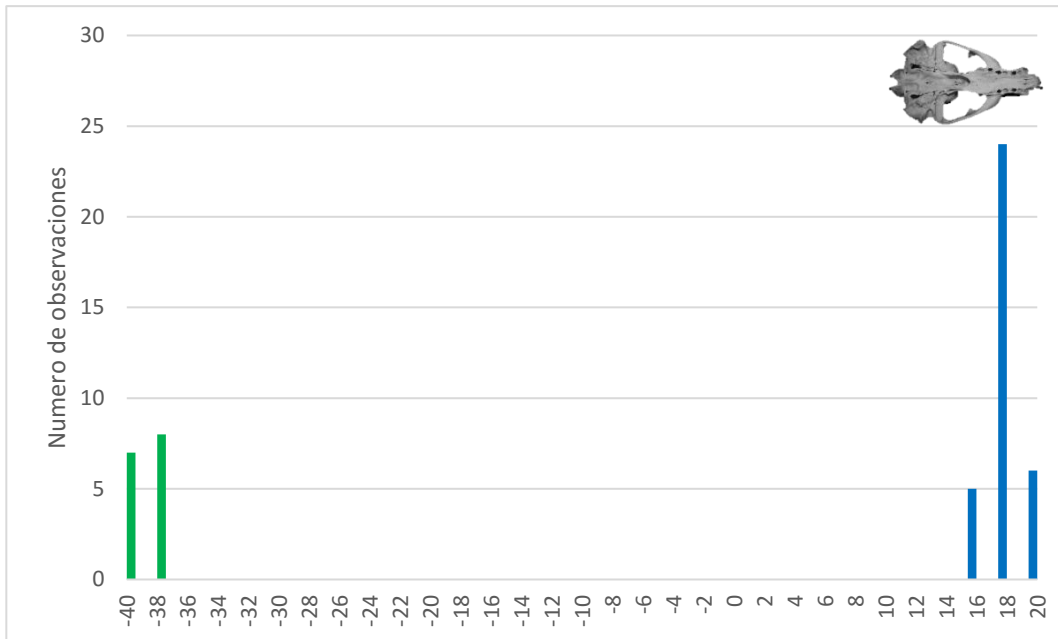


Figura 27. Valores del CVA de la vista ventral del cráneo. En donde se muestran las hembras (verde) y los machos(azul) maduros. Las barras indican el número de observaciones con respecto al valor de cada observación.

En la vista ventral las mayores diferencias en la forma entre sexos se observaron en torno a los cóndilos basi-occipitales, apófisis mastoidea además de la zona del rostro (Figura 28).

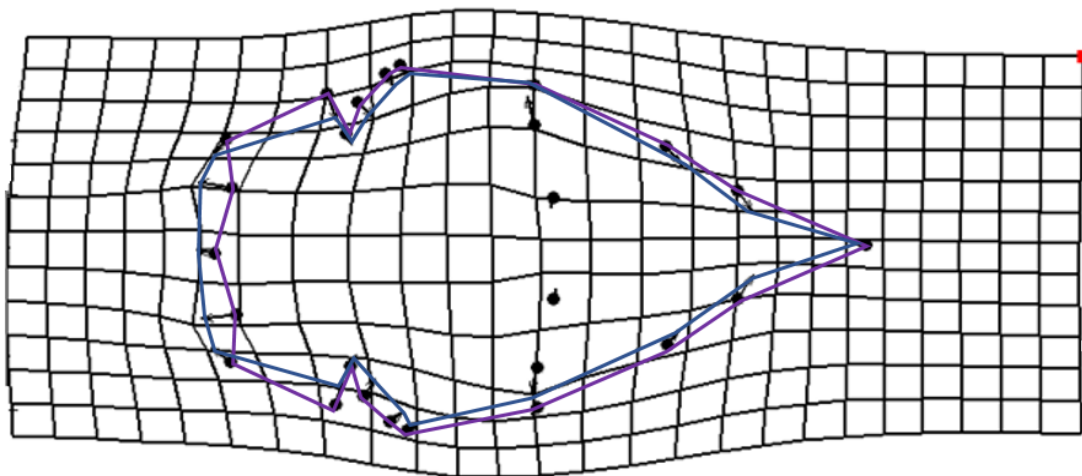


Figura 28. Gradillas de deformación de la vista ventral del cráneo de ambos sexos de *Arctocephalus townsendi*. La gradilla muestra las modificaciones que sufre la vista ventral del cráneo de las hembras (líneas moradas) hacia los machos (líneas azules).

7.4.5. Análisis del dimorfismo sexual en la vista lateral de la mandíbula de *Arctocephalus townsendi*.

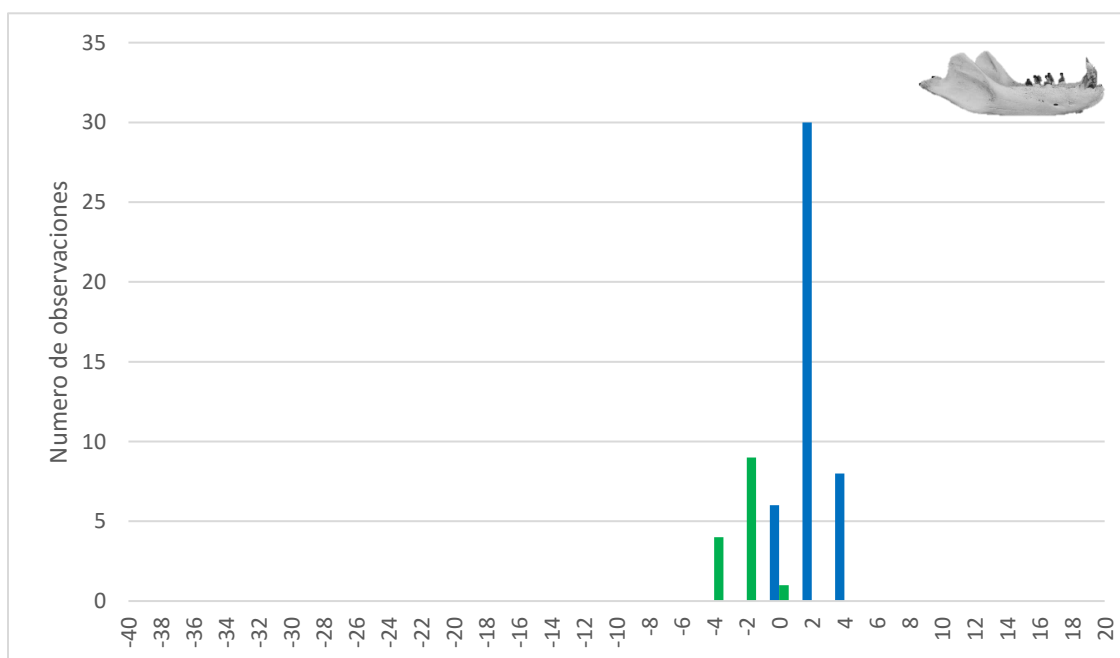


Figura 29. Valores del CVA de la vista lateral de la mandíbula. En donde se muestran las hembras (verde) y los machos (azul) maduros. Las barras indican el número de observaciones con respecto al valor de cada observación.

Las mayores contribuciones a la modificación de la forma de la vista lateral de la mandíbula entre sexos se observaron en torno a las apófisis coronoides y condilar, en el cuerpo y rama de la mandíbula, además de la rama ascendente del proceso de la apófisis coronoides.

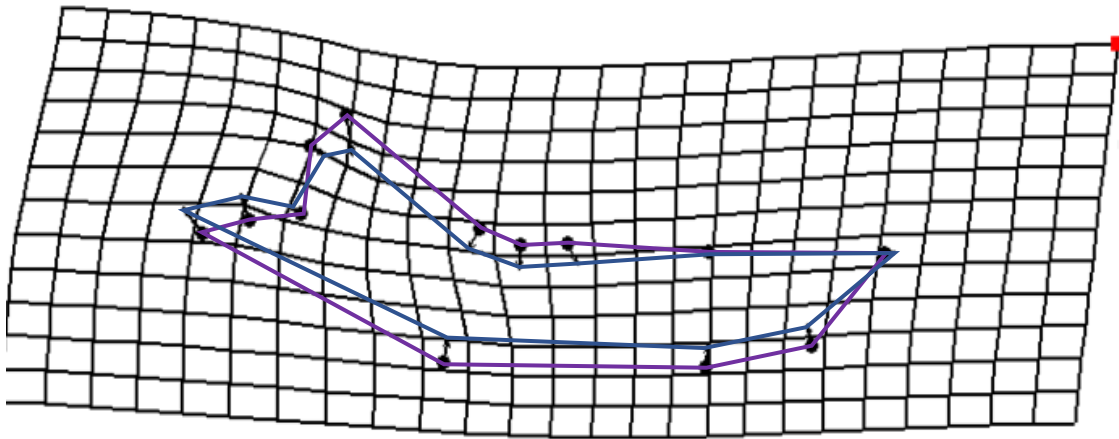


Figura 30. Gradillas de deformación de la vista lateral de la mandíbula de ambos sexos de *Arctocephalus townsendi*. La gradilla muestra las modificaciones que sufre la vista lateral de la mandíbula de las hembras (líneas moradas) hacia los machos (líneas azules).

Los datos obtenidos indican la existencia de un pronunciado dimorfismo sexual en *Arctocephalus townsendi* relacionado con los cambios en la forma del cráneo.

De acuerdo con el análisis morfométrico, las mayores diferencias se detectaron en las vistas ventral y posterior del cráneo. Estas modificaciones se concentraron en la región del rostro, en los cóndilos basi-occipitales, en la cresta occipital, en el foramen magnum.

Obtuvimos distancia de Mahalanobis para la vista lateral del cráneo (44.5), lateral de la mandíbula (19.5), para la dorsal (90.5), posterior de cráneo (233.9), y para la ventral del cráneo (3573.5). Lo que indica que el mayor grado de dimorfismo sexual se observa en la vista ventral del cráneo.

8. DISCUSION

En este trabajo se describen los patrones de crecimiento de ambos sexos de *Arctocephalus townsendi*, en los cuales se encontró un parametro de crecimiento distinto. A traves de las variaciones en la forma del sistema cráneo-mandibular se observó que ambos sexos finalizaron su desarrollo craneal a edades similares.

La determinación de la edad es una parte importante en estudios de crecimiento y el desarrollo. Existen diversas técnicas que permiten estimar la edad en mamíferos en general, dichas técnicas incluyen el conteo de capas de crecimiento en estructuras dentales. A través de esta técnica se ha determinado la edad de más de 20 especies de pinnípedos, sin embargo, una dificultad es el conteo de capas en organismos muy longevos ya que las capas se compactan (Morris, 1972). A pesar de ello, esta técnica es considerada muy precisa (Scheffer, 1950; Laws, 1953; Scheffer & Peterson, 1967; McCann, 1993).

Tarnawski (2015), utilizó el conteo de capas de crecimiento en dientes y la edad relativa estimada a partir del índice sutural para predecir la edad, observando una alta asociación entre la edad y el largo del cráneo en pinnípedos de las siguientes especies: *Otaria flavescens*, *Arctocephalus australis*, *A. gazella*, *A. tropicalis* (Familia Otariidae), *Mirounga leonina*, *Lobodon carcinophaga*, *Leptonychotes weddellii*, *Hydrurga leptonyx* y *Ommatophoca rossii* (Familia Phocidae). En el presente trabajo se estimó la edad mediante grupos de capas de crecimiento en dientes y en algunos casos la estimación fue apoyada con el índice sutural, lo cual mejoró la estimación.

El crecimiento individual en pinnípedos sigue un patrón similar al modelo representado por una curva sigmoidea, aunque esto puede diferir entre especies y poblaciones (Ratkowsky *et al.*, 1983). Por esta razón, es importante evaluar entre los diferentes tipos de modelos y escoger el que mejor se ajuste a la relación entre la talla y la edad. En este caso solo se consideró el modelo von Bertalanffy, obteniéndose un ajuste adecuado, sin embargo, otros modelos podrían implementarse para evaluar un mejor ajuste.

En el presente trabajo, se esperaba encontrar hembras adultas de mayor edad que machos adultos, debido a que en éstas se ha reportado una mayor longevidad. En esta

especie se piensa que los machos pueden vivir más de 13 años y que las hembras pueden llegar hasta los 23 años (Reynoso, 1994). En este estudio se encontró que la edad máxima en hembras fue de 12.4 años mientras que en machos de 17.4. Varios de los machos analizados presentaron edades mayores a 14 años. La aparente discrepancia de encontrar machos más viejos que las hembras puede deberse a que estos son mucho más abundantes en la zona de estudio debido a que es una zona de alimentación típica de machos (Aurioles-Gamboa *et al.*, 2017). Esto posibilitaría tener una mayor representación de edades mayores en machos que en hembras.

De acuerdo con Atkinson (1997), se piensa que la madurez sexual en machos y en hembras podría ocurrir alrededor de los cuatro o cinco años, mientras que la madurez física podría presentarse en hembras alrededor de los cuatro y cinco años, y en machos hasta los nueve años. Estas edades han sido inferidas en varias especies de otáridos.

Los resultados obtenidos en el presente estudio son congruentes con las observaciones anteriores, donde la edad de madurez física en hembras se alcanza alrededor de los cinco años, mientras que en machos ocurriría alrededor de los ocho años.

El patrón de crecimiento corporal en pinnípedos es acelerado en los primeros años de vida y posteriormente se torna es más lento (Laws, 1958; Shaughnessy & Kerry, 1989; McLaren, 1993; Brunner *et al.*, 2004). Este mismo patrón se observa en el cráneo del lobo fino de Guadalupe, en donde el crecimiento es acelerado en los primeros tres años en ambos sexos y al llegar a su madurez (la asíntota en la curva) su crecimiento es más lento. También como en otros pinnípedos, los machos mostraron un crecimiento más rápido que las hembras.

Molina-Schiller & Pinedo (2004), encontraron que en *Arctocephalus australis* los cráneos de las hembras presentan un desarrollo temprano respecto al encontrado en los machos. En el presente estudio, el desarrollo temprano en hembras fue confirmada mediante el parámetro k del modelo von Bertalanffy, el cual alcanzó un valor relativamente mayor en hembras (0.3) que el encontrado en machos (0.2). Los valores de la longitud infinita en las hembras también fueron alcanzados a una edad más temprana que en los machos.

Las variaciones morfométricas, asociadas con la pérdida de la alometría (disminución de la distancia Procrustes), indicaron que las distintas partes del cráneo y mandíbula alcanzaron completaron su desarrollo a diferentes edades en machos y hembras. Las vistas lateral, posterior y ventral del cráneo de ambos sexos completaron su desarrollo a edades similares, mientras que la vista dorsal de las hembras completo su desarrollo primero que la de los machos. Por otra parte, la vista lateral de la mandíbula de los machos completó su desarrollo primero que la de las hembras.

Molina-Schiller & Pinedo (2004), encontró que estas diferencias en la maduración entre sexos están relacionadas con el desarrollo neuronal (p. ej. el cerebro, el aparato visual y auditivo) y el desarrollo somático (p. ej. aparatos de alimentación, respiración y vocalización).

Brunner *et al.*, (2004), describe cuatro tipos de crecimiento en pinnípedos: monofásico, bifásico, neural y somático.

Estos autores encontraron que el crecimiento monofásico es acelerado en ambos sexos, mostrando sólo un período de crecimiento rápido durante la etapa de subadulto, con un crecimiento acelerado en la pubertad. Este crecimiento lo observaron principalmente en varias estructuras relacionadas con el encéfalo, la respiración, la alimentación y la vocalización. En el presente trabajo se observó este tipo de crecimiento en principalmente en la vista lateral y dorsal del cráneo y en menor grado en la vista ventral del cráneo y en la mandíbula. En general, este crecimiento fue más acelerado en machos que en hembras antes de los cinco años.

Brunner *et al.*, (2004) observaron el crecimiento bifásico sólo en machos y se relacionó principalmente con características que contribuyen a la defensa territorial. En el presente trabajo se observaron cambios ontogénicos en machos relacionados con este crecimiento en características asociadas a la aparición de la cresta sagital, estructuras óseas relacionadas con la alimentación y la vocalización en las vistas lateral, dorsal, posterior del cráneo y en la vista lateral de la mandíbula.

Brunner *et al.*, (2004) observaron el crecimiento neural en ambos sexos, en variables que se relacionaron con el sistema nervioso (caja craneal, aparato visual y auditivo). El crecimiento de estos componentes neuronales fue rápido, alcanzando un tamaño

completo temprano en el desarrollo. En el presente trabajo se observó este tipo de crecimiento en las vistas craneales, principalmente en la caja craneal, foramen infra-orbital y orificio auditivo externo, excepto en la vista posterior de las hembras ya que en esta no se observaron cambios en la caja craneal.

Brunner *et al.*, (2004) observaron que el crecimiento somático se expresó en ambos sexos, para componentes relacionados con la alimentación, la respiración y la vocalización. Las variables que expresaron crecimiento somático se desarrollaron a una tasa más lenta que las del crecimiento neural. En el presente trabajo este crecimiento se observó en las cinco vistas, con pequeños cambios a través de la ontogenia en las fosas nasales, cóndilos basi-occipitales, en la longitud de la hilera de los dientes de la mandíbula (principalmente en hembras) y en el ángulo de la mandíbula.

La forma del sistema cráneo-mandibular está relacionada con la estrategia de alimentación de los individuos, por lo que juega un papel ecológico relevante en muchas especies. Estudios realizados con el crecimiento del cráneo en mamíferos (p. ej. Moore & Lavelle, 1974; Emerson & Bramble, 1993) indican que el crecimiento de la caja craneal, las cavidades orbitales y las cápsulas óticas siguen un patrón similar a la del sistema nervioso, el cual se desarrolla principalmente durante la vida prenatal y etapas post natales tempranas (Wilson, 2011). Este patrón refleja la importancia del desarrollo de estas cavidades y estructuras durante las primeras etapas de vida, así como también el crecimiento tardío de la mayoría de las estructuras relacionadas con funciones tróficas.

Brunner *et al.*, (2004), encontraron en las mandíbulas de algunos pinnípedos que el proceso de la apófisis coronoides aumentaba hacia la parte posterior, además que el ángulo de la mandíbula y la apófisis coronoides variaba entre especies. En el presente estudio, también se observó este aumento hacia la parte posterior en la apófisis condilar y coronoides de ambos sexos. Sin embargo, los cambios en las apófisis condilar y coronoides fueron de mayor magnitud en machos que en hembras.

En la mandíbula de *A. townsendi* se observaron pocos cambios ontogénicos que pudiéramos asociar a su morfología. Tarnawski (2015), también encuentra pocos cambios en *Otaria flavescens*, *A. australis*, *A. gazella*, *A. tropicalis*, *Mirounga leonina*, *Lobodon carcinophaga*, *Leptonychotes weddellii*, *Hydrurga leptonyx* y *Ommatophoca rossi*, y concluye que la forma mandibular no se encuentra influenciada por la ontogenia ni por la filogenia, aunque si se encuentra asociada a la ecología (p. ej., dieta, reproducción). Él observar una menor cantidad de cambios en la forma en la mandíbula podría deberse a que esta estructura está especializada en la alimentación, mientras el cráneo es una estructura en donde se llevan a cabo múltiples funciones (p. ej. respiración, olfato, visión, audición, alimentación, etc).

El desarrollo neurocráneo (caja encefálica, órbitas) en vertebrados muestra alometría negativa, lo cual implica que esta zona disminuye en proporción a medida que el organismo aumenta su tamaño. Por otro lado, el esplacnocráneo (rostro) crece con alometría positiva, haciéndose más grande en proporción a medida que el organismo crece (Weston, 2003).

En un estudio morfométrico de la ontogenia en otáridos y fócidos, Tarnawski, (2015) encuentra que el patrón de crecimiento fue diferente en los componentes neurocráneo y del esplacnocráneo, lo cual ya había sido sugerido por Brunner (1998a) para otáridos, encontrando también alometría negativa en las variables neurocráneo (p. ej. altura de la placa occipital, ancho de la caja craneal y largo de la órbita) y alometría positiva en las variables del esplacnocráneo (p. ej. largo y ancho del paladar, largo y ancho del rostro y largo del dentario). Tarnawski (2015), incluye tres especies del género *Arctocephalus* que presentaron alometría negativa en variables neurocraneales (p. ej. ancho de la caja craneal, largo de la órbita y altura de la placa occipital) y positiva en variables del esplacnocráneo (p. ej. ancho del rostro).

A través de un análisis comparativo visual, en el presente trabajo se observó alometría en la vista lateral, dorsal y ventral del cráneo, principalmente en el desarrollo neurocráneo (caja encefálica, órbitas, etc.) y en la zona del esplacnocráneo que define la zona del rostro. Tanto en la vista lateral como en la dorsal se observó que el

desarrollo neurocráneo disminuye conforme el organismo crece. Mientras que la zona del esplanocráneo incrementa su proporción a medida que el organismo llega a la adultez. Además, se encontraron cambios alométricos en la mandíbula de ambos sexos. Estos cambios se observaron en la forma de la zona del proceso de la apófisis coronoides y condilar, en la amplitud de los ángulos de la mandíbula y en la longitud de la fila post-canina mandibular (Apéndice 2). Debido a los objetivos de este trabajo no se determinó el tipo de alometría presentes en estas estructuras.

Las zonas donde se observó alometría en los cráneos de machos y hembras de *Arctocephalus townsendi* son las mismas zonas en las que Weston (2003) y Tarnawski, (2015) reportaron alometría tanto en la familia de los otáridos como en particular para el género *Arctocephalus*.

Los análisis alométricos bivariados, permiten realizar un gran número de comparaciones entre las trayectorias ontogénicas. Este mismo análisis nos permite describir los diferentes tipos de cambios evolutivos (Weston, 2003; Cardini & O'Higgins, 2005; Marroig, 2007; Figura 31).

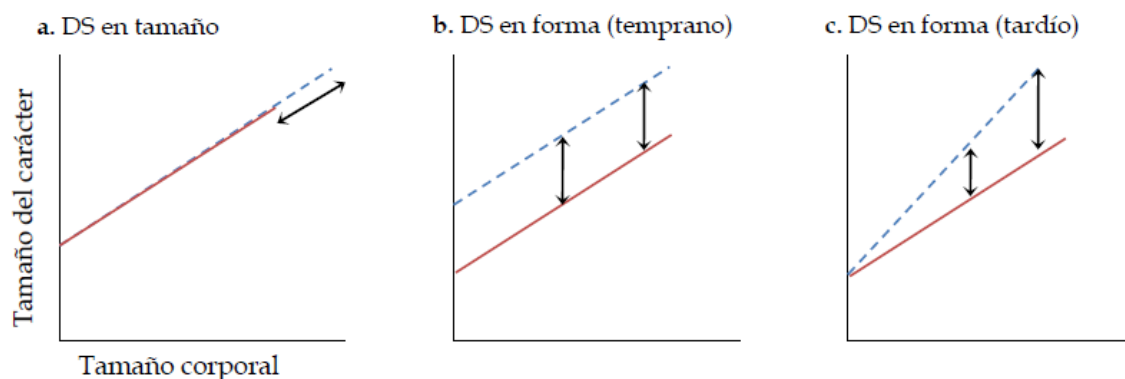


Figura 31. Hipótesis de variaciones en la ontogenia del dimorfismo sexual por métodos bivariados. a) Dimorfismo sexual en el tamaño (escalamiento ontogénico; p. ej., diferente extensión); b) Dimorfismo sexual temprano en la forma (desplazamiento lateral; p. ej., diferente ordenada); c) Dimorfismo sexual tardío en la forma (desplazamiento direccional; p. ej., diferente pendiente).

Machos (líneas continuas), hembras (líneas discontinuas). Adaptado de Sanger *et al.*, 2013; Figura tomada de Tarnawski (2015))

Algunos tipos de cambios evolutivos son:

- a) Escalamiento ontogénico (p. ej. superposición de trayectorias: los grupos comparten pendientes y ordenadas, pero difieren en su extensión).
- b) Desplazamiento lateral (p. ej. trayectorias paralelas: pendientes comunes pero ordenadas diferentes, indicando un cambio en el inicio).
- c) Cambio direccional (p. ej. las pendientes son diferentes, siendo indicativo de nuevos modos de crecimiento postnatal).

El escalamiento ontogénico en ambos sexos a través de la modificación de la duración del crecimiento sistémico conduce al dimorfismo sexual en el tamaño de los individuos adultos y por consecuencia en algunas de sus estructuras óseas. Por otra parte, patrones similares en el dimorfismo sexual de individuos adultos pueden surgir a través de una diferenciación (divergencia) temprana o tardía (Tarnawski, 2015).

La diferenciación temprana está vinculada a trayectorias de crecimiento paralelas (p. ej. desplazamiento lateral), lo que indica que las diferencias en las proporciones del cuerpo están presentes en estadios ontogénicos tempranos y que las mismas se mantienen a lo largo de las trayectorias (Tarnawski, 2015).

La diferenciación tardía se logra a través de cambios graduales en las proporciones del cuerpo de machos y hembras por medio de tasas de crecimiento específicas para cada sexo (p. ej. divergencia tardía en la forma debida a un cambio de dirección). En las especies que presentan divergencia continua, el dimorfismo sexual en la forma es mayor cuando los ejemplares alcanzan su tamaño máximo (Tarnawski, 2015).

El dimorfismo sexual está dado por las modificaciones en la ontogenia en ambos sexos. Éste se expresa en el tamaño y la forma corporal y craneal de los adultos de

una especie, debido a diferencias en el crecimiento sistemático entre sexos. Por otra parte, patrones similares de dimorfismo sexual en la forma adulta entre sexos pueden surgir a través de una diferenciación temprana o tardía (Tarnawski, 2015).

Los resultados del presente estudio indican que la diferenciación encontrada en el sistema cráneo-mandibular del lobo fino de Guadalupe está vinculada a trayectorias de crecimiento paralelas, lo que indica que las diferencias en las proporciones del cráneo están presentes en estadios ontogénicos tempranos y que las mismas se mantienen a lo largo del tiempo.

El dimorfismo sexual se encuentra presente en la mayoría de los vertebrados. Los machos y las hembras son casi idénticos en su morfología durante su desarrollo temprano, posteriormente experimentan un crecimiento altamente divergente para alcanzar diferentes tamaños en adultos (Leutenegger & Masterson, 1989).

El dimorfismo tiene un mayor costo en términos de supervivencia en los machos de esas especies, debido a que existe una mayor presión de selección sexual en ellos (Emlen, 1977). Esta presión, conduce al desarrollo de características físicas adaptativas, como la presencia de espinas más grandes, que les confieren una ventaja al momento de competir con otros machos por el acceso a las hembras reproductoras, por lo que los machos con las mejores características tienen mayores posibilidades de éxito reproductivo (Ralls, 2002).

Existen varios estudios sobre dimorfismo sexual en cráneos de otáridos en los que se menciona que la ontogenia craneana varía entre sexos (Brunner *et al.*, 2004; Sanfelice & de Freitas, 2008; Jones & Goswami, 2010; Tarnawski *et al.*, 2014a, b) y que estas diferencias sexuales en las modificaciones craneanas llevaron a una morfología vinculada a la competencia entre machos, produciendo caracteres altamente asociados a la mordida y la lucha (Brunner *et al.*, 2004; Tarnawski *et al.*, 2014; Cullen *et al.*, 2014). De hecho, estudios recientes muestran que la rápida evolución de los reguladores y modificadores del desarrollo específicos de los sexos puede producir dimorfismo sexual en la talla, mientras se mantiene la integridad del programa de desarrollo que se comparte entre los sexos (Badyaev, 2002).

Al comparar ambos sexos de *Otaria byronia*, Tarnawski *et al.*, (2014) encontró que las hembras y los machos inmaduros compartieron tendencias alométricas, mientras que los machos subadultos y adultos no. En este trabajo se observó esta tendencia alometría compartida en las cinco vistas entre hembras maduras y machos inmaduros.

Brunner *et al.*, (2004), encontraron en otáridos un marcado dimorfismo sexual. De los tres taxones *Arctocephalus forsteri*, *Arctocephalus galapagoensis* y *Arctocephalus australis*, el más grande (*A. australis*) mostró el mayor dimorfismo sexual en el tamaño del cráneo, mientras que el más pequeño (*A. galapagoensis*) mostró el menor. De los taxones *Arctocephalus philippii* y *Arctocephalus townsendi*, el primero expresó el mayor dimorfismo sexual en el tamaño del cráneo.

Con respecto a la cuantificación del grado de dimorfismo sexual, Oliveira *et al.*, (2005) encontraron que la vista dorsal del cráneo tiene una distancia de Mahalanobis de 26.13 (población de Uruguay) y 21.48 (población de Perú) en machos y hembras de dos poblaciones de *Arctocephalus australis*. Para la vista ventral del cráneo, encontraron una distancia de Mahalanobis de 20.71 (población de Uruguay) y 16.00 (población de Perú), mientras que para la vista lateral del cráneo encontraron una distancia de Mahalanobis de 18.72 (población de Uruguay) y 13.78 (población de Perú).

En el presente trabajo se encontró que la distancia de Mahalanobis entre hembras y machos de *Arctocephalus townsendi* para la vista dorsal fue de 90.5, para la vista ventral de 3573.5, mientras en la vista lateral del cráneo fue de 44.5. Al comparar este trabajo con el de Oliveira *et al.*, (2005) encontraron que la vista con mayor dimorfismo sexual fue la dorsal mientras que en este estudio, la vista ventral fue la que mostró el mayor grado de dimorfismo sexual.

Las mayores diferencias en la forma craneal en organismos maduros de *Arctocephalus townsendi* se observaron en la vista ventral y posterior. Al realizar un análisis visual en los cráneos, encontramos que el palatino en machos es más ancho y más largo que el de las hembras al igual que los dientes. Esto podría deberse a una dieta diferencial, ya que estos cambios se observaron en la zona del rostro y en los cóndilos occipitales y basi-occipitales. También podría deberse al sistema de defensa

de territorios que presenta esta especie. Zavaleta (2003), realizó varias mediciones en estructuras óseas en lobo marino de California (*Zalophus californianus*) concluyendo que las estructuras del aparato masticador tienen funciones adicionales a la alimentación y que juegan un papel importante en el éxito reproductivo de los demás machos al actuar como estructuras de defensa y ataque en las interacciones agonísticas de estos organismos.

El lobo fino de Guadalupe es un pinnípedo cuya población se vio reducida durante el siglo XIX. Esta especie ha tenido una recuperación lenta durante el siglo XX con una variabilidad genética baja y con una tasa de recuperación de 13.7% anual. Sin embargo, un estudio reciente apunta a que en el archipiélago de San Benito la población se incrementó entre 1997 y 2007 de 256 a 2,113 individuos, lo que corresponde a una tasa promedio de incremento anual de 18.9% (Aurioles *et al.*, 2010) y su población se estima en 20,000 organismos (Sierra-Rodríguez, 2015; García-Capitanachi, 2011).

Por otro lado, el elefante marino del norte (*Mirounga angustirostris*) es un pinnípedo que se encuentra en la Isla Guadalupe, cuya población también fue reducida a ~ 20-30 organismos en 1990, y a pesar de su baja variabilidad genética, esta especie se recuperó lentamente a principios del siglo XX. La tasa de recuperación estimada fue del 17% anual en los Estados Unidos desde 1958 hasta 1987, la cual fue reportada por Lowry *et al.*, (2014). Parte de este crecimiento probablemente se deba a la inmigración de animales de México y a las consecuencias de una pequeña población que se recupera de la explotación pasada. Durante 1988 a 2010, la tasa de crecimiento disminuyó al 3,8% anual (Lowry *et al.*, 2014). Actualmente se estima que su población es de ~ 170,000 (Lotze *et al.*, 2011; Carretta *et al.*, 2005; Costa *et al.*, 2006; Hückstädt L, 2015).

La mayor rapidez en recuperación numérica de estas dos especies de pinnípedos en periodos y localidades similares puede deberse a sus historias de vida distintas.

Por su parte el elefante marino del norte a pesar de ser un fócido exhibe un comportamiento reproductivo de otárido, con un dimorfismo sexual marcado y una estrategia reproductiva poligínica. Aunado a lo anterior, tiene adaptaciones al medio

acuático características de los fócidos, las cuales pudieron haber jugado un papel muy importante en la recuperación de su población (Clinton & Le Boeuf, 1993). Este pinnípedo exhibe un mayor dimorfismo sexual que el lobo fino de Guadalupe (Haley *et al.*, 1994).

La mayor capacidad de buceo y de desplazamiento espacial en *Mirounga angustirostris* comparado con *Arctocephalus townsendi*, permite al primero, el acceso a una mayor área de alimentación. (Costa *et al.*, 1986; Aurióles-Gamboa & Camacho-Ríos, 2007).

9. CONCLUSIONES.

- ✓ Los valores obtenidos de los parámetros de crecimiento (L_{∞} , k) nos muestran claras diferencias entre sexos, mientras que los machos alcanzan una mayor longitud asintótica, con respecto a las hembras, estas presentan una mayor constante de crecimiento, por lo que se piensa que alcanzar su talla máxima a una menor edad.
- ✓ El 95% de los cráneos de los machos de *Arctocephalus townsendi* alcanzan su longitud asintótica alrededor de los 15 años, mientras que el 95% de las hembras lo hace aproximadamente a los 12 años.
- ✓ La edad del macho y de la hembra de mayor edad en este estudio fueron estimadas en 15.7 y 12.4 años, respectivamente. Esta diferencia puede ser reflejo de la mayor representación de machos subadultos y adultos en el área de estudio.
- ✓ Las diferentes partes del cráneo y mandíbula alcanzan su máximo desarrollo en distintas edades en los machos y las hembras.
- ✓ No se encontraron diferencias significativas en los patrones de cambio de forma en las vistas lateral, dorsal y ventral del cráneo entre machos y hembras. Mientras que en la vista lateral de la mandíbula y posterior del cráneo, se encontraron diferencias significativas entre los patrones de ambos sexos.
- ✓ La vista en la que se observó menor dimorfismo sexual es la vista lateral de la mandíbula.
- ✓ La vista ventral del cráneo mostró el mayor grado de dimorfismo sexual, mientras que la vista lateral de la mandíbula el menor grado.

10. BIBLIOGRAFIA.

- Adams, D. C. R., F. J. & Slice, D. E. (2004). Geometric morphometrics: ten years of progress following the 'revolution'. *Italian Journal of Zoology*, 71,5-16.
- Atkinson, S. (1997). Reproductive biology of seals. *Reviews of Reproduction*, 2(3), 175-194.
- Aurioles-Gamboa, D., & Camacho-Ríos, F. J. (2007). Diet and feeding overlap of two otariids, *Zalophus californianus* and *Arctocephalus townsendi*: Implications to survive environmental uncertainty. *Aquatic Mammals*, 33(3), 315.
- Aurioles Gamboa, D., F. Elorriaga Verplancken & C.J. Hernández Camacho (2010). The current population status of the Guadalupe fur seal population on the San Benito Islands, Mexico. *Marine Mammal Science*, 26(2), 402-408. DOI: 10.1111/j.1748-7692.2009.00350.x.
- Aurioles-Gamboa, D. (2015). *Arctocephalus townsendi*. The IUCN Red List of Threatened Species 2015.
- Aurioles-Gamboa, D., Pablo-Rodríguez N.,Rosas-Hernández M. P.& Hernández-Camacho C. J. (2017).Guadalupe fur seal population expansion and its post-breeding male migration to the Gulf of Ulloa, México. En Alava J.J.,(Eds). *Tropical Pinnipeds: Bio-Ecology, Threats and Conservation*, 91-116.Boca Raton, FL : CRC Press, Taylor & Francis Group.
- Badyaev, A. V. (2002). Growing apart: an ontogenetic perspective on the evolution of sexual size dimorphism. *Trends in Ecology & Evolution*, 17(8), 369-378.
- Bartholomew, G. A. H., Carl L (1952). Winter population of pinnipeds about Guadalupe, San Benito, and Cedros Islands, Baja California. *Journal of Mammalogy*, 33(2), 160-171.
- Berta, A., Sumich, J. L., & Kovacs, K. M. (2005). *Marine mammals: evolutionary biology*. Academic Press.
- Bookstein, F. L. (1991). *Morphometric tools for landmark data: Geometry and biology*. Cambridge, Cambridge University Press.

- Brunner, S. (1998a). Skull development and growth in the southern fur seals *Arctocephalus forsteri* and *Arctocephalus pusillus doriferus* (Carnivora: Otariidae). *Australian Journal of Zoology*, 46, 43-66.
- Brunner, S. (2000). Cranial morphometrics of fur seals and sea lions (family Otariidae) systematics, geographic variation and growth. Department of Veterinary Anatomy and Pathology. Sydney, Australia, University of Sydney, NSW, Australia, 1(2), 254
- Brunner, S. (2003). Fur seals and sea lions (family: Otariidae) - identification of species and taxonomic review. *Systematics and Biodiversity*, 1(3), 339-439.
- Brunner, S., Bryden, M. M., & Shaughnessy, P. D. (2004). Cranial ontogeny of otariid seals. *Systematics and Biodiversity*, 2(1), 83-110.
- Cardini, A. & P. O'Higgins (2005). Post-natal ontogeny of the mandible and ventral cranium in *Marmota* species (Rodentia, Sciuridae): allometry and phylogeny. *Zoomorph*, 124, 189–203.
- Carretta, J. V., Chivers, S. J., & Danil, K. (2005). Preliminary estimates of marine mammal bycatch, mortality, and biological sampling of cetaceans in California gillnet fisheries for 2004.
- Chávez-López, S. (1995). Los sedimentos y la geomorfología de la plataforma continental oeste de Baja California entre los paralelos 24 y 29 LN Capítulo 2: 11-34. *La Langostilla: Biología, Ecología y Aprovechamiento*.
- Chai, Y., & Maxson, R. E. (2006). Recent advances in craniofacial morphogenesis. *Developmental Dynamics*, 235(9), 2353-2375.
- Clinton, W. L., & Le Boeuf, B. J. (1993). Sexual selection's effects on male life history and the pattern of male mortality. *Ecology*, 74(6), 1884-1892.
- Costa, D. P., Le Boeuf, B. J., Huntley, A. C., & Ortiz, C. L. (1986). The energetics of lactation in the northern elephant seal, *Mirounga angustirostris*. *Journal of Zoology*, 209(1), 21-33.
- Costa, D., Weise, M., & Arnould, J. (2006). Potential influences of whaling on the status and trends of pinniped populations. *Whales, whaling and ocean ecosystems*, 344-359.

- Cullen, T.M., D. Fraser, N. Rybczynski & C. Schröder-Adams (2014). Early evolution of sexual dimorphism and polygyny in Pinnipedia. *Evolution*, 68 (5), 1469-1484.
- Darwin, C. (1871). *The origin of species and the descent of man in relation to sex*. J. Murray, London.
- De la fuente, L. (2017). *Manual de análisis discriminante*.
- Emerson, S. B., & Bramble, D. M. (1993). Scaling, allometry, and skull design. *The skull*, 3, 384-421.
- Emlen, S. T. O., Lewis W. (1977). Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science*, 197(4300), 215-223.
- Etnier, M. A. (2002). Occurrences of Guadalupe fur seals (*Arctocephalus townsendi*) on the Washington coast over the past 500 years. *Marine Mammal Science*, 18(2), 551-557.
- Franco-Moreno, R. A. (2005). *Biomecánica del cráneo en cuatro especies simpátricas de pinnípedos del Pacífico mexicano*. Tesis de doctorado. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, IPN.
- García-Capitanachi, B. (2011). *Estado de la población del lobo fino de Guadalupe (Arctocephalus townsendi) en Isla Guadalupe e Islas San Benito*. MC Thesis dissertation. Facultad de Ciencias, Universidad de Baja California, México.
- Gayon, J. (2000). History of the Concept of Allometry. *American Zoologist*, 748-758.
- Haley, M. P., Deutsch, C. J., & Le Boeuf, B. J. (1994). Size, dominance and copulatory success in male northern elephant seals, *Mirounga angustirostris*. *Animal Behaviour*, 48(6), 1249-1260.
- Hallgrímsson, B., Lieberman, D. E., Liu, W., Ford-Hutchinson, A. F., & Jirik, F. R. (2007a). Epigenetic interactions and the structure of phenotypic variation in the cranium. *Evolution & development*, 9(1), 76-91.
- Hammer, O., Harper, D. A. T., & Ryan, P. D. (2013). PAST (Paleontological Statistics) version 2.16. Software package for education and data analysis. *Paleontología Electrónica*, 4, 1-9.

- Hanni, K. D., Long, D. J., Jones, R. E., Pyle, P., & Morgan, L. E. (1997). Sightings and strandings of Guadalupe fur seals in central and northern California, 1988–1995. *Journal of Mammalogy*, 78(2), 684-690.
- Higdon JW, B.-E. O., Beck RMD, Ferguson SH. (2007). Phylogeny and divergence of the pinnipeds (Carnivora: Mammalia) assessed using a multigene dataset. *BMC Evolutionary Biology*, 7, (216).
- Hubbs, C. L. (1979). Guadalupe fur seal. *Mammals in the Seas: Report*, 2, 24.
- Hückstädt, L. 2015. *Mirounga angustirostris*. The IUCN Red List of Threatened Species 2015: e.T13581A45227116. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2015-2.RLTS.T13581A45227116.en>.
- King., J. (1954). The otariid seals of the Pacific coast of North America. *Bulletin of the British Museum (Natural History)*.
- Klevezal, G. A. (1996). Recording structures of mammals. Determination of age and reconstruction of life history. Rotterdam: AA Balkema. 274 p.-2002. Reconstruction of individual life histories of rodents from their teeth and bone. *Acta Theriol.*, 47, 127.
- Jones, K. E., & Goswami, A. (2010). Quantitative analysis of the influences of phylogeny and ecology on phocid and otariid pinniped (Mammalia; Carnivora) cranial morphology. *Journal of Zoology*, 280(3), 297-308.
- Laws, R. M. (1953). A new method of age determination in mammals with special reference to the elephant seal (*Mirounga leonina*, Linn.) (Vol. 2). HMSO.
- Laws, R. M. (1958). Growth rates and ages of crabeater seals, *Lobodon carcinophagus* Jacquinot & Pucheran. *Journal of Zoology*, 130(2), 275-288.
- Leutenegger, W., & Masterson, T. (1989). The ontogeny of sexual dimorphism in the cranium of *Bornean orangutans* (*Pongo pygmaeus pygmaeus*): II. Allometry and heterochrony. *Zeitschrift Für Morphologie Und Anthropologie*, 78(1), 15-24. Retrieved from <http://www.jstor.org/stable/25757263>
- Lotze, H. K., Coll, M., Magera, A. M., Ward-Paige, C., & Airoidi, L. (2011). Recovery of marine animal populations and ecosystems. *Trends in Ecology & Evolution*, 26(11), 595-605.

- Lowry, M. S., Condit, R., Hatfield, B., Allen, S. G., Berger, R., Morris, P. A., & Reiter, J. (2014). Abundance, distribution, and population growth of the northern elephant seal (*Mirounga angustirostris*) in the United States from 1991 to 2010. *Aquatic Mammals*, 40(1), 20.
- Marroig, G. (2007). When size makes a difference: allometry, life-history and morphological evolution of capuchins (*Cebus*) and squirrels (*Saimiri*) monkeys (Cebinae, Platyrrhini). *BMC Evolutionary Biology*, 7: 20.
- McCann, T. S. (1993). Age determination. *Antarctic Seals. research methods and techniques*.
- McLaren, I. A. N. (1993). Growth in pinnipeds. *Biological Reviews*, 68(1), 1-79.
- Mercuri M. (2007). Varamiento de mamíferos marinos en Isla Magdalena, B.C.S., México y su relación con factores físicos y biológicos. Tesis de maestria. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, IPN.
- Merriam, C. H. (1897). A new fur-seal or sea-bear (*Arctocephalus townsendi*) from Guadalupe Island, off Lower California. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 11, 175-178.
- Molina-Schiller, D. & M. C. Pinedo. (2004). Growth and skull development in the South American fur seal, *Arctocephalus australis* (Zimmermann, 1783)(Carnivora: Otariidae), from Rio Grande do Sul coast, Brazil. *Latin American Journal of Aquatic Mammals*, 3(2), 95-105.
- Moore, W. J., & Lavelle, C. L. (1974). Growth of the Facial Skeleton in the *Hominoidea*. Academic Press.
- Morris, P. (1972). A review of mammalian age determination methods. *Mammal review*, 2(3), 69-104.
- Newsome, S. D., Koch, P. L., Etnier, M. A., & Auriolles-Gamboa, D. (2006). Using carbon and nitrogen isotope values to investigate maternal strategies in northeast Pacific otariids. *Marine Mammal Science*, 22(3), 556-572.
- Oliveira, L. R., Hingst-Zaher, E., & Morgante, J. S. (2005). Size and shape sexual dimorphism in the skull of the South American fur seal, *Arctocephalus australis*

- (Zimmermann, 1783)(Carnivora: Otariidae). *Latin American Journal of Aquatic Mammals*, 4(1), 27-40.
- PBS (Public Broadcasting Service). 2017. Evolution: Library – Glossary. Disponible en línea: <http://www.pbs.org/wgbh/evolution/library/glossary/index.html>
- Polly, W. J. (2008). Global diversity of fishlice (Crustacea: Branchiura: *Argulidae*) in freshwater. *Hydrobiologia*, 595, (209-212.).
- R Core Team. (2017). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Ralls, K., and Mesnick, S. L. (2002). Sexual dimorphism. *Encyclopedia of marine mammals*. Academic Press, San Diego, CA, 1071-1078.
- Ratkowsky, D. A., Lowry, R. K., McMeekin, T. A., Stokes, A. N., & Chandler, R. E. (1983). Model for bacterial culture growth rate throughout the entire biokinetic temperature range. *Journal of bacteriology*, 154(3), 1222-1226.
- Reynoso, J. P. G. (1994). Factors affecting the population status of Guadalupe fur seal, *Arctocephalus townsendi* (Merriam, 1897), at Isla de Guadalupe, Baja California, México (Doctoral dissertation, University of California, Santa Cruz).
- Repenning, C. A., C. E. Ray, D. Grigorescu. (1979). Pinniped biogeography. Pp. 357-369 in *Historical biogeography, plate tectonics, and the changing environment* (J. Gray and A. J. Boucot, eds.). Oregon State University Press, Newport, 500.
- Rodríguez, M., & Mora, R. (2001). *Estadística informática: casos y ejemplos con el SPSS*. Publicaciones Universidad de Alicante, España.
- Rohlf, F. J., & Slice, D. (1990). Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. *Systematic Biology*, 39(1), 40-59.
- Rohlf, F. J. (2004). *TpsDig*. Department of Ecology and Evolution, State University of New York, Stony Brook, NY.
- Sanfelice, D., & De Freitas, T. R. (2008). A comparative description of dimorphism in skull ontogeny of *Arctocephalus australis*, *Callorhinus ursinus*, and *Otaria byronia* (Carnivora: Otariidae). *Journal of Mammalogy*, 89(2), 336-346.

- Sanger, T. J., Sherratt, E., McGlothlin, J. W., Brodie, E. D., Losos, J. B., & Abzhanov, A. (2013). Convergent evolution of sexual dimorphism in skull shape using distinct developmental strategies. *Evolution*, 67(8), 2180-2193.
- Scheffer, V. B. (1950). Growth Layers on the Teeth of Pinnipedia as an Indication of Age. *Science*, 112(2907), 309-311.
- Scheffer, V. B. (1958). Seals, Sea Lions, and Walruses: A Review of the Pinnipedia. Stanford University Press.
- Scheffer, V. B., & Peterson, R. S. (1967). Growth layers in teeth of suckling fur seals. *Growth*, 31(1), 35-38.
- Serezhenkov, V. A. M., I. A. Klevezal, G. A. Vanin, A. F. (1996). Estimation of accumulated dose of radiation by method of ESR-spectrometry of dental enamel of mammals. *Applied Radiation and Isotopes*, 47(11), 1321-1328.
- Shaughnessy, P. D., & Kerry, K. R. (1989). Crabeater seals *Lobodon carcinophagus* during the breeding season: observations on five groups near Enderby Land, Antarctica. *Marine Mammal Science*, 5(1), 68-77.
- Sheets, H. D. (2003). IMP-Integrated Morphometrics Package Department of Physics, Canisius College, Buffalo.
- Sheets, H. D. (2005a). CoordGen6, coordinate generation program for calculating shape coordinate. <http://www3.canisius.edu/~sheets/morphsoft.html>; última consulta: 05.VIII.2011.
- Sheets, H. D. (2005b). CVAGen6, canonical variates analysis program for the analysis of shape, based on partial warp scores. <http://www3.canisius.edu/~sheets/morphsoft.html>; última consulta: 05.VIII.2011.
- Sheets, H.D. (2005c). MakeFan, a tool for drawing alignment "fans" at equal angular spacing. <http://www3.canisius.edu/~sheets/morphsoft.html>; última consulta: 05.VIII.2011.
- Sheets, H. D. (2006). IMP software series. Buffalo: Canisius College.
- Sierra-Rodriguez, G.E. (2015). Recolonización y hábitos alimentarios maternos del lobo fino de Guadalupe (*Arctocephalus philippii townsendi*) del archipiélago San Benito, B. C., México Tesis de maestría. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, IPN.

- Sivertsen, E. (1954). A survey of the eared seals (Family Otariidae) with remarks on the Antarctic seals collected by M/K 'Norvegica' in 1928–1929, 1–76. Scientific Results of the Norwegian Antarctic Expeditions 1927–28 et sqq., instituted and financed by Consul Lars Christensen. N. 36. DetSelkskabs Forhhandler Norske Videnskaps-Akademii i Oslo. Videnskaps-Akademii I Oslo.
- Slice, D. E. (1996). A glossary for geometric morphometrics. *Advances in morphometrics*, 531-551.
- Slice, D. E. (2007). Geometric morphometrics. *Annual Review of Anthropology*, 36, 261-281.
- Tabachnick, B. G., & Fidell, L. S. (2007). Experimental designs using ANOVA. Thomson/Brooks/Cole.
- Tarnawski, B. A., Cassini, G. H., & Flores, D. A. (2013). Skull allometry and sexual dimorphism in the ontogeny of the southern elephant seal (*Mirounga leonina*). *Canadian Journal of zoology*, 92(1), 19-31.
- Tarnawski, B. A., Cassini, G. H., & Flores, D. A. (2014). Allometry of the postnatal cranial ontogeny and sexual dimorphism in *Otaria byronia* (Otariidae). *Acta Theriologica*, 59(1), 81-97.
- Tarnawski, B. A. (2015). Crecimiento, ontogenia craneana y dimorfismo sexual en pinnípedos (Mammalia, Carnivora) de América del Sur y Antártida. Universidad Nacional de La Plata Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Buenos Aires, Argentina. Tesis doctoral.
- Van der Molen, S., N. Martínez & R. González. (2007). Introducción a la morfometría geométrica: Curso teórico-práctico. Centro Nacional Patagónico, Universitat de Barcelona. 82 p.
- Vázquez-Cuevas, M. D. J., Aguayo-Lobo, A., & Medrano-González, L. (2000). El desarrollo del cráneo del lobo marino de california (*Zalophus californianus californianus*). *Ciencias Marinas*, 26(1).
- Webster, W.G., & Webster, T.H. (1974). Anatomical asymmetries of the cerebral hemispheres of the cat brain. *Physiology & Behavior*, 14:867–869.

- Weston, E. M. (2003). Evolution of ontogeny in the hippopotamus skull: using allometry to dissect developmental change. *Biological Journal of the Linnean Society*, 80(4), 625-638.
- Wilson, L.A.B. (2011). Comparison of prenatal and postnatal ontogeny: cranial allometry in the African striped mouse (*Rhabdomys pumilio*). *Journal of Mammal.*, 92 (2): 407-420.
- Wynen, L. P., Goldsworthy, S. D., Insley, S. J., Adams, M., Bickham, J. W., Francis, J., & Slade, R. (2001). Phylogenetic relationships within the eared seals (Otariidae: Carnivora): implications for the historical biogeography of the family. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 21(2), 270-284.
- Zavaleta, L. 2003. Variaciones geográficas en morfometría craneal en machos adultos delobo marino de California (*Zalophus californianus*) en México. Tesis de Maestría. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, Instituto Politécnico Nacional. La Paz, B.C.S., México.
- Zelditch, M. L., Lundrigan, B. L., & Garland, T. (2004). Developmental regulation of skull morphology. I. Ontogenetic dynamics of variance. *Evolution & development*, 6(3), 194-206.

11. APÉNDICES .

Apéndice 1. Detalles de los cráneos de *Arctocephalus townsendi* utilizados en este estudio, en el cual se incluyen detalles como la procedencia (Laboratorio de Ecología de Pinnípedos Burney J. Le Boeuf (LEP), California Academy of Sciences(CAS)), sexo, categoría y año de colecta de los mismos.

Código	Año	Lugar de recolección	Sexo	Categoría	Colección
AT001	2001	Islas San Benito	Macho	Juvenil	LEP
AT002	2004	Isla Magdalena	Macho	Juvenil	LEP
AT004	2006	Isla Magdalena	Macho	Adulto	LEP
AT005	2006	Isla Guadalupe	Macho	Subadulto	LEP
AT006	2007	Isla Magdalena	Macho	Adulto	LEP
AT007	2008	Isla Guadalupe	Macho	Adulto	LEP
AT008	2009	Isla Magdalena	Macho	Adulto	LEP
AT009	2009	Isla Magdalena	Macho	Adulto	LEP
AT010	2010	Santo Domingo	Macho	Adulto	LEP
AT011	2010	Isla Magdalena	Macho	Adulto	LEP
AT012	2010	Isla Magdalena	Macho	Adulto	LEP
AT013	2010	Isla Magdalena	Macho	Adulto	LEP
AT014	2010	Isla Magdalena	Macho	Subadulto	LEP
AT015	2010	Isla Magdalena	Macho	Adulto	LEP
AT016	2010	Isla Magdalena	Macho	Adulto	LEP
AT017	2010	Isla Magdalena	Macho	Adulto	LEP
AT018	2010	Isla Magdalena	Macho	Adulto	LEP

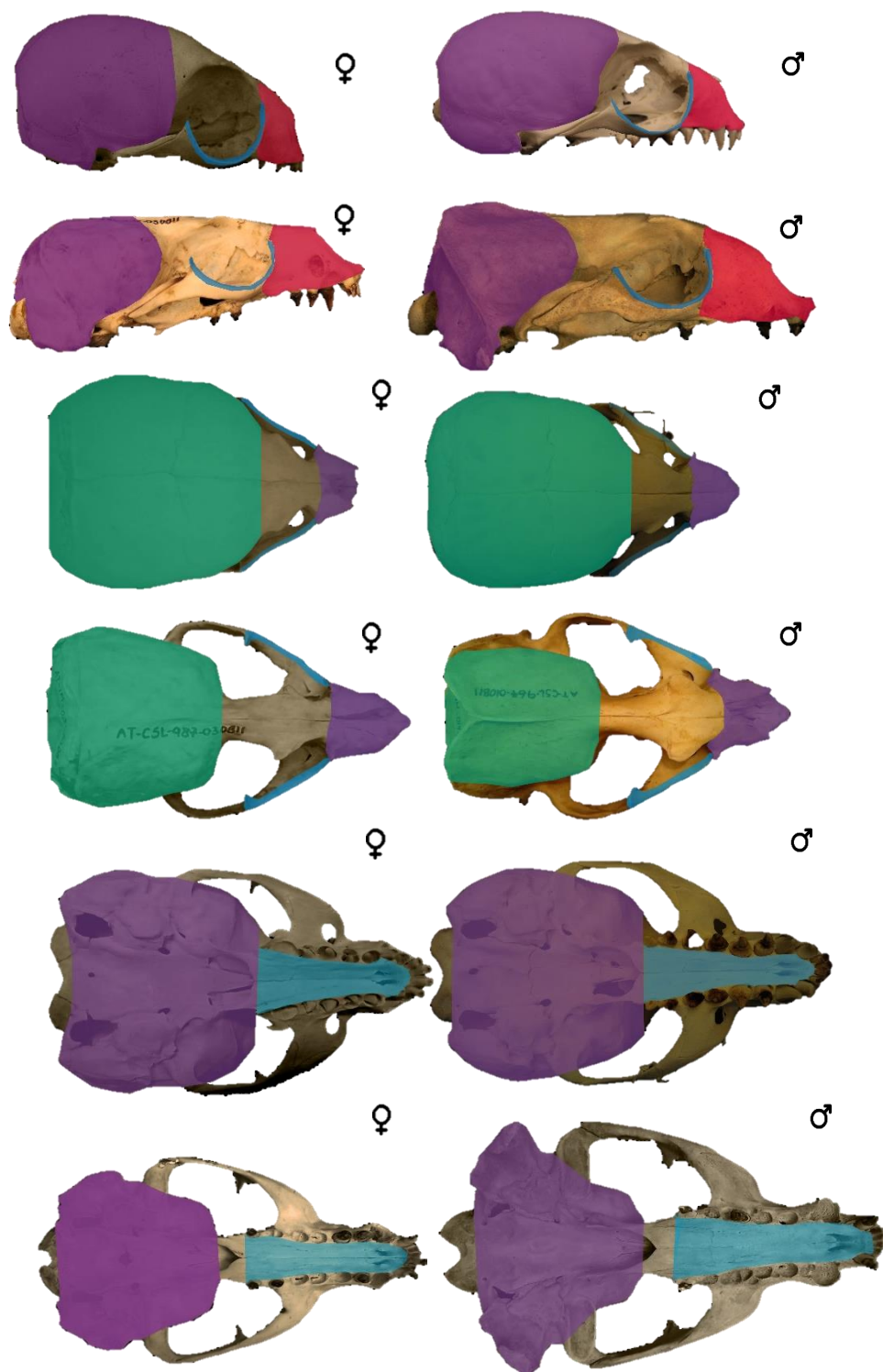
AT019	2011	Isla Magdalena	Macho	Adulto	LEP
AT020	2011	Isla Magdalena	Macho	Adulto	LEP
AT021	2011	Isla Magdalena	Hembra	Adulto	LEP
AT022	2011	Isla Magdalena	Macho	Juvenil	LEP
AT023	2011	Isla Magdalena	Macho	Juvenil	LEP
AT024	2011	Isla Magdalena	Macho	Adulto	LEP
AT025	2011	Isla Magdalena	Macho	Subadulto	LEP
AT026	2012	Isla Magdalena	Macho	Adulto	LEP
AT027	2012	Isla Magdalena	Macho	Adulto	LEP
AT028	2012	Isla Magdalena	Macho	Adulto	LEP
AT029	2012	Isla Magdalena	Hembra	Adulto	LEP
AT030	2012	Isla Magdalena	Macho	Adulto	LEP
AT031	2015	Isla Magdalena	Hembra	Juvenil	LEP
AT032	2013	Isla Magdalena	Macho	Juvenil	LEP
AT033	2013	Isla Magdalena	Macho	Juvenil	LEP
AT034	2014	Isla Magdalena	Macho	Adulto	LEP
AT035	2014	Isla Magdalena	Macho	Subadulto	LEP
AT036	2014	Isla Magdalena	Macho	Adulto	LEP
AT037	2014	Isla Magdalena	Macho	Adulto	LEP
AT038	2014	Isla Magdalena	Macho	Adulto	LEP
AT039	2014	Isla Magdalena	Macho	Adulto	LEP
AT041	2014	Isla Magdalena	Macho	Adulto	LEP
AT042	2014	Isla Magdalena	Macho	Subadulto	LEP
AT043	2014	Isla Magdalena	Macho	Adulto	LEP

AT044	2014	Isla Magdalena	Macho	Adulto	LEP
AT045	2014	Isla Magdalena	Macho	Adulto	LEP
AT046	2014	Isla Magdalena	Macho	Subadulto	LEP
AT047	2014	Isla Magdalena	Macho	Subadulto	LEP
AT048	2014	Isla Magdalena	Macho	Adulto	LEP
AT049	2015	Isla Magdalena	Hembra	Adulto	LEP
AT050	2015	Isla Magdalena	Hembra	Adulto	LEP
AT051	2015	Isla Magdalena	Hembra	Adulto	LEP
AT052	2015	Isla Magdalena	Hembra	Juvenil	LEP
AT053	2015	Isla Magdalena	Hembra	Adulto	LEP
AT054	2015	Isla Magdalena	Hembra	Adulto	LEP
AT055	2015	Isla Magdalena	Hembra	Juvenil	LEP
AT056	2015	Isla Magdalena	Hembra	Adulto	LEP
AT057	2015	Isla Magdalena	Hembra	Adulto	LEP
AT058		Isla Magdalena	Macho	Adulto	LEP
AT059	2004	Isla Magdalena	Macho	Adulto	LEP
AT060	2008	Isla Magdalena	Macho	Adulto	LEP
AT061	2008	Isla Magdalena	Macho	Adulto	LEP
AT063	2015	Isla Magdalena	Macho	Adulto	LEP
AT064	2015	Isla Magdalena	Macho	Adulto	LEP
AT065	2015	Isla Magdalena	Macho	Subadulto	LEP
AT066	2015	Isla Magdalena	Macho	Adulto	LEP
AT067	2015	Isla Magdalena	Macho	Adulto	LEP
AT068	2015	Isla Magdalena	Hembra	Adulto	LEP

AT069	2015	Isla Magdalena	Macho	Adulto	LEP
AT070	2015	Isla Magdalena	Macho	Adulto	LEP
AT071	2010	Isla Guadalupe	Hembra	Cría	Colección UABC
24755		California E.U. A	Macho	Juvenil	CAS
28745		California E.U. A	Hembra	Juvenil	CAS
30876		California E.U. A	Hembra	Adulto	CAS
30883		California E.U. A	Hembra	Adulto	CAS
31598		California E.U. A	Hembra	Cría	CAS
31794		California E.U. A	Hembra	Juvenil	CAS
31973		California E.U. A	Macho	Cría	CAS
31974		California E.U. A	Macho	Cría	CAS
31975		California E.U. A	Macho	Juvenil	CAS
31978		California E.U. A	Hembra	Cría	CAS
31983		California E.U. A	Hembra	Cría	CAS
31984		California E.U. A	Macho	Cría	CAS
31987		California E.U. A	Hembra	Juvenil	CAS
31990		California E.U. A	Macho	Juvenil	CAS
31993		California E.U. A	Hembra	Adulto	CAS
31995		California E.U. A	Macho	Juvenil	CAS
32001		California E.U. A	Macho	Cría	CAS
ALF019		California E.U. A	Macho	Juvenil	CAS
ALF034		California E.U. A	Hembra	Cría	CAS
ALF047		California E.U. A	Hembra	Juvenil	CAS
ALV002		California E.U. A	Macho	Cría	CAS

LVP011	California E.U. A	Hembra	Cría	CAS
LVP020	California E.U. A	Hembra	Cría	CAS
LVP024	California E.U. A	Macho	Cría	CAS
LVP062	California E.U. A	Hembra	Cría	CAS
MAC029	California E.U. A	Hembra	Juvenil	CAS
MAC034	California E.U. A	Hembra	Cría	CAS
MAC043	California E.U. A	Macho	Cría	CAS
MAC045	California E.U. A	Hembra	Juvenil	CAS
MAC046	California E.U. A	Hembra	Juvenil	CAS
MAC067	California E.U. A	Hembra	Juvenil	CAS
MAC070	California E.U. A	Hembra	Juvenil	CAS
NMM014	California E.U. A	Macho	Cría	CAS
SLP483	California E.U. A	Macho	Juvenil	CAS
TJB002	California E.U. A	Macho	Cría	CAS

Apéndice 2. Alometría observada en organismos inmaduros y maduros, en las cinco vistas en cráneos del lobo fino de Guadalupe.



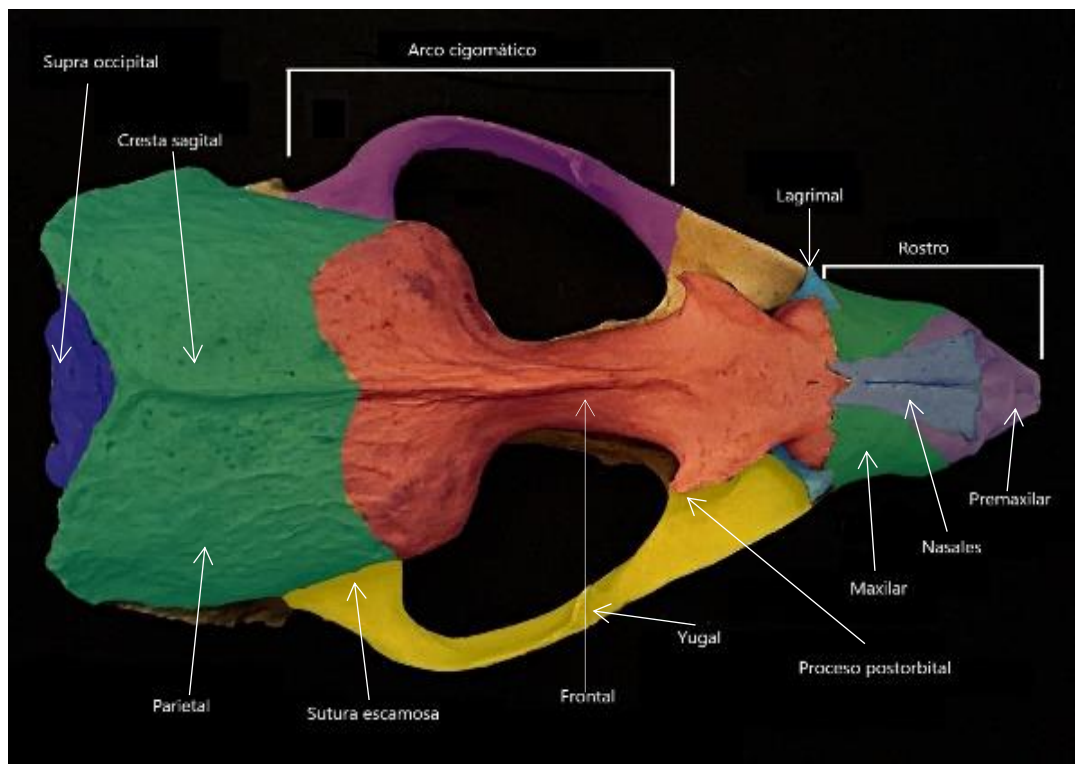
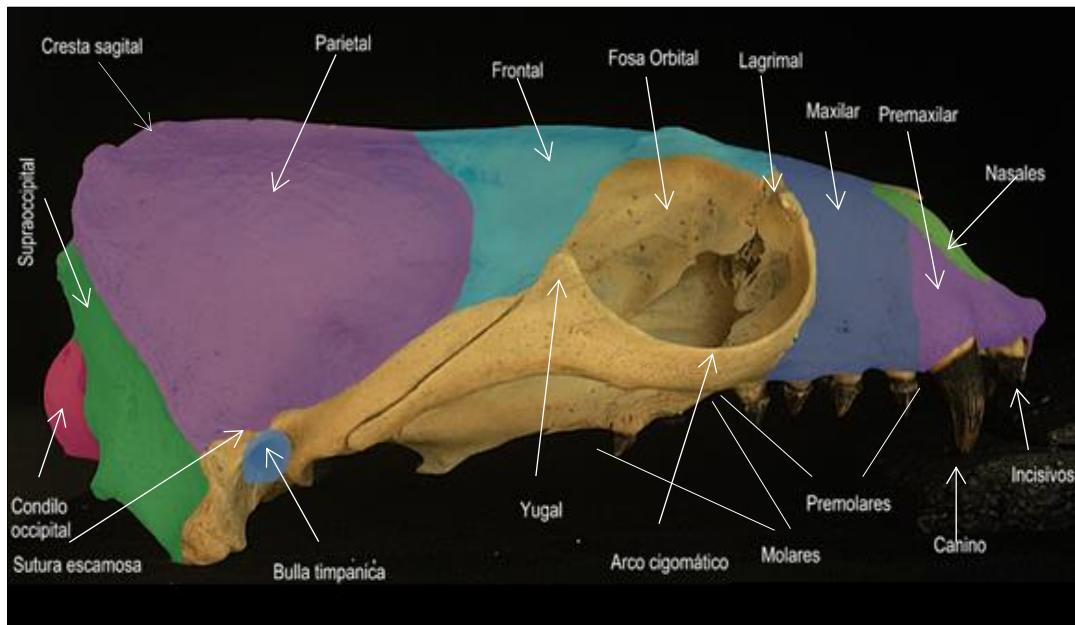
Alometría en hembras y machos en la zona del desarrollo neurocráneo donde se ubica la caja encefálica, órbitas y en la zona del esplanocráneo que define la zona

del rostro además del paladar. Se observan especímenes jóvenes y maduros de hembras (lado izquierdo) y machos (lado derecho).

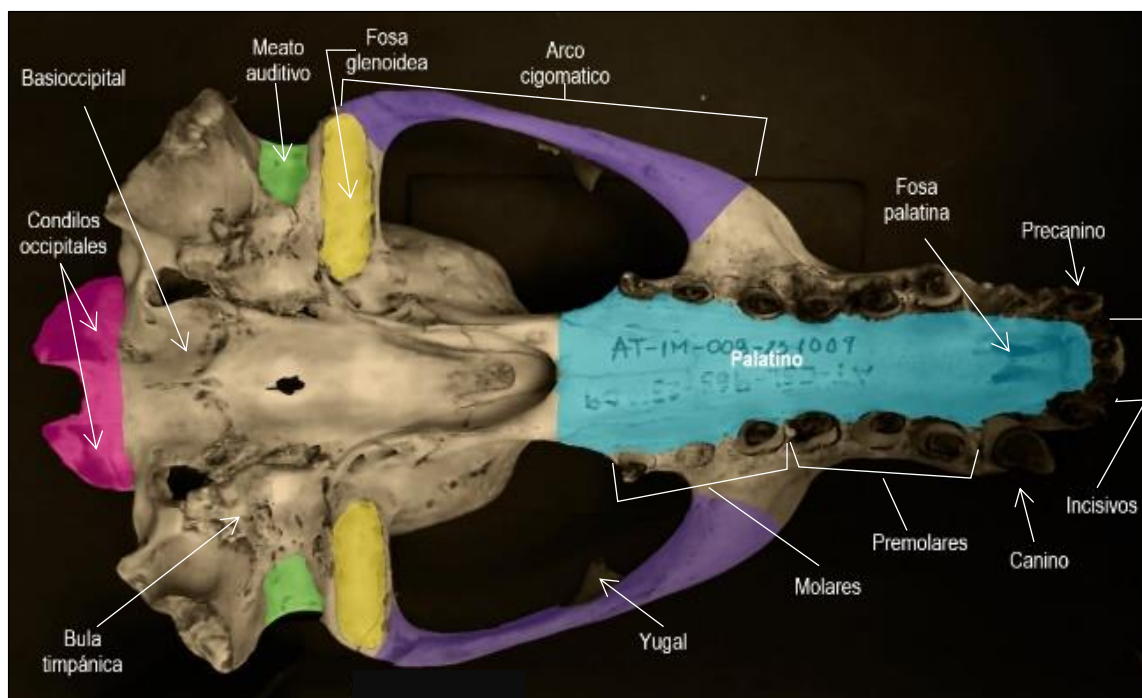
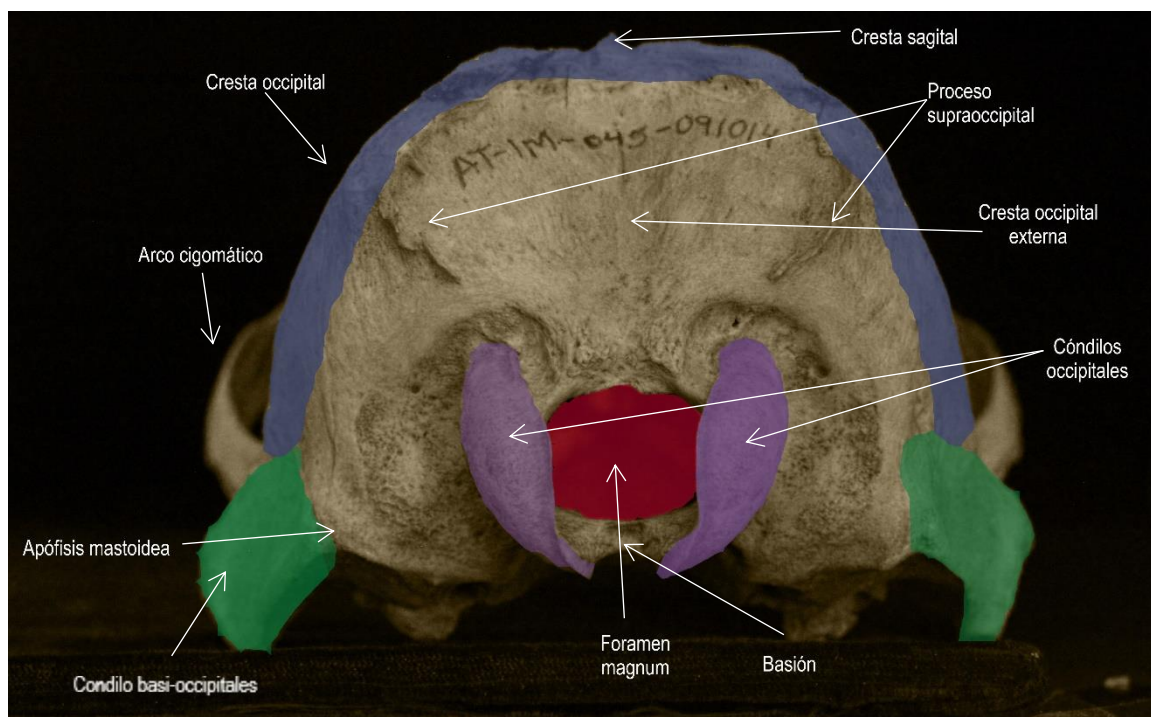


Alometría en mandíbulas de hembras y machos en la zona del proceso coronoides, ángulo de la mandíbula, ángulo del proceso coronoides, longitud de la fila post-canina de la mandíbula. Se observan especímenes jóvenes y maduros de hembras (lado izquierdo) y machos (lado derecho).

Apéndice 3. Módulos de la vista lateral y dorsal del cráneo de *Arctocephalus townsendi* de un macho adulto.



Continuación Anexo 3. Módulos de la vista posterior y ventral del cráneo de *Arctocephalus townsendi* de un macho adulto.



Continuación Anexo 3. Módulos de la vista lateral de la mandíbula de *Arctocephalus townsendi* de un macho adulto.

