



Naturalis

Repositorio Institucional
<http://naturalis.fcnym.unlp.edu.ar>

Universidad Nacional de La Plata
Facultad de Ciencias Naturales y Museo



Crecimiento, ontogenia craneana y dimorfismo sexual en Pinnípedos (Mammalia, Carnivora) de América del Sur y Antártida

Tarnawski, Bárbara Alejandra

Doctor en Ciencias Naturales

Dirección: Flores, David A.

Co-dirección: Prevosti, Francisco J.

Facultad de Ciencias Naturales y Museo
2015

Acceso en:

<http://naturalis.fcnym.unlp.edu.ar/id/20150618001420>



Esta obra está bajo una Licencia Creative Commons
Atribución-NoComercial-CompartirIgual 4.0 Internacional



Naturalis

Repositorio Institucional
FCNyM - UNLP

2015

Tesis Doctoral

Crecimiento, ontogenia craneana y
dimorfismo sexual en pinnípedos
(Mammalia, Carnivora) de América
del Sur y Antártida



Bárbara Alejandra Tarnawski

Universidad Nacional de La Plata
Facultad de Ciencias Naturales y Museo

Directores:

Dr. David A. Flores

Dr. Francisco J. Prevosti

AGRADECIMIENTOS

Muchas veces, a lo largo de un mismo día, me doy cuenta que mi propia vida y sus logros se han construido gracias al trabajo de las personas que me rodean. También comprendo, con cuanta seriedad debo esforzarme para darles, en correspondencia, tanto como he recibido.”
-Albert Einstein

Sin lugar a dudas esta etapa fue intensamente vivida. Estuvo colmada de aprendizajes, viajes y nueva gente. No puedo dejar de agradecer a todos los que formaron parte de mi vida, de una u otra manera.

*A mis Directores de tesis, por acompañarme durante estos cinco años. A **David**, mi director, por formarme y respaldarme en el mundo académico pero, principalmente, te agradezco por entenderme en los momentos difíciles que me tocaron pasar en estos años. Gracias por confiar en mí y por dejarme trabajar desde la clínica tan cómoda como solía hacerlo desde el Museo. Y a vos, **Pancho**, por aceptar el desafío de dirigirme en FCNyM (con todo lo que ello implica). Por ayudarme a salir de los problemas metodológicos con los que me fui encontrando y por tus prontas devoluciones de los capítulos de la tesis. A ambos... gracias por haberse resignado a cambiar mi “Legally-blonde style”, plagado de colores engamados en fucsia. Jajajaja. Y también a **Luis Cappozzo** por abrirme las puertas al mundo de los mamíferos marinos.*

*A **Guille Cassini**, mi vecino en el subsuelo. Uff... por dónde empezar con vos! Desde un principio te hiciste notar, ya que con tu llegada cambiaste al subsuelo y generaste una mayor integración entre investigadores. Si bien es difícil encontrar un lugarcito en tu agenda, siempre tenés buena predisposición para ayudarnos a todos. Y, por fortuna, destino u azar, tuve la suerte de tenerte a una (media) pared de distancia. Te agradezco por las horas que me dedicaste, entre mates (con pico *made in* Uruguay) y *scripts* de R, para hacer mis *papers* y también mi tesis. Gracias por acompañarme siempre y de manera desinteresada. Estoy segura que serás un graaaan director en un futuro cercano, porque aunque no figures en los papeles para mí has sido un Director con todas las letras. Gracias por tu simpatía y, principalmente, por tener una combinación que muy pocos tienen: inteligencia, humildad y empatía. Espero eso sea algo que no pierdas nunca! Y, bueno, no puedo dejar de agradecerte por las numerosas charlas de vida, cara a cara o pared de por medio, que tanto bien me hicieron. Guille... sos un grande!*

A mis amigos y colegas del MACN, por compartir el día a día conmigo. En primer lugar, a mis compañeras de oficina: cuántas vivencias para un lugar tan pequeñito!!! Doy fe que trabajamos mucho: pero esta oficina tiene más historias que Gabriel Rolón en sus libros. Te doy gracias a vos, **Nati (Paso Viola)**, mi amiga, por hacerme un lugar en la *mini-office* y por entenderme como pocos. Sos una divina! Fue in-cre-í-ble la química con la que congeniamos desde el primer instante. Añoro nuestras charlas de pasiones y amores, que nos llevaban a reflexionar y reír a la vez. Y sé que sos feliz en Ushuaia, pero acá te extraño mucho!!! Después llegaste vos, **Vale (Segura)**, en tu año de plena crisis de escritura de tesis. Si bien estábamos en momentos de la vida muy distintos, creo ese coctel de opuestos en la oficinita nos sirvió para ir encontrando el equilibrio entre la vida laboral y la vida extra laboral. Te agradezco también por escucharme en los momentos más duros y por los consejos veganos. Y por último, hace dos meses llegaste vos, **Juli (Rajmil)**. Gracias por tu simpatía, por hacer que mis últimos dos meses de escritura de tesis sean super-divertidos y por seguir buscando tu camino con tanta pasión y convicción como yo. Te quiero y estoy ansiosa por compartir mas momentos con vos!!! También agradezco a mis amigos del MACN, con quienes no compartí la oficinita pero compartí infinidad de momentos. **Serginho (Lucero)**, gracias por las charlas “*after-office*” en... el tren y el subte: no será Antares pero fueron lugares no convencionales para hacer *katarsis* a diario. Y por venirte un sábado al museo para ayudarme con las impresiones. Sos un amor! A **Nachito (Legari)**: gracias por golpearme la puertita de la oficina cada vez que pasás por el pasillo y por hacer taaan divertidas mis rutinas en el museo (*ah... nonononono*). A las “chicas marinas”: **Nani (Del Castillo), Iris (Cáceres-Saez), Vicki (Panebianco), Fer (Negri) y Maggi (Bobinac)**. Ustedes son mis compañeras de viajes (Brasil, casi-Madryn), congresos... e infinidad de charlas académicas y de vida. Las quiero mucho!!! A **Liu (Idárraga)** por acompañarme en los almuerzos (aunque a veces me olvidara de comprar comida y se me hiciera tarde), por traer tu Colombia natal en la lengua, en los colores... y, por sobre todo, en los ricos cafecitos que atentaban contra la modorra post-almuerzo. Gracias por tu generosidad! Y no me olvido de ustedes, **Mary (Viglino) y Laurita (Barone)**, aunque ya no estén en el museo. Las quiero y extraño a ambas! Gracias por estar presentes aunque ya no vengán a diario al MACN. Por último, a toda la gente del museo que compartió con buena energía sus ratos libres conmigo (**Yoli, Darío, chicos de Herpeto y Ornito**).

A mi amiga y colega Marita Loza (...y su jauría: ajajaj!). Qué lindo haberte conocido!!! La verdad, es un placer trabajar con vos... aunque eso implique largas jornadas en La Plata cortando dientes de lobos (y borrando nuestras huellas dactilares!) en sábados y feriados. Todo sea por las tesis gemelas!!! Ajajaj. Igual, siempre le pusimos mucha onda y, así, todo se hace mucho más llevadero. Gracias por las charlas, la sincronía de pensamientos (y hasta

de vestuario!.. jajaja), por los sueños compartidos, los debates pinnipedianos, los pijama-party, y por estar presente en (y pendiente de) en mis momentos más complicados. Y aprovecho también para agradecer al *staff* del **laboratorio de Anatomía comparada** del MLP por aguantar nuestras risas mientras achurábamos dientes.

A quienes me abrieron las puertas de su casa en mis viajes laborales: **Moni Torres (Madryn), Gabo Martín (Esquel), al gran hermano de Acatushún (Ushuaia) e Iggy Moreno (Brasil)**. Gracias por hacerme sentir tan cómoda y por ayudarme a financiar (de alguna manera) mis viajes. Fue muy divertido convivir con todos ustedes!!!

A todos aquellos que conocí en mis viajes. Toooooodos ustedes hicieron que la colecta de datos y los cursos de posgrado resultaran muy divertidos. Muchas gracias, principalmente a **Florcita (Ciámpoli)** y **Moni (Soliz)**.

A quienes me recibieron en las colecciones. A **Itatí y Diego Verzi** en el MLP (gracias Ita por cuidar tan bien a los "bebés", y por bajarme esas cajas pesadas de los estantes más altos); a **Alejandro Carlini** (donde sea que estés), el "**Negro**" **Menuchi** y **Javi Negrete** en el IAA; a **Stella Maris Velázquez** en el Zoo de Bs.As.; a **Sergio Bogan** en la Fundación Azara; a **Damián Romero** en el Scaglia (gracias por las charlas entre mates con vista a la playa!); a **Enrique Crespo y Néstor** en el Cenpat; a **Dani Sanfelice** y a **Iggy Moreno** en Porto Alegre (los quiero!); a **Paulo Simoes-Lopes y Mauricio** en Floripa; y a **Natalie Goodall** en Acatushún (gracias por tener la colección en un estado impecable y darme la oportunidad de compartir días increíbles en el fin del mundo). Y a la **Comisión de Posgrado** de la facu por tratar mis asuntos siempre con buena predisposición.

A mis amigas/os y familiares por acompañarme en la vida no laboral. Porque hay vida más allá de la tesis... y me encanta que así sea. Especialmente a **mis hermanos**, por estar siempre presentes en mi vida, y a mi sobrinito cordobés. **Sabinito** de mi corazón: sos muy especial para nosotros. Gracias por compartir conmigo bailes descocados, bolitas de barro, búsquedas de "lombri", y por sorprenderme con tus preguntas sobre "nemos", ballenas y estrellitas de mar. A mis amigos, los de siempre, los de a veces, a los que veo de vez en cuando y los que están más lejos y comparten su vida conmigo a la distancia. A mi amiga del alma **Gigi**, por compartir conmigo una cosmovisión particular del mundo. A **Vale**, mi "socia" de siempre (vamos por más!), a **Ivi**, y a las chicas platenses de "**la piara**". A **Silvia, Hilda y Cristina** por hacerme parte de su familia. A **Luisa**, mi enfermera favorita. Gracias por aportar tanta luz y por recibirnos siempre con tanta simpatía y dulzura (más allá de los chocolates que nos traías de "contrabando"... jajaj). Y, por sobre todas las cosas, te agradezco por encarar tu vocación de una manera

holística entendiendo que no por ser paciente uno deja de ser persona. Ocupás un rinconcito muy especial en mi corazón.

A Inka y la Chocolina. Gracias mis bomboncitos de miel y chocolate!!! Gracias por estar incondicionalmente y por darme tanta alegría en casa.

A mi mamá. Mami, gracias por creer siempre en mí y apoyarme en esta carrera poco convencional desde un comienzo. Gracias por tu confianza, tu amor incondicional, y... por esperarme los sábados a la mañana con facturitas. Te quiero muchísimo!

A Pablo (Piter!) por hacerme tan feliz todos los días. Te amo en cuerpo y alma. Ya sabés todo lo que siento por vos porque, si hay algo que hacemos (entre tantas otras cosas) es hablar...y muuuucho! Pero, bueno, no puedo dejar de agradecer a vos, mi novio, mi compañero de cuarto, de equipo y de ruta, y mi mejor amigo. Imagino la vida sin vos... pero con vos es mucho más linda y me alegro que la estés compartiendo conmigo. Gracias por estar en el día a día, mi amor! Sin lugar a dudas vivimos situaciones límites que recordaremos por siempre, pero las pasamos juntos y nos fortalecimos aún más en el camino. Sabés que te admiro mucho y me llena de orgullo saber que superamos juntos tantas cosas. Es un privilegio tener una relación tan completa y sana como la que tenemos y espero sigamos así mucho tiempo más. Gracias por creer en nosotros desde un inicio, no te equivocabas (tenemos mucho potencial!). Y, con respecto a la tesis (para no irme por las ramas...), gracias por acompañarme en esta carrera singular de manera ejemplar: por ayudarme a crecer laboralmente, por apostar a que realice todos mis sueños, y por viajar conmigo a dónde sea. Me encanta estar con vos!

Y, finalmente, agradezco a la vida. Porque con tu belleza natural, en todos sus tamaños, formas y colores, sos mi fuente de inspiración, recreación y momentos de placer. Y le doy gracias a MI vida, por darme experiencias enriquecedoras, tanto las divertidas como las difíciles. Porque de todas ellas pude sacar grandes aprendizajes que me permitieron ser quien soy hoy en día. Y soy feliz por ellos. Gracias por darme material para crecer, darle prioridad a lo realmente importante y ayudarme a ser más feliz cada día. *Carpe Diem!*



RESUMEN

Los pinnípedos son un grupo de mamíferos de hábitos anfibios pertenecientes al Orden Carnivora. Sus relaciones filogenéticas son controversiales, si bien se reconocen tres familias monofiléticas: Otariidae (lobos marinos), Phocidae (focas) y Odobenidae (morsas). En esta tesis se estudió la ontogenia postnatal del cráneo ($n=673$) y la mandíbula ($n=287$) de los pinnípedos distribuidos en Sudamérica y Antártida (*i.e.*, otáridos y fócidos), abarcándose un total de nueve especies. La ontogenia comprende las modificaciones que ocurren en un individuo desde la cigota hasta el estadio adulto, siendo su estudio importante para entender las relaciones entre forma y función en contextos ecológicos y evolutivos. El cráneo es una estructura compleja con varias funciones: cerebro, aparato masticatorio, aparato visual, aparato auditivo, y aparato respiratorio y vocalizador. Por lo tanto, el cráneo provee una plataforma multifuncional para explorar hipótesis relacionadas con la adaptación y restricciones del desarrollo. El conocimiento cualitativo y cuantitativo de la ontogenia en las especies incluidas en esta tesis constituye un enfoque novedoso y adecuado para poner a prueba diversas hipótesis vinculadas a la filogenia y a factores ecológicos y de comportamiento. Ambas familias de pinnípedos se diferencian en por sus hábitos de vida. Los otáridos presentan un marcado dimorfismo sexual asociado a su sistema reproductivo poligínico donde los machos defienden harenes de hembras en tierra. En cambio, los fócidos están más especializados al medio acuático, presentan menores períodos de lactancia que los otáridos y, en general, tienen un dimorfismo sexual menos marcado (con excepción de *Halichoerus*, *Cystophora* y *Mirounga*). Se realizaron análisis cualitativos de 33 suturas y sincondrosis (Capítulo 3), determinado grado de fusión, análisis de morfometría geométrica en tres dimensiones de 45 *landmarks* craneales y 23 mandibulares (Capítulo 7), y análisis de morfometría clásica en 15 variables craneanas y 15 mandibulares, incluyendo análisis alométricos (Capítulos 5 y 6) y análisis de crecimiento craneano (Capítulo 4). Los resultados obtenidos (intervalos de confianza y fusión de suturas) fueron mapeados en una hipótesis filogenética para detectar patrones heterocrónicos (Capítulos 3 y 5) y obtener la señal filogenética (Capítulo 5).

Al igual que en otras especies de mamíferos, el cráneo de los pinnípedos presentó un crecimiento diferencial en variables asociadas al neurocráneo y el esplanocráneo. El

primero presentó un crecimiento rápido en los estadios ontogenéticos tempranos, indicando la importancia del desarrollo temprano del cerebro y las cápsulas sensoriales. En general, las variables neurocraneanas alcanzaron su tamaño asintótico tempranamente, presentaron fusiones suturales en estadios tempranos y alometrías negativas. Sin embargo, el ancho de la constricción postorbitaria presentó una condición enantiométrica, presentando una disminución del tamaño con la edad. Por otra parte, las variables asociadas al esplanocráneo presentaron un crecimiento más tardío, presentando un crecimiento isométrico a alométrico positivo y una fusión de las suturas en estadios adultos. En general, en todas las especies de pinnípedos analizadas, el modelo más adecuado para describir el crecimiento del cráneo en función de la edad fue el modelo logístico. Los pinnípedos analizados crecieron más rápidamente en los estadios juveniles y subadultos, aunque los machos de *M. leonina* se caracterizaron por un crecimiento continuo. La morfología característica de los juveniles (*i.e.*, cráneo corto y globoso) y de los adultos (*i.e.*, cráneo largo y achatado) indicaría un patrón ontogenético conservado en mamíferos, aunque los pinnípedos presentaron un patrón común caracterizado por el alargamiento del paladar y el ensanchamiento del rostro y los caninos, resaltando la importancia de estas estructuras asociadas a comportamientos o funciones específicas (*e.g.*, dieta, comportamiento agonístico). Además, se detectaron diferencias entre las dos familias de pinnípedos analizadas, las cuales fueron asociadas a factores ecológicos. Los otáridos se caracterizaron por presentar cráneos con cajas craneanas más estrechas y una mayor longitud en las hileras de postcaninos, mientras que los fócidos presentaron la combinación contrapuesta. Sin embargo, *Hydrurga leptonyx* presentó convergencias morfológicas con los otáridos adultos, lo cual podría deberse a sus hábitos depredadores. En comparación con los otáridos, que mostraron cambios básicamente concentrados en la región rostral y palatal, los fócidos manifestaron una transformación ontogenética que afectó a toda la morfología craneana (*e.g.*, rostro, bullas, órbitas), mientras que los otáridos presentaron un mayor número de suturas fusionadas que los fócidos. El bajo grado de fusión así como la importancia de las bullas timpánicas y las órbitas en la ontogenia de los fócidos podrían asociarse a sus hábitos más acuáticos. Finalmente, los otáridos mostraron trayectorias ontogenéticas más extendidas que las especies de fócidos, sugiriendo que el mayor cambio ontogenético observado desde los estadios juveniles hasta los adultos podría deberse a las diferencias interfamiliares en los tiempos de destete. Las diferencias

detectadas entre ambas familias fueron asociadas a factores ecológicos dado que no se detectó una buena asociación entre los datos craneanos y la filogenia. A su vez, el análisis cladístico indicó un alto número de cambios heterocrónicos en las ramas terminales del árbol, probablemente vinculado a la rápida evolución del grupo. El cráneo de *Mirounga leonina* presentó numerosos rasgos juveniles en comparación con el cráneo de las restantes especies de pinnípedos (pedomorfosis), incluyendo la ausencia de fusión de algunas suturas en estadios adultos. Por último, el análisis del dimorfismo sexual en especies altamente dimórficas (*i.e.*, otáridos y *Mirounga leonina*) indicó que los principales cambios ontogenéticos se vincularon a tasas diferenciales de crecimiento entre machos y hembras, apuntando al desarrollo de los caninos y la inserción de los músculos vinculados al movimiento de la cabeza, altamente importantes durante las peleas entre machos durante la época reproductiva. Sin embargo, la existencia de trayectorias ontogenéticas variables a nivel interespecífico podría indicar que el comportamiento poligínico sería un mecanismo para el desarrollo de patrones similares de dimorfismo craneano en los pinnípedos.

ABSTRACT

Pinnipeds are a group of mammals with amphibious habits, belonging to the Order Carnivora. Although their phylogenetic relationships are still controversial, three monophyletic families are recognized: Otariidae (sea lions), Phocidae (seals) and Odobenidae (walruses). In this work I have studied the postnatal ontogeny of the skull ($n = 673$) and the mandible ($n = 287$) of South American and Antarctic pinnipeds (*i.e.*, otariids and phocids), including nine species. Ontogeny includes changes that occur in an individual from the zygote to the adult stage, and its study is relevant in order to understand the relationships between form and function in ecological and evolutionary contexts. The skull is a complex structure with several functions: brain, mastication, and visual, auditory, vocal and respiratory systems. Therefore, the skull provides a platform to explore several hypotheses related to constraints in adaptation and development. The qualitative and quantitative knowledge of ontogeny in the species included in this thesis is a novel and appropriate approach to test various hypotheses linked to the phylogeny, as well as to ecological and behavioral factors. Both families studied herein differ in their life habits. Otariids show a high degree of sexual dimorphism, which is associated with their polygynous breeding system where males defend harems of females in land. Instead, phocids have more specializations to the aquatic environment, are weaned faster than otariids and have a low degree of sexual dimorphism (except *Halichoerus*, *Cystophora* and *Mirounga*). I performed a qualitative analysis of 33 sutures and synchondroses (Chapter 3) to study fusion patterns, a three-dimensional geometric morphometric analysis of 45 cranial landmarks and 23 mandibular landmarks (Chapter 7), and traditional morphometrics analyses in 15 cranial variables and 5 mandibular variables, including allometric (Chapters 5 and 6) and cranial growth approaches (Chapter 4). These results (confidence intervals and fusion of sutures) were mapped on a phylogenetic hypothesis in order to detect heterochronic patterns (Chapters 3 and 5) and obtain the phylogenetic signal (Chapter 5).

As in other mammalian species, the pinniped skull presented a differential growth for the neurocranium and the splanchnocranium. The first showed a rapid growth in the early ontogenetic stages, indicating the importance of the brain and sensory capsules. In

general, variables of the neurocranium reached their asymptotic size early, showed sutural fusions in early stages and showed negative allometry. However, the width of the postorbital constriction showed enantiometry, showing a decrease in size with age. Moreover, the variables associated with splanchnocranium had a late growth, presenting an isometry and positive allometry, and suture fusions in adult stages. In general, the best model to describe the skull growth in all the species was the logistic model. Pinnipeds grew faster during the juvenile and subadult stages, although males of *M. leonina* were characterized by a continued growth. The characteristic morphology of juveniles (*i.e.*, short and globular skull) and adults (*i.e.*, long and flattened skull) indicated a conserved ontogenetic pattern in mammals, although pinnipeds showed a common pattern characterized by palatal lengthening and widening of the rostrum and the canines, highlighting the importance of these structures associated with specific behaviors or functions (*e.g.*, diet, agonistic behavior). Furthermore, the detected differences between the two families of pinnipeds were associated with ecological factors. Otariids skulls were characterized by narrower braincases and greater in length the postcanines tooththrows, while the phocids had the opposite combination. However, *Hydrurga leptonyx* presented morphological convergences with adult otariids, which could be due to their predatory habits. Compared to otariids, which basically showed changes concentrated in the rostral and palatal region, phocids expressed an ontogenetic transformation that affected the whole cranial morphology (*e.g.*, rostrum, bullae, orbits). In comparison to phocids, otariids had a greater number of sutural fusions. The low degree of fusion and the importance of tympanic bullae and orbits in the ontogeny of phocids could be associated with their more aquatic habits. Finally, otariids showed longer ontogenetic trajectories than phocids, suggesting that the greatest change observed ontogenetic stages from juveniles to adults may be due to differences between families at the time of weaning. The differences detected between both families were associated with ecological factors as association between the cranial data and phylogeny was not detected. In turn, the cladistic analysis indicated a high number of heterochronic changes in the terminal branches of the tree, probably linked to the rapid evolution of the group. The skull *Mirounga leonina* presented numerous paedomorphic features compared to the skull of the remaining species of pinnipeds, including the absence of fusion in some sutures in adult stages. Finally, the analysis of sexual dimorphism in highly dimorphic species (*i.e.*, otariids and *Mirounga*

leonina) indicated that the main ontogenetic changes were linked to differential growth rates between males and females, pointing to the development of canines and the insertion of muscles linked to the movement of the head, both highly important during male-male fights during the breeding season. However, the existence of variable ontogenetic trajectories at the interspecific level could indicate that the polygynous behavior would be a mechanism for the development of similar patterns of cranial dimorphism in pinnipeds.

INDICE

| | |
|---|------------------|
| <i>Lista de Tablas</i> | <i>viii</i> |
| <i>Lista de Figuras</i> | <i>ix</i> |
| <i>Lista de Apéndices</i> | <i>xi</i> |
| <i>Resumen</i> | <i>xiii</i> |
| <i>Abstract</i> | <i>xvi</i> |
| | |
| <i>Capítulo 1: Introducción</i> | <i>1</i> |
| <i>Grupo de Estudio: Pinnipedia</i> | <i>2</i> |
| <i>Familia Otariidae</i> | <i>4</i> |
| <i>Familia Phocidae</i> | <i>6</i> |
| <i>Campo de Estudio: Ontogenia craneana</i> | <i>8</i> |
| <i>Definiciones. Ontogenia y Evolución</i> | <i>8</i> |
| <i>Sistema de Estudio: El cráneo</i> | <i>9</i> |
| <i>Cráneo y Ontogenia. Antecedentes</i> | <i>9</i> |
| <i>Ontogenia y Dimorfismo sexual</i> | <i>11</i> |
| <i>Objetivos e Hipótesis de trabajo</i> | <i>13</i> |
| <i>Objetivo General</i> | <i>13</i> |
| <i>Objetivos Particulares</i> | <i>13</i> |
| <i>Hipótesis</i> | <i>14</i> |
| <i>Justificación del tema elegido</i> | <i>15</i> |
| | |
| <i>Capítulo 2: Materiales y métodos</i> | <i>16</i> |
| <i>Material examinado</i> | <i>17</i> |
| <i>Determinación de edades y grupos etarios</i> | <i>18</i> |

| | |
|--|------------|
| <i>Datos relevados</i> | 21 |
| <i>Análisis morfológico cualitativo</i> | 21 |
| <i>Análisis de morfometría lineal</i> | 23 |
| <i>Análisis de morfometría geométrica</i> | 25 |
| | |
| <i>Capítulo 3: Suturas craneanas en pinnípedos</i> | 30 |
| <i>Portada y Resumen</i> | 30 |
| <i>Introducción</i> | 31 |
| <i>Materiales y Métodos</i> | 33 |
| <i>Resultados</i> | 35 |
| <i>Discusión</i> | 48 |
| <i>Apéndices</i> | 59 |
| | |
| <i>Capítulo 4: Crecimiento del cráneo en pinnípedos</i> | 70 |
| <i>Portada y Resumen</i> | 70 |
| <i>Introducción</i> | 71 |
| <i>Materiales y Métodos</i> | 73 |
| <i>Resultados</i> | 76 |
| <i>Discusión</i> | 88 |
| <i>Apéndices</i> | 102 |
| | |
| <i>Capítulo 5: Morfometría clásica y análisis multivariados</i> | 118 |
| <i>Portada y Resumen</i> | 118 |
| <i>Introducción</i> | 119 |
| <i>Materiales y Métodos</i> | 121 |

| | |
|--|------------|
| <i>Resultados</i> | 125 |
| <i>Discusión</i> | 140 |
| <i>Apéndices</i> | 149 |
| Capítulo 6: Ontogenia del dimorfismo sexual por alometría bivariada | 166 |
| <i>Portada y Resumen</i> | 166 |
| <i>Introducción</i> | 167 |
| <i>Materiales y Métodos</i> | 170 |
| <i>Resultados</i> | 172 |
| <i>Discusión</i> | 181 |
| <i>Apéndice</i> | 195 |
| Capítulo 7: Análisis de morfometría geométrica | 196 |
| <i>Portada y Resumen</i> | 196 |
| <i>Introducción</i> | 197 |
| <i>Materiales y Métodos</i> | 199 |
| <i>Resultados</i> | 202 |
| <i>Discusión</i> | 224 |
| <i>Apéndices</i> | 240 |
| Capítulo 8: Conclusiones | 249 |
| Capítulo 9: Bibliografía | 258 |

Lista de Tablas

Capítulo 2: Materiales y métodos

| | |
|---|----|
| <i>Tabla 1: Listado de suturas y sincondrosis</i> | 22 |
| <i>Tabla 2: Listado de medidas lineales</i> | 24 |
| <i>Tabla 3: Listado de landmarks craneales y mandibulares</i> | 27 |

Capítulo 3: Suturas craneanas en pinnípedos

| | |
|--|----|
| <i>Tabla 1: Valores máximos de fusión sutural</i> | 36 |
| <i>Tabla 2: Correlación entre %F y CBL</i> | 37 |
| <i>Tabla 3: Autapomorfías de suturas craneanas</i> | 46 |

Capítulo 4: Crecimiento del cráneo en pinnípedos

| | |
|--|----|
| <i>Tabla 1: Regresión entre CBL, IS y GLG en Phocidae</i> | 76 |
| <i>Tabla 1: Regresión entre CBL, IS y GLG en Otariidae</i> | 76 |
| <i>Tabla 3: Parámetros del crecimiento de MG</i> | 86 |

Capítulo 6: Ontogenia del dimorfismo sexual por alometría bivariada

| | |
|--|-----|
| <i>Tabla 1: Test de pendiente común entre machos de <i>Mirounga leonina</i></i> | 173 |
| <i>Tabla 2: Test de pendiente, ordenada y shift entre machos y hembras de <i>M. leonina</i></i> | 176 |
| <i>Tabla 3: Test de pendiente común entre machos de <i>Otaria flavescens</i></i> | 177 |
| <i>Tabla 4: Test de pendiente, ordenada y shift entre machos y hembras de <i>O. flavescens</i></i> | 179 |
| <i>Tabla 5: Comparación del dimorfismo sexual en <i>M. leonina</i> y <i>O. flavescens</i></i> | 183 |
| <i>Tabla 6: Comparación de biología y dimorfismo en <i>M. leonina</i> y <i>O. flavescens</i></i> | 190 |

Capítulo 7: Análisis de morfometría geométrica

| | |
|--|-----|
| <i>Tabla 1: Predichos vs. logaritmo del tamaño del centroide</i> | 218 |
| <i>Tabla 2: Comparación angular para el cráneo</i> | 218 |
| <i>Tabla 3: Comparación angular para la mandíbula</i> | 223 |
| <i>Tabla 4: Edad de estabilización del tamaño y la forma</i> | 224 |

Lista de Figuras

Capítulo 1: Introducción

| | |
|---|----------|
| <i>Figura 1: Caracteres diagnósticos de pinnípedos.....</i> | <i>2</i> |
| <i>Figura 2: Sinapomorfias craneanas en Pinnipedia.....</i> | <i>3</i> |
| <i>Figura 3: Sinapomorfias craneanas en Otariidae.....</i> | <i>4</i> |

Capítulo 2: Materiales y métodos

| | |
|--|-----------|
| <i>Figura 1: Grupos etarios en serie ontogenética de Otaria flavescens</i> | <i>20</i> |
| <i>Figura 2: Medidas lineales utilizadas en esta tesis.....</i> | <i>24</i> |
| <i>Figura 3: Landmarks utilizados en esta tesis.....</i> | <i>26</i> |

Capítulo 3: Suturas craneanas en pinnípedos

| | |
|---|-----------|
| <i>Figura 1: Grado de fusión sutural.....</i> | <i>33</i> |
| <i>Figura 2: CBL_{max} vs. %F_{max}</i> | <i>37</i> |
| <i>Figura 3: Especies con fusión total en Otariidae y Phocidae.....</i> | <i>38</i> |
| <i>Figura 4: Suturas fusionadas por especie, en no adultos y adultos.....</i> | <i>39</i> |
| <i>Figura 5: Suturas fusionadas para cada grupo etario en fócidos</i> | <i>40</i> |
| <i>Figura 6: Suturas fusionadas para cada grupo etario en otáridos</i> | <i>44</i> |

Capítulo 4: Crecimiento del cráneo en pinnípedos

| | |
|--|-----------|
| <i>Figura 1: Crecimiento de CBL en Hydrurga leptonyx.....</i> | <i>77</i> |
| <i>Figura 2: Crecimiento de CBL en Lobodon carcinophaga.....</i> | <i>78</i> |
| <i>Figura 3: Crecimiento de CBL en Leptonychotes weddellii.....</i> | <i>80</i> |
| <i>Figura 4: Crecimiento de CBL en Mirounga leonina.....</i> | <i>81</i> |
| <i>Figura 5: Crecimiento de CBL en Arctocephalus gazella.....</i> | <i>82</i> |
| <i>Figura 6: Crecimiento de CBL en Arctocephalus australis.....</i> | <i>83</i> |
| <i>Figura 7: Crecimiento de CBL en Arctocephalus tropicalis.....</i> | <i>84</i> |
| <i>Figura 8: Crecimiento de CBL en Otaria flavescens.....</i> | <i>85</i> |

| | |
|---|----|
| <i>Figura 9: Crecimiento de variables craneanas en hembras de O. flavescens</i> | 87 |
|---|----|

Capítulo 5: Morfometría lineal y análisis multivariados

| | |
|--|-----|
| <i>Figura 1: Análisis de componentes principales en Pinnipedia</i> | 126 |
| <i>Figura 2: Análisis de componentes principales en Otariidae</i> | 129 |
| <i>Figura 3: Análisis de componentes principales en Phocidae</i> | 129 |
| <i>Figura 4: Análisis de componentes principales en Arctocephalus australis</i> | 131 |
| <i>Figura 5: Análisis de componentes principales en Arctocephalus gazella</i> | 131 |
| <i>Figura 6: Análisis de componentes principales en Arctocephalus tropicalis</i> | 133 |
| <i>Figura 7: Análisis de componentes principales en Otaria flavescens</i> | 133 |
| <i>Figura 8: Análisis de componentes principales en Mirounga leonina</i> | 134 |
| <i>Figura 9: Sinapomorfias de tendencias alométricas en Pinnipedia</i> | 139 |

Capítulo 6: Ontogenia del dimorfismo sexual por alometría bivariada

| | |
|--|-----|
| <i>Figura 1: Hipótesis en la ontogenia del dimorfismo sexual</i> | 169 |
| <i>Figura 2: Regresiones bivariadas en Mirounga leonina</i> | 175 |
| <i>Figura 3: Regresiones bivariadas en Otaria flavescens</i> | 179 |

Capítulo 7: Análisis de morfometría geométrica

| | |
|---|-----|
| <i>Figura 1: Análisis de componentes principales para el cráneo de pinnípedos (PC 1-2)</i> | 203 |
| <i>Figura 2: Análisis de componentes principales para el cráneo de pinnípedos (PC 1-3)</i> | 204 |
| <i>Figura 3: Análisis de componentes principales para la mandíbula de pinnípedos (PC 1-2)</i> | 206 |
| <i>Figura 4: Análisis de componentes principales para la mandíbula de pinnípedos (PC 1-3)</i> | 208 |
| <i>Figura 5: Análisis de componentes principales para el cráneo de otáridos (PC 1-2)</i> | 209 |
| <i>Figura 6: Análisis de componentes principales para la mandíbula de otáridos (PC 1-2)</i> | 210 |
| <i>Figura 7: Análisis de componentes principales para la mandíbula de otáridos (PC 1-3)</i> | 211 |
| <i>Figura 8: Análisis de componentes principales para el cráneo de fócidos (PC 1-2)</i> | 213 |
| <i>Figura 9: Análisis de componentes principales para el cráneo de fócidos (PC 1-3)</i> | 214 |

| | |
|---|------------|
| <i>Figura 10: Análisis de componentes principales para la mandíbula de fócidos (PC 1-2)</i> | <i>216</i> |
| <i>Figura 11: Análisis de componentes principales para la mandíbula de fócidos (PC 1-3)</i> | <i>217</i> |
| <i>Figura 12: Alometría para el cráneo de fócidos.....</i> | <i>219</i> |
| <i>Figura 13: Alometría para el cráneo de otáridos.....</i> | <i>220</i> |
| <i>Figura 14: Alometría para la mandíbula de fócidos.....</i> | <i>221</i> |
| <i>Figura 15: Alometría para la mandíbula de otáridos.....</i> | <i>222</i> |

Lista de Apéndices

Capítulo 3: Suturas craneanas en pinnípedos

| | |
|--|-----------|
| <i>Apéndice I: Listado de especímenes analizados.....</i> | <i>59</i> |
| <i>Apéndice II, Tablas 1-8: Orden de fusión sutural por especie.....</i> | <i>60</i> |
| <i>Apéndice III: Figuras de optimizaciones para cada sutura.....</i> | <i>65</i> |

Capítulo 4: Crecimiento del cráneo en pinnípedos

| | |
|--|------------|
| <i>Apéndice I: Listado de ejemplares.....</i> | <i>102</i> |
| <i>Apéndice II, Tablas 1-8: Modelos de crecimiento para CBL.....</i> | <i>103</i> |
| <i>Apéndice III, Tablas: Modelos de crecimiento para MG.....</i> | <i>106</i> |
| <i>Apéndice IV, Tablas 1-8: Modelos de crecimiento para ZW, RH, POC, BW.....</i> | <i>109</i> |
| <i>Apéndice IV, Figuras 1-8: Crecimiento de MG, ZW, RH, POC y BW.....</i> | <i>124</i> |
| <i>Apéndice V, Tabla 1: Comparación de modelos lineal y sigmoideal.....</i> | <i>117</i> |

Capítulo 5: Morfometría clásica y análisis multivariados

| | |
|---|------------|
| <i>Apéndice I: Listado de ejemplares utilizados.....</i> | <i>149</i> |
| <i>Apéndice II, Tablas 1-3: Análisis de componentes principales</i> | <i>150</i> |
| <i>Apéndice III, Tablas 1-8: Análisis de alometría multivariada</i> | <i>152</i> |
| <i>Apéndice IV: Optimización de intervalos de confianza para cada carácter.....</i> | <i>159</i> |

Capítulo 6: Ontogenia del dimorfismo sexual por alometría bivariada

| | |
|--|------------|
| <i>Apéndice I: Listado de ejemplares analizados.....</i> | <i>195</i> |
|--|------------|

Capítulo 7: Análisis de morfometría geométrica

Apéndice I: Listado de ejemplares analizados 240

Apéndice II: Crecimiento del tamaño y la forma del cráneo241

1

INTRODUCCIÓN: ANTECEDENTES Y MOTIVACIÓN

“La felicidad humana generalmente no se logra con grandes golpes de suerte, que pueden ocurrir pocas veces, sino con pequeñas cosas que ocurren todos los días”. (Benjamin Franklin).

Contenidos

| | | |
|----|--|---------|
| 1. | Grupo de estudio: Pinnipedia | Pág. 2 |
| 2. | Campo de estudio: ontogenia craneana | Pág. 8 |
| 3. | Objetivos e hipótesis de trabajo | Pág. 13 |
| 4. | Justificación del tema elegido | Pág. 15 |



1. Grupo de estudio: Pinnipedia. Generalidades y definición del grupo de estudio

Los pinnípedos (del latín “pies en forma de aleta”) son un grupo diverso de mamíferos acuáticos pertenecientes al orden Carnívora (Riedman 1990). Sus hábitos de vida anfibios, que alternan entre la tierra (muda y reproducción) y el mar (alimentación y desplazamientos), los distinguen del resto de los mamíferos (Bartholomew 1970; Stirling 1975). Algunas especializaciones a su modo de vida incluyen un cuerpo fusiforme, la



reducción de la pinna del oído externo, los miembros en forma de aleta, una pequeña cola, y la retracción de los órganos genitales y las glándulas mamarias por debajo de la piel (Fig. 1). En comparación con la mayoría de los mamíferos terrestres, en general los pinnípedos presentan grandes tamaños corporales, vinculados a la preservación de su temperatura corporal. Sin embargo, presentan gran diversidad de tamaños variando desde un metro de largo y 45 kg en el pinnípedo más pequeño, *Pusa sibirica* (foca de Baikal), hasta cinco metros de largo y más de 3000 kg en el pinnípedo más grande, *Mirounga leonina* (elefante marino del sur) (Bonner 1990). De acuerdo a estudios recientes, los pinnípedos se habrían originado hace 23-26 millones de años (m.a.) en el Pacífico Norte aunque la mayor de diversidad de especies proviene de una radiación más reciente, registrada a partir del Pleistoceno (*i.e.*, 2.5 m.a.; Arnason *et al.* 2006; Higdon *et al.* 2007). En la actualidad, las 33 especies de pinnípedos vivientes son clasificadas en tres familias monofiléticas (*e.g.* Rice 1998; Berta 2009c): Otariidae (lobos marinos, 14 especies), Phocidae (focas, 18 especies) y Odobenidae (morsas, 1 especie). Sin embargo, la evolución de este grupo es motivo de controversias desde sus inicios (*e.g.* Berta & Wyss 1994; Rybczynski 2009). Tradicionalmente, era

Fig. 1. Caracteres diagnósticos en pinnípedos. Se ilustran ejemplares de *Mirounga leonina* en Chubut, Argentina.



aceptada la idea de Flower (1869), quien estableció la teoría del origen bifilético de los pinnípedos. Según la misma, otáridos y odobénidos habrían derivado de un linaje de carnívoros afín a los úrsidos (osos), mientras que los fócidos habrían derivado de los mustélidos (nutrias, zorrinos, hurones, etc.). Esta idea predominó décadas atrás, basada en caracteres basicraneanos y biogeográficos. Actualmente, existen fuertes evidencias morfológicas y moleculares que apoyan la hipótesis de un origen monofilético para los pinnípedos (*e.g.* Wynen *et al.* 2001; Arnason *et al.* 2006; Davis *et al.* 2004; Higdon *et al.* 2007), siendo los musteloideos el grupo hermano del clado (*e.g.* Flynn *et al.* 2005; Fulton & Strobeck 2006; Sato *et al.* 2006). Entre las sinapomorfías que definen a este grupo de mamíferos marinos (**Fig. 2**) se encuentran varios caracteres vinculados al cráneo. El cráneo de los pinnípedos se caracteriza por la presencia de un foramen infraorbital extremadamente desarrollado, la contribución del hueso maxilar a la formación del margen anterior de la órbita, la ausencia del hueso lacrimal o la fusión temprana del mismo al proceso pre-orbital del maxilar (*i.e.*, sin contacto con el yugal), ausencia de una fosa para el músculo tensor del tímpano, y caracteres de morfología dentaria como la ausencia de un cíngulo lingual en el tercer incisivo superior, y ausencia del trigónido en el primer y segundo molar inferior (Berta & Sumich 1999; Berta & Wyss 1994). Sin embargo, las filogenias más recientes mostraron bajos grados de soporte para muchas de las ramas terminales haciendo que las relaciones entre muchas de las especies aún sean difíciles de resolver (Dasmahapatra *et al.* 2009).



Fig. 2. Sinapomorfías presentes en el cráneo de Pinnípedos, ilustrado en ejemplar adulto de *Hydrurga leptonyx*. 1) Contribución del maxilar a la órbita; 2) foramen infraorbital grande; 3) lacrimal ausente.



1.1. Familia Otariidae Gray 1825

La Familia Otariidae (Gr. *Otaros*=oreja pequeña) incluye pinnípedos caracterizados por la presencia de un oído externo visible (pinna), razón por la cual vulgarmente se los denomina “focas con orejas”. Al igual que las morsas, también pueden dirigir sus aletas posteriores hacia adelante para utilizarlas durante el desplazamiento terrestre. Generalmente, son de menor tamaño que los fócidos y son buceadores de aguas poco profundas en las que se sumergen en busca de peces, su principal fuente de alimento (Berta *et al.* 2006). Esta familia monofilética puede ser caracterizada por la presencia de varios rasgos osteológicos, a saber (**Fig. 3**): presencia de huesos frontales extendidos anteriormente entre los nasales (dando forma de “W” a la sutura naso-frontal), y gran desarrollo del proceso supraorbital del hueso frontal, especialmente en machos adultos (*e.g.* Berta y Wyss 1994). Además, los cráneos de los otáridos se diferencian del resto de los pinnípedos por presentar crestas sagitales desarrolladas, particularmente en machos adultos. Su fórmula dentaria es I 3/2, C 1/1, P 4/4, M 0-3/1-2. Los dos primeros incisivos tienen un característico surco transversal, mientras que el I3 es caniniforme. Los caninos son grandes, cónicos y curvados (Nowak 1999). Generalmente, los otáridos presentan postcaninos relativamente homodontes y cónicos (Repenning 1977).

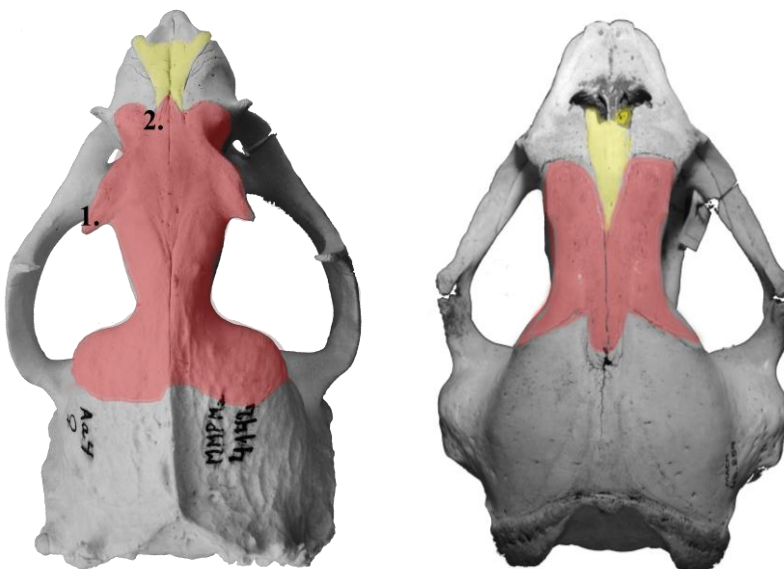


Fig. 3. Sinapomorfias en Otariidae, mostrando vista dorsal en cráneos de otárido (izquierda) y fócido (derecha). 1) Extensión de frontales entre los nasales; 2) Procesos supraorbitales desarrollados.



Según Sivertsen (1954), desde el punto de vista sistemático, la familia Otariidae es una de las familias más complejas de carnívoros. Esta complejidad está relacionada a eventos de radiaciones recientes, las cuales están vinculadas, además, a hibridaciones entre especies simpátricas (Berta 2009b,c). Actualmente, esta familia comprende siete géneros frecuentemente divididos en dos subfamilias: Arctocephalinae o lobos marinos peleteros (*Callorhinus* y *Arctocephalus*) y Otariinae o leones marinos (*Eumetopias*, *Neophoca*, *Otaria*, *Phocartos* y *Zalophus*) (Mitchell 1968; Tedford 1976; Repenning & Tedford 1977; Riedman 1990; Reynolds *et al.* 1999). Sin embargo, la condición monofilética de estas subfamilias es fuertemente cuestionada por varios autores, basados en datos morfológicos (*e.g.* Berta & Wiss 1994; Bininda-Emonds *et al.* 1999; Brunner *et al.* 2004) y moleculares (*e.g.* Miyazaki *et al.* 1994; Wynen *et al.* 2001; Yonezawa *et al.* 2009; Berta & Churchill 2012), dada la existencia de pocas sinapomorfías que efectivamente definan cada grupo. Si bien las relaciones entre las especies de otáridos aún no están resueltas (incluida la posible parafilia del género *Arctocephalus*; *e.g.* Berta & Churchill 2012), las clasificaciones más recientes consistentemente indican a *Callorhinus* como el otárido viviente de más temprana divergencia.

Los otáridos habrían surgido en el Pacífico Norte hace 11-12 m.a. y, subsecuentemente, se habrían irradiado hacia el Hemisferio Sur. Actualmente, las especies de otáridos más abundantes en el Atlántico sur son *Otaria flavescens* (Shaw 1800) (*syn.* *O. byronia*; ver nota al pie), el león marino sudamericano, y *Arctocephalus australis* Zimmerman 1783, el lobo marino de dos pelos sudamericano. Otras dos especies de otáridos, *A. tropicalis* Gray 1872, el lobo marino subantártico, y *A. gazella* Peters 1875, el lobo marino antártico, suelen ocurrir en estas aguas aunque se distribuyen, como lo indica su nombre, principalmente en la región subantártica y antártica (Deméré *et al.* 2003).

Nota: El nombre científico del lobo marino de un pelo ha suscitado controversia por muchas décadas, aunque *Otaria flavescens* (Shaw 1800) es el nombre válido según el Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (CINZ, Art.23; *e.g.* Rodríguez & Bastida 1993; Rice 1998). Sin embargo, su validez es cuestionada por gran parte de la comunidad científica internacional, incluyendo al Comité de Taxonomía de Mamíferos Marinos (The Society for Marine Mammalogy). Los fundamentos están basados en la pérdida del holotipo de *O. flavescens*, cuya descripción es de dudosa asignación a un ejemplar adulto de esta especie. Por esta razón, en muchos trabajos el sinónimo posterior *O. byronia* (de Blainville 1820) es utilizado (*e.g.* Brunner *et al.* 2004; Sanfelice 2004; Berta *et al.* 2006; Tarnawski *et al.* 2014). Actualmente ambos sinónimos se encuentran en uso. En esta Tesis Doctoral utilizo el nombre válido a la fecha, *Otaria flavescens*, por ser además el nombre científico más utilizado por los grupos de investigación de la Argentina.



Los otáridos son altamente sociales. Durante la época reproductiva forman densas colonias, las cuales están constituidas por harenes de un macho y varias hembras (sistema poligínico). En todas las especies, los machos defienden los sitios reproductivos en tierra, los cuales son posteriormente utilizados por las hembras para dar a luz y criar a su única cría (Riedman 1990). Este particular comportamiento social, ha producido una de las características más llamativas de los otáridos, su marcado dimorfismo sexual en el tamaño y la forma. Generalmente, los machos adultos son entre dos y cinco veces más grandes que las hembras. Las crías de otáridos son precociales (Gentry 2009) y, a diferencia de los fócidos, la lactancia es interrumpida durante los viajes de alimentación al mar que realizan las hembras. Por esta razón, las tasas de crecimiento de las crías de otáridos son más lentas que en los fócidos y, por lo tanto, en éstos el destete se produce más tardíamente (entre 4-30 meses; Mann 2009).

1.2. Familia Phocidae Gray 1821

La Familia Phocidae (Gr. *Fhoke*=foca) incluye un diverso grupo de pinnípedos altamente adaptados a la vida acuática. Son vulgarmente conocidos como “focas verdaderas” o “focas sin orejas” debido a la falta de una pinna visible en el oído externo, una característica anatómica que las distingue fácilmente de los otáridos y odobénidos (Berta 2009b). Las extremidades posteriores de las focas están dirigidas hacia atrás y no son funcionales durante la locomoción terrestre. En general, las focas son animales de mayor tamaño que los otáridos y son excelentes buceadores que se alimentan de peces y calamares a profundidades en ocasiones mayores a los 1000 metros (Berta 2009b). El cráneo también es una estructura diagnóstica del grupo, ya que la monofilia de esta Familia está basada en el engrosamiento de huesos de la región mastoidea (paquiostosis), la forma extremadamente inflada del hueso entotimpánico de la bulla y la ausencia de procesos supraorbitales en el hueso frontal (Wyss 1988; Berta 2009c). Los fócidos también se caracterizan por la ausencia del canal alisfenoideo. Su fórmula dentaria es I 2-3/1-2, C 1/1, P 4/4, M 0-2/0-2 (Nowak 1999; Demere & Berta 2002). En la mayoría de los fócidos, los



postcaninos poseen coronas de morfología compleja y usualmente presentan, al menos, tres cúspides (Nowak 1999).

Los fócidos habrían surgido en el Atlántico Norte hace 15 m.a. (Reppening *et al.* 1979; Fulton & Strobeck 2010). Actualmente, la Familia Phocidae comprende 19 especies ubicadas en las subfamilias Phocinae y Monachinae, clasificación basada en datos anatómicos (*e.g.* Berta & Wyss 1994; Bininda-Emonds & Russell 1996) y moleculares (*e.g.* Davis *et al.* 2004; Árnason *et al.* 2006; Higdon *et al.* 2007; Dasmahapatra *et al.* 2009; Fulton & Strobeck 2009). El primer clado agrupa a siete géneros de focas pertenecientes al hemisferio norte, mientras que el segundo clado incluye a las focas antárticas (*Leptonychotes*, *Ommatophoca*, *Lobodon* e *Hydrurga*), los elefantes marinos (*Mirounga*) y las focas monje (*Monachus*). Las filogenias actuales sitúan al género *Monachus* como un taxón basal dentro de Monachinae y al género *Mirounga* como el grupo hermano de las focas antárticas (tribus Mirounguini y Lobodontini, respectivamente). En América del Sur y Antártida se distribuyen cinco especies: el elefante marino del sur *Mirounga leonina* (Linnaeus 1758), la foca de Weddell *Leptonychotes weddellii* (Lesson 1826), la foca de Ross *Ommatophoca rossii* (Gray 1844), la foca leopardo *Hydrurga leptonyx* (de Blainville 1820), y la foca cangrejera *Lobodon carcinophaga* (Hombron & Jacquinot 1842).

A diferencia de los otáridos, la mayoría de los fócidos muestran sistemas de reproducción poliginándricos o “promiscuos” (*i.e.*, cada individuo de un sexo copula con varios individuos del otro sexo durante la temporada reproductiva), con bajos niveles de poliginia, presentando preferencia por sitios reproductivos en el agua y el hielo, y un relativamente bajo dimorfismo sexual (Bartholomew 1970; Cassini 1999; Lindenfors *et al.* 2002; Perrin *et al.* 2008). Algunas especies presentan un dimorfismo sexual invertido, en el que las hembras son de tamaño levemente mayor a los machos (*e.g.* Perrin *et al.* 2008). Sin embargo, los géneros *Halichoerus*, *Cystophora* y *Mirounga* se asemejan más a los otáridos por su comportamiento reproductivo (*i.e.*, formación de harenes o colonias) y un marcado dimorfismo sexual (Cassini 1999; Nyakatura & Bininda-Emonds 2012). Los períodos de lactancia de los fócidos son cortos y, generalmente, son menores a los tres meses (Perrin *et*



al. 2008). Durante este período, las hembras no se alimentan (excepto *Pagophilus groenlandicus*, *Phoca vitulina*, *Pusa hispida* y *Leptonychotes weddellii*) y transfieren gran cantidad de energía a su crías, las cuales crecen a gran velocidad (Carlini 2010).

2. Campo de estudio: Ontogenia craneana

2.1. Definiciones. Ontogenia y evolución.

Uno de los desafíos de la biología es entender las fuentes de variación que subyacen a la evolución de los fenotipos novedosos y complejos (Pigliucci 2008). Si bien muchos caracteres morfológicos pueden ser utilizados para estudiar dos o más taxa, poco es sabido sobre los mecanismos responsables de dichas diferencias (Klingenberg 2010). Estos mecanismos pueden ser descubiertos mediante el estudio de la ontogenia de los organismos. La ontogenia comprende las modificaciones que ocurren en un individuo desde el cigoto hasta el estadio adulto, e incluye los procesos de crecimiento (aumento de tamaño), desarrollo (diferenciación) y madurez (envejecimiento biológico) (Godfrey & Sutherland 1995, 1996; Gould 1977). Se denomina trayectoria ontogenética (Alberch *et al.* 1979; Atchley 1987) a la vía a lo largo de la cual se producen los cambios secuenciales en la forma de un organismo a través de un espacio multidimensional (“espacio ontogenético”) (Magwene 2001). Su estudio es importante para entender las relaciones entre forma y función en contextos ecológicos, de desarrollo y evolutivos (Cardini & Thorington 2006; Segura & Prevosti 2012). Desde un punto evolutivo, las trayectorias ontogenéticas pueden ser modificadas por procesos heterocrónicos (Rice 1997; Kovac 2002). Estos procesos involucran cambios en las tasas o tiempos de desarrollo de un carácter (Klingenberg 1998) y, por lo tanto, pueden crear novedades morfológicas durante la evolución que conllevan a diferencias en el crecimiento entre las especies ancestrales y descendientes (Corse *et al.* 2012). Por otra parte, las trayectorias ontogenéticas también pueden ser descritas de acuerdo al concepto de alometría, es decir, de acuerdo a los patrones de covariación entre caracteres morfológicos (Huxley & Tessier 1936; Klingenberg 1998). A diferencia de la heterocronía, el aspecto temporal no es considerado explícitamente en la alometría.



Cuando los organismos aumentan de tamaño, ya sea a través de su ontogenia o filogenia, tienden a cambiar su forma (*e.g.* Slater & Van Valkenburgh 2009). Estas diferencias alométricas, particularmente aquellas entre especies estrechamente emparentadas, usualmente se vinculan directamente a demandas funcionales vinculadas al mejoramiento de la aptitud física (Arnold 1983; Wainwright 1994; Slater & Van Valkenburgh 2009). Por lo tanto, la diferenciación alométrica entre caracteres también conduce a la evolución morfológica (Frankino *et al.* 2005). A pesar de esto, la mayoría de los estudios en alometría han considerado únicamente las morfologías adultas (Huxley 1932; Reeve & Huxley 1945; Jolicoeur 1963; Wilson & Sánchez-Villagra 2009), las cuales representan solo el punto final del desarrollo. De acuerdo con la biología del desarrollo evolutivo, las ontogenias promueven la diversidad morfológica adulta. Por tanto, la alometría ontogenética hace posible un gran abanico de comparaciones entre clados para evaluar el rol que juega el desarrollo al modelar la ocupación del morfoespacio y la estructura adulta. En un contexto comparativo, esta exploración permite testear múltiples hipótesis filogenéticas, ecológicas y funcionales, ofreciendo numerosas respuestas a la interpretación de patrones en la evolución morfológica. La integración de datos morfológicos para crear morfoespacios de desarrollo tiene la potencialidad de generar resultados comparables con los ya existentes sobre la forma adulta, los que en el presente dominan la literatura (*e.g.* Wilson 2010).

2.2. Sistema de estudio: el cráneo

2.2.1. Cráneo y Ontogenia. Antecedentes

El cráneo es una estructura compleja que aloja al encéfalo y a los órganos de los sentidos, a la vez que provee el anclaje a los músculos relacionados con la captura y el procesamiento del alimento (Moore 1981; Emerson & Bramble 1993). El cráneo de los mamíferos está compuesto por regiones denominadas componentes funcionales (Leach 1961; Perrin 1975). Estos componentes pueden ser divididos de acuerdo a varias funciones primarias: caja craneana, aparato masticatorio, aparato visual, aparato auditivo, y aparato respiratorio y vocalizador (Moss & Salentijn 1969; Perrin 1975; Brunner 1998). Por lo tanto, el cráneo provee una plataforma para explorar diversas hipótesis relacionadas con la



adaptación y restricciones del desarrollo (Hanken & Hall 1993). Además, el cráneo tiene un valor singular entre los vertebrados por ser considerado un buen indicador de las relaciones de parentesco, dado a su estructura e integración (Zeller 1986), ya que presenta la oportunidad de comparar numerosos caracteres homólogos y cuantificables. El cráneo de los pinnípedos es similar al de los mamíferos terrestres y se caracteriza por la presencia de grandes órbitas, un relativamente pequeño rostro, una constricción interorbital acentuada, y presencia de grandes vacuidades orbitales (pared de la órbita sin osificación) (Berta, Sumich & Kovacs 2006). Esta estructura ha despertado el interés de muchos investigadores. Los estudios ontogenéticos dentro del orden Carnivora abarcan trabajos en cánidos (e.g. Prestrud & Nilssen 1995; Nakanishi *et al.* 2009; Segura & Prevosti 2012; Segura 2013), félidos (e.g. Gay & Best 1996; García-Perea 1996; Laundré *et al.* 2000; Shaw *et al.* 2007; Giannini *et al.* 2010), hiénidos (e.g. Binder & Van Valkenburgh 2000; Van Horn *et al.* 2003; Tanner *et al.* 2010), mustélidos (e.g. Hattori *et al.* 2003; Cruz de Oliveira *et al.* 2007; Suzuki *et al.* 2011; Santymire *et al.* 2012), prociónidos (e.g. Fiero & Verts 1986) y úrsidos (e.g. Ohdachi *et al.* 1992; Bechshøft *et al.* 2008).

Por otra parte, dentro del grupo de estudio, los trabajos ontogenéticos en pinnípedos son, a la fecha, más abundantes en otáridos que en las restantes familias. Hamilton (1934) presentó una importante contribución con descripciones craneanas y extensos datos craneométricos de las diferentes fases del desarrollo en *Otaria flavescens*, incluyendo ambos sexos, la cual fue de gran utilidad para futuros trabajos en otáridos. Sivertsen (1954) presentó una amplia revisión craneométrica de todas las especies de otáridos, cuya contribución más importante fue la creación de un método de estimación de edades por medio de la cuantificación de fusiones suturales (*i.e.*, índice sutural). Trabajos posteriores, como el de Rosas *et al.* (1993), encontraron una alta correlación entre este índice y las edades estimadas a partir del recuento de bandas de dentina en *O. flavescens*. Existen varios estudios de crecimiento craneano en pinnípedos (e.g. *Arctocephalus australis*: Molina-Schiller & Pinedo 2004; *A. pusillus*: Stewardson *et al.* 2001, 2008, Brunner 1998; *Callorhinus ursinus*: Scheffer & Wilke 1953; *Cystophora cristata*: Wlig 1985; *Eumetopias jubata*: Fiscus 1961; *Hydrurga leptonyx*: Hamilton 1939; *O. flavescens*: Rosas *et al.* 1993, Tarnawski *et al.* 2014;



Zalophus californianus: Orr *et al.* 1970). Por otra parte, algunos trabajos han considerado caracteres cualitativos. Algunos de éstos han contribuido a la diferenciación anatómica entre ejemplares no adultos y adultos (e.g. *A. gazella*: Drehmer & Oliveira; *Hydrurga leptonyx*: Hamilton 1940; *Odobenus rosmarus*: Kastelein & Gerrits 1990; *Ommatophoca rossii*: King 1969), otros han determinado variaciones ontogenéticas en la dentición (e.g. *Hydrurga leptonyx*: Hocking *et al.* 2013; *Lobodon carcinophaga*: Laws *et al.* 2002; *Mirounga*: Briggs & Morejohn 1976), o han establecido patrones de fusión sutural a lo largo de series ontogenéticas (e.g. Brunner *et al.* 2004 para 9 suturas de otáridos; Stewardson *et al.* 2001 para 11 suturas de *A. pussillus*; Hamilton 1939 para 6 suturas de *Hydrurga leptonyx*). Estudios más recientes de morfometría geométrica, como el de Jones & Goswami (2010) y Jones *et al.* (2013), han vinculado datos morfométricos con variables ecológicas como la dieta, el tiempo de gestación y el dimorfismo sexual.

2.2.2. Ontogenia y Dimorfismo sexual

Generalmente, en mamíferos los neonatos de ambos sexos son muy similares en tamaño y en forma. Por lo tanto, cualquier expresión del dimorfismo sexual (DS) adulto es un producto necesario de las diferencias intraespecíficas en los patrones de crecimiento entre hembras y machos (Berdnikovs 2005). Este hecho es ignorado en la mayoría de los estudios de DS. Mientras que la evolución de las bases genéticas del dimorfismo es lenta, existe una rápida evolución de los patrones de crecimiento de hembras y machos (Maunz and German 1996; Badyaev *et al.* 2001; Badyaev 2002). Por esta razón, la ontogenia tiene un papel relevante en los modelos de DS. A su vez, el estudio del crecimiento alométrico puede vislumbrar alteraciones en las proporciones del cuerpo, las que pueden ser interpretadas como ajustes morfológicos que maximicen la eficiencia ecológica y fisiológica. Además, estas alteraciones pueden modificar el tamaño alcanzado durante la ontogenia y filogenia (Gould 1966; Wyss 1994). Varios autores notaron la importancia de detectar las bases ontogenéticas de las diferencias sexuales en la morfología adulta para comprender cómo los patrones del DS se relacionan con factores sociales, ecológicos y nutricionales. En este sentido, Jarman (1983) notó que patrones similares de DS adulto



pueden alcanzarse por diversas vías ontogenéticas y que éstas pueden reflejar diferencias fundamentales en la estructura social o en los factores ecológicos. En su mayoría, esta variedad de vías ontogenéticas son producidas por diferencias en las tasas de crecimiento y en la duración del mismo (McNamara 1995). Por otra parte, en un contexto filogenético, los estudios ontogenéticos permiten investigar los caminos evolutivos de un organismo y las maneras en las que las trayectorias se modifican durante la evolución del grupo (Fiorello & German 1997). Además, estos estudios también permiten conocer la influencia de la filogenia (*i.e.* señal filogenética) en los patrones de crecimiento del cráneo en su conjunto, o de módulos previamente definidos (*e.g.* Zelditch 2004).

Entre los pinnípedos algunas de sus especies se encuentran entre los ejemplos más extremos y característicos de DS que existen entre los mamíferos (Walker 1964). Por lo tanto, se consideran modelos ideales para el estudio de los mecanismos de selección sexual (Cappozzo *et al.* 1995; 2001; Linderfors *et al.* 2002). Por ejemplo, león marino de América del Sur, *Otaria flavescens*, es la especie más dimórfica entre los otáridos. Otras especies de otáridos constituyen casos intermedios de dimorfismo (*e.g.* Brunner *et al.* 2004; Drehmer & Ferigolo 1997; Sanfelice & Freitas 2008). Por otra parte, si bien la mayoría de los fócidos no exhiben diferencias significativas entre la morfología craneana de hembras y machos (Cullen 2014), el elefante marino del sur, *Mirounga leonina*, es la especie con mayor DS en la Clase Mammalia (Fairbairn *et al.* 2007). En mamíferos sometidos a un tipo especial de comportamiento reproductivo, como la poliginia, las presiones de selección pueden favorecer el desarrollo de caracteres que aumenten la capacidad física de los machos y acentúen las diferencias entre sexos (Young 1959). Por ejemplo, en las especies de otáridos estudiadas es notorio el tamaño de las estructuras asociadas con los músculos mandibulares y cervicales de los machos (*e.g.* Brunner 1998; 2004). Las fuertes diferencias ecológicas evidenciadas en los pinnípedos proveen un marco adecuado para examinar las relaciones y ajustes entre la morfología, ecología y ontogenia (Jones & Goswami 2010).



3. Objetivos e Hipótesis de trabajo

3.1. Objetivo General

Identificar, cuantificar y analizar los patrones de crecimiento craneano y dimorfismo sexual en pinnípedos sudamericanos y antárticos a través de caracteres anatómicos y morfométricos. Con estos conocimientos, se proyecta desarrollar un estudio comparado de la ontogenia, incluida la referida al dimorfismo sexual, en las especies estudiadas y enmarcar los conocimientos en un contexto filogenético, ecológico y de comportamiento.

3.2. Objetivos Particulares

- ✓ Analizar cuantitativamente la variación en los caracteres craneanos en series ontogenéticas de pinnípedos sudamericanos y antárticos;
- ✓ Determinar los principales cambios cualitativos en las estructuras craneanas asociados a la ontogenia y dimorfismo sexual (*i.e.*, suturas, procesos, crestas), e identificar la correlación funcional del conjunto;
- ✓ Comparar los patrones ontogenéticos obtenidos para las Familias Otariidae y Phocidae, detectar variaciones interespecíficas y correlacionarlas con variaciones en sus ciclos de vida (*e.g.* lactancia, dieta, buceo, defensa de territorios, etc.);
- ✓ Correlacionar la edad absoluta (obtenida a partir del conteo de bandas de crecimiento en dientes) con caracteres craneanos cualitativos (*e.g.* grado de fusión de suturas, erupción y desgaste dentario, desarrollo de crestas) así como cuantitativos (tamaño del cráneo);
- ✓ Identificar y definir diferentes procesos de escalado ontogenético intraespecíficos referidos al dimorfismo sexual (extensiones, pendientes compartidas, transposición lateral), en especies donde este fenómeno es altamente marcado; y



- ✓ Analizar los patrones ontogenéticos obtenidos en un contexto evolutivo mediante la optimización de coeficientes alométricos o detección de señales filogenéticas, de la forma craneana en las más recientes hipótesis de filogenia para el grupo (e.g. Berta 2009a; Higdon *et al.* 2007). Identificar y definir procesos heterocrónicos en un contexto interespecífico, en el marco del ajuste de los procesos ontogenéticos detectados con las topologías filogenéticas conocidas.

3.3. Hipótesis

- **H1.** El medio acuático impone presiones o restricciones semejantes en la evolución de la forma craneana en otáridos y fócidos. **Predicción:** Los patrones ontogenéticos y tendencias alométricas serán similares en ambos grupos (i.e. otáridos y fócidos).
- **H2.** La ontogenia está relacionada a la historia filogenética. **Predicción:** Los patrones ontogenéticos del cráneo y la mandíbula serán semejantes en especies filogenéticamente cercanas, por lo tanto los otáridos y los fócidos mostrarán patrones ontogenéticos diferentes.
- **H2.** La ontogenia está influenciada por factores sociales (e.g., dimorfismo sexual) y ecológicos (e.g., ciclo de vida, dieta). **Predicción:** a) Los patrones ontogenéticos y las modificaciones morfológicas detectadas serán compartidos en especies altamente dimórficas, por lo que la evolución del tamaño y la forma se darán por cambios evolutivos sobre la misma trayectoria; b) En vista que los juveniles de la familia Phocidae son más precoces que los de la Familia Otariidae, los fócidos presentarán un desarrollo más temprano o acelerado de los componentes funcionales del cráneo vinculados al neurocráneo y aparato trófico.
- **H3.** En especies altamente dimórficas (i.e., otáridos y *Mirounga leonina*) los patrones ontogenéticos entre ambos sexos serán diferentes. **Predicción:** a) En estas especies los patrones de crecimiento craneano mostrarán trayectorias y tendencias ontogenéticas similares en ambos sexos, siendo el dimorfismo una consecuencia de extensiones en la secuencia de crecimiento de los machos respecto de las hembras; b) En especies altamente



dimórficas los patrones de crecimiento craneano mostrarán trayectorias y tendencias ontogenéticas diferentes en machos y hembras, siendo el dimorfismo sexual la consecuencia de diferentes tasas de crecimiento de cada sexo.

4. Justificación del tema elegido

A su vez, los estudios ontogenéticos son muy relevantes para ampliar la comprensión de aspectos en la evolución de los pinnípedos, como por ejemplo su variación morfológica, diversidad específica y dimorfismo sexual. La cuantificación del dimorfismo sexual y su comparación resultan aun poco conocidas en la mayoría de los taxa. Estudios previos sobre desarrollo ontogenético en otáridos (*e.g.* Sanfelice *et al.* 2008; Brunner *et al.* 2004; Molina-Schiller & Pinedo 2004; Jones & Goswami 2010; Tarnawski *et al.*, 2014a) indican hipótesis interesantes para contrastar con métodos alométricos bivariados y multivariados (*i.e.*, alometría multivariada y morfometría geométrica). El conocimiento cualitativo y cuantitativo del desarrollo y su organización funcional en las especies incluidas en este proyecto, serán cruciales en el marco del conocimiento general de la biología de los pinnípedos, constituyendo un enfoque novedoso y adecuado para poner a prueba diversas hipótesis.

2

MATERIALES Y MÉTODOS: GENERALIDADES

“Lo que sabemos es una gota de agua; lo que ignoramos es el océano” (Isaac Newton)

Contenidos

| | | |
|----|--|---------|
| 1. | Material examinado | Pág. 17 |
| 2. | Determinación de edades y grupos etarios | Pág. 18 |
| 3. | Datos relevados | Pág. 21 |



En este capítulo se describen aspectos metodológicos generales (*i.e.*, material examinado, determinación de grupos etarios, datos colectados) dado que los métodos estadísticos se encuentran detallados en cada uno de los capítulos pertenecientes a la sección “Resultados” de esta tesis (*i.e.*, Capítulos 3 a 7).

1. Material examinado

Se estudiaron 673 especímenes de pinnípedos de distribución sudamericana y antártica 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* (Phocidae). Los ejemplares cuya distribución incluye al continente americano (*i.e.*, *O. flavescens*, *A. australis*), solo corresponden al Atlántico Sur, ya que las poblaciones del Pacífico pertenecen a diferentes stocks poblacionales y deberían ser tratados en forma separada (*e.g.* Oliveira *et al.* 1999), ya que sus tendencias ontogenéticas podrían ser diferentes. Para obtener una serie ontogenética adecuada que incluyera a los diferentes estadios de edad se visitaron colecciones sistemáticas de mamíferos de la Argentina y Brasil, a saber:

- CFA: Colección Fundación Félix de Azara (Buenos Aires, Argentina);
- CNP: Centro Nacional Patagónico (Chubut, Argentina);
- GEMARS: Grupo de Estudos de Mamíferos Marinhos (Porto Alegre, Brasil);
- IAA: Instituto Antártico Argentino (Buenos Aires, Argentina);
- LAMAMA: Laboratorio de Mamíferos Marinos del Centro Nacional Patagónico, (Chubut, Argentina);
- MACN: Museo Argentino de Ciencias Naturales, “Bernardino Rivadavia” (Buenos Aires, Argentina);
- MCN: Museu de Ciências Naturais da Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul (Porto Alegre, Brasil);
- MLP: Museo La Plata (Buenos Aires, Argentina);
- MMP: Museo Municipal Lorenzo Scaglia (Buenos Aires, Argentina);



-**RNP**: Museo Acatashun de Aves y Mamíferos Marinos Australes (Tierra del Fuego, Argentina);

-**UFSC**: Universidade Federal de Santa Catarina (Florianópolis, Brasil); y

-**ZOO-BA-M**: Colección de mamíferos del Zoológico de Buenos Aires (Buenos Aires, Argentina).

Los ejemplares estudiados correspondieron en un 78% a la familia Otariidae y un 22% a la familia Phocidae. Con excepción de *O. rossii*, una especie poco frecuente en las colecciones osteológicas (e.g. Pierard & Bisailon 1971; $n=3$ en este estudio), para las restantes especies se obtuvieron buenas series ontogenéticas. Estudios previos mostraron que un tamaño muestral de $n = 20$ puede considerarse adecuado para hallar los patrones ontogenéticos (e.g. Abdala & Giannini 2000). La especie *Arctocephalus phillipii*, endémica de isla de San Fernández (Chile), no ha sido registrada en las colecciones visitadas, razón por la cual no ha sido incluida en esta Tesis Doctoral.

El cráneo involucra como un todo al neurocráneo y al esplanocráneo, en el que se incluyen las mandíbulas. Sin embargo, dado que en varios Capítulos de esta Tesis Doctoral no se han analizado las mandíbulas (e.g., Capítulo 3, 4, 5), y en otros han sido analizadas en forma separada del resto del cráneo (e.g., Capítulo 7), se referirá al “cráneo” en los capítulos donde no se incluyan las mandíbulas, y al “resto del cráneo” para referirse al cráneo sin estas piezas.

2. Determinación de edades y Grupos etarios

El patrón de recambio dentario, un método comúnmente utilizado en otros mamíferos, es difícilmente aplicable a los pinnípedos ya que éstos poseen una temprana erupción de la dentición definitiva (con anterioridad al año de edad e, incluso, en algunos casos en primera semana de vida; e.g. Miyazaki 2002). Por esta razón, en una primera instancia, se determinó la edad relativa de los ejemplares, la cual fue obtenida a través del cálculo del



índice sutural (IS) siguiendo a Sivertsen (1954). De acuerdo al autor, el IS se calcula como la sumatoria del grado de fusión de nueve suturas craneanas. El grado de fusión se clasifica en: 1, totalmente abierta; 2, menos de la mitad de fusionada; 3, más de la mitad fusionada; y 4, completamente fusionada. Por lo tanto, el IS toma valores entre 9 (todas las suturas abiertas) y 36 (todas las suturas cerradas). Sin embargo, el IS no es aplicable a todas las especies de pinnípedos, dado que algunas especies no fusionan sus suturas craneanas (*e.g.* *Mirounga leonina*; ver Capítulo 3). Por esta razón, en una segunda instancia se estimó la edad absoluta de ejemplares pertenecientes a colecciones sistemáticas de la provincia de Buenos Aires (*i.e.*, IAA, MACN y MLP). Esto permitió extrapolar los resultados al resto de los ejemplares analizados (*i.e.*, provenientes de colecciones en las que no se realicen cortes) en base a caracteres morfométricos (*e.g.*, longitud del cráneo) y caracteres cualitativos (*e.g.*, grado de fusión sutural, recambio dentario, etc.). Siguiendo la metodología propuesta por Payne (1978) y Molina-Schiller & Pinedo (2004), se desarrolló un protocolo de trabajo en el Museo La Plata (Proyecto incentivo “Determinación de edades en Otariidae y Phocidae de la Argentina y Antártida”) que incluye 10 pasos: 1) Extracción piezas dentarias (caninos preferentemente); 2) Eliminación de materia orgánica con solución de agua y peróxido de hidrógeno; 3) Conteo de anillos externos en la raíz; 4) Corte sagital del diente con cortadora metalográfica; 5) Pulido del hemi-diente, con pulidora y lija al agua de grano fino; 6) Conteo con lupa de bandas de crecimiento (*Growth Layer Group* o GLG) en dentina y cemento; 8) Desmineralización del hemi-diente con ácido fórmico; 9) Tinción del hemidiente semi-descalcificado con grafito; 10) Observación bajo lupa y luz transmitida de las líneas de crecimiento de dentina y cemento.

A su vez, también se contó con información de edad de algunos ejemplares pertenecientes a otras colecciones biológicas estudiadas (*e.g.*, MCN, ZOO-BA). Se utilizó la información de edades obtenidas para realizar una clasificación de grupos etarios (*e.g.* feto, cría lactante, juvenil, subadulto y adulto; **Fig. 1**) basada en combinaciones de caracteres cualitativos (*e.g.* recambio dentario, grado de fusión de las suturas craneanas) y cuantitativos (tamaño del cráneo). A continuación se describen los caracteres diagnósticos de cada grupo etario analizado (IS no aplicable a *M. leonina*):



a. Fetos/ neonatos:

Ausencia de fusión en las suturas del cráneo, índice sutural (IS) igual a 9; Ausencia de bandas de crecimiento en dentina (ningún GLG); Dentición decidua funcional, dentición definitiva intraalveolar, con raíces abiertas; sin cresta sagital ni nugal. Los fócidos presentan huesos extraoccipitales (sensu Doult 1942; King 1976; Morejohn & Briggs 1973) visibles y no fusionados. Los ejemplares de esta categoría no fueron considerados en los análisis finales porque se presentaron como “outliers”.

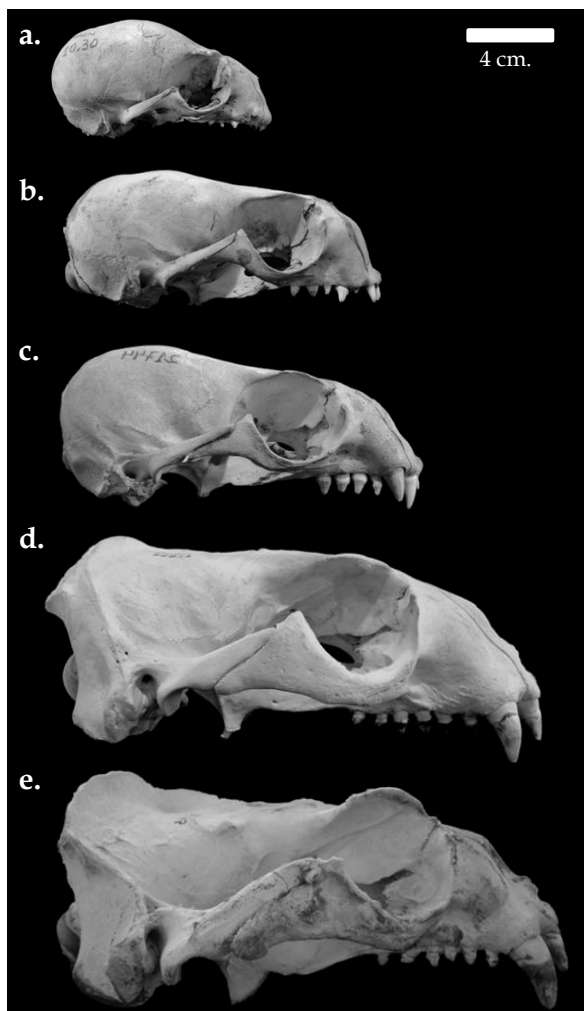


Fig. 1. Grupos etarios en serie ontogenética de *Otaria flavescens*. a) neonato; b) cría; c) juvenil; d) subadulto; e) adulto.

b. Crías lactantes:

IS=9-10; 0-1 GLG; Dentición definitiva en proceso de erupción, incisivos (I) y postcaninos (PC) casi totalmente erupcionados (*i.e.*, cuellos a nivel de superficie alveolar), caninos (C) deciduos funcionales (C definitivos intraalveolares); Raíces dentarias abiertas; Ausencia de desgaste dentario; Ausencia de cresta nugal y cresta sagital (*i.e.*, con líneas temporales muy separadas).

c. Juveniles:

IS=11-13; 1-4 GLG (mayor a edad de destete); I y PC totalmente erupcionados, con ápice de C llegando al nivel del I contiguo; Raíces dentarias abiertas, aunque cerrándose en I; Ausencia de desgaste dentario; Ausencia de cresta nugal y cresta sagital (*i.e.*, con líneas temporales muy separadas).

**d. Subadultos:**

IS=14-17; 4-6 GLG; Dentición definitiva totalmente erupcionada (excepto caninos en *M. leonina*); I y PC con raíces cerradas; Con desgaste dentario leve (i.e., desgaste apical del esmalte); Algunos ejemplares presentan crestas nucales y sagitales pequeñas (i.e., líneas temporales cercanas a fusionadas). En fócidos los huesos extraoccipitales presentan fusiones parciales a totales.

e. Adultos:

IS>18; >6-7 GLG; Dentición definitiva totalmente erupcionada (se ven cuellos y raíces), con desgaste dentario apical a fuerte, raíces I y PC cerradas; Cresta nugal y sagital de pequeña/débil a fuerte. En fócidos los huesos extraoccipitales no son visibles ya que están totalmente fusionados.

3. Datos relevados

3.1. Análisis Morfológico Cualitativo

En el **Capítulo 3** se realizaron comparaciones y descripciones morfológicas en las series ontogenéticas de cada una de las especies estudiadas, mediante observación directa de los estados de carácter de las distintas estructuras craneanas. Para esto, se analizaron 33 suturas y sincondrosis craneanas siguiendo a Evans & de Lahunta (2012) (**Tabla 1**). Los especímenes observados fueron crías, juveniles, subadultos y adultos. Con esta información se generaron tablas comparativas del grado de fusión de las suturas y sincondrosis craneanas (e.g., cerrada, parcialmente fusionada, totalmente fusionada) para establecer la secuencia de fusión en cada especie e identificar posibles patrones comunes a nivel del clado Pinnipedia.



Tabla 1. Listado de suturas y sincondrosis por regiones del cráneo. Las sincondrosis figuran en *itálica*.

| Región | Sutura/Sincondrosis | Abreviatura |
|----------------|-------------------------------------|--------------------|
| Basicráneo | <i>Intraoccipital basilateral</i> | IoccBL |
| | <i>Intraoccipital escamolateral</i> | IoccSL |
| | <i>Esfeno-occipital</i> | Sph-Occ |
| | Occípito-mastoidea | Occ-Mas |
| | <i>Interesfenoidal</i> | Isph |
| | Vómero-esfenoidal | Vo-Sph |
| Bóveda | Occípito-parietal | Occ-Par |
| | Coronal (fronto-parietal) | Cor |
| | Sagital (inter-parietal) | Sag |
| | Interfrontal | Ifro |
| Circum-meatal | Escamosal | Sq |
| | Esfeno-escamosal | Sph-Sq |
| | Petroso-occipital | Pe-Occ |
| | Esfeno-petrosa | Sph-Pe |
| | Occípito-timpánica | Occ-Tim |
| Cráneo-facial | Ptérigo-esfenoidal | Ptg-Sph |
| | Fronto-lacrimal | Fro-Lac |
| | Fronto-nasal | Fro-Na |
| | Fronto-maxilar | Fro-Mx |
| | Esfeno-palatina | Sph-pal |
| | Témporo-zigomática | Tem-Zig |
| Facial | Zigomático-maxilar | Zi-Mx |
| | Esfeno-frontal | Sph-Fro |
| | Lácrimo-maxilar | La-Mx |
| | Naso-incisiva (naso-premaxilar) | Na-Ins |
| | Internasal | I.Na |
| | Naso-maxilar | Na-Mx |
| Paladar/Facial | Inter-incisivo (inter-premaxilar) | I.ins |
| | Incisivo-maxilar | Ins-Mx |
| | Intermaxilar | I.Mx |
| Paladar | Palatino-maxilar | Pal-Mx |
| | Palatina transversa | Pal.Tvs |
| | Ptérigo-palatina | Ptg-Pal |
| | <i>Intermandibular</i> | I.md |



3.2. Análisis de Morfometría Lineal

Se tomaron 15 medidas craneales y 5 mandibulares (**Figura 2; Tabla 2**) teniendo en cuenta aspectos funcionales del cráneo (*i.e.*, áreas de origen e inserción muscular, tamaño de cápsulas sensoriales, etc.) y que representaron las 3 dimensiones craneales (la longitud, el ancho y la altura del cráneo). Las medidas fueron tomadas con un calibre de precisión 0,01mm. Los patrones de variación ontogenética fueron analizados en un contexto cuantitativo, aplicando dos metodologías:

a) Métodos multivariados.....**Capítulo 5.**

Se utilizaron métodos estadísticos multivariados (*i.e.*, análisis de componentes principales, alometría multivariada) para investigar patrones comunes o divergentes en la ontogenia postnatal del cráneo en una escala macroevolutiva.

b) Métodos bivariados.....**Capítulo 6.**

Se emplearon métodos alométricos bivariados para estudiar la ontogenia craneana y mandibular del dimorfismo sexual en dos especies de pinnípedos altamente dimórficos: *Otaria flavescens* (Otariidae) y *Mirounga leonina* (Phocidae). Se utilizaron los principales parámetros de las rectas de regresión obtenidas (*i.e.*, pendiente, ordenada al origen y extensión de la recta) para comparar diferencias intra- e interespecíficas.

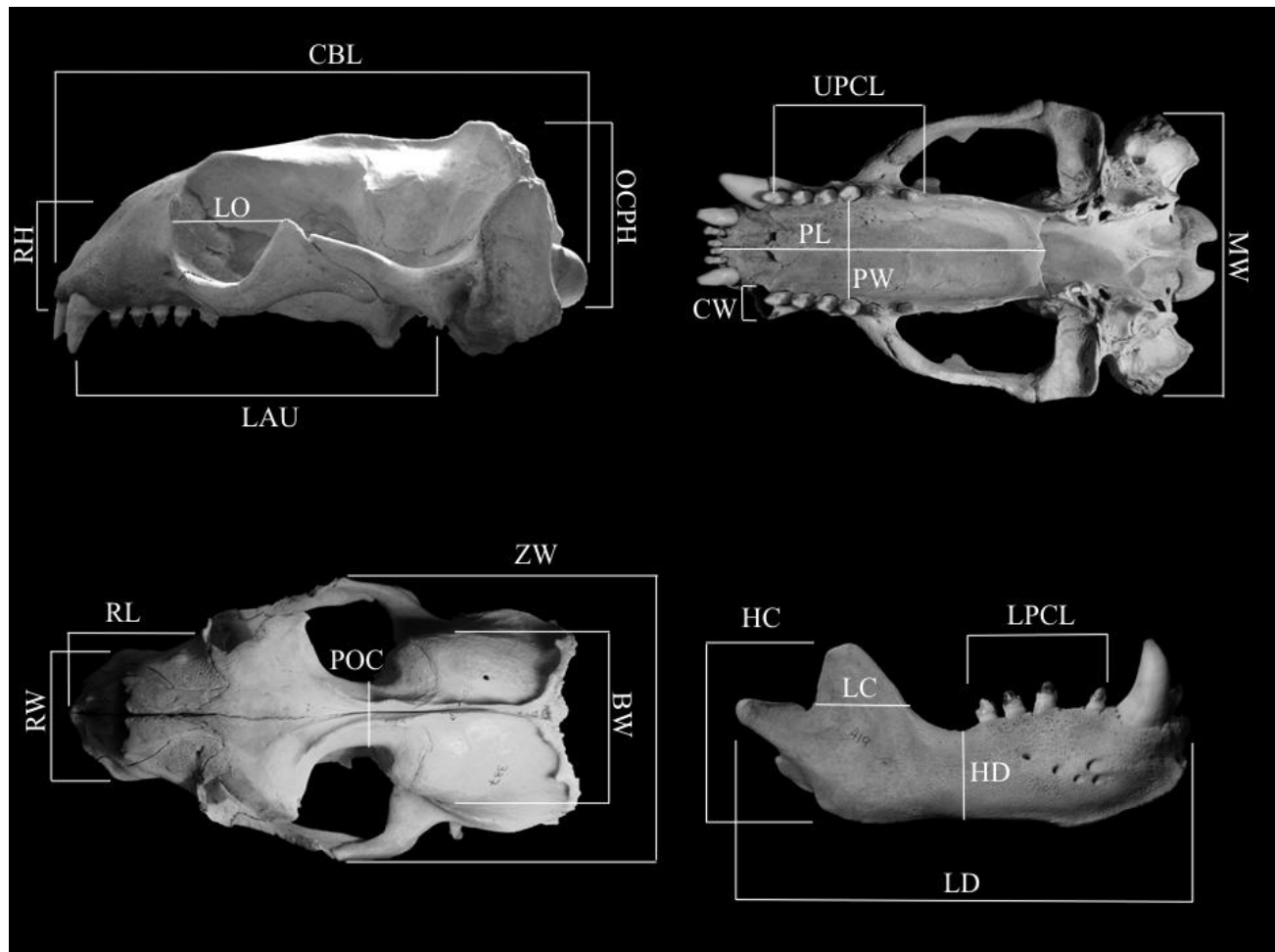


Fig. 2. Medidas lineales utilizadas en esta tesis. Se muestra cráneo y mandíbula de *Otaria flavescens*. Abreviaturas de acuerdo a Tabla 2.

Tabla 2. Listado de medidas lineales (ilustradas en la Fig. 2).

| Acrónimo | Medida | Definición |
|---------------|-------------------------------|---|
| <i>Cráneo</i> | | |
| BW | Ancho de la caja craneana | Ancho máximo de la caja craneana a nivel a de sutura coronal. |
| CBL | Longitud cóndilo-basal | Largo del cráneo desde el <i>prosthion</i> hasta el límite posterior de los cóndilos occipitales. |
| CW | Ancho del canino | Ancho máximo del alvéolo del canino superior. |
| LAU | Longitud del brazo de palanca | Distancia desde la fosa mandibular hasta el centro del alvéolo del canino superior. |
| LO | Largo de la órbita | Largo máximo de la órbita, desde el maxilar hasta el proceso postorbital del hueso yugal. |



| | | |
|------------------|--|---|
| MW | Ancho mastoideo | Distancia máxima entre los procesos mastoideos. |
| OCPH | Altura de la placa occipital | Altura caudal del cráneo, desde el <i>basion</i> hasta el <i>inion</i> . |
| PL | Largo del paladar | Largo desde el <i>prostion</i> hasta la muesca palatal. |
| POC | Ancho de la constricción postorbitaria | Ancho máximo de la constricción postorbitaria. |
| PW | Ancho del paladar | Ancho máximo del paladar a nivel del tercer postcanino, excluyendo los alvéolos. |
| RH | Altura del rostro | Altura desde el <i>prostion</i> hasta el punto más anterior de los nasales. |
| RL | Largo del rostro | Distancia desde el <i>prostion</i> hasta el margen anterior del foramen infraorbital. |
| RW | Ancho del rostro | Ancho máximo del rostro, a nivel de los caninos superiores. |
| UPCL | Largo de la hilera de postcaninos superiores | Distancia desde el margen anterior del primer postcanino superior hasta el margen posterior del último postcanino superior. |
| ZW | Ancho bizigomático | Distancia interzigomática máxima. |
| Mandíbula | | |
| HC | Altura del coronoides | Distancia vertical desde la muesca mandibular hasta el punto más alto del proceso coronoide. |
| HD | Altura del dentario | Altura de la rama horizontal del dentario, a nivel del último postcanino inferior. |
| LC | Largo del coronoides | Largo del proceso coronoide del dentario, a nivel de la muesca mandibular. |
| LD | Largo del dentario | Distancia desde el proceso condilar al margen anterior de la mandíbula. |
| LPCL | Largo de la hilera de postcaninos inferiores | Distancia desde el margen anterior del primer postcanino inferior hasta el margen posterior del último postcanino inferior. |

(continuación Tabla 2)

3.1. Análisis de Morfometría Geométrica

Se tomaron 35 *landmarks* craneales (más 10 *semilandmarks*) y 14 *landmarks* mandibulares (más nueve *semilandmarks*) que describieran adecuadamente el cráneo (Tabla 3; Fig. 3). Se tuvieron en cuenta las vistas dorsal, lateral y ventral del cráneo, así como la vista lateral de la mandíbula. Los *landmarks* digitalizados corresponden a los de tipo 1 y 2 de Bookstein (1991) y los *semi-landmarks* al tipo 3 de este mismo autor (véase también Bookstein 1997). Los criterios de definición de los *landmarks* incluyen la identificación de puntos de sutura tripartitos, inserciones dentarias, procesos y otras estructuras de homología cierta en todas

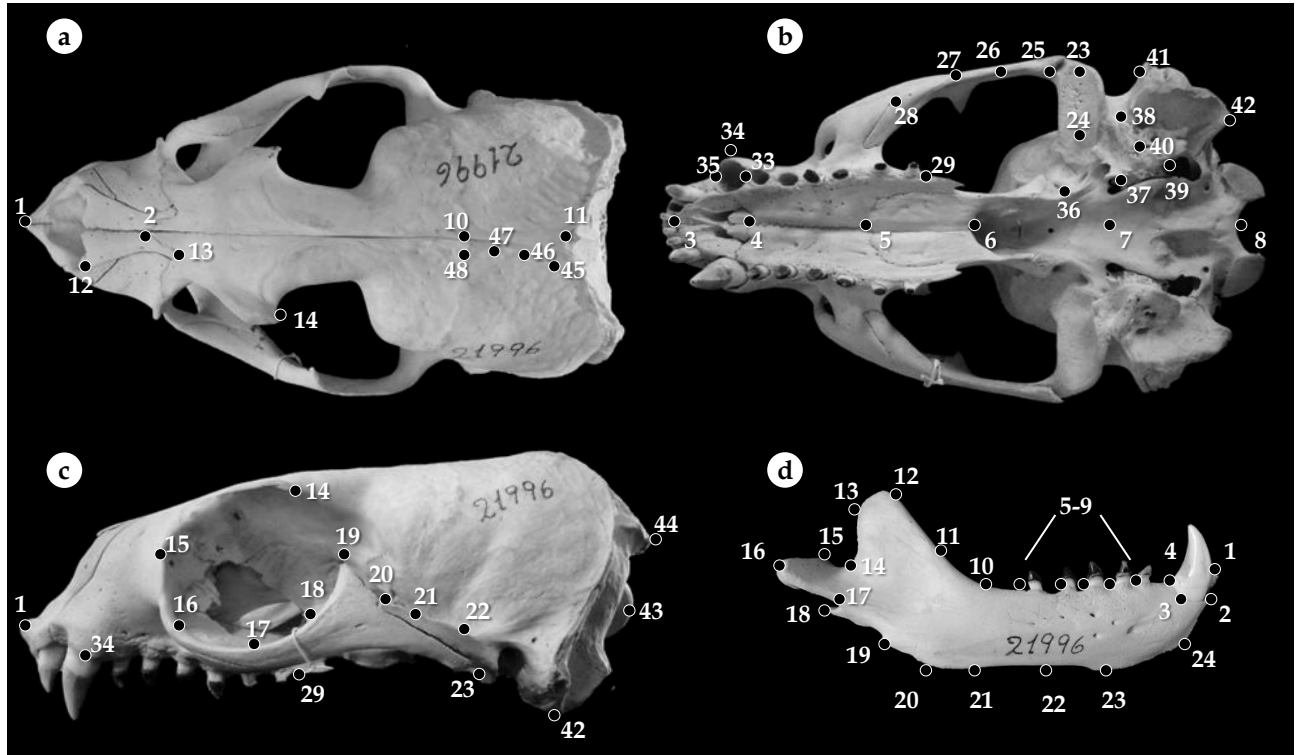


Fig. 3. Landmarks utilizados en esta tesis. Se muestra cráneo de ejemplar de *Arctocephalus gazella* (a, vista dorsal; b, vista ventral; c, vista lateral; d, vista lateral de la mandíbula).

las especies y grupos etarios de la muestra. Los semi-landmarks fueron colocados de manera equidistante entre landmarks definidos (Fig. 3). Los mismos fueron digitalizados con un Microscribe MX6DOF System (GoMeasured3D, Amherst, VA, USA), el cual tiene una precisión de 0,0508 mm. Se utilizó la mitad del cráneo para maximizar la muestra (*i.e.*, utilizar ejemplares que tuvieran rota o dañada una mitad del cráneo). Estos datos se utilizaron en el **Capítulo 7** para analizar la variación en el tamaño y la forma del cráneo y la mandíbula que ocurren a lo largo del desarrollo ontogenético de cada especie.



Tabla 3. Listado de landmarks craneales y mandibulares utilizados en esta tesis.

| <i>Landmarks y semi-landmarks craneales</i> | |
|---|---|
| 1 | Margen anterior del premaxilar en la sutura interincisiva (<i>par</i>) |
| 2 | Punto posterior del nasal a nivel de línea media de la sutura frontonasal (<i>impar</i>) |
| 3 | Punto ántero-ventral de la sutura <i>incisivomaxilar</i> , a nivel de incisivos superiores (<i>impar</i>) |
| 4 | Punto medio ventral de la sutura <i>incisivomaxilar</i> (<i>impar</i>) |
| 5 | Punto medio de la sutura <i>maxilopalatina</i> (<i>impar</i>) |
| 6 | Margen posterior de la sutura <i>interpalatina</i> (<i>impar</i>) |
| 7 | Punto medio de la sincondrosis <i>esfeno-occipital</i> (<i>impar</i>) |
| 8 | Basion (<i>impar</i>) |
| 9 | Punto dorsal del foramen magnum (<i>impar</i>) |
| 10 | Línea medio-dorsal de la sutura fronto-parietal (<i>impar</i>) |
| 11 | Línea media de la sutura occípito-parietal (<i>impar</i>) |
| 12 | Punto ántero-lateral del nasal a nivel de la sutura naso-incisiva (<i>par</i>) |
| 13 | Punto póstero-lateral del nasal a nivel de la sutura frontonasal/ maxilar (<i>par</i>) |
| 14 | Punto más saliente del proceso supraorbital (<i>par</i>) |
| 15 | Proceso anteorbital del maxilar/ punta del proceso infraorbital (<i>par</i>) |
| 16-18 | <i>Semilandmarks en margen inferior de la órbita (en borde infraorbital del maxilar y yugal) (par)</i> |
| 19 | Margen posterior de la órbita (<i>par</i>) |
| 20 | Punto más dorsal de la sutura <i>escamosa yugal</i> (<i>par</i>) |
| 21-22 | <i>Semilandmarks en borde dorsal del proceso zigomático del escamoso (par)</i> |
| 23 | Punto más externo de la fosa glenoidea (<i>par</i>) |
| 24 | Punto interno de la fosa glenoidea (<i>par</i>) |
| 25 | Punto ventral de la sutura <i>escamoso-yugal</i> (<i>par</i>) |
| 26-27 | <i>Semilandmarks en porción ventral del arco zigomático (par)</i> |
| 28 | Sutura <i>yugo-maxilar</i> ventral (<i>par</i>) |
| 29 | Margen posterior del alvéolo del último postcanino superior (<i>par</i>) |
| 30-32 | <i>Semilandmarks en alvéolos PC (par)</i> |
| 33 | Margen posterior del alvéolo del canino superior (<i>par</i>) |
| 34 | Margen lateral del alvéolo del canino superior (<i>par</i>) |
| 35 | Margen anterior del alvéolo del canino superior (<i>par</i>) |



(continuación Tabla 3)

- 36 Punto posterior del *hamulus pterigoideos* (*par*)
- 37 Extremo ántero-medial de la bulla timpánica (hacia foramen lacerado) (*par*)
- 38 Extremo lateral del meato auditivo (*par*)
- 39 Extremo posterior de la bulla timpánica (*par*)
- 40 *Promontorio/extremo más ventral* de bulla timpánica (*par*)
- 41 Extremo ántero-lateral del proceso mastoideo (*par*)
- 42 Extremo póstero-lateral del proceso mastoideo (*par*)
- 43 Extremo dorso-medial del cóndilo occipital (*par*)
- 44 Extremo póstero-ventral de la cresta nugal lateral
- 45-47 *Semilandmarks en líneas temporales (o cresta sagital)* (*par*)
- 48 Punto latero dorsal de la sutura frontoparietal a la altura de las líneas temporales (*par*)

Landmarks y semi-landmarks mandibulares

- 1 Punta anterior del cuerpo mandibular, a nivel de incisivos
- 2 Margen anterior del alvéolo del canino inferior
- 3 Margen lateral del alvéolo del canino inferior
- 4 Margen posterior del alvéolo del canino inferior
- 5-8 *Semi-landmarks en margen posterior de alvéolos de postcaninos inferiores*
- 9 Punto posterior de la hilera dentaria
- 10 Base de la rama ascendente del dentario
- 11 *Semilandmark en rama ascendente del coronoides*
- 12 Punta anterior del proceso coronoides
- 13 Extremo posterior del proceso coronoides
- 14 Punto en curvatura máxima entre proceso coronoides y proceso condilar de la mandíbula
- 15 Punto interno del proceso condilar
- 16 Punto externo del proceso condilar
- 17 Punto en curvatura máxima entre el proceso condiloideo y el angular
- 18 Punta posterior del proceso angular
- 19-22 *Semilandmarks en margen ventral de la rama mandibular*
- 23 Extremo póstero- ventral de la sínfisis mandibular
- 24 *Semilandmark en punto medio-anterior de la sínfisis mandibular*

RESULTADOS Y DISCUSION

“Si no estás preparado para equivocarte, nunca harás nada original” (Ken Robinson)

Contenidos

| | |
|--|-----------------|
| <i>Cp. 3: Suturas craneanas en pinnípedos.....</i> | <i>Pág. 30</i> |
| <i>Cp. 4: Crecimiento del cráneo en pinnípedos.....</i> | <i>Pág. 70</i> |
| <i>Cp. 5: Morfometría clásica y análisis multivariados.....</i> | <i>Pág. 118</i> |
| <i>Cp. 6: Ontogenia del dimorfismo sexual por análisis bivariados.....</i> | <i>Pág. 166</i> |
| <i>Cp. 7: Morfometría geométrica.....</i> | <i>Pág. 196</i> |

Suturas craneanas en pinnípedos: variaciones ontogenéticas

Capítulo 3

Resumen:

En este estudio se investigaron los patrones de fusión de 33 suturas y sincondrosis craneanas en la ontogenia postnatal de nueve especies de pinnípedos. Primero, el porcentaje de fusión de cada espécimen fue comparado con la longitud craneana. A nivel intraespecífico, las correlaciones positivas indicaron que al incrementarse el tamaño del cráneo las suturas se fusionaron progresivamente, si bien en ningún ejemplar hubo un grado de fusión mayor al 50%. En comparación con los otáridos, los fócidos mostraron menores grados de fusión, lo cual podría vincularse a las mayores especializaciones a la vida acuática de los últimos. Por otro lado, a nivel interespecífico se detectó que en fócidos las especies de mayor tamaño presentaron menores grados de fusión que las especies de menor tamaño, mientras que los otáridos mostraron la tendencia opuesta. En segundo lugar, se consideró el porcentaje de fusión total de cada sutura para generar las secuencias de fusión a lo largo de las series ontogenéticas de cada especie. El patrón de fusión general en pinnípedos comenzó por la base craneana, seguido por la fusión de las suturas de la bóveda craneana, la región palatal y circum-meatal (en orden variable según la familia) y, por último, ocurrió la fusión en la región facial. Este patrón es semejante al reportado para otros grupos de mamíferos e indica el crecimiento de región rostral en estadios adultos. Sin embargo, en fócidos se registró la primera fusión en esta región. Finalmente, se optimizaron los datos obtenidos en una hipótesis filogenética. La reconstrucción de los estados de carácter en el pinnípedo hipotético ancestral permitió la detección cambios heterocrónicos, siendo más frecuente la peramorfosis que la pedomorfosis.



Introducción

Las suturas son articulaciones de tejido conectivo fibroso que unen los huesos del cráneo (*sensu* Mao 2002; Depew *et al.* 2008). Las sincondrosis son articulaciones cartilagosas, con uniones de cartílago hialino, cartílago fibroso, o una combinación de ambos (Evans 2013). Las suturas y sincondrosis (s.) tienen varias funciones: unir huesos, absorber fuerzas, actuar como uniones que permiten movimientos relativos entre huesos, y jugar un rol como sitios de crecimiento durante el desarrollo del cráneo (*ver* Wagemans *et al.* 1988; Herring & Teng 2000; Wroe 2010). Los cráneos con suturas visibles no se comportan como estructuras rígidas, ya que permiten el crecimiento y, al mismo tiempo, alteran la transmisión del estrés y tensiones en el cráneo (Herring & Teng 2000). El crecimiento y morfología de las suturas craneanas permiten inferir su función. Si bien las suturas se forman en ausencia de actividad muscular (Persson 1983), numerosos estudios apoyan la hipótesis de Moss (1957) ya que pequeños detalles de la morfología de las suturas, como la interdigitación, son respuestas secundarias a fuerzas extrínsecas (Rafferty & Herring 1999). Además, la fusión de las suturas puede ser utilizada como el final del crecimiento de los márgenes de huesos contiguos, si bien se ha observado que algunas suturas nunca se cierran (Jaslow 1990) en relación a sus compromisos funcionales. Por lo tanto, el conocimiento de la forma y fusión de las suturas durante la ontogenia revela el ambiente biomecánico del cráneo durante su desarrollo, y el significado evolutivo de los cambios en el patrón de fusión.

Krogman (1930) estudió los patrones de fusión de suturas craneanas en hominoideos y describió un patrón general que es considerado de aplicación general a mamíferos (Chopra 1957; Herring 1993; Goswami *et al.* 2013). La secuencia observada sigue una secuencia relativamente estable: bóveda craneana, basicráneo, región circum-meatal, paladar, y rostro. Este patrón fue corroborado en otras especies (*e.g.* primates: Schultz 1940; Chopra 1957; Dolan 1971; Cray *et al.* 2008; Flores & Barone 2012; carnívoros: Schweiker 1930, Doult 1942; Brunner *et al.* 2004; Segura 2013; roedores: Wilson & Sánchez-Villagra 2009; artiodáctilos: Herring 1972, 1974; quirópteros: Giannini *et al.* 2006). Algunos estudios indicaron que los patrones de fusión de suturas son especie-específicos (*e.g.* Dolan 1971;



Herring 1972; Giannini *et al.* 2006; Cray *et al.* 2008). Sin embargo, a pesar que los estudios de las fusiones craneanas en mamíferos son numerosos, generalmente éstos están limitados a muestras sin información de sexo o edad, falta de adultos, o están centrados solo en la calota (*i.e.* huesos planos de revestimiento encefálico; *e.g.* Krogman 1930; Chopra 1957; Prerizonius 1984; Falk *et al.* 1989).

Los trabajos publicados a la fecha en pinnípedos son básicamente morfométricos, si bien algunos de ellos incluyen estudios de algunas suturas craneanas (*e.g.* Hamilton 1939; King 1972; Stewardson 2001; Brunner *et al.* 2004; Jones & Goswami 2013). Comprender los patrones de crecimiento de las suturas craneanas en pinnípedos es importante para poner a prueba hipótesis funcionales referidas a la evolución de las estructuras craneanas en este grupo. En este estudio investigué los patrones de fusión de 33 suturas y sincondrosis craneanas en la ontogenia postnatal de nueve especies de pinnípedos. Los objetivos de este trabajo fueron establecer patrones comunes dentro del grupo, reconocer las principales diferencias interespecíficas y, en las especies en las que fue posible, determinar diferencias entre sexos en los patrones de fusión de suturas. Es razonable esperar que las suturas, que son partes estructurales de caracteres craneanos dimórficos, probablemente también muestren diferencias entre sexos. Krogman (1930) sugiere que en primates la fusión de suturas faciales de los machos es acelerada respecto a las hembras. Por otra parte, en humanos se ha demostrado que las hembras de todas las edades tienen un menor grado de fusión de la sutura sagital que los machos (Hershkovitz *et al.* 1997). El conocimiento de las secuencias de fusión de suturas y las diferencias entre sexos contribuirá a la formulación de hipótesis adaptativas, biomecánicas y heterocrónicas.

- **Hipótesis 1:** *El cráneo de los pinnípedos, al igual que el de otros mamíferos, presenta un desarrollo diferente de los componentes del neuro- y esplacnocráneo, siendo el primero de crecimiento temprano y el segundo de crecimiento tardío.*

Predicción: *Las suturas asociadas al neurocráneo presentarán fusiones en estadios ontogenéticos previos que aquellas asociadas al esplacnocráneo.*



- **Hipótesis 2: Los patrones ontogenéticos están influenciados por factores ecológicos y filogenéticos. Predicción:** a) El patrón de fusión de las suturas craneanas mostrará diferencias entre otáridos y fócidos; b) En las especies sexualmente dimórficas, los machos y las hembras presentarán distintos patrones y de fusión.

Materiales y métodos

Se investigaron 33 suturas y sincondrosis (ver **Tabla 1** del Capítulo 2: “Materiales y Métodos”) en cráneos de *Hydrurga leptonyx* (n=39), *Leptonychotes weddellii* (n=21), *Ommatophoca rossi* (n=3), *Lobodon carcinophaga* (n=16), *Mirounga leonina* (n=28), *Otaria flavescens* (n=98), *Arctocephalus australis* (n=133), *A. gazella* (n=29), y *A. tropicalis* (n=56; **Apéndice I**). Las series ontogenéticas fueron divididas en clases de edad (*i.e.* cría, juvenil, subadulto, adulto) según lo descrito en el Capítulo 2. Las suturas bilaterales fueron examinadas aunque el grado de fusión fue el mismo de ambos lados. Estudios previos también demostraron diferencias no significativas en el grado de fusión del lado izquierdo y derecho (*e.g.* Krogman 1930).

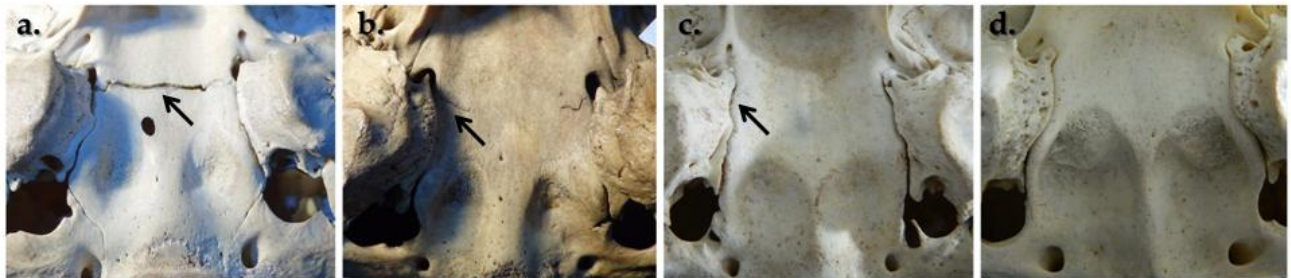


Fig. 1. Grados de fusión sutural. a) no fusión; b) fusión parcial <50%; c) fusión parcial >50%; d) fusión total. Las flechas indican la porción de sutura visible (sin fusión).

Si bien el desarrollo es un proceso continuo en los cambios morfológicos, éste puede ser analizado por una serie discreta de eventos de desarrollo, los cuales pueden ser ordenados en secuencias (Bininda-Emonds *et al.* 2002). Las secuencias de desarrollo definen la ontogenia de un individuo y son de importancia en contextos evolutivos (*i.e.*, secuencias heterocrónicas). Las suturas pueden ser codificadas de acuerdo a varios métodos (*e.g.* Todd



& Lyon 1924, 1925; Hershkovitz *et al.* 1997). En el presente trabajo, se siguió a Siversten (1954) para clasificar a las suturas de acuerdo a su grado de fusión en: 1, totalmente abierta; 2, menos de la mitad fusionada; 3, más de la mitad fusionada; y 4, completamente fusionada (**Fig. 1**). La clasificación de la forma sutural sigue a Wagemans *et al.* 1988 (*i.e.*, plana, aserrada, escamosa). Siguiendo a Goswami *et al.* (2013) se calculó el porcentaje de fusión para cada ejemplar (%F), calculado como la suma del porcentaje de las suturas completamente fusionadas (4), el porcentaje de suturas con más de la mitad fusionada (3) multiplicado por 0,5, y el porcentaje de suturas con menos de la mitad fusionada (2) multiplicado por 0,25.

$$\% F = \% (4) + 0,5 * \% (3) + 0,25 * \% (2)$$

El %F de cada espécimen fue comparado con su longitud craneana (CBL), por medio del coeficiente de correlación de Spearman, para determinar la relación entre tamaño y fusión sutural en cada especie. Para generar las secuencias de fusión a lo largo de las series ontogenéticas de cada especie, se consideró el porcentaje de fusión total de cada sutura, calculado como el porcentaje de especímenes con la sutura totalmente fusionada (4), así como el patrón observado en cada clase etaria (según los valores de %F de cada espécimen). En las especies donde fue posible, se estableció la secuencia de fusión para cada sexo de manera independiente.

Por último, se optimizaron los datos obtenidos en una hipótesis filogenética compuesta, sobre la base de la propuesta de Yonezawa *et al.* (2009) para otáridos y de Fulton & Strobeck (2010) para fócidos. Se confeccionaron matrices del grado de fusión de suturas para todas las especies analizadas, teniendo en cuenta la presencia de fusión (total o parcial) y la ausencia de fusión. Los caracteres (cualitativos, discretos) fueron tratados como multiestado aditivos. Para establecer una secuencia de fusión, los estados de carácter fueron codificados como: (1) fusión total en cría, (2) fusión total en juvenil, (3) fusión total en subadulto, (4) fusión total en adulto, (5) fusión parcial en adulto y (6) ausencia de fusión en adulto. Para confeccionar las matrices de datos polimórficos, se eligió la clase de edad en la que al menos el 50% de la muestra presentaba fusión total. El mapeo u optimización de caracteres se basa en la reconstrucción de los estados de carácter para los nodos



internos, o ancestros hipotéticos, de la filogenia (Wiley *et al.* 1991, Kitching *et al.* 1998). Con el fin de explorar el cambio de los grados de fusión de suturas a lo largo de la evolución en estas dos Familias, se realizaron optimizaciones de los distintos caracteres o mapeo de caracteres sobre el árbol mencionado previamente, con el programa TNT 1.1 (Goloboff *et al.* 2008). Se utilizaron 32 caracteres, dado que la sutura naso-incisiva no está presente en algunas especies (ver resultados). Los caracteres, fueron tratados como multiestado aditivos y se utilizó la optimización de Farris o Wagner (Farris 1970). Los cambios en las secuencias de desarrollo permiten estudiar procesos heterocrónicos (*e.g.* Smith 1997, 2002; Velhagen 1997; Bininda-Emonds *et al.* 2002; Jeffery *et al.* 2002, 2005), sin requerir la determinación de la edad de los ejemplares (Goswami *et al.* 2013).

Resultados

1. Relación entre el largo craneano y la fusión sutural

En todos los casos, los valores máximos de porcentaje de fusión sutural ($\%F_{\max}$) se hallaron en ejemplares adultos. Los valores más altos se registraron en otáridos (**Tabla 1**), siendo *Otaria flavescens* la especie con mayor porcentaje de fusión (*i.e.*, $\%F_{\max}=64,3\%$; **Tabla 1**). Cabe destacar que estos valores fueron encontrados en ejemplares machos, ya que las hembras presentaron valores menores (*e.g.* *O. flavescens*: $\%F_{\max}=41,4\%$, LCB=270,6 mm, IS=25, GLG=10; *A. australis*: $\%F_{\max}=37,9\%$, LCB=213,2 mm, IS=30). En la Fam. Phocidae, el valor máximo se registró en *Lobodon carcinophaga* (*i.e.*, $\%F_{\max}=41,4\%$; **Tabla 1**), mientras que el valor más bajo fue registrado para *Mirounga leonina* (*i.e.*, $\%F_{\max}=16,07\%$; **Tabla 1**).

Las correlaciones entre el porcentaje de fusión ($\%F$) y la longitud del cráneo (CBL) mostraron una alta correlación ($R^2>0,7$; **Tabla 2**) en siete de las nueve especies analizadas, mientras que en *O. rossii* y *A. tropicalis* mostraron correlaciones moderadas ($R^2=0,54$ y $0,59$, respectivamente). Todas las correlaciones fueron positivas, indicando que, en cada especie, al incrementarse el tamaño del cráneo (*i.e.*, estadios ontogenéticos más avanzados) las suturas se fusionan progresivamente. Por otra parte, al realizar comparaciones



interespecíficas, se pudo notar que los otáridos mostraron mayores grados de fusión que los fócidos (**Fig. 2**). Además, en fócidos se encontró una correlación negativa y no significativa ($r=-0,1$, $p=0,78$) entre los valores máximos de %F y CBL máximo, indicando que las especies de mayor tamaño (*i.e.*, *H. leptonyx* y *M. leonina*) presentaron menores grados de fusión que las de menor tamaño. Por el contrario, los otáridos mostraron la tendencia opuesta ($r=0,4$, $p=0,416$).

Tabla 1. Valores máximos de fusión sutural (%F_{max}) registrados. “LCB” y “Edad” corresponden a la longitud cóndilo-basal y la edad (*i.e.*, relativa o absoluta) del ejemplar con %F_{max}.

| <i>Especie</i> | %F _{max} | LCB (mm) | Edad |
|---------------------------------|-------------------|----------|----------------|
| <i>Otaria flavescens</i> | 64,3% | 370,0 | IS=36; GLG=11 |
| <i>Arctocephalus australis</i> | 51,4% | 241,8 | IS=32 |
| <i>Arctocephalus tropicalis</i> | 50,0% | 216,0 | IS=32 |
| <i>Arctocephalus gazella</i> | 42,9% | 246,0 | IS=32; GLG =13 |
| <i>Lobodon carcinophaga</i> | 41,4% | 291,0 | IS=35 |
| <i>Hydrurga leptonyx</i> | 35,7% | 405,0 | IS=28 |
| <i>Leptonychotes weddellii</i> | 28,6% | 288,8 | IS=26; GLG=10 |
| <i>Ommatophoca rossii</i> | 23,6% | 252,0 | IS=19 |
| <i>Mirounga leonina</i> | 16,07% | 530,0 | IS=10 |

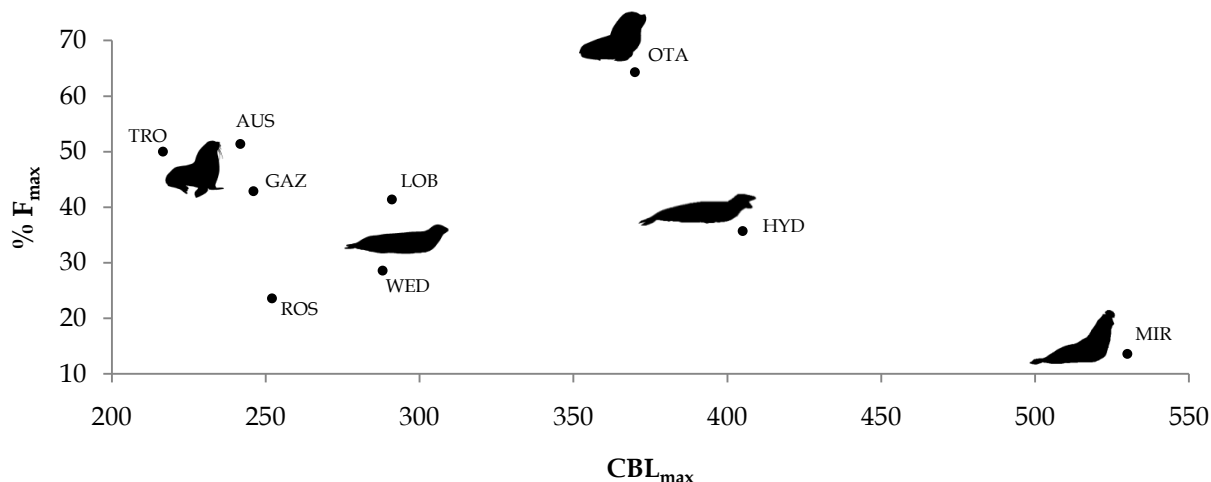


Fig. 2. Gráfico de la longitud cóndilo basal máxima (CBL) *versus* el porcentaje máximo de fusión sutural (%F). AUS, *A. australis*; GAZ, *A. gazella*; HYD, *H. leptonyx*; LOB, *L. carcinophaga*; MIR, *M. leonina*; OTA, *O. flavescens*; ROS, *O. rossii*; TRO, *A. tropicalis*; WED, *L. weddellii*.

Tabla 2. Correlaciones por especie (ambos sexos) entre el porcentaje de fusión sutural (%F) y la longitud cóndilo basal (CBL).

| Especie | Correlación (R ²) | Especie | Correlación (R ²) |
|------------------------|-------------------------------|-----------------------|-------------------------------|
| <i>H. leptonyx</i> | 0,87 | <i>O. flavescens</i> | 0,82 * |
| <i>L. weddellii</i> | 0,87 | <i>A. australis</i> | 0,76* |
| <i>L. carcinophaga</i> | 0,90 | <i>A. tropicalis</i> | 0,59 |
| <i>M. leonina</i> | 0,93* | <i>A. gazella</i> (♂) | 0,76 |
| <i>O. rossii</i> | 0,54 | | |

*Valores de R² para cada sexo. *O. flavescens*: ♂= 0,87; ♀= 0,78; *A. australis*: ♂= 0,85; ♀= 0,9;

M. leonina: ♂= 0,84; ♀= 0,85.

2. Secuencia de Fusión

En las nueve especies analizadas las sincondrosis intraoccipitales se fusionan totalmente (**Fig. 3**). La especie que presenta el mayor número de suturas con fusión total es *O. flavescens*, seguida por *A. australis*, *A. gazella* y *H. leptonyx*. Por otra parte, las especies con menor número de suturas fusionadas fueron *O. rossii* y *M. leonina* (**Fig. 4**). En ninguna



especie se registró la fusión de las suturas (s.) fronto-maxilar, intermandibular, naso-incisiva (sin contacto en *H. leptonyx*, *L. carcinophaga*, *O. rossii*, y *M. leonina*), naso-maxilar, occípito-timpánica, petroso-occipital, esfeno-petrosa y tèmpero-zigomática. A su vez, las s. lácrimo-maxilar y fronto-lacrimonal no pudieron ser registradas ya que estas suturas no existen o se fusionan tempranamente en la ontogenia en Pinnipedia. Sin embargo, se detectaron diferencias entre ambas familias. Por ejemplo, las s. occípito-mastoidea, incisivo-maxilar, zigomático-maxilar, ptérigo-palatina, fronto-nasal, y esfeno-palatina sólo se fusionan totalmente en la familia Otariidae. De manera semejante, la s. vómero-esfenoidal solo se fusiona totalmente en Phocidae. Por esta razón, los patrones de fusión sutural fueron analizados para cada familia por separado.

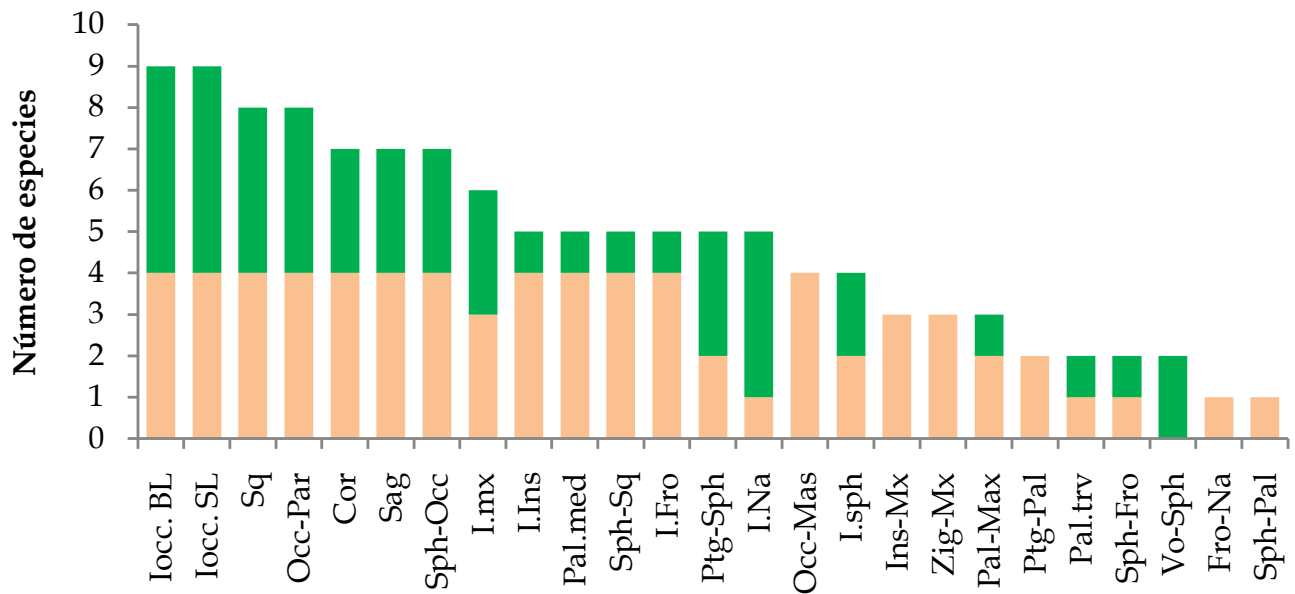


Fig. 3. Número de especies con fusión total para cada sutura craneana en Otariidae (verde) y Phocidae (naranja). Abreviaturas de suturas según Tabla 1 del Capítulo 2: “Materiales y Métodos”. No se incluyen las suturas que no presentaron fusión.

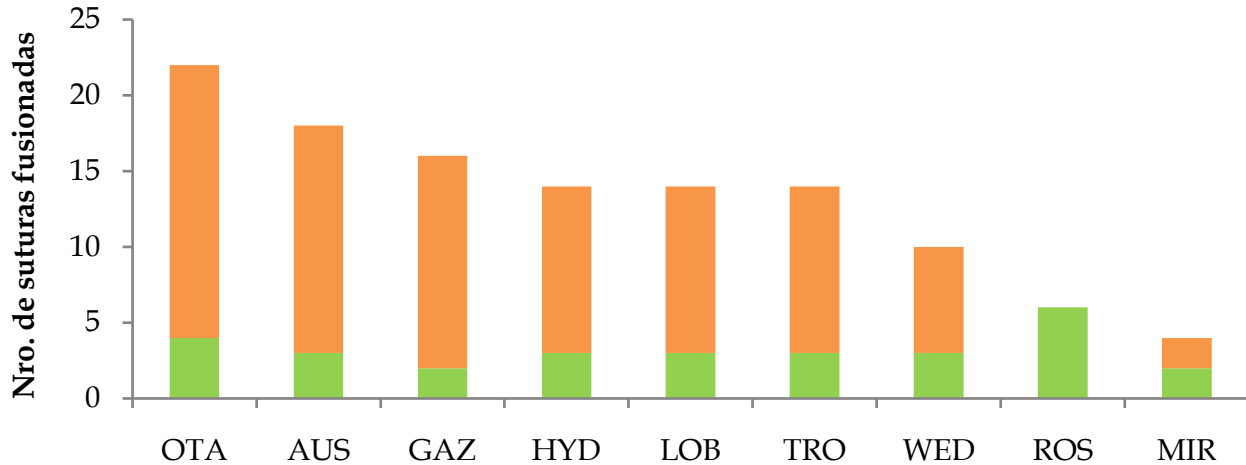


Fig. 4. Número de suturas totalmente fusionadas en no adultos (i.e., cría, juvenil, subadulto; verde) y adultos (naranja) para cada especie. AUS, *A. australis*; GAZ, *A. gazella*; HYD, *H. leptonyx*; LOB, *L. carcinophaga*; MIR, *M. leonina*; OTA, *O. flavescens*; ROS, *O. rossii*; TRO, *A. tropicalis*; WED, *L. weddellii*.

2.1. Familia Phocidae

De las 33 suturas y sincondrosis craneanas analizadas en Phocidae, menos de la mitad se fusionan totalmente (**Fig. 5**). Con excepción de *Leptonychotes weddellii*, no se pudo registrar la s. naso-incisiva ya que en las restantes especies estos huesos no contactan entre sí ($n=32$ suturas). En *Hydrurga leptonyx* y en *Lobodon carcinophaga* 14 suturas se fusionan totalmente (i.e., 43,8% del total; **Apéndice II, Tabla 1-2**), mientras que esto sucede para nueve suturas en *L. weddellii* (i.e., 26,5%; **Apéndice II, Tabla 3**), y para seis suturas en *Ommatophoca rossii* y *Mirounga leonina* (i.e., 18,2%; **Apéndice II, Tabla 4-5**). En la muestra analizada, las suturas que presentaron mayor porcentaje de fusión total fueron las sincondrosis intraoccipitales escamo-lateral (97,4% en *H. leptonyx*) y basi-lateral (68,0% en *L. weddellii* y 60,7% en *M. leonina*), y la s. internasal (68,6% en *L. carcinophaga* y 66,6% en *O. rossii*). Por otra parte, otras suturas presentaron fusiones parciales. De las 33 suturas analizadas en *L. weddellii*, cuatro se fusionan parcialmente (i.e., 14,7%). En las restantes especies, de las 32 suturas analizadas, cuatro se fusionan parcialmente en *H. leptonyx* y *M. leonina* (i.e., 12,5%), cinco en *O. rossii* (i.e., 15,6%), y una en *L. carcinophaga* (i.e., 3,1%). Las restantes suturas estuvieron cerradas.

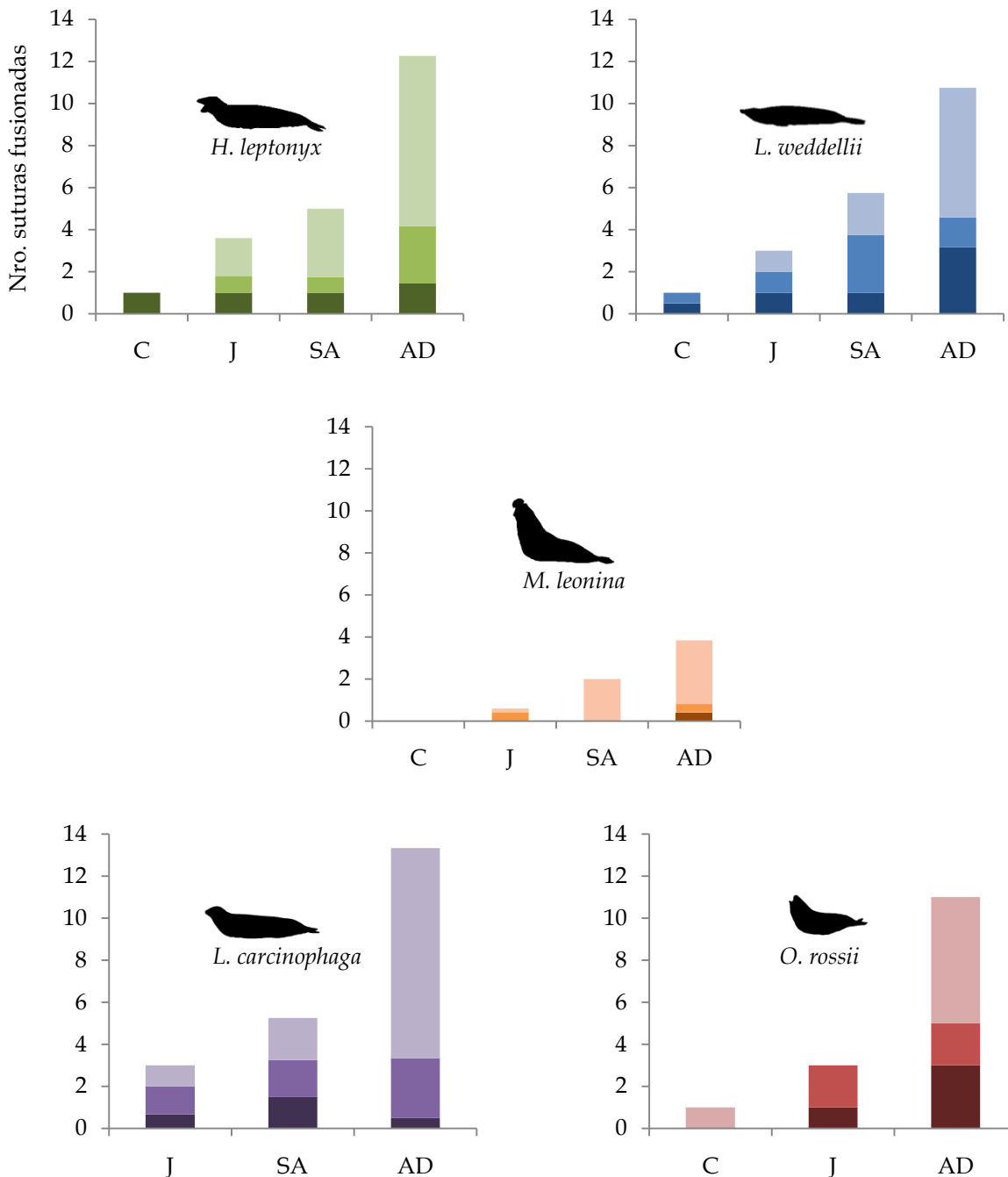


Fig.5. Gráfico de barras para valores promedio de suturas fusionadas para cada grupo etario en fócidos. Color: claro, fusión total; intermedio, fusión parcial >50%; oscuro, fusión parcial <50%. Grupos etarios: C, cría; J, juvenil; SA, subadulto; AD, adulto.



En todas las especies de fócidos, se registraron indicios tempranos de fusión en la región occipital del cráneo. Las sincondrosis intraoccipitales escamo-lateral y basi-lateral (*i.e.*, basicráneo) se fusionaron totalmente en estadios no adultos (*i.e.*, juveniles: *H. leptonyx*, *L. carcinophaga* y *M. leonina*; subadultos: *L. weddellii*), exceptuando *O. rossii* (**Apéndice II, Tablas 1-5**). De todas formas, esta diferencia puede deberse al bajo tamaño muestral analizado en esta especie ($n=3$). Sin embargo, cabe destacar que en *H. leptonyx*, *L. weddellii*, *L. carcinophaga* y *O. rossii* la primera sutura en evidenciar signos de fusión estuvo relacionada a la región rostral. En estas especies la s. inter-nasal presentó en todos los ejemplares examinados algún grado de fusión no dependiente de la ontogenia (*i.e.*, fusiones en crías hasta adultos, no progresivas; **Apéndice II, Tablas 1-4**). En cambio, en *M. leonina* esta sutura solo presentó fusión parcial en algunos machos adultos (**Apéndice II, Tabla 5**). Luego, prosiguen las suturas de la región temporal del cráneo (*i.e.*, bóveda). La s. occípito-parietal presentó una tendencia a la fusión en juveniles (*e.g.* *H. leptonyx* y *L. carcinophaga*) y subadultos (*e.g.* *O. rossii* y *L. weddellii*), si bien en *M. leonina* esta sutura se fusionó parcialmente solo en estadios adultos (**Apéndice II, Tablas 1-5**). En todos los casos, la fusión comenzó por los huesos supraoccipitales, y luego continuó por los exoccipitales (dirección dorso-ventral). En subadultos se registraron crestas nucales leves, mientras que en adultos estas fueron fuertes. Con excepción de *M. leonina*, otras suturas de la región temporal (*i.e.*, s. coronal y sagital) también presentaron fusiones a partir de estadios juveniles y subadultos. En *H. leptonyx* y *L. weddellii* los estadios no adultos analizados presentaron un foramen interparietal, el cual no fue registrado en estadios adultos. En todas las especies, los adultos examinados presentaron una leve cresta sagital, a pesar que en *M. leonina* tuvo un escaso desarrollo. Similarmente, la s. escamosal (*i.e.*, región circum-meatal) presentó fusión en juveniles (*e.g.* *H. leptonyx* y *L. weddellii*; **Apéndice II, Tablas 1 y 3**), subadultos (*e.g.* *L. carcinophaga*; **Apéndice II, Tabla 2**) y adultos (*e.g.* *O. rossii*; **Apéndice II, Tabla 4**); sin embargo, esta sutura no presentó fusión alguna en *M. leonina*. La secuencia general continúa con la fusión en estadios adultos de otras suturas correspondientes a la base del cráneo. Por ejemplo, las s. ptérigo-esfenoidal (*e.g.* *O. rossii*, *L. carcinophaga*, *M. leonina* y *H. leptonyx*), esfeno-occipital (todas las especies) y vómero-esfenoidal (*e.g.*, *M.*



leonina y *L. weddellii*) estuvieron fusionadas en ejemplares adultos. Las restantes suturas craneanas no presentaron fusión en *M. leonina*, mientras que en *O. rossii* solo se registraron fusiones adicionales en el estadio adulto para suturas de la región palatal (*i.e.* s. interincisiva y pálabo-maxilar; **Apéndice II, Tabla 4**). En las demás especies, la secuencia de fusión prosiguió en la región rostral, principalmente en su porción ventral: el paladar. Las s. incisivo-maxilar, interincisiva e inter-maxilar presentaron diversos grados de fusión en ejemplares adultos (*e.g.* *H. leptonyx*, *L. carcinophaga* y *L. weddellii*; **Apéndice II, Tablas 1-3**). Las dos primeras se fusionaron parcialmente en adultos ya que, si bien su porción ventral (*i.e.* palatal) se registró totalmente fusionada, ésto no sucedió en su porción dorsal (*i.e.* facial). Otras suturas del paladar, como las s. palatino-maxilar, palatina media y palatina transversa también presentaron diversos grados de fusión en ejemplares adultos de *H. leptonyx* (**Apéndice II, Tabla 1**). Finalmente, otras suturas en presentar un patrón similar fueron las s. interfrontal (*i.e.*, bóveda craneana; *e.g.* *L. carcinophaga* y *L. weddellii*), occípito-mastoidea (*i.e.*, región circum-meatal; *e.g.* *L. carcinophaga*, *H. leptonyx* y *L. weddellii*), interesfenoidal (*e.g.* *H. leptonyx* y *L. carcinophaga*) y petroso-occipital (*e.g.* *H. leptonyx*) aunque sus fusiones fueron poco frecuentes en el estadio adulto (**Apéndice II, Tablas 1-3**).

2.2. Otariidae

De las treinta y tres suturas y sincondrosis craneanas analizadas en Otariidae, al menos el 40% se fusionan totalmente, siendo estos valores más altos en machos que en hembras (**Fig. 6**). En la muestra analizada, los machos de *Otaria flavescens* presentaron fusiones totales para 21 suturas y sincondrosis (*i.e.*, 63,6 % del total), mientras estas fueron 19 en machos de *A. australis* (*i.e.*, 57,6% del total), y 16 en *A. tropicalis* y en machos de *A. gazella* (*i.e.*, 45,7 % del total). Por otra parte, las hembras de *O. flavescens* presentaron fusiones totales para 13 de las 33 suturas y sincondrosis (*i.e.*, 39,4% del total), mientras que en hembras de *A. australis* la fusión total fue registrada en 12 suturas y sincondrosis craneanas (*i.e.*, 36,3% del total). En la muestra analizada, las suturas que presentaron mayor porcentaje de fusión total fueron la sincondrosis intraoccipital escamo-lateral (*e.g.* *O.*



flavescens: 81,0% y 79,2% en hembras y machos, respectivamente; *A. australis*: 52,6% en machos), la s. occípito-parietal (80,7% en *A. tropicalis* y 82,9% en *A. gazella*) y la s. esfeno-occípital (e.g., *A. tropicalis*: 80,7%; *A. australis*: 73,3% y 52,6% en hembras y machos, respectivamente). Por otra parte, otras suturas presentaron fusiones parciales. Tres suturas se fusionan parcialmente en *O. flavescens* (ambos sexos) y machos de *A. australis* (i.e., 9,0%), cinco en hembras de *A. australis* (i.e., 15,2%), y ninguna en *A. gazella* y *A. tropicalis* (**Apéndice II, Tablas 6-9**). Las restantes suturas estuvieron cerradas o en contacto cercano. Cabe destacar que los ejemplares de estadios feto y neonato analizados en *A. australis* y *O. flavescens* se caracterizaron por no presentar fusiones óseas (**Apéndice II, Tablas 6-7**), estando gran parte de ellas abiertas o en contacto cercano (e.g., sincondrosis intraoccipitales, interesfenoidal, esfeno-occípital, suturas occípito-parietal, occípito-mastoidea, escamosal, interfrontal, occípito-timpánica).

Las sincondrosis intraoccipitales escamo-lateral y basi-lateral (i.e., basicráneo) fueron las primeras en presentar indicios de fusión, ya que en todas las especies presentaron fusiones en el estadio de crías. Las mismas mostraron fusiones totales a partir del estadio subadulto, si bien la s. escamo-lateral presentó fusiones totales en algunos ejemplares juveniles de *A. australis*, *A. gazella* y *O. flavescens* (machos; **Apéndice II, Tablas 6, 7 y 9**). La secuencia continúa con las s. esfeno-occípital (i.e., basicráneo) y occípito-parietal (i.e., bóveda craneana), en las que se registraron fusiones a partir del estadio cría (e.g. *A. australis* hembra), juvenil (e.g. *O. flavescens*, *A. australis* macho y *A. tropicalis*; *A. gazella* solo para s. occípito-parietal), o subadulto (e.g., *O. flavescens* hembra; *A. gazella* solo para s. esfeno-occípital). En todas las especies, estas suturas presentaron fusiones totales en el estadio subadulto (**Apéndice II, Tablas 6-9**). Las crestas nucales no son evidentes en juveniles, siendo registradas en ejemplares subadultos y adultos, en quienes son más fuertes. En *O. flavescens* la s. ptérigo-esfenoidal registró fusiones a partir del estadio juvenil de ambos sexos, siendo éstas totales en los estadios subadultos y adultos. Sin embargo, es notable que en las hembras de esta especie también se registraron fusiones en crías (**Apéndice II, Tabla 6**). En las especies del género *Arctocephalus*, las fusiones de esta sutura ocurrieron en el estadio adulto.

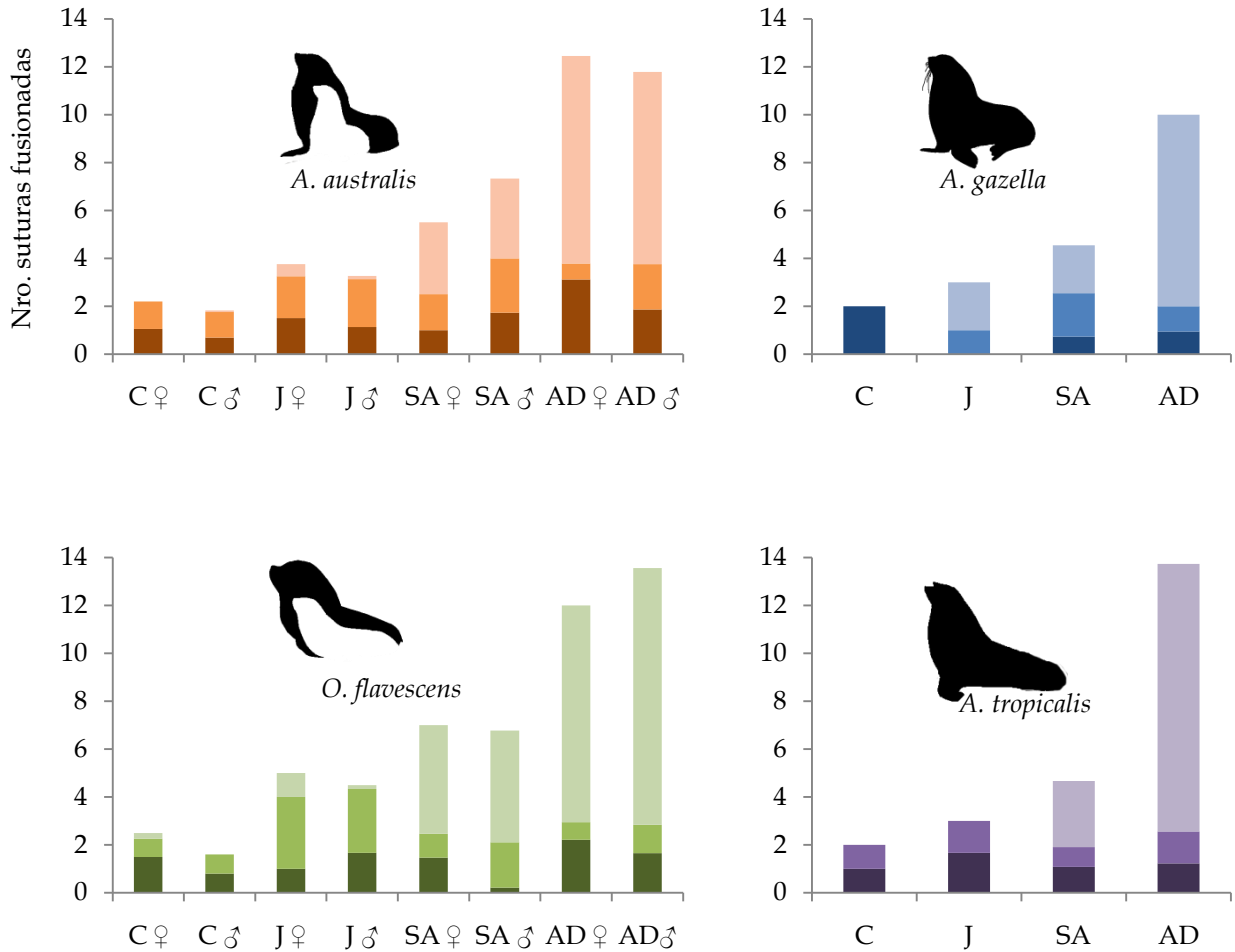


Fig. 6. Gráfico de barras para valores promedio de suturas fusionadas para cada grupo etario en otáridos. Color: claro, fusión total; intermedio, fusión parcial >50%; oscuro, fusión parcial <50%. Grupos etarios: C, cría; J, juvenil; SA, subadulto; AD, adulto.

Las siguientes suturas en presentar fusión estuvieron vinculadas a la bóveda craneana y, principalmente, lo hicieron a partir de estadios subadultos. Para todas las especies en este estadio se registraron fusiones parciales a totales para la s. sagital (**Apéndice II, Tablas 6-9**). En los ejemplares subadultos, la fusión parcial estuvo acompañada por la formación de una leve cresta sagital. Todos los adultos analizados presentaron fusión total y una cresta sagital desarrollada. Otras suturas de esta región, como la s. coronal, presentaron un patrón similar en algunas especies (e.g. *O. flavescens* y *A. gazella*), aunque en otras las



fusiones ocurrieron solo en ejemplares adultos (e.g. *A. tropicalis* y *A. australis* hembra). También presentaron fusiones parciales en subadultos algunas suturas de la región correspondiente al paladar, como las s. interincisiva (e.g. *O. flavescens* hembra, *A. gazella*, *A. tropicalis*, y *A. australis*), palatina media e intermaxilar (e.g. *A. tropicalis*, *A. australis* macho), pterigo-palatina (*O. flavescens*), y s. incisivo-maxilar y palatino-maxilar (e.g. *A. australis* macho). De manera similar, algunas suturas de la región circum-meatal presentaron fusiones en subadultos (e.g. s. occípito-mastoidea: *O. flavescens* y *A. australis*; s. escamosal: machos de *O. flavescens*), si bien en algunas especies las fusiones solo ocurrieron en el estadio adulto (e.g. s. escamosal: *A. australis*, *A. gazella* y *A. tropicalis*; s. occípito-mastoidea en *A. gazella* y *A. tropicalis*). Otras suturas, como la s. interesfenoidal (i.e., basicráneo) y s. zigomático-maxilar (i.e., región facial), también presentaron fusiones en ejemplares subadultos de algunas especies (e.g., *A. gazella* y *A. australis*; **Apéndice II, Tablas 7 y 9**). Finalmente, las restantes suturas del paladar se fusionaron en adultos (e.g., s. intermaxilar: hembras de *A. australis*, y machos de *A. gazella* y *O. flavescens*; s. palatina media: machos de *A. gazella* y *O. flavescens*; s. palatina transversa en *O. flavescens* macho y *A. australis* macho; s. incisivo-maxilar: *A. tropicalis*, y machos de *A. gazella* y *O. flavescens*; s. inter-incisiva, inter-maxilar, palatina-maxilar, palatina media, esfeno-frontal, e inter-esfenoidal en *O. flavescens* macho; s. ptérigo-palatina: *A. gazella*). De manera semejante, también se fusionan en adultos la s. esfeno-escamosal (i.e., región circum-meatal), la s. interfrontal (i.e., bóveda craneana), aunque en *A. tropicalis* éstas sucedieron en el estadio subadulto (**Apéndice II, Tablas 6-9**). Finalmente, en algunas especies se registraron fusiones en adultos para las s. témporo-zigomática, zigomático-maxilar, internasal (i.e., región facial), s. esfeno-palatina, fronto-nasal, ptérigo-esfenoidal (i.e., cráneo-facial), s. ptérigo-esfenoidal (i.e., paladar), s. escamosal, esfeno-petrosa (i.e., región circum-meatal), s. inter-esfenoidal (i.e., basicráneo; e.g. *A. tropicalis*) y vómero-esfenoidal (**Apéndice II, Tablas 6-9**).



Tabla 3. Autapomorfías de suturas craneanas. Se indica la dirección del cambio: NF, no fusión; PF, fusión parcial; TF, fusión total. AD, adulto; C, cría; J, juvenil; SA, subadulto.

| Especie | Cambio | Sutura |
|------------------------|----------------------|---|
| <i>O. flavescens</i> | NF→ TF (AD) | s. interesfenoidal, palatino-maxilar, palatina transversa, ptérigo-palatina, esfeno-frontal y esfeno-palatina |
| | NF→ PF (AD) | s. tèmpero-zigomática |
| | TF (AD)→TF (SA) | s. ptérigo-esfenoidal |
| <i>A. australis</i> | NF→ TF (AD) | s. fronto-nasal, internasal, interesfenoidal y palatino-maxilar |
| | NF→PF (AD) | s. palatina transversa y tèmpero-zigomática |
| | TF→PF (AD) | s. incisivo-maxilar |
| | TF (AD)→TF (SA) | s. sagital |
| <i>A. gazella</i> | NF→TF (AD) | s. ptérigo-palatina |
| <i>M. leonina</i> | TF (SA/AD)→PF | s. occípito-parietal |
| | TF(AD)→NF | s. escamosal |
| | PF/NF→TF (AD) | s. vómero-esfenoidal |
| | TF/PF→ NF | s. sagital |
| | TF(SA)/NF→TF (AD) | s. ptérigo-esfenoidal |
| | PF→ TF | s. interincisiva |
| <i>O. rossii</i> | NF→PF (AD) | s. palatino-maxilar |
| | TF (J)→ TF (C) | s. internasal |
| | TF(AD)→TF (SA) | s. escamosal y ptérigo-esfenoidal |
| <i>L. carcinophaga</i> | NF→TF (AD) | s. esfeno-frontal y esfeno-escamosal |
| | PF/NF → TF (AD) | s. interfrontal |
| | PF→ TF (AD) | s. interincisiva |
| <i>H. leptonyx</i> | NF→PF (AD) | s. occípito-timpánica y petroso-occipital |
| | NF→TF(AD) | s. palatina media, palatina transversa y palatino-maxilar |
| | PF→NF (AD) | s. interincisiva |
| | TF(SA)→TF(J) | s. intraoccipital escamolateral |
| <i>L. weddellii</i> | NF→TF (AD) | s. vómero-esfenoidal |



3. Optimizaciones

En el análisis cladístico se detectaron cuatro sinapomorfías. El clado formado por las especies del género *Arctocephalus* presentó una sinapomorfía (*i.e.*, s. interfrontal: cambio de fusión parcial a fusión total en adultos). Las restantes sinapomorfías se registraron para fócidos. El nodo formado por *Hydrurga leptonyx* y *Leptonychotes weddellii* presentó dos sinapomorfías (s. incisivo-maxilar: de no fusión a fusión parcial; s. intraoccipital basilateral: de fusión en subadulto a en juvenil), mientras que el grupo formado por *Ommatophoca rossii*, *Lobodon carcinophaga*, *H. leptonyx* y *L. weddellii* presentó una sinapomorfía (s. internasal: de fusión parcial a fusión total en juveniles). Por otra parte, se detectaron 38 autapomorfías (*i.e.*, cambios en ramas terminales). Se registraron 17 autapomorfías en otáridos (*i.e.*, ocho en *Otaria flavescens* y en *Arctocephalus australis*, y una en *A. gazella*; **Tabla 3**) y otras 17 en fócidos (*i.e.*, siete en *H. leptonyx*, cinco en *Mirounga leonina*, cuatro en *L. carcinophaga* y *Ommatophoca rossii*, y una en *L. weddellii*; **Tabla 3**). De acuerdo a las optimizaciones en el nodo basal, el pinnípedo ancestral se caracterizaría por la ausencia de fusión de 14 suturas (fronto-maxilar, fronto-nasal, intermandibular, interesfenoidal, naso-maxilar, occípito-timpánica, palatina transversa, palatino-maxilar, petroso-occipital, ptérigo-palatina, esfeno-frontal, esfeno-palatina, esfeno-petrosa y tèmpero-zigomática; **Apéndice III**). A su vez, la condición ancestral también se habría caracterizado por la presencia de fusión total en el estadio adulto de las s. escamosal y pterigo-esfenoidal, así como por la fusión total en el estadio subadulto de la s. intraoccipital escamolateral. Para las restantes suturas se registraron ambigüedades (**Apéndice III**). Por otra parte, se reconstruyó el nodo ancestral de cada familia. Por ejemplo, la Familia Otariidae presentó fusión total en subadultos para dos suturas (*i.e.*, s. occípito-parietal y esfeno-occipital), fusión total en adultos para ocho suturas (*i.e.*, s. coronal, intraoccipital escamolateral, incisivo-maxilar, occípito-mastoidea, palatina media, sagital, esfeno-escamosal y zigomático-maxilar), fusión parcial en la s. interfrontal, y ausencia de fusión en la s. internasal (**Apéndice III**). Del mismo modo, la reconstrucción del nodo correspondiente a la Familia Phocidae presentó fusión total en subadultos para la



s. intraoccipital basilateral, fusión parcial para la s. interincisiva, y ausencia de fusión en tres suturas (*i.e.*, incisivo-maxilar, palatina media y esfeno-escamosal).

Discusión

1. Fusiones craneanas e identificación de caracteres diagnósticos de grupos etarios.

La información obtenida acerca de los patrones de fusión puede ser utilizada para la determinación de grupos etarios, al igual que lo hacen otros caracteres diagnósticos como ser los dentarios (*i.e.*, de erupción, desgate, cierre de raíces), presencia de huesos extraoccipitales, o de un foramen interparietal, entre otros. Así, por ejemplo la presencia de sincondrosis intraoccipitales visibles (*i.e.*, no fusionadas) es un indicador de estadios de desarrollo tempranos (*i.e.*, crías, juveniles), sirviendo para diferenciarlos de estadios de desarrollo más avanzados donde ellas ya no son evidentes. De modo semejante, la fusión de la sutura sagital es característica de estadios adultos en algunas especies. Se detallan a continuación el conjunto de caracteres diagnósticos de los grupos de edad para cada especie tratada en este trabajo.

- *Hydrurga leptonyx*: La presencia de las sincondrosis intraoccipital basilateral y escamolateral permite diferenciar crías de estadios de desarrollo más avanzados, donde estas sincondrosis ya no son distinguibles. La s. occípito-parietal puede ser utilizada para diferenciar crías de estadios subsiguientes en la mayoría de los casos (ya que algunos juveniles carecen de fusión, al igual que las crías). A su vez, su fusión total es indicativa de estadios subadultos o adultos. Esto último también es característico de la s. escamosal. La presencia de fusión total en la s. sagital es diagnóstica de ejemplares adultos. De manera similar, la presencia de fusión parcial en esta sutura, serviría para asignar los ejemplares a la categoría etaria de subadultos. Finalmente, ejemplares con fusiones parciales en la región ventral del cráneo servirían para catalogarlos como adultos. Las suturas diagnósticas son las suturas del paladar (s. intermaxilar, palatino-maxilar, palatina media, palatina transversa, incisivo-maxilar e interincisiva), algunas asociadas a la región occipital (s. petroso-occipital, occípito-mastoidea, occípito-timpánica y esfeno-occipital), y esfenoidal (s. interesfenoidal y pterigo-esfenoidal). La fusión de algunas de estas suturas (*e.g.* esfeno-occipital, palatinas) fue detectada por Hamilton (1939) para ejemplares mayores a los 4 años. La sutura



interfrontal, utilizada para la estimación de edades en el cálculo del índice sutural (Sivertsen 1954), fue registrada en baja proporción, resultando poco informativa en la muestra analizada de *H. leptonyx*.

- ***Lobodon carcinophaga***: La fusión total en la s. occípito-parietal es indicativa de estadios subadultos o adultos, así como la fusión total en las s. sagital, escamosal, coronal, esfeno-escamosal y ptérido-esfenoidal es diagnóstica de ejemplares adultos. De manera similar, la presencia de fusión parcial en las últimas tres suturas, serviría para asignar los ejemplares a la categoría etaria de subadultos. La presencia de fusiones totales o parciales en la esfeno-occipital, interesfenoidal, interincisivo, intermaxilar, interfrontal, esfeno-frontal y occípito-mastoidea es indicativa de estadios adultos. La sutura incisivo-maxilar, utilizada para la estimación de edades en el cálculo del índice sutural (*i.e.*, IS; Sivertsen 1954), no registró fusiones en la serie ontogenética analizada ($n=14$), resultando poco informativa. Sería interesante confirmar esta afirmación estudiando un mayor número de ejemplares.

- ***Leptonychotes weddellii***: A partir del patrón observado en *L. weddellii*, se puede realizar una clasificación de los ejemplares de esta especie basada en otros caracteres suturales, que no son contemplados en el cálculo del IS propuesto por Sivertsen (1954) (ya que el autor utiliza solo nueve suturas craneanas). La patencia de las s. intraoccipitales (*i.e.* escamolateral y basilateral) es característica de estadios ontogenéticos tempranos, ya que se encuentra abierta únicamente en crías, y presenta grados de fusión variables en estadios intermedios. En adultos, estas ya no son visibles. En este estadio se registraron fusiones parciales de la s. esfeno-occipital, que tiene un patrón semejante a la s. coronal, y otras suturas asociadas al paladar (*e.g.* s. incisivo-maxilar, intermaxilar e interincisiva).

- ***Ommatophoca rossii***: La presencia de fusión en las s. occípito-parietal y coronal es característica de estadios juveniles y adultos, siendo suturas importantes para diferenciarlo de crías. La fusión total de las s. escamosal, pterigo-esfenoidal, intraoccipitales (*i.e.*, basilateral y escamolateral) es característica de adultos, dado que las fusiones no estuvieron presentes en los estadios no-adultos. La fusión parcial de la s. esfeno-occipital, sagital, interincisiva y palatino-maxilar es características del estadio adulto. La ausencia de fusión en algunas suturas consideradas para el cálculo del IS (*e.g.* intermaxilar, interesfenoidal, interfrontal, incisivo-maxilar) debería ser confirmada utilizando un mayor número de ejemplares.



- ***Mirounga leonina***: Las crías pueden diferenciarse del resto de los estadios de edad por la no fusión de la s. sagital, occípito-parietal, interesfenoidal, intraoccipitales (*i.e.*, basilateral y escamolateral) y suturas palatinas (*e.g.* palatino-maxilar, palatina transversa, palatina media). Con excepción de la s. sagital, que se registró de forma plana en crías, el resto de las suturas se registró abierta en este estadio de edad. La s. intraoccipital basilateral se fusiona en subadultos, permitiendo diferenciarlos de estadios ontogenéticos más tempranos. El estadio adulto se diferenció de los estadios precedentes por presentar diversos grados de fusión en las s. pterigo-esfenoidal, esfeno-occipital y vómero-esfenoidal. A su vez, en algunos ejemplares machos adultos se registraron fusiones en las s. occípito-parietal y coronal. Este hecho, sumado a la ausencia de fusión de las s. escamosal, sagital, interfrontal, interesfenoidal, incisivo-maxilar e intermaxilar, hace que el uso del IS sea poco informativo para delimitar grupos etarios en *M. leonina*.

-***Otaria flavescens***: Las suturas y sincondrosis de los complejos occipital y esfenoidal sirven para caracterizar a estadios ontogenéticos pre-natales ya que se encuentran abiertas en estos estadios. Las crías presentaron fusión parcial en las sincondrosis Intraoccipital basilateral y escamolateral, siendo la fusión mayor al 50% de su extensión en el estadio juvenil. Este estadio también presentó fusiones parciales en la s. occípito-parietal, pterigo-esfenoidal y esfeno-occipital. En general, en el estadio subadulto todas estas suturas se encuentran totalmente fusionadas, con lo cual estas variables son de utilidad para identificar los distintos estadios no-adultos. Por último, los ejemplares adultos presentaron fusiones adicionales en las s. sagital, occípito-mastoidea, coronal y escamosal. Aunque no estén presentes en todos los ejemplares analizados, la presencia de fusión en las siguientes suturas craneanas sería indicativo del estadio adulto: s. esfeno-escamosal, incisivo-maxilar, inter-incisivo, zigomático-maxilar, pterigo-palatina y palatino-maxilar (en machos también s. inter-maxilar, palatina media y transversa). Las nueve suturas propuestas por Sivertsen (1954) son informativas para machos de *O. flavescens*. Sin embargo, en la serie de hembras analizada tres suturas resultaron ser no informativas (intermaxilar, interfrontal e interesfenoidal).

-***Arctocephalus gazella***: Las sincondrosis intraoccipitales presentaron fusiones parciales en crías (<50%) y juveniles (>50%). En este último estadio, también se registran fusiones parciales en la s. occípito-parietal (>50%). Estas variables se encuentran totalmente fusionadas en algunos subadultos y en todos los adultos. El estadio adulto también se caracteriza por la fusión total en la s. esfeno-occipital y sagital. Aunque no estén presentes en todos los ejemplares analizados, la presencia de fusión en las siguientes suturas craneanas sería indicativo del estadio adulto: s.



escamosal, coronal, zigomático-maxilar, occípito-mastoidea, inter-incisivo, inter-frontal, inter-maxilar, incisivo-maxilar, pterigo-palatina, esfeno-escamosal y palatina media. Solo fueron de utilidad ocho de las nueve suturas propuestas por Sivertsen (1954) para estimar la edad de los ejemplares, ya que la s. interesfenoidal no presentó fusiones en las series ontogenéticas analizadas.

-*Arctocephalus tropicalis*: Las crías analizadas se caracterizaron por la fusión parcial de las sincondrosis intraoccipitales y por la ausencia de fusiones en las restantes suturas. Si bien algunos ejemplares del estadio juvenil presentaron esta condición, otros ejemplares también presentaron fusiones parciales (<50%) en las s. occípito-parietal y esfeno-occipital, permitiendo diferenciarlos del estadio de edad precedente. Estas variables se encuentran totalmente fusionadas en algunos subadultos y en todos los adultos. A partir del estadio subadulto se registraron fusiones en las s. sagital, intermaxilar, palatino media, e inter-incisiva. En todos los ejemplares adultos se registraron fusiones parciales a totales de la s. sagital, acompañada por una cresta sagital. Otras condiciones que permiten catalogar a los especímenes como adultos es la fusión de las suturas escamosal, coronal, esfeno-escamosal, occípito-mastoidea, zigomático-maxilar, incisivo-maxilar, inter-frontal, e interesfenoidal. Si bien no todos los ejemplares adultos presentaron fusión, ésta no fue registrada en estadios no-adultos. Las nueve suturas consideradas por Sivertsen para el cálculo del IS fueron informativas en ambos sexos de esta especie.

-*Arctocephalus australis*: En ambos sexos, la fusión parcial de las sincondrosis intraoccipitales permiten distinguir a las crías de los estadios pre-natales. La fusión total de la sutura esfeno-occipital permite diferenciar a subadultos de crías y juveniles (donde la fusión es, a lo sumo, parcial). La presencia de fusiones en las suturas escamosal, pterigo-esfenoidal, y esfeno-escamosal permite diferenciar a adultos de no-adultos en ambos sexos. Las nueve suturas consideradas por Sivertsen para el cálculo del IS fueron informativas en ambos sexos de esta especie.

2. Heterocronías

A base del análisis cladístico se pudieron reconstruir los estados de carácter en el pinnípedo hipotético ancestral. Inferir la morfología del taxón ancestral es importante ya que permite detectar cambios heterocrónicos (*i.e.*, variaciones durante el desarrollo



ontogenético en el tiempo de aparición de un carácter, o en las tasas de transformación de un rasgo morfológico; McNamara 1982). Algunos cambios implicaron un retraso en la aparición de características presentes en el pinnípedo ancestral o en el taxón correspondiente al nodo basal de cada Familia (*i.e.*, retención de caracteres juveniles; pedomorfosis). Por ejemplo, se detectaron cambios pedomórficos para *Arctocephalus australis* (s. incisivo-maxilar), *Hydrurga leptonyx* (s. interincisiva) y *Mirounga leonina* (s. escamosal), ya que en estos taxones las fusiones se produjeron en estadios ontogenéticos más tardíos que en el antecesor común. Brunner *et al.* (2004) encontraron que los otáridos de mayor tamaño (*e.g.* *Otaria*) exhibían fusiones tempranas respecto de los otáridos de menor tamaño (*e.g.* *Arctocephalus*). Si bien estos datos concuerdan con los obtenidos en esta Tesis para Otariidae, la afirmación no es aplicable para estos caracteres a Phocidae, ya que la especie de mayor tamaño de esta familia (*i.e.*, *M. leonina*) exhibe varios caracteres pedomórficos, incluyendo la ausencia de fusión de algunas suturas en estadios adultos (ver **Fig. 5; Apéndice II**).

Sin embargo, la mayoría de los caracteres presentaron cambios acelerados respecto al antecesor (*i.e.*, peramorfosis). Dentro de la Familia Otariidae, las especies del género *Arctocephalus* se caracterizaron por la fusión temprana de s. interfrontal (cambio de fusión parcial a total en el estadio adulto). De manera semejante, dentro de la Familia Phocidae, las especies de la tribu Lobodontini se caracterizaron por la fusión temprana de la s. internasal (cambio de fusión parcial en el estadio adulto a fusión total en juveniles), mientras que el clado formado por *H. leptonyx* y *Leptonychotes weddellii* presentó fusiones en un estadio previo al antecesor (*i.e.*, s. intraoccipital basilateral se fusiona en juveniles, pero en el antecesor en subadultos) y un mayor grado de fusión (s. incisivo-maxilar: de no fusión a fusión parcial). A su vez, algunas especies presentaron autapomorfías que implicaron cambios acelerados respecto al antecesor (*e.g.* ocho en *O. flavescens*, siete en *A. australis*, seis en *H. leptonyx*, cuatro en *O. rossii* y *L. carcinophaga*, dos en *M. leonina*, uno en *A. gazella* y *L. weddellii*; **Tabla 3**). La mayoría de los cambios peramórficos registrados en los taxa terminales corresponden a la región rostral y palatal, sugiriendo que en esta región ocurren la mayoría de los cambios adaptativos. El cierre temprano de las suturas del rostro



indicaría que, con respecto al antecesor común, estas especies finalizarían el crecimiento de esta región en estadios de desarrollo más tempranos. Por otro lado, la ausencia de cambios heterocrónicos a nivel de familia (*i.e.*, sinapomorfías para Otariidae y Phocidae), sumado al alto número de cambios en las ramas terminales del árbol (*i.e.*, autapomorfías) probablemente se vincule a la rápida evolución de los patrones de fusión que enmascaran los patrones ancestrales subyacentes dentro de cada clado.

4. Patrón de fusión en Pinnipedia: similitudes y diferencias

A nivel intraespecífico la fusión de las suturas aumenta con el tamaño del cráneo, reflejando que las suturas se van fusionando progresivamente al incrementarse la edad del ejemplar. De este modo, como era de esperar, en todas las especies los ejemplares adultos presentaron valores de fusión más altos que los estadios ontogenéticos precedentes (Fig. 5 y 6). Sin embargo, en ningún ejemplar se observó una fusión de suturas mayor al 50% de la totalidad de ellas, indicando que su patencia es de importancia funcional. Por otro lado, a pesar de las diferencias interespecíficas detectadas en la secuencia de fusión, las que pueden deberse a diferencias reales o de la muestra, ésta fue similar en todas las especies de pinnípedos analizados, sugiriendo un patrón de ancestralidad común. A su vez, este patrón mostró rasgos generales compartidos por ambos sexos en las especies donde este análisis fue posible (*e.g.* *O. flavescens*, *A. australis*, *M. leonina*), si bien los machos presentaron un mayor número de fusiones que las hembras. La ausencia de dimorfismo sexual en el patrón de fusión también fue detectada para otras especies de pinnípedos (*e.g.* King 1972; Brunner 1998; Brunner *et al.* 2004). Este patrón de fusión general comienza por la base craneana (*i.e.*, s. intraoccipital, esfeno-occipital) la cual, en todas las especies, es seguida por fusión de las suturas pertenecientes a la bóveda craneana (*i.e.*, s. sagital, coronal). A continuación, se fusionan las suturas de la región palatal y circum-meatal (en orden variable según la familia), para finalmente fusionarse las correspondientes a la región facial. Al igual que propuso Krogman (1930) para primates antropoideos, las suturas correspondientes a la base craneana y a la bóveda craneana (*i.e.*, regiones occipital y temporal) fueron unas de las primeras en fusionarse. El cierre temprano de las suturas de



la caja craneana en mamíferos está vinculado que esta estructura alcanza su tamaño final en estadios ontogenéticos tempranos (patrón de crecimiento neural), ya que la maduración de la misma es esencial para el control nervioso del cuerpo (Moore 1981). La fusión temprana de las mismas también fue registrada en marsupiales (*e.g.* Rager *et al.* 2014), indicando un cese temprano en el crecimiento de esta región. En todos los casos examinados en este trabajo, las sincondrosis intraoccipitales fueron unas de las primeras en fusionarse, siendo visibles solo en estadios no adultos. Sin embargo, la presencia de fusiones parciales en juveniles de *Lobodon carcinophaga*, *Hydrurga leptonyx* y *Leptonychotes weddellii* indicaría una fusión acelerada respecto a las demás especies. De hecho, esto también podría ser válido en *Ommatophoca rossii*, dado que la ausencia de fusión en juveniles esta especie podría deberse al pequeño tamaño de la muestra obtenida para este grupo etario ($n=1$). Estudios detallados en muestras ontogenéticas más amplias para podrían confirmar la hipótesis de una fusión temprana de la placa occipital en Lobodontini.

Por otra parte, el patrón general detectado en las series analizadas indicó que las últimas suturas en presentar fusión fueron aquellas de la región anterior (*i.e.*, rostral) del cráneo, indicando que esta región posiblemente presenta crecimiento aún en estadios ontogenéticos avanzados. Así, por ejemplo, algunas suturas de esta región presentaron fusiones solo en estadios adultos, mientras que las s. naso-incisiva, naso-maxilar, fronto-maxilar, esfeno-petrosa e inter-mandibular no presentaron fusiones en las series ontogenéticas analizadas. Algunas de estas suturas, como la s. inter-mandibular y la s. naso-incisiva, suelen carecer de fusión en la mayoría de los carnívoros (*e.g.* Goswami *et al.* 2013). A diferencia de la caja craneana, que sufre fuerzas de tensión debido a la expansión temprana del cerebro, el rostro sufre fuerzas de compresión debidas a la masticación, las que se persisten durante toda la ontogenia postnatal (Herring & Teng 2000; Cray *et al.* 2011). Por lo tanto, la ausencia de fusión en esta región, asociada en muchos casos al aumento de la complejidad de las suturas (*i.e.*, aumento de fibras de colágeno) está vinculada a la absorción de estas fuerzas mecánicas (*e.g.* Jaslow 1990; Rafferty & Herring 1999; Nicolay & Vaders 2006). El patrón encontrado también concuerda con el propuesto



por Orr & Schonewald (1970) y Brunner *et al.* (2004) para nueve suturas craneanas en otáridos, donde las suturas del paladar (*e.g.* s. intermaxilar e incisivo-maxilar) presentan una fusión más tardía que aquellas de la bóveda craneana. Cabe destacar que, en general, los adultos presentaron sus paladares totalmente fusionados, aunque la región facial del rostro no siempre presentó fusiones. De este modo, y sumado a que fusión registrada en los huesos palatinos fue más tardía que la registrada en los maxilares (*e.g.*, en Phocidae no se fusionan), se infiere que en la porción rostral del cráneo la fusión sigue una dirección ventro-dorsal (*i.e.*, palato-facial) y antero-posterior (rostro-caudal). Por otra parte, es interesante notar que en *M. leonina* el paladar no presentó signos de fusión en la muestra analizada. Esto también fue registrado en *M. angustirostris*, el elefante marino del norte (King 1972), indicando que en ambas especies esta región presenta un crecimiento continuo a lo largo de la vida. El patrón detectado en el presente trabajo para 33 suturas craneanas indicó que el mismo culmina con la fusión de las suturas pertenecientes a la región facial. Las mismas son raramente consideradas en trabajos previos en pinnípedos (*e.g.* Orr & Schonewald 1970; Brunner *et al.* 2004), aunque la fusión tardía registrada en esta región fue detectada previamente para el lobo marino sudafricano, *Arctocephalus pusillus*, presentando signos de fusión a partir de los 12 años de edad (Sivertsen 2001; *n*=11 suturas). La fusión tardía de la región facial también fue registrada en otras especies de mamíferos (*e.g.* Goswami *et al.* 2013). La misma permite un crecimiento prolongado de esta región, la cual presenta gran variabilidad entre los carnívoros (Goswami 2006). Sin embargo, es interesante notar que en casi todas las especies de fócidos analizadas, la primera sutura en presentar indicios de fusión (*i.e.*, en estadios ontogenéticos tempranos) estuvo vinculada, contrariamente a lo esperado, a la región facial del cráneo. En las focas leopardo, cangrejera, de Weddell y de Ross (*i.e.*, tribu Lobodontini), la primera sutura en evidenciar signos de fusión fue la s. internasal. La fusión de esta sutura no es usual entre los mamíferos carnívoros (*e.g.* Goswami *et al.* 2013), sin embargo la restante especie de fócido, *Mirounga leonina* (*i.e.*, tribu Miroungini), también presentó fusión en esta sutura, aunque ésta solo fue registrada en ejemplares adultos. Por un lado, la presencia de fusión en la s. internasal en todos los fócidos estudiados marca una clara diferencia con otros mamíferos



que podría estar relacionada al desarrollo temprano de la región nasal. Por otro lado, las diferencias detectadas entre las especies de fócidos indican que la fusión de esta sutura sigue patrones diferentes en las dos tribus de esta familia. En *M. leonina* (*i.e.*, tribu Miroungini), esta sutura sigue un patrón ontogenético gradual (*i.e.* las fusiones ocurren solo en estadios ontogenéticos avanzados). Este patrón es semejante al encontrado en otras especies donde la fusión de esta sutura también ha sido registrada en adultos (*e.g.* *Odobenus rosmarus*: Kastelein & Gerrits 1990; *A. australis*: esta Tesis). Sin embargo, en fócidos lobodontinos la s. internasal presentó diversos grados de fusión en estadios no adultos y adultos, sin un claro patrón a lo largo de las series ontogenéticas analizadas (*i.e.*, fusiones no progresivas). Esto indicaría que, a diferencia de lo ocurrido en otras especies, en esta tribu la s. internasal es un carácter variable e independiente de la ontogenia. Sería interesante analizar el patrón de fusión en focas del Hemisferio Norte (*i.e.*, Phocinae) para verificar la posible existencia de un patrón semejante en otras especies de pinnípedos. La existencia de fusiones suturales prematuras (Cohen 2002) y patrones especie-específicos (Krogman 1930; Chopra 1957; Hershkovitz *et al.* 1997; Braga 1998) serían congruentes con mecanismos genéticos (Wang *et al.* 2006). De todas formas, a partir de lo estudiado hasta el momento, se puede concluir que las variaciones interespecíficas en la secuencia de cierre son más aparentes en las suturas de los componentes espláncnicos del cráneo, principalmente en la estructura rostral, que en los componentes neurales (Brunner *et al.* 2004). Esto también fue válido a nivel intraespecífico, ya que las diferencias detectadas entre sexos mayoritariamente estuvieron vinculadas a la región rostral.

Por otro lado, a nivel interespecífico, se detectó que la fusión de las suturas no aumenta con el tamaño del cráneo en todos los casos. Este resultado concuerda con el obtenido por Goswami *et al.* (2013) para Carnivora, y sugiere un patrón diferente al obtenido para otros mamíferos donde el grado de fusión aumenta en las especies de mayor tamaño (*e.g.* roedores: Wilson & Sánchez-Villagra 2009; artiodáctilos: Barmann & Sánchez-Villagra 2012; carnívoros: Segura 2014). Los resultados de esta Tesis indican que en fócidos las especies de mayor tamaño (*e.g.* *M. leonina*) presentaron menores grados de fusión que las especies de menor tamaño (*e.g.* *L. carcinophaga*), mientras que los otáridos mostraron la tendencia



opuesta (*i.e.* mayor fusión en *Otaria* que en *Arctocephalus*) (**Fig. 2**). La relación inversa entre la fusión sutural y el tamaño del cráneo también fue detectada en úrsidos (*e.g.* *Ursus maritimus*; Goswami *et al.* 2013) y cánidos (Segura 2014), donde las formas de mayor tamaño no necesariamente mostraron fusiones suturales más altas. Estos autores consideraron que estas modificaciones son producto de la diversidad de adaptaciones craneanas a la ecología (*e.g.* alimentación) y demandas biomecánicas de cada especie. A su vez, en general los fócidos mostraron un menor grado de fusión que los otáridos. De hecho, *Mirounga leonina*, el pinnípedo de mayor tamaño, presentó los valores más bajos de fusión. La ausencia de fusiones fue previamente detectada en elefantes marinos de hasta 11 años de edad (King 1972), sugiriendo un crecimiento craneano prolongado en esta especie. Finalmente, el análisis cladístico permitió confirmar que el nodo basal de Phocidae se caracterizó por la ausencia de fusión de tres suturas, mientras que el nodo basal de Otariidae se caracterizó por la fusión de diez suturas, las cuales en fócidos se mantienen en estado cerrado. Además, las autapomorfías detectadas indicaron que los cambios en las ramas terminales de otáridos implicaron aumentos en el grado de fusión, mientras que en fócidos algunos cambios tendieron a la fusión de suturas pero otros a la no fusión de las mismas. Es interesante notar que en estudios previos (Goswami *et al.* 2013) se ha demostrado que *Odobenus rosmarus* (*i.e.* morsa) es el pinnípedo con el porcentaje más alto de fusión sutural, mientras que el grupo hermano de los pinnípedos, los musteloideos, presenta el porcentaje más alto de fusión del clado Carnivora. Esto indicaría que el bajo grado de fusión detectado para la Familia Phocidae podría ser una condición derivada dentro del clado Pinnipedia, e incluso en Carnivora, constituyendo un posible carácter pedomórfico dentro del grupo. La pedomorfosis en el desarrollo del esqueleto ha sido previamente vinculada a la transición a la vida acuática (*e.g.* cetáceos: Mellor *et al.* 2009, Galatius 2010, Galatius *et al.* 2011; pinnípedos: Goswami *et al.* 2013). Esta hipótesis podría aplicarse en este caso, ya que los fócidos se caracterizan por ser un grupo de pinnípedos altamente adaptado a la vida acuática (*e.g.* Berta 2009). La ausencia de fusiones suturales requiere de importantes mecanismos reguladores, incluyendo factores de crecimiento y



otros factores moleculares (Opperman 2000), los que a su vez estarán vinculados a las demandas biomecánicas de cada especie.



Apéndices

Apéndice I. Listado de especímenes analizados.

Arctocephalus australis: MACN 23851, MLP 1058, MCN 533, MCN 2633, MMPma 4094, MCN 247, MCN 2687, UFSC 1139, MACN 25192, MCN 2694, MLP 1193, UFSC 1362, UFSC 1276, UFSC 1148, MCN 2636, UFSC 1131, UFSC 1374, UFSC 1137, MCN 2639, UFSC 1348, UFSC 1141, UFSC 1015, MMPma 4098, MLP 12.IX.02.13, MCN 2509, MCN 2625, MMPma 40153, UFSC 1345, CENPAT Aa-17, MCN 2833, MMPma 4081, MMPma 4080, UFSC 1133, MACN 21998, MMPma 4073, MMPma 4080, MACN 23297, MACN 21861, UFSC 1335, MCN 2834, UFSC 1040, UFSC 1043, MCN 2692, UFSC 1363, UFSC 1380, RNP 1581, UFSC 1325, MCN 2621, UFSC 1337, CENPAT Aa-8, MCN 2647, MCN 2839, MACN 28261, MACN 20563, MLP 27.X.97.17, UFSC 1263, MCN 2507, UFSC 1147, CENPAT Aa-25, MCN 2500, MCN 2684, UFSC 1320, MCN 2498, MACN 20570, UFSC 1343, MCN 2495, UFSC 1283, UFSC 1111, UFSC 1096, RNP 1796, CENPAT Aa-7, MCN 2634, RNP 1311, MCN 2650, UFSC 1272, MMPma 4085, MACN 20569, CENPAT Aa-30, RNP 2271, MMPma 4154, MMPma 4084, UFSC 1282, CENPAT Aa-31, MCN 2606, CENPAT Aa-26, UFSC 1159, CENPAT Aa-28, CENPAT Aa-22, UFSC 1378, UFSC 1156, CENPAT Aa-20, MACN 24732, CENPAT Aa-32, CENPAT Aa-18, CENPAT Aa-3, UFSC 1143, UFSC 1063, UFSC 1274, RNP 2689, RNP 2520, UFSC 1142, CENPAT Aa-5, UFSC 1157, UFSC 1323, UFSC 1160, CENPAT Aa-33, MMPma 4143, MMPma 4014, UFSC 1154, UFSC 1158, CENPAT Aa-29, UFSC 1169, MACN 20566, MACN 24732, CENPAT Aa-21, CENPAT Aa-23, CENPAT Aa-12, CENPAT Aa-1, UFSC 1166, CENPAT Aa-16, MCN 2685, MLP 1325, MACN 20568, UFSC 1163, CENPAT Aa-19, MCN 2706, UFSC 1228, MACN 21862, MLP 1061, MLP 13.26, MACN 21863, RNP 914.

Arctocephalus tropicalis: UFSC 1212, UFSC 1237, UFSC 1338, RNP 1683, UFSC 1280, UFSC 1382, MCN 2648, RNP 2406, RNP 2682, RNP 2674, RNP 2638, RNP 2686, MCN 2499, RNP 2642, RNP 2647, RNP 2624, UFSC 1405, RNP 2655, RNP 2455, UFSC 1319, RNP 2278, RNP 2687, RNP 2652, UFSC 1340, UFSC 1255, MCN 2631, RNP 2649, MCN 2607, MCN 2611, UFSC 1120, MCN 2609, UFSC 1277, RNP 2516, MCN 2641, UFSC 1241, MCN 2623, RNP 2157, UFSC 1342, MCN 2637, MCN 2617, MCN 2605, UFSC 1242, MCN 2504, MCN 2620, UFSC 1016, MCN 2626, MCN 2511, UFSC 1016, MCN 2642, MCN 2520, MCN 2608, UFSC 1017, MCN 2615, MCN 2458, UFSC 1017, MCN 2646, UFSC 1132.

Arctocephalus gazella: RNP 519, MACN 16513, RNP 2675, RNP 2637, RNP 2648, RNP 2643, RNP 2632, IAA 00-7, RNP 2641, RNP 2673, RNP 2634, RNP 2674, MLP 25.iv.02.23, RNP 2650, MACN 21354, MACN 21352, MACN 21061, RNP 2676, RNP 2677, RNP 2694, RNP 2630, MACN 21350, RNP 1744, MACN 20436, RNP 2627, RNP 1989, RNP 515, MACN 21758, MACN 21754.

Hydrurga leptonyx: MACN 13.17, RNP 1511, MACN 13.15, FZB 1067, RNP 1367, RNP 1681, RNP 2697, RNP 1626, MLP 30.XII.02.10, RNP 2654, MLP 1327, MLP 26.IV.00.14, RNP 1198, RNP 1526, RNP 911, MLP 1059, MLP 691, MLP 14.IV.48.11, MACN 32207, IAA 95- 1, MACN 20396, MACN 21.29, RNP 425, RNP 890, RNP 1596, RNP 1659, RNP 2030, RNP 2237, RNP 2391, MACN 49250, RNP 999, RNP 2029, RNP 2699, CENPAT Hlep 001, RNP 1637, MACN 20435, RNP 1533, RNP CCB, MACN 32206.

Leptonychotes weddellii: CFA 10018, CFA a, MLP 14.IV.48.12, IAA 08.3, RNP 2165, MACN 22854, MACN 19.19, MACN 49253, MACN 49251, MACN 22610, MACN 4234, MACN 49252, MACN 13.27, CFA 10017, MACN 20628, IAA 01- 13 (19), MACN 20626, MLP 31.XII.02.24, MMPma 4229, MACN 4226.

Lobodon carcinophaga: RNP 1771, IAA AA-13, RNP 616, IAA 00-10, RNP 1610, MACN 19.20, RNP 184, RNP 1640, CENPAT LobCar001, MLP 22.III.99.10, MLP 474, RNP 534, MLP 30.XII.02.11, RNP 608, IAA 530, RNP 990.



Mirounga leonina: IAA.01-14, MACN 22615, IAA AA-7, CFA 12859, IAA AA-2, IAA AA-8, IAA AA-10, IAA AA-11, IAA AA-9, IAA AA-6, RNP 1227, MACN 49.52, MACN 26222, MACN 22611, IAA 00-9, IAA 96-1, MACN 22614, MACN 22613, MACN 22612, FCA s/nro, MACN 20434, MACN 20608, MACN 24.92, MACN 24.91, IAA 99-5, MACN 24.93, IAA.00-8, MACN 13.26, CFA 7741.

Ommatophoca rossii: MACN 48260, RNP 249, MACN 48259.

Otaria flavescens:

CENPAT 111, RNP 1948, CENPAT 110, MACN 21741, CENPAT 108, CENPAT 331, CENPAT 70, MACN 21740, MACN 21739, RNP 1748, LAMAMA 237, CENPAT 604, CENPAT 417, CENPAT 505, RNP 2319, MACN 21737, CENPAT 243, CENPAT 555, CENPAT 127, MACN 21738, CENPAT 253, CENPAT 588, CENPAT 24, CENPAT 90, MACN 21742, MACN 25138, CENPAT 303, CENPAT 61, CENPAT 590, CENPAT 578, MACN 20572, CENPAT 26, CENPAT 381, CENPAT 385, CENPAT 88, RNP 948, RNP 160, RNP 1557, MACN 20578, MACN 20596, MACN 22853, RNP 2364, MACN 13.11, RNP 2416, RNP 2416f, CENPAT 569, CENPAT 115, CENPAT 134, CENPAT 329, CENPAT 386, MACN 21744, MACN 20595, CENPAT 210, CENPAT 427, CENPAT 629, MACN 50.52, MACN 22608, MACN 21743, CENPAT 270, MMPma 4086, MACN 25.45, CENPAT 105, CENPAT 43, MACN 22609, MACN 20420, MACN 22852, CENPAT 337, RNP 2396, CENPAT 60, RNP 2477, MACN 20583, CENPAT 20, MMPma 4013, CENPAT 21, CENPAT 22, RNP 2371, RNP 2683, MACN 41226, CENPAT 34, RNP 2395, RNP 917, MACN 21984, MACN 21994, MMPma 36424, RNP 2456, MACN 13.14, CNP 025, RNP 2633, MACN 25168, MACN 22371, RNP 2463, RNP 2635, MACN 159, RNP 1525, MACN 23574, CENPAT 307, RNP 715, CENPAT 325, CENPAT 338.

Apéndice II. Tablas de orden de fusión de suturas para cada especie. Se registran solo aquellas que reportaron fusiones en la serie analizada. Código: no fusión (1); fusión <50% (2); fusión >50% (3); fusión total (4). Grupo etario (Gr.et.): F (feto); N (neonato); Cría (C); juvenil (J); subadulto (SA); adulto (AD). %F es el porcentaje de fusión calculado para cada grupo etario (*sensu* Goswami *et al.* 2013). TF% es el porcentaje de fusión total calculado para cada sutura. Las celdas sombreadas indican fusiones.

Tabla 1. Orden de fusión de suturas craneanas en *Hydrurga leptonyx* (n=39).

| Gr. et./Sut. | C (n=1) | J (n=5) | SA (n=10) | AD (n=23) | %TF (sut.) |
|--------------|---------|---------|-----------|-----------|------------|
| I.Na | 2 | 2 - 4 | 3-4 | 2-4 | 18,4% |
| IoccSL | 1 | 4 | 4 | 4 | 97,4% |
| IoccBL | 1 | 3-4 | 4 | 4 | 92,1% |
| Occ-Par | 1 | 1-3 | 3-4 | 4 | 76,3% |
| Cor | 1 | 1-4 | 1-4 | 4 | 65,8% |
| Sq | 1 | 1-2 | 1-4 | 3-4 | 65,8% |
| Sag | 1 | 1 | 1-3 | 4 | 60,5% |
| I.Mx | 1 | 1 | 1 | 1-4 | 44,7% |
| Pal-Mx | 1 | 1 | 1 | 2-4 | 42,1% |
| Pal.med | 1 | 1 | 1 | 1-4 | 23,7% |
| Sph-Occ | 1 | 1 | 1 | 2-4 | 2,6% |
| I.sph | 1 | 1 | 1 | 1-4 | 2,6% |
| Ptg-Sph | 1 | 1 | 1 | 1-4 | 2,6% |



| | | | | | |
|------------|------|------|-------|-------|------|
| Pal.Tvs | 1 | 1 | 1 | 1-4 | 2,6% |
| Pe-Occ | 1 | 1 | 1 | 1-2 | 0% |
| Occ-Mas | 1 | 1 | 1 | 1-2 | 0% |
| Occ-Tim | 1 | 1 | 1 | 1-2 | 0% |
| Ins-Mx | 1 | 1 | 1 | 1-3 | 0% |
| I.ins | 1 | 1 | 1 | 1-3 | 0% |
| %F (Gr.et) | 0,7% | 7,0% | 11,1% | 28,0% | |

(continuación Tabla 1)

Tabla 2. Orden de fusión de suturas craneanas en *Lobodon carcinophaga* (n=16).

| Gr. et./Sut. | J (n=6) | SA (n=4) | AD (n=6) | % TF (sut) |
|--------------|---------|----------|----------|------------|
| I.Na | 4 | 0-4 | 2-4 | 68,8% |
| IoccSL | 3-4 | 3-4 | 4 | 56,3% |
| IoccBL | 3-4 | 3-4 | 3-4 | 56,3% |
| Occ-Par | 2-3 | 3-4 | 4 | 37,5% |
| Sag | 1-2 | 1-2 | 4 | 37,5% |
| Cor | 1 | 1-2 | 4 | 31,3% |
| Sq | 1 | 1-3 | 4 | 31,3% |
| Sph-Sq | 1 | 1-2 | 4 | 25,0% |
| Ptg-Sph | 1 | 1 | 4 | 25,0% |
| Sph-Occ | 1 | 1 | 3-4 | 18,8% |
| Isph | 1 | 1 | 3-4 | 18,8% |
| I.ins | 1 | 1 | 3-4 | 18,8% |
| I.Mx | 1 | 1 | 3-4 | 18,8% |
| Ifro | 1 | 1 | 2-4 | 12,5% |
| Sph-Fro | 1 | 1 | 1-4 | 6,3% |
| Occ-Mas | 1 | 1 | 1-3 | 0,0% |
| %F (Gr.Et.) | 6,3% | 9,3% | 33,0% | |

Tabla 3. Orden de fusión de suturas craneanas en *Leptonychotes weddellii* (n=21).

| Gr. et./Sut. | C (n=2) | J (n=2) | SA (n=4) | AD (n=13) | %TF (sut.) |
|--------------|---------|---------|----------|-----------|------------|
| I.Na | 2-3 | 1-4 | 2-4 | 2-4 | 24,0% |
| IoccBL | 1 | 3-4 | 3-4 | 4 | 72,0% |
| IoccSL | 1 | 3 | 3-4 | 4 | 64,0% |
| Sq | 1 | 2 | 2-4 | 4 | 60,0% |
| Occ-Par | 1 | 1 | 3-4 | 4 | 60,0% |
| Sag | 1 | 1 | 1-4 | 4 | 56,0% |



| | | | | | |
|-------------|------|------|-------|-------|-------|
| I.Mx | 1 | 1 | 1 | 1-4 | 16,0% |
| Cor | 1 | 1 | 1 | 1-4 | 12,0% |
| Vo-Sph | 1 | 1 | 1-4 | 1-4 | 8,0% |
| Sph-Occ | 1 | 1 | 1 | 2-4 | 4,0% |
| Ins-Mx | 1 | 1 | 1 | 2-3 | 0,0% |
| Ifro | 1 | 1 | 1 | 1-3 | 0,0% |
| Occ-Mas | 1 | 1 | 1 | 1-3 | 0,0% |
| I.ins | 1 | 1 | 1 | 1-3 | 0,0% |
| %F (Gr.Et.) | 1,1% | 5,0% | 10,4% | 21,9% | |

(continuación Tabla 3)

Tabla 4. Orden de fusión de suturas craneanas en *Ommatophoca rossii* (n=3).

| Gr.Et/Sut. | C (n=1) | J (n=1) | AD (n=1) | % TF (sut) |
|-------------|---------|---------|----------|------------|
| I.Na | 4 | 3 | 4 | 66,7% |
| Occ-Par | 1 | 3 | 4 | 33,3% |
| Cor | 1 | 2 | 2 | 0% |
| Sq | 1 | 1 | 4 | 33,3% |
| Ptg-Sph | 1 | 1 | 4 | 33,3% |
| Iocc. SL | 1 | 1 | 4 | 33,3% |
| Iocc. BL | 1 | 1 | 4 | 33,3% |
| Sph-Occ | 1 | 1 | 3 | 0% |
| Sag | 1 | 1 | 3 | 0% |
| I.ins | 1 | 1 | 2 | 0% |
| Pal-Max | 1 | 1 | 2 | 0% |
| %F (Gr.Et.) | 2,9% | 3,6% | 23,6% | |

Tabla 5. Orden de fusión de suturas craneanas en *Mirounga leonina* (n=28).

| Gr.Et/Sut. | C (n=2) | J (n=10) | SA ♂(n=1) | AD ♀(n=8) | AD ♂ (n=7) | % TF (sut) |
|-------------|---------|----------|-----------|-----------|------------|------------|
| IoccSL | 1 | 1-4 | 4 | 4 | 4 | 68% |
| IoccBL | 1 | 1 | 4 | 4 | 4 | 68% |
| Ptg-Sph | 1 | 1 | 1 | 1-4 | 4 | 50% |
| Sph-Occ | 1 | 1 | 1 | 1-3 | 1-4 | 4% |
| Vo-Sph | 1 | 1 | 1 | 1-3 | 1-4 | 4% |
| Occ-Par | 1 | 1 | 1 | 1 | 1-2 | 0% |
| Occ-Tim | 1 | 1 | 1 | 1 | 1-2 | 0% |
| %F (Gr.Et.) | 0% | 1,4% | 7,1% | 10,6% | 13,1% | |



Tabla 6. Orden de fusión de suturas craneanas en *Otaria flavescens* (n=133).

| Gr.Et/Sut. | F♀ (1) | N♂ (1) | C♀ (4) | C♂ (5) | J♀ (1) | J♂ (6) | SA♀ (15) | SA♂ (9) | AD♀ (18) | AD♂ (32) | % TF ♀ | % TF ♂ |
|------------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-------------|------------|-------------|-------------|-----------|-----------|
| IoccBL | 1 | 1 | 1-3 | 1-3 | 3 | 3 | 3-4 | 3-4 | 4 | 4 | 66,7% | 67,9% |
| IoccSL | 1 | 1 | 1-2 | 1-2 | 2 | 3-4 | 4 | 4 | 4 | 4 | 81,0% | 79,2% |
| Occ-Par | 1 | 1 | 1 | 1 | 3 | 1-3 | 3-4 | 4 | 4 | 4 | 66,7% | 75,5% |
| Sph-Occ | 1 | 1 | 1 | 1 | 3 | 1-2 | 3-4 | 3-4 | 4 | 4 | 76,2% | 75,5% |
| Ptg-Sph | 1 | 1 | 1-4 | 1 | 4 | 2-3 | 4 | 4 | 4 | 3-4 | 88,1% | 75,5% |
| Sq | 1 | 1 | 1-2 | 1 | 1 | 1-3 | 1-2 | 1 | 1-4 | 1-4 | 26,2% | 39,6% |
| Occ-Mas | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1-4 | 1-4 | 3-4 | 2-4 | 47,6% | 56,6% |
| Sag | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1-4 | 1-3 | 2-4 | 4 | 40,5% | 60,4% |
| Cor | 1 | 1 | 1-2 | 1 | 1 | 1 | 1-2 | 1-2 | 1-4 | 1-4 | 9,5% | 32,1% |
| Ptg-Pal | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1-2 | 1-4 | 1-4 | 1-4 | 23,8% | 43,4% |
| Sph-pal | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1-4 | 1-4 | 1-4 | 4,8% | 9,4% |
| Iins | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1-2 | 1 | 1-2 | 1-4 | 0,0% | 9,4% |
| Sph-Sq | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1-4 | 1-4 | 11,9% | 18,9% |
| Zi-Mx | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1-4 | 1-4 | 16,7% | 24,5% |
| Ins-Mx | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1-2 | 1-4 | 0,0% | 3,8% |
| Pal-Mx | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1-2 | 1-4 | 0,0% | 5,7% |
| LMx | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1-4 | 0,0% | 9,4% |
| Ifro | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1-3 | 0,0% | 1,9% |
| Isph | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1-4 | 0,0% | 9,4% |
| Pal.med | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1-4 | 0,0% | 5,7% |
| Pal.Tvs | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1-4 | 0,0% | 5,7% |
| Sph-Fro | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1-4 | 0,0% | 3,8% |
| Tem-Zig | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1-2 | 0,0% | 0,0% |
| Vo-Sph | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1-2 | 0,0% | 0,0% |
| %F | 0% | 0% | 2,9% | 1,7% | 7,9% | 5,5% | 15,4% | 16,2% | 28,5% | 33,5% | | |

Tabla 7. Orden de fusión de suturas craneanas en *Arctocephalus australis* (n=133).

| Gr. Et. | F (n=1) | N (1) | C♀ (21) | C♂ (29) | J♀ (4) | J♂ (15) | SA♀ (2) | SA♂ (15) | AD♀ (9) | AD♂ (36) | %TF ♀ | %TF ♂ |
|---------|---------|-------|------------|------------|-----------|------------|------------|-------------|------------|-------------|----------|----------|
| IoccBL | 1 | 1 | 2-3 | 3 | 3 | 3 | 3-4 | 3-4 | 3-4 | 3-4 | 60% | 37,9% |
| IoccSL | 1 | 1 | 2-3 | 2-3 | 2-3 | 3-4 | 2-4 | 2-4 | 4 | 4 | 60% | 52,6% |
| Sph-Occ | 1 | 1 | 1-2 | 1 | 2-3 | 1-3 | 4 | 4 | 4 | 4 | 73,3% | 52,6% |
| Occ-Par | 1 | 1 | 1-2 | 1 | 1-2 | 1-3 | 1-4 | 3-4 | 2-4 | 4 | 60% | 46,3% |
| Cor | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1-2 | 1 | 1-3 | 1-4 | 2-4 | 40% | 23,2% |
| Sag | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1-3 | 1-4 | 4 | 4 | 60% | 46,3% |
| Occ-Mas | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1-3 | 1-4 | 2-4 | 3-4 | 40% | 27,4% |
| Sq | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 3-4 | 1-4 | 53,3% | 23,2% |
| Isph | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1-4 | 1 | 1-4 | 1-4 | 60% | 2,1% |



| | | | | | | | | | | | | |
|-------------|----|----|------|------|------|------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| Zi-Mx | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1-2 | 1-3 | 1-4 | 0% | 8,4% |
| I.ins | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1-2 | 1-3 | 1-4 | 1-4 | 6,7% | 6,3% |
| Ins-Mx | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1-2 | 1-3 | 1-3 | 0% | 0% |
| Ptg-Sph | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1-4 | 1-4 | 26,7% | 10,5% |
| Ifro | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1-2 | 1-2 | 1-4 | 0% | 4,2% |
| Sph-Sq | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1-4 | 1-4 | 6,7% | 5,3% |
| Pal.med | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1-3 | 1 | 1-4 | 0% | 5,3% |
| I.Mx | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1-2 | 1-2 | 1-4 | 0% | 7,4% |
| Tem-Zig | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1-3 | 0% | 0% |
| Pal-Mx | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1-2 | 1 | 1-4 | 0% | 1,1% |
| Pal.Tvs | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1-2 | 0% | 0% |
| Sph-Pe | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1-2 | 1 | 0% | 0% |
| Fro-Na | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1-4 | 0% | 1,1% |
| Vo-Sph | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1-2 | 1 | 0% | 0% |
| I.Na | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1-4 | 0% | 1,1% |
| %F (gr.et.) | 0% | 0% | 2,4% | 2,2% | 5,0% | 4,0% | 11,4% | 14,0% | 27,9% | 27,0% | | |

(continuación Tabla 7)

Tabla 8. Orden de fusión de suturas craneanas en *Arctocephalus tropicalis* (n=56).

| Gr.Et/Sut. | C (n=6) | J (n=2) | SA ♂ (n=11) | AD♀ (n=7) | AD♂ (n=30) | %TF (sut) |
|-------------|------------|------------|----------------|--------------|---------------|-----------|
| IoccBL | 2-3 | 2-3 | 3-4 | 4 | 4 | 73,7% |
| IoccSL | 2-3 | 2-3 | 2-4 | 4 | 4 | 68,4% |
| Occ-Par | 1 | 1-2 | 1-4 | 4 | 4 | 80,7% |
| Sph-Occ | 1 | 1-2 | 1-4 | 4 | 4 | 80,7% |
| I.ins | 1 | 1 | 1-2 | 1-3 | 1-4 | 26,3% |
| Sag | 1 | 1 | 1-4 | 2-4 | 2-4 | 63,2% |
| Sq | 1 | 1 | 1 | 2-4 | 1-4 | 52,6% |
| Cor | 1 | 1 | 1 | 1-4 | 1-4 | 52,6% |
| Sph-Sq | 1 | 1 | 1 | 1-4 | 1-4 | 45,6% |
| Occ-Mas | 1 | 1 | 1 | 1-4 | 1-4 | 49,1% |
| Zi-Mx | 1 | 1 | 1 | 1-4 | 1-4 | 45,6% |
| I.Mx | 1 | 1 | 1-4 | 1 | 1-4 | 26,3% |
| Ins-Mx | 1 | 1 | 1 | 1 | 1-4 | 26,3% |
| Pal.med | 1 | 1 | 1-2 | 1 | 1-4 | 19,3% |
| Ifro | 1 | 1 | 1 | 1-3 | 1-4 | 3,5% |
| Isph | 1 | 1 | 1 | 1 | 1-4 | 5,3% |
| %F (gr.et.) | 2,1% | 3,1% | 9,8% | 19,1% | 34,9% | |

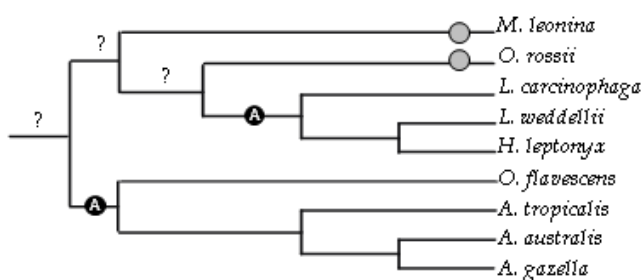


Tabla 9. Orden de fusión de suturas craneanas en *Arctocephalus gazella* (n=29).

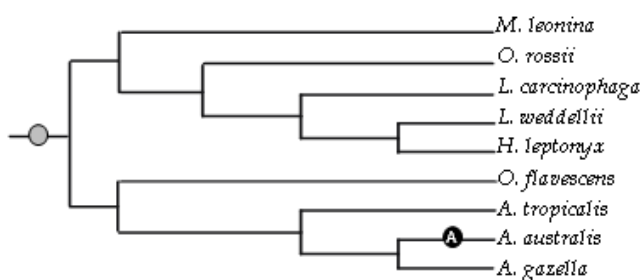
| Gr. et./Sut. | C (n=1) | J (n=1) | SA (n=11) | AD (n=16) | TF%(sut.) |
|--------------|---------|---------|-----------|-----------|-----------|
| IoccBL | 2 | 3 | 3-4 | 3-4 | 51,4% |
| IoccSL | 2 | 4 | 3-4 | 4 | 65,7% |
| Sph-Occ | 1 | 1 | 1-4 | 4 | 62,9% |
| Occ-Par | 1 | 4 | 3-4 | 4 | 82,9% |
| Sag | 1 | 1 | 1-2 | 3-4 | 42,9% |
| Sq | 1 | 1 | 1 | 1-4 | 28,6% |
| Cor | 1 | 1 | 1-2 | 1-4 | 14,3% |
| Zi-Mx | 1 | 1 | 1-2 | 1-4 | 17,1% |
| Occ-Mas | 1 | 1 | 1 | 1-4 | 20,0% |
| I.ins | 1 | 1 | 1-2 | 1-4 | 11,4% |
| I.fro | 1 | 1 | 1 | 1-4 | 11,4% |
| I.Mx | 1 | 1 | 1 | 1-4 | 11,4% |
| Ins-Mx | 1 | 1 | 1 | 1-4 | 8,6% |
| Ptg-Pal | 1 | 1 | 1 | 1-4 | 8,6% |
| Sph-Sq | 1 | 1 | 1 | 1-4 | 5,7% |
| Pal.med | 1 | 1 | 1 | 1-4 | 5,7% |
| %F (gr.et) | 1,4% | 7,1% | 8,8% | 25,0% | |

Apéndice III. Figuras de las optimizaciones para cada sutura. Los estados de carácter son: fusión (círculo negro) en estadios de cría (C), juvenil (J), subadulto (S) y adulto (AD); fusión parcial en adulto (círculo gris); no fusión en adulto (círculo blanco). Las ambigüedades figuran como “?”.

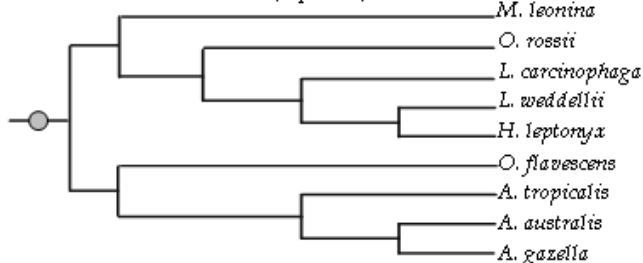
Sutura Coronal (2 pasos)



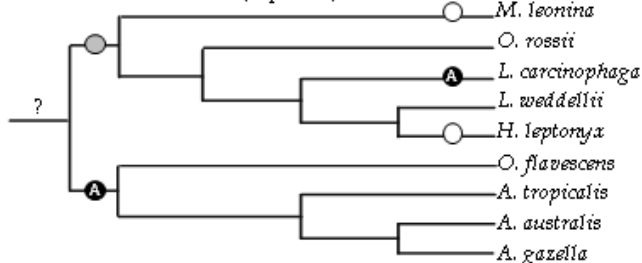
Sutura Fronto-Nasal (2 pasos)



Sutura Fronto-Maxilar (0 pasos)



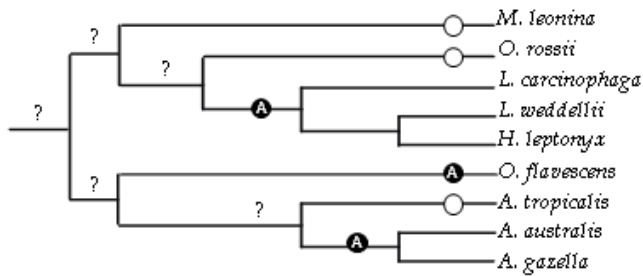
Sutura Interincisiva (4 pasos)



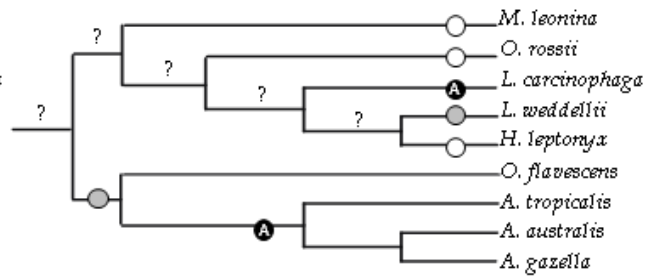


(continuación Apéndice III)

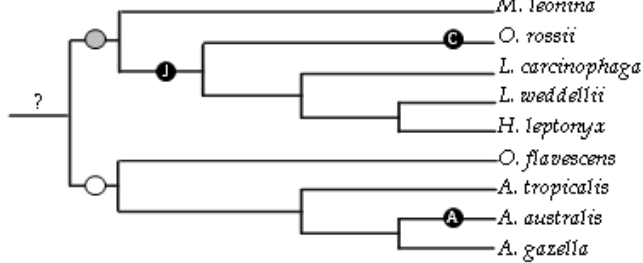
Sutura Intermaxilar (6 pasos)



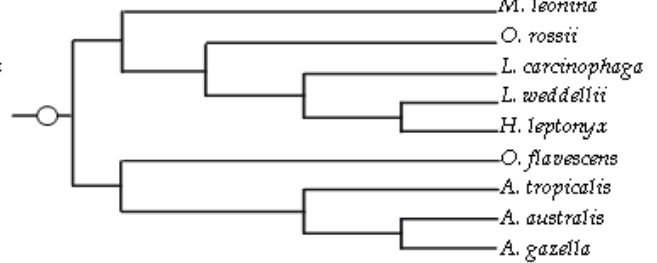
Sutura Interfrontal (5 pasos)



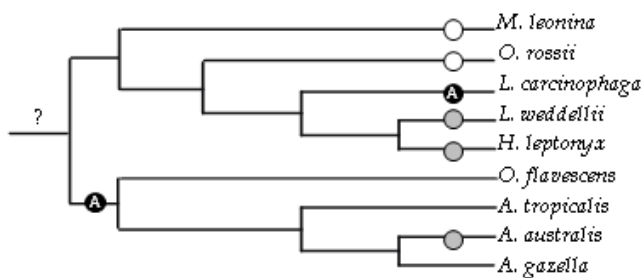
Sutura Internasal (7 pasos)



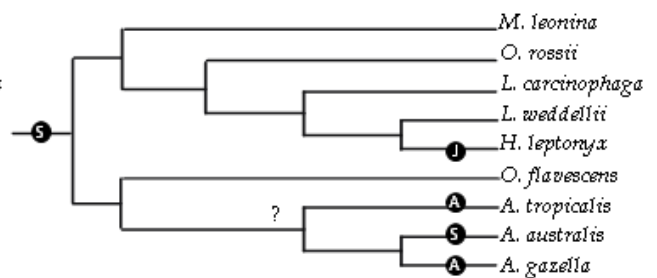
Sutura Intermandibular (0 pasos)



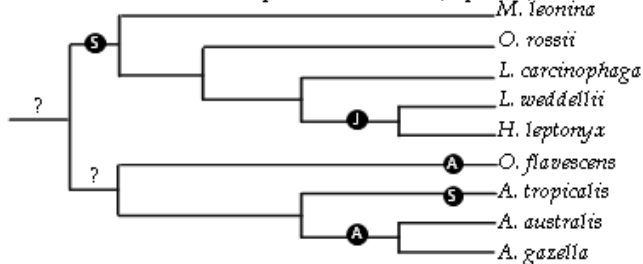
Sutura Incisivo-Maxilar (4 pasos)



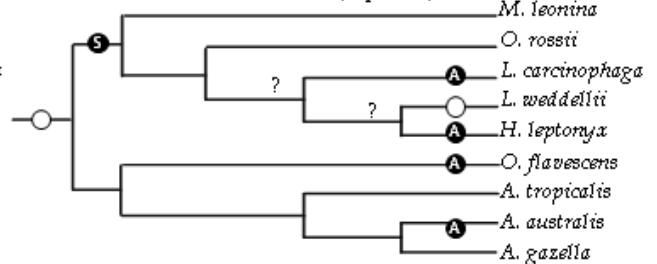
Sincondrosis Intraoccipital basilateral (3 pasos)



Sincondrosis Intraoccipital basilateral (3 pasos)



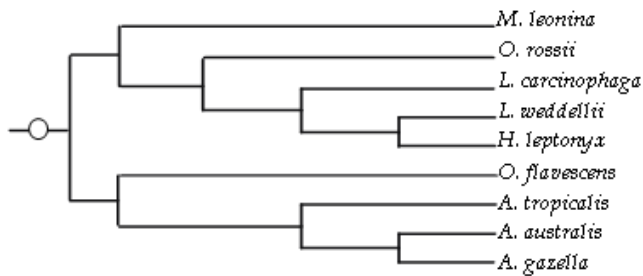
Sincondrosis Interesfenoidal (8 pasos)



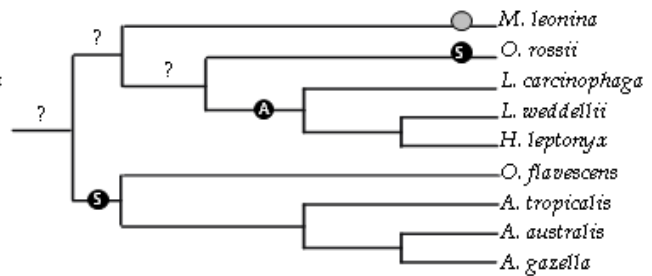


(continuación Apéndice III)

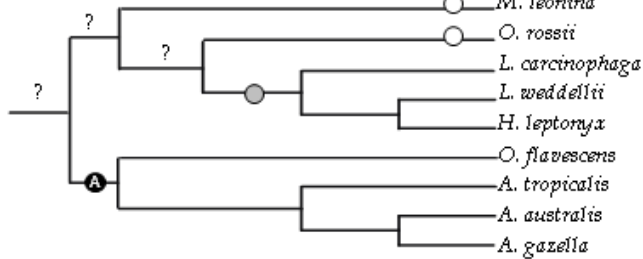
Sutura Naso-Maxilar (0 pasos)



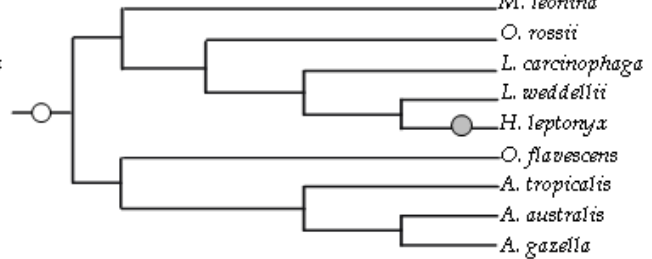
Sutura Occípito-Parietal (3 pasos)



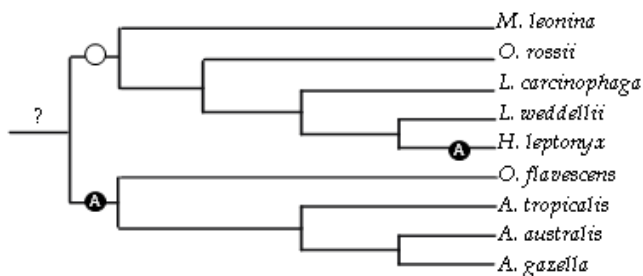
Sutura Occípito-Mastoidea (3 pasos)



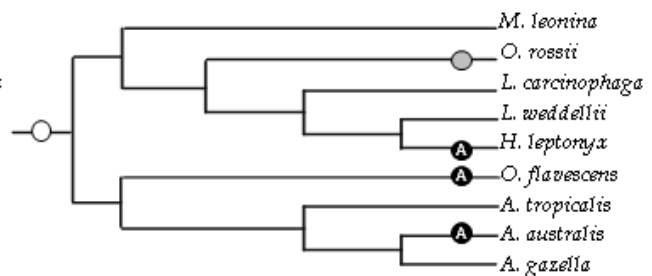
Sutura Occípito-Timpánica (1 paso)



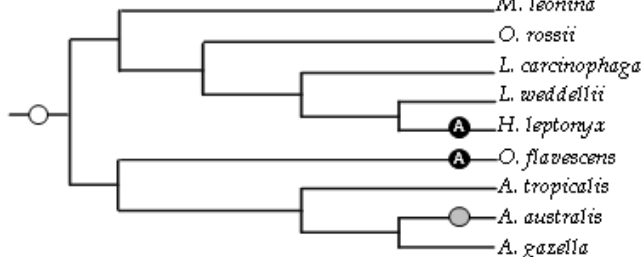
Sutura Palatina media (4 pasos)



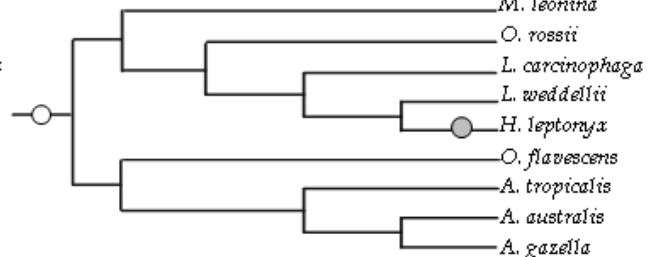
Sutura Palatino-Maxilar (7 pasos)



Sutura Palatina transversa (5 pasos)



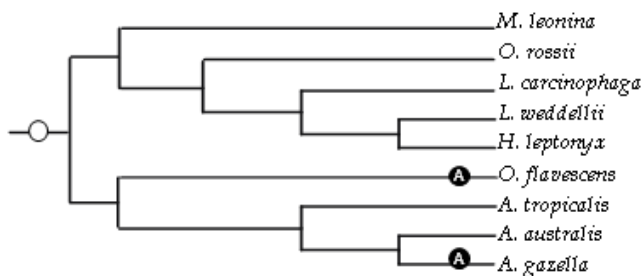
Sutura Petroso-Occipital (1 paso)



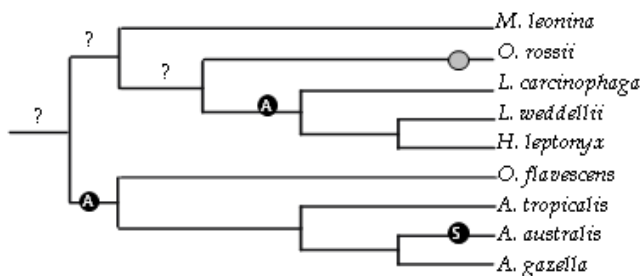


(continuación Apéndice III)

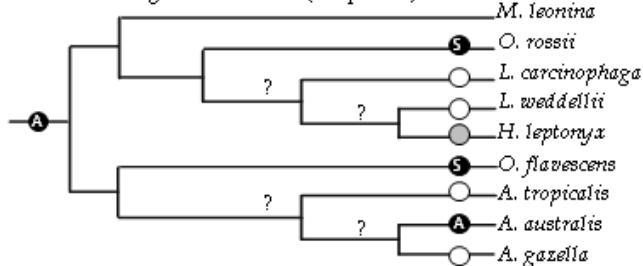
Sutura Pterigo-Palatina (4 pasos)



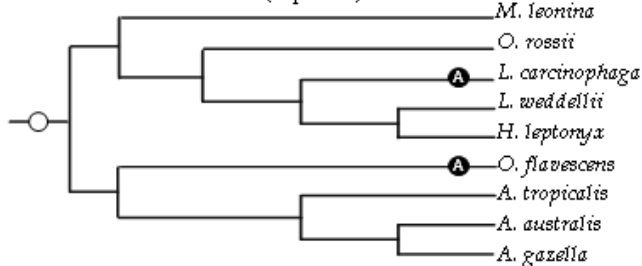
Sutura Sagital (4 pasos)



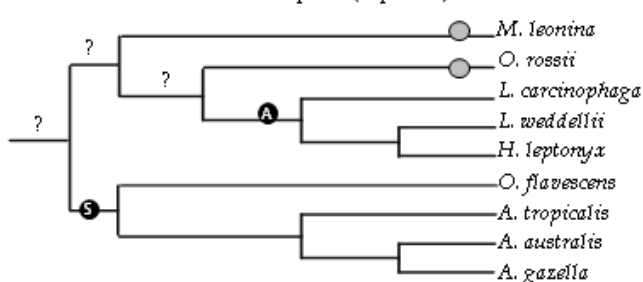
Sutura Pterigo-Esfenoidal (10 pasos)



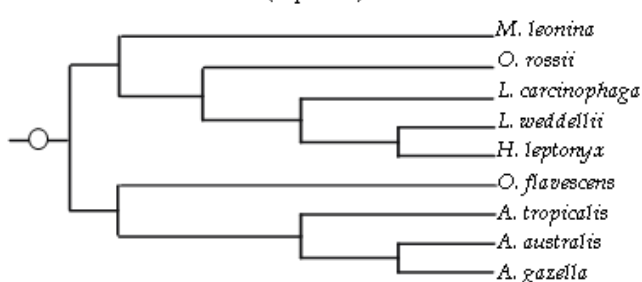
Sutura Esfeno-Frontal (4 pasos)



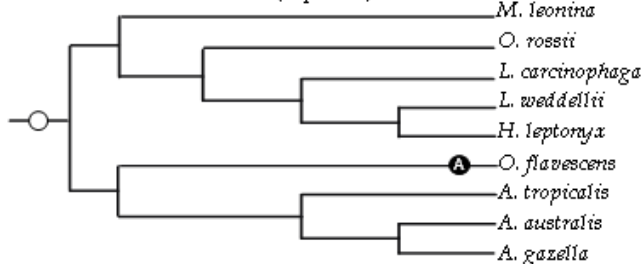
Sincondrosis Esfeno-Occipital (3 pasos)



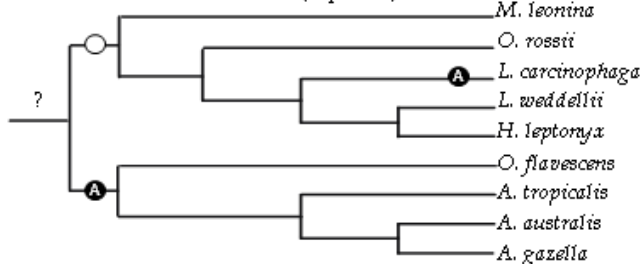
Sutura Esfeno-Petrosa (0 pasos)



Sutura Esfeno-Palatina (2 pasos)



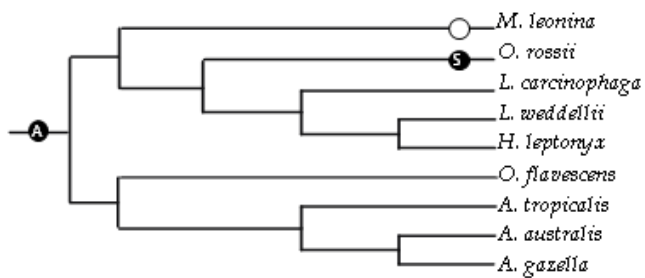
Sutura Esfeno-Escamosal (4 pasos)



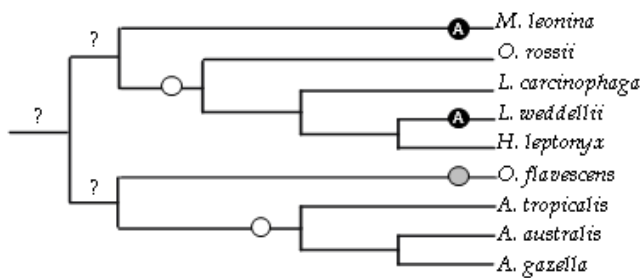


(continuación Apéndice III)

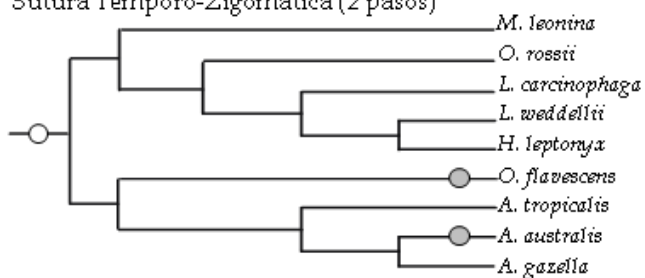
Sutura Escamosal (3 pasos)



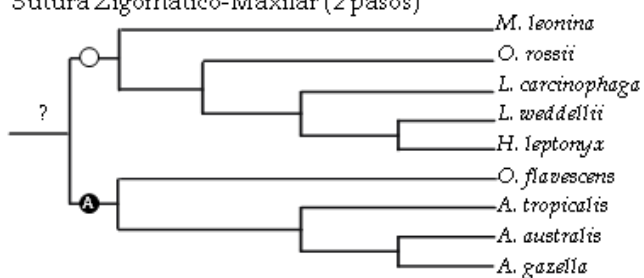
Sutura Vórnero-Esfenoidal (5 pasos)



Sutura Temporo-Zigomática (2 pasos)



Sutura Zigomático-Maxilar (2 pasos)



Crecimiento craneano en Pinnípedos: comparación de modelos y ontogenia del dimorfismo sexual

Capítulo 4.

Resumen:

Estudiamos el crecimiento del cráneo en ocho especies de pinnípedos, comparando cuatro curvas clásicas no lineales de crecimiento (Gompertz, Logística, von Bertalanffy y Richards). Se analizaron los patrones de crecimiento en función de dos variables temporales (edad absoluta y edad relativa). En general, los datos de talla por edad siempre presentaron el mejor soporte para el modelo Logístico (menor valor de Akaike). En general, el largo craneano se adquirió con anterioridad a la edad en la que se alcanzó el tamaño craneano final. Esto sugiere un patrón de crecimiento común donde los ejemplares adultos, una vez alcanzado el largo del cráneo final, continúan creciendo en otras dimensiones (*e.g.* anchos, altos, procesos, etc.) hasta alcanzar su tamaño final. Los cráneos de las especies analizadas crecieron más rápidamente en los estadios juveniles y subadultos, a excepción de los machos de *Mirounga leonina* que se caracterizaron por un crecimiento continuo. Las variables neurocraneanas presentaron un crecimiento acelerado en estadios tempranos, aunque en otáridos el ancho de la constricción postorbitaria presentó una disminución del tamaño con la edad (enantiometría). Contrariamente, las variables del esplanocráneo presentaron un crecimiento más tardío. Finalmente, el análisis de dimorfismo sexual reveló que los machos adquieren su mayor tamaño final debido a que presentaron un período mayor de crecimiento que las hembras.



Introducción

Los procesos ontogenéticos incluyen el crecimiento (aumento de tamaño), el desarrollo (diferenciación) y la maduración (envejecimiento biológico) (Godfrey & Sutherland 1995, 1996; Gould 1977). El crecimiento de una especie, desde la concepción hasta la obtención de la talla asintótica, es un elemento principal para describir los aspectos biológicos básicos (Lawrence 1980; Larter *et al.* 2012). Incluye parámetros biológicos importantes como la masa (o talla) neonatal y la masa adulta, las tasas de crecimiento y la duración del crecimiento. Los mismos varían entre especies e incluso a nivel intrapoblacional, como es el caso del dimorfismo sexual (*e.g.*, Kirkwood 1985; Mori 1979; Scheuer & Negro 2000; Setchell *et al.* 2001). Al nivel más simple posible, los machos y hembras de una especie pueden variar con respecto a un solo parámetro de crecimiento. Por ejemplo, los machos y las hembras pueden madurar en tamaños diferentes, o diferir en sus tasas de crecimiento, o presentar tamaños iniciales diferentes. Sin embargo, en la mayoría de las especies para las cuales hay de datos disponibles, ambos sexos difieren con respecto a más de un parámetro de crecimiento. Estos parámetros son de gran importancia biológica ya que los patrones específicos de crecimiento son el resultado de la adaptación a la ecología, al sistema social y a la historia de vida (*e.g.*, Leigh 1992; Taylor 1997; Bogin 1999; Plavcan 1999; García *et al.* 2009).

Un método práctico para examinar la curva de crecimiento de una especie es por medio de modelos algebraicos que utilizan medidas de tamaño por edad (Ratkowsky 1983) y, en general, incluyen funciones sigmoideas (*e.g.*, Zullinger *et al.* 1984). Los modelos de crecimiento se pueden utilizar para examinar la variación en el tamaño o la edad de madurez, así como también los parámetros derivados del modelo proporcionan índices cuantitativos que facilitan los análisis comparativos (Larter *et al.* 2012). Los trabajos de crecimiento en pinnípedos indican la existencia de un periodo de rápido crecimiento durante las etapas postnatales tempranas (Laws 1958; Shaughnessy & Kerry 1989; McLaren 1993; Carlini 2010) seguido por un crecimiento más lento durante muchos años. Sin embargo, los trabajos de crecimiento craneano en este grupo no son muy abundantes



siendo en su mayoría en otáridos (*e.g.*, Phocidae: Hamilton 1939; Otariidae: Hamilton 1934; Brunner 1998; Stewardson *et al.* 2001; Brunner *et al.* 2004; Molina-Schiller & Pinedo 2004; Sanfelice 2004; Drago *et al.* 2010). En este capítulo, se ha aplicado la teoría de la información (Burnham & Anderson 2002) para seleccionar la mejor curva de crecimiento en el modelado del cráneo (*i.e.*, tamaño, largo, y otras variables de importancia funcional) como una función de la edad en ocho especies de pinnípedos. Se comparó la precisión en la descripción del crecimiento del cráneo de cuatro curvas de crecimiento clásicas (*i.e.*, Gompertz, Logístico, von Bertalanffy y Richards). A continuación, se examinaron los patrones de crecimiento para cada especie y la ontogenia del dimorfismo sexual expresado por el mejor modelo de estas alternativas. El objetivo de este estudio fue investigar la diversidad en los patrones de crecimiento de los pinnípedos, identificando posibles asociaciones entre socioecología y el crecimiento, como primer paso en la identificación de respuestas adaptativas de crecimiento a presiones de selección.

- **Hipótesis 1:** *El cráneo de los pinnípedos, al igual que el de otros mamíferos, presenta un patrón ontogenético diferente de los componentes del neuro- y esplacnocráneo, siendo el primero de crecimiento temprano y el segundo de crecimiento tardío. Predicción:* Las variables pertenecientes al neurocráneo alcanzarán la asíntota de crecimiento con anterioridad a las variables del esplacnocráneo.
- **Hipótesis 2:** *El ciclo de vida de las diferentes especies influye en su crecimiento. Predicción:* Las especies más precoces (*i.e.*, destete y madurez sexual temprana) presentarán tasas de crecimiento más altas que las especies menos precoces (*i.e.*, destete y madurez sexual más tardía).
- **Hipótesis 3:** *El dimorfismo sexual (SD) adulto está influenciado por diferencias en el crecimiento de machos y hembras. Predicción:* El SD en las especies de pinnípedos altamente dimórficos se logrará: A) a través de las diferencias en las tasas de crecimiento; B) a través de diferencias en la duración del crecimiento; C) a través de diferencias en el tamaño inicial de las crías.



Materiales y métodos

Se analizaron los patrones de crecimiento craneano en función de la edad en ocho especies de pinnípedos: *Otaria flavescens* ($n_{\delta}=93$; $n_{\text{♀}}=62$), *Arctocephalus australis* ($n_{\delta}=87$; $n_{\text{♀}}=42$), *A. gazella* ($n_{\delta}=65$), *A. tropicalis* ($n_{\delta}=46$), *Mirounga leonina* ($n_{\delta}=23$; $n_{\text{♀}}=32$), *Hydrurga leptonyx* ($n=38$), *Lobodon carcinophaga* ($n=18$) y *Leptonychotes weddellii* ($n=38$) (**Apéndice I**). Los tamaños de muestra en fócidos poco dimórficos fueron insuficientes para realizar estudios separados para machos y hembras. Los trabajos previos del crecimiento corporal en *L. carcinophaga*, *H. leptonyx* y *L. weddellii* indicaron que no existen diferencias significativas entre las curvas de crecimiento de machos y hembras (*e.g.*, Laws 1958; McLaren 1993; Laws *et al.* 2003), siendo adecuado el análisis de ambos sexos en forma conjunta. Sin embargo, para las especies altamente dimórficas (*e.g.*, *O. flavescens*, *A. australis*, *A. tropicalis*, *A. gazella* y *M. leonina*) una única curva de crecimiento monotónica no puede describir las longitudes con precisión. Por esta razón, para estas especies se analizó en forma separada el crecimiento de las hembras y el de los machos. Las mandíbulas no fueron consideradas en este capítulo debido que en muchos casos no fue posible determinarles la edad (*e.g.*, muchas de ellas no se encontraban asociadas al resto del cráneo o carecían de dientes).

Los trabajos previos en crecimiento frecuentemente han utilizado la longitud cóndilo-basal (*i.e.*, CBL; *e.g.* pinnípedos: Rosas *et al.* 1993; Brunner *et al.* 2004; Molina-Schiller & Pinedo 2004; Stewardson *et al.* 2011) como variable dependiente de la edad. La relación entre CBL y la edad permite estimar la edad de los ejemplares en colecciones osteológicas a partir de una simple medida morfométrica, lo cual es de gran utilidad. En este capítulo, para el modelado del crecimiento craneano se utilizaron dos variables independientes (variables temporales): la edad cronológica (o absoluta) y la edad relativa. La primera fue obtenida por medio del conteo de bandas de crecimiento en dentina y cemento (*i.e.*, GLG) siguiendo a Payne (1978) y Molina-Schiller (2004). La edad relativa fue obtenida por el cálculo del índice sutural (IS) siguiendo a Sivertsen (1954).



En primer lugar, para medir la asociación lineal entre la edad relativa (IS) y la edad absoluta (GLG) se calculó el coeficiente de correlación (r). Además, también se midió el grado de asociación entre ambas variables de edad y CBL. Adicionalmente al estudio de CBL, se analizó el crecimiento del tamaño del cráneo (*i.e.*, media geométrica o MG) y de cuatro variables morfométricas asociadas al esplacnocráneo y al neurocráneo: altura del rostro (RH), ancho bizigomático (ZW), ancho de la caja craneana (BW) y ancho de la constricción postorbitaria (POC). Para esto, se emplearon los modelos de crecimiento más utilizados:

- 1) von Bertalanffy (von Bertalanffy 1957):

$$Y(t) = \alpha (1 - \beta e^{-(\gamma t)})$$

- 2) Logística (Verhulst 1838):

$$Y(t) = \alpha (1 + \beta e^{-(\gamma t)})^{-1}$$

- 3) Gompertz (Gompertz 1825):

$$Y(t) = \alpha e^{-(\beta e^{-\gamma t})}$$

- 4) Richards (Richards 1959):

$$Y(t) = \alpha (1 + \beta e^{-(\gamma t)})^{\Delta}$$

donde Y es la variable morfométrica dependiente de la edad (*i.e.*, MG, CBL, RH, ZW, BW, POC; en mm.); t es la edad (*i.e.*, GLG o IS); α es el tamaño asintótico cuando $t \rightarrow \infty$; β es un parámetro de ajuste de la función hacia la derecha o hacia la izquierda; γ es un parámetro de la tasa de crecimiento relativo o el índice de maduración, que describe la velocidad a la que se alcanza el tamaño asintótico (α); y Δ es un parámetro de forma en la ecuación de Richards que corresponde a la posición del punto de inflexión, el cual varía entre $-1 < \Delta < \infty$. Las funciones fueron ajustadas simultáneamente sobre los datos de edad, con el algoritmo para el ajuste de funciones no-lineales implementado en el software estadístico InfoStat (InfoStat 2004) a partir de valores iniciales seleccionados *ad-hoc*. Las estimaciones iniciales en la ecuación de Richards fueron obtenidas según el procedimiento descrito por Alder (Alder 1980). El algoritmo de optimización involucra dos etapas: a) búsqueda de una



solución aproximada mediante el método *downhill simplex* propuesto por Nelder & Mead (1965) que no requiere la evaluación de derivadas parciales, y b) iteración numérica de la solución mediante el procedimiento de Levenberg-Marquardt (Ratkowsky 1983; Press *et al.* 1986). Cada una de las curvas de crecimiento tiene propiedades similares (*e.g.*, son regresiones lineales ponderadas; el comportamiento sigmoideo describe la tasa de crecimiento relativo en función del tamaño craneal asintótico; la variable respuesta es la talla esperada para una edad determinada; la talla asintótica y el índice de maduración tienen el mismo significado biológico), pero se diferencian en el punto de inflexión, pudiendo ser fijo o flexible (Ratkowsky 1983). El punto de inflexión de los modelos de crecimiento de von Bertalanffy, Logístico y Gompertz es fijo y se produce en el 29,6%, 50.0%, y el 36,8% del tamaño asintótico, respectivamente. En cambio, el modelo de Richards es una curva de crecimiento generalizado que abarca los modelos más simples de von Bertalanffy ($\Delta = 1$), Logístico ($\Delta = -1$), y Gompertz ($\Delta \rightarrow \infty$) de un determinado valor del parámetro m adicional, y el punto de inflexión es flexible y se produce en cualquier fracción de la asíntota. Luego, se compararon los modelos de crecimiento (*i.e.*, logístico, von Bertalanffy, Gompertz, Richards). El objetivo de la evaluación de modelos es seleccionar aquellos que presenten el mejor balance entre la capacidad de ajuste de los datos y su complejidad. Modelos con un mayor número de parámetros tienden a ajustar mejor una base de datos, no obstante tienden a ser más inestables y a modelar la variabilidad de esos datos más que su tendencia (Posada *et al.* 2007). En este caso se eligió el modelo más adecuado para describir el crecimiento de cada medida en función de la edad por medio del criterio de información de Akaike (AIC), siendo definido como:

$$AIC = -2 \log (LIK) + 2K$$

donde *LIK* es la máxima verosimilitud y *K* es el número de parámetros libres del modelo. El modelo con el valor más pequeño AIC fue seleccionado como el mejor entre los modelos probados. La edad de madurez física fue determinada a través de un análisis visual para cada variable craneana en relación a la edad de estabilización de la curva asintótica (*e.g.* Molina-Schiller & Pinedo 2004).



Resultados

1. Relación entre el largo del cráneo (CBL) y la edad (i.e., IS, GLG)

En todos los pinnípedos analizados se detectaron asociaciones positivas y significativas entre CBL-IS, CBL-GLG y GLG-IS (**Tabla 1-2**), indicando que a mayor longitud del cráneo, mayor es la edad y el grado de fusión de las suturas de los ejemplares.

Tabla 1. Regresión (OLS) entre CBL, IS y GLG en especies de Phocidae.

| | <i>H. leptonyx</i> | | <i>L. carcinophaga</i> | | <i>L. weddellii</i> | | <i>M. leonina</i> | |
|----------------|--------------------|---------|------------------------|---------|---------------------|---------|-------------------|----------|
| | r | p | r | p | r | p | r | p |
| GLG-CBL | 0,871 | 0,0001 | 0,947 | <0,0001 | 0,896 | <0,0001 | 0,828 | <0,0001* |
| IS-GLG | 0,863 | 0,0001 | 0,978 | 0,0001 | 0,824 | <0,0001 | - | - |
| IS-CBL | 0,924 | <0,0001 | 0,913 | 0,0041 | 0,860 | <0,0001 | - | - |

*hembras: r=0,919 ($p<0,0001$); machos: r=0,975 ($p<0,0001$).

Tabla 2. Regresión (OLS) entre CBL, IS y GLG en especies de Otariidae.

| | <i>O. flavescens</i> | | <i>A. australis</i> | | <i>A. gazella</i> | | <i>A. tropicalis</i> | |
|----------------|----------------------|---------|---------------------|---------|-------------------|---------|----------------------|---------|
| | r | p | r | p | r | p | r | p |
| GLG-CBL | 0,812* | <0,0001 | 0,860* ² | <0,0001 | 0,812 | <0,0001 | - | - |
| IS-GLG | 0,836* | <0,0001 | 0,905* ² | <0,0001 | 0,754 | <0,0001 | - | - |
| IS-CBL | 0,840* | <0,0001 | 0,866* ² | <0,0001 | 0,728 | <0,0001 | 0,700 | <0,0001 |

*. GLG-CBL: hembras r=0,894, machos r=0,854; IS-GLG: hembras r=0,86, machos r=0,825; IS-CBL: hembras r=0,824, machos r=0,888 ($p<0,0001$).

*². GLG-CBL: hembras r=0,848, machos r=0,938; IS-GLG: hembras r=0,860, machos r=0,943; IS-CBL: hembras r=0,911, machos r=0,922 ($p<0,0001$).

2. Modelos de Crecimiento

2.1. CBL vs. Edad

Hydrurga leptonyx. En la muestra analizada de *Hydrurga leptonyx* el ejemplar más joven (MACN 13.17) tenía 1 año de edad (IS=9; CBL=268,1 mm), mientras que el más viejo (MLP 1059) tenía 16 años de edad (IS=27; CBL=385,0 mm). La comparación de los modelos de crecimiento de CBL mostró que la ecuación Logística tenía el menor valor de AIC (mejor



ajuste), usando como variable independiente al IS ($n=38$) así como usando a la edad absoluta (*i.e.*, GLG, $n=16$) (**Apéndice II, Tabla 1**). La tasa de crecimiento intrínseco (γ) de este modelo indicó que el largo del cráneo crece a una tasa igual a 0,14 mm/IS y 0,23 mm/GLG. La estabilización de la curva de crecimiento asintótico comenzó a los 12 años, o a partir de un IS=26, sugiriendo que esta sería la edad en la que *H. leptonyx* adquiere la madurez física craneana (**Fig. 1**). Estos valores coinciden con un CBL mayor a 390mm.

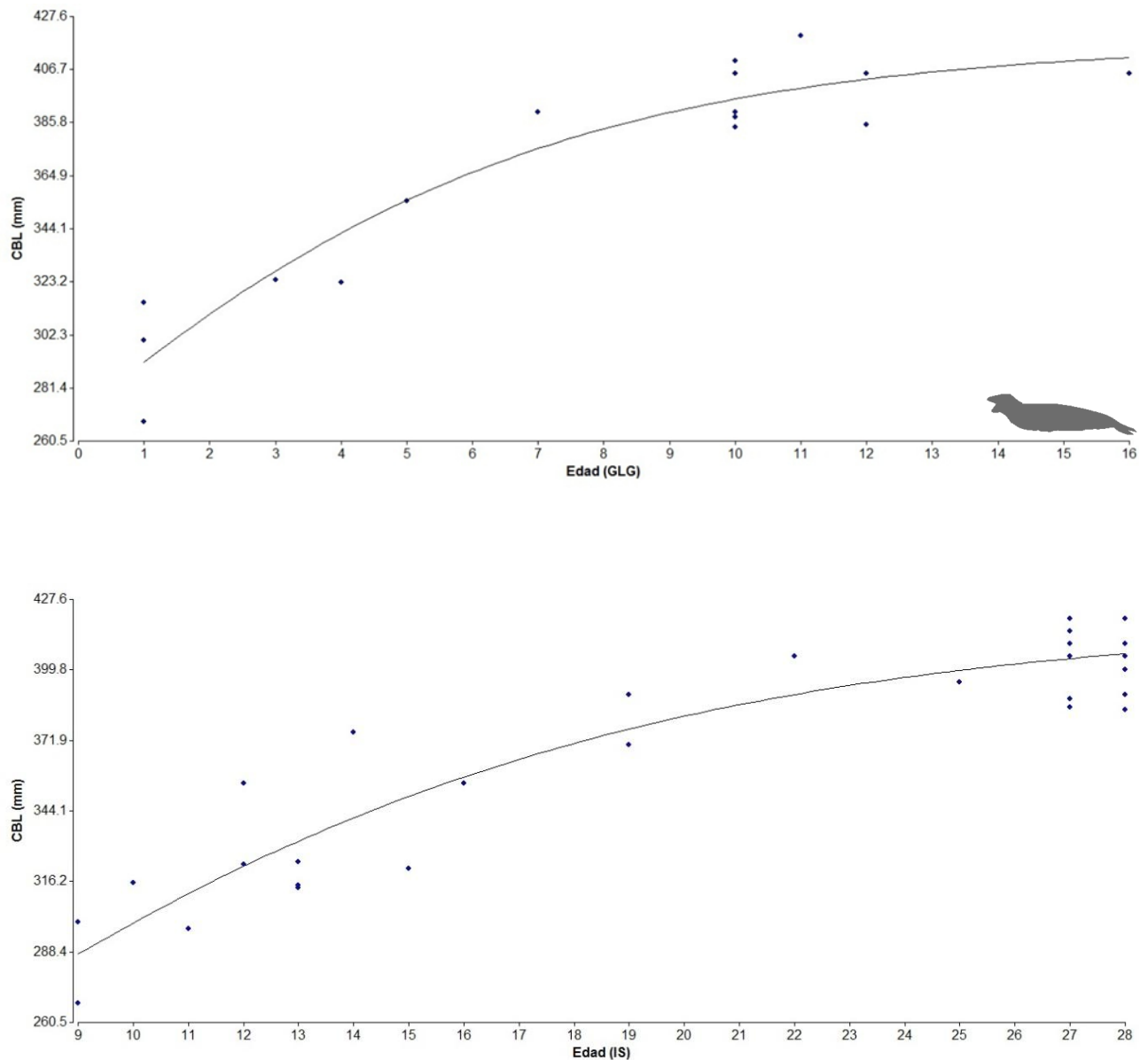


Figura 1. Crecimiento de CBL en *Hydrurga leptonyx*, basado en modelo Logístico en función de la edad absoluta (GLG) y la edad sutural (IS).

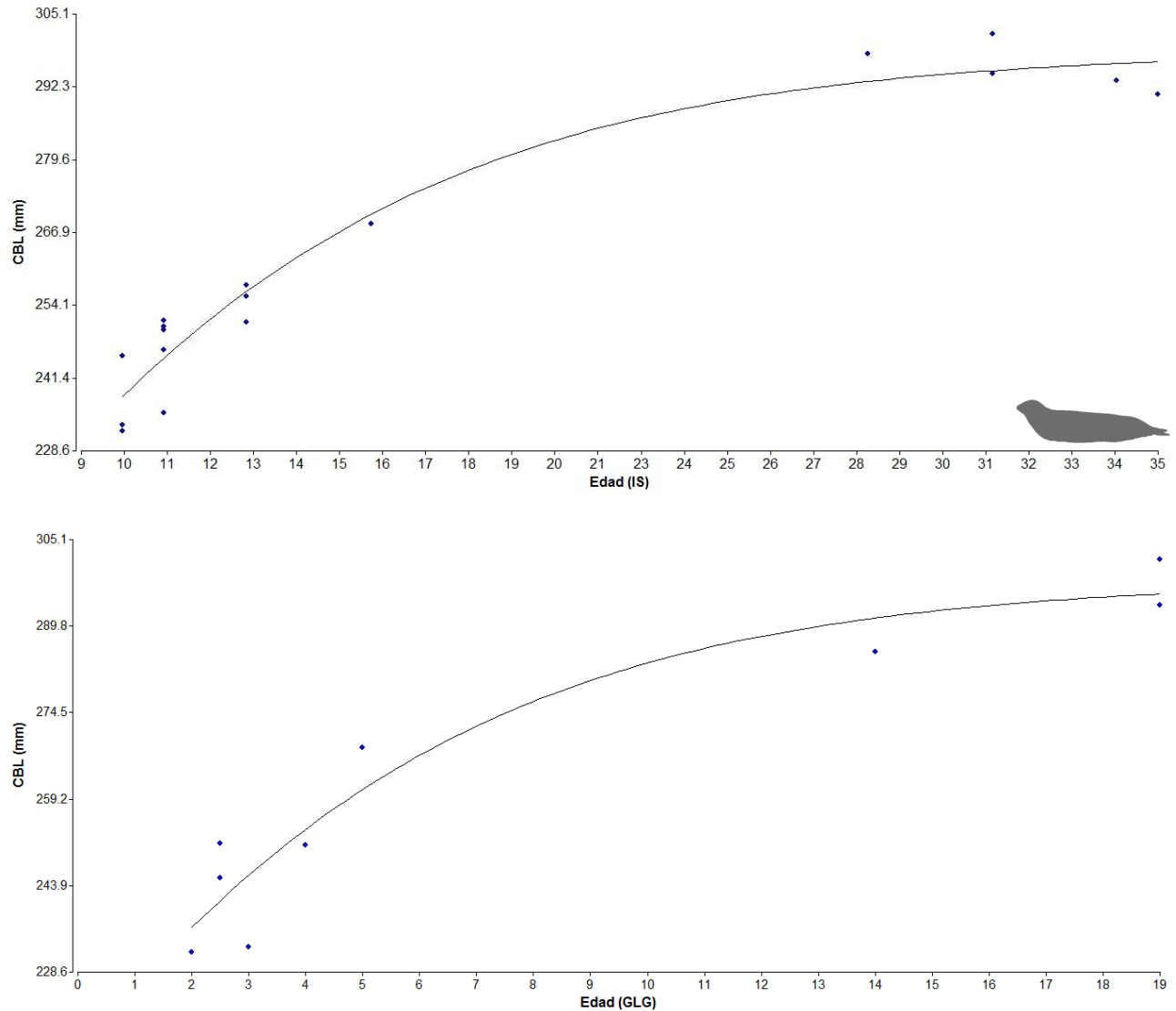


Figura 2. Crecimiento de CBL en *Lobodon carcinophaga*, basado en modelo Logístico en función de la edad sutural (IS) y la edad absoluta (GLG).

Lobodon carcinophaga. El ejemplar más joven de *Lobodon carcinophaga* (RNP 1771) tenía 2 años de edad (IS=10; CBL=232,1 mm), mientras que el más viejo (RNP 990) tenía 19 años de edad (IS=31; CBL=301,6 mm). La comparación de los modelos de crecimiento de CBL mostró que la ecuación Logística para IS obtuvo el menor valor de AIC (**Apéndice II, Tabla 2**; $n=18$). Los parámetros de este modelo indicaron que la tasa de crecimiento fue igual a 0,14 mm/IS. Visualmente, la estabilización de la curva de crecimiento comenzó a



partir de IS=24. Por otra parte, el modelo de von Bertalanffy mostró el mejor ajuste para describir el crecimiento de CBL en función de la edad absoluta (*i.e.*, GLG; **Tabla 3**; $n=9$). La tasa de crecimiento de este modelo fue igual a 0,2 mm/GLG y, el tamaño asintótico de CBL se alcanzó a los 14 años. En ambos casos, la estabilización de la curva coincidió con un CBL mayor a 290 mm (**Fig. 2**).

Leptonychotes weddellii. La muestra de *Leptonychotes weddellii* estuvo conformada por ejemplares cuya edad varió entre 0 y 14 años GLG (IS=9-26, CBL=175,9-288,8 mm). La comparación de los modelos de crecimiento de CBL en función del IS ($n=38$) mostró el mejor ajuste para la ecuación de von Bertalanffy (**Apéndice II, Tabla 3**). La tasa de crecimiento (γ) de este modelo para CBL fue igual a 0,18 mm/IS. La estabilización de la curva de crecimiento asintótico comenzó a partir de un IS=21. Por otra parte, el modelo Logístico presentó el mejor ajuste para CBL en función de GLG. Para este modelo ($n=13$) la tasa de crecimiento fue igual a 0,44 mm/GLG (**Apéndice II, Tabla 3**). Visualmente, la asíntota se alcanzó a partir de los 6-7 años de edad. La estimación de la edad asintótica en ambos modelos de crecimiento sugiere que *L. weddellii* adquiere la madurez física a partir de CBL=270 mm (**Fig. 3**).

Mirounga leonina. El ejemplar más joven de la muestra de *Mirounga leonina* (IAA 01.14) presentó 0 GLG (IS=9, CBL=155,0 mm), mientras que el ejemplar más viejo presentó 12 GLG en las hembras (CBL=315,3 mm; IAA 03.4) y 10 GLG en los machos (CBL=530mm; MACN 13.26). Los análisis de crecimiento en esta especie solo se realizaron usando como variable independiente a la edad absoluta (ya que IS solo varía entre 9 y 10). La comparación de los modelos de crecimiento de CBL en función de la edad absoluta (*i.e.*, GLG) mostró el mejor ajuste para el modelo de von Bertalanffy en hembras, pero para la ecuación Logística en machos (**Apéndice II, Tabla 4**). Las constantes de crecimiento (γ) indicaron que el largo del cráneo crece a una tasa de 0,25 mm/GLG en las hembras ($n=32$) y de 0,44 mm/GLG en machos ($n=22$). La estabilización de la curva de crecimiento asintótico comenzó a los 6-7 años en hembras (*i.e.*, CBL>320 mm) pero a partir de los 8 años en machos (*i.e.*, CBL> 460mm) (**Fig. 4**).

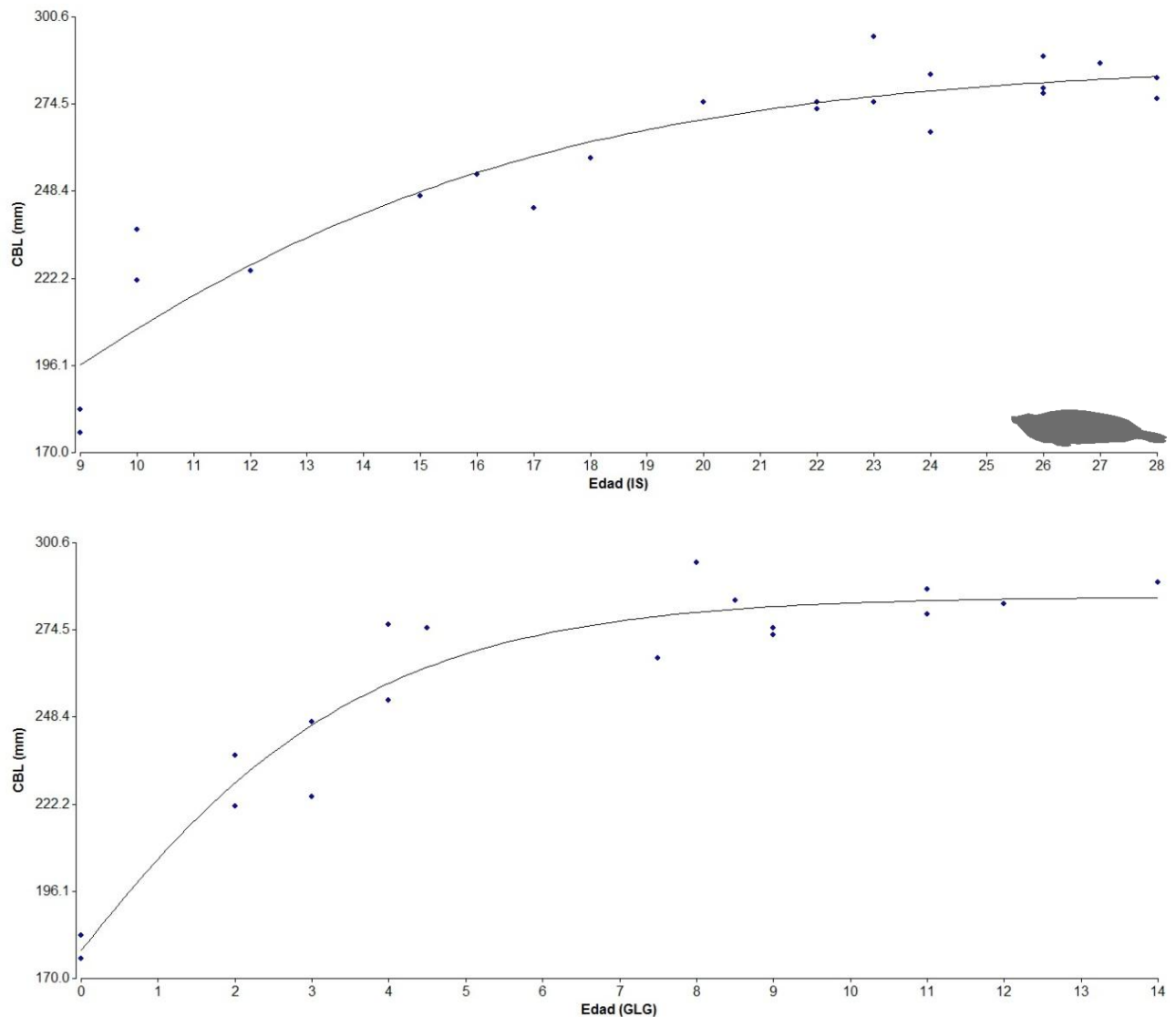


Figura 3. Crecimiento de CBL en *Leptonychotes weddellii*, basado en modelo Logístico en función de la edad absoluta (GLG) y la edad sutural (IS).

Arctocephalus gazella. La muestra de machos de *Arctocephalus gazella* estuvo conformada por ejemplares cuya edad varió entre 1,5 y 9 GLG (IS=12-32; CBL=184,5-247,7 mm). La comparación de los modelos de crecimiento de CBL en función del IS ($n=65$) y GLG ($n=38$) mostró el mejor ajuste para la ecuación Logística (Apéndice II, Tabla 5). La tasa de crecimiento (γ) de este modelo fue 0,21 mm/IS y 0,26 mm/GLG. La estabilización de la curva de crecimiento asintótico comenzó a partir de los 9 años, o un IS=23, sugiriendo



que los machos de esta especie adquieren la madurez física craneana a partir de CBL=240mm (Fig. 5).

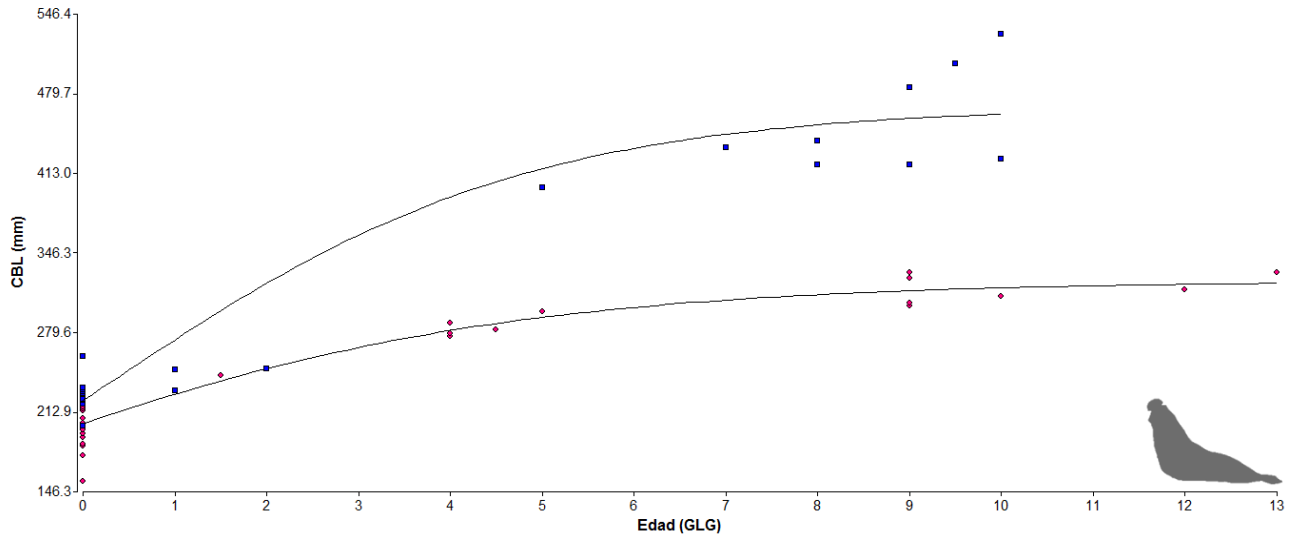


Figura 4. Crecimiento de CBL en machos (■) y hembras (◆) de *Mirounga leonina*, basado en modelo Logístico en función de la edad absoluta (GLG).

Arctocephalus australis. El ejemplar más pequeño de la muestra de *Arctocephalus australis* (FZB 2687) presentó 0 GLG (IS=9, CBL=147,0 mm), mientras que el ejemplar más viejo presentó 14 GLG en las hembras (CBL=199,6 mm) y 12 GLG en los machos (IS= 31; CBL=225,0mm; FZB 2706). La comparación de los modelos de crecimiento de CBL en función del IS y GLG mostró el mejor ajuste para la ecuación Logística en ambos sexos (Apéndice II, Tabla 6). La constante de crecimiento (γ) de este modelo para IS indicó que el largo del cráneo crece a una tasa de 0,16 mm/IS en las hembras ($n=42$) y de 0,15 mm/IS en los machos ($n=87$). La estabilización de la curva de crecimiento asintótico en hembras comenzó, aproximadamente, en IS=24 (*i.e.*, CBL>190 mm) pero en machos se comenzó en IS=27 (*i.e.* CBL> 235mm). Por otra parte, los modelos de crecimiento de CBL en función de la edad absoluta (GLG) indicaron que las tasas de crecimiento fueron iguales a 0,27mm/GLG en machos ($n=28$) y a 0,38mm/GLG en hembras ($n=14$). De acuerdo a ellos,



la CBL asintótica se alcanzó a los 6 años en las hembras y a partir de los 10 años en los machos (Fig. 6).

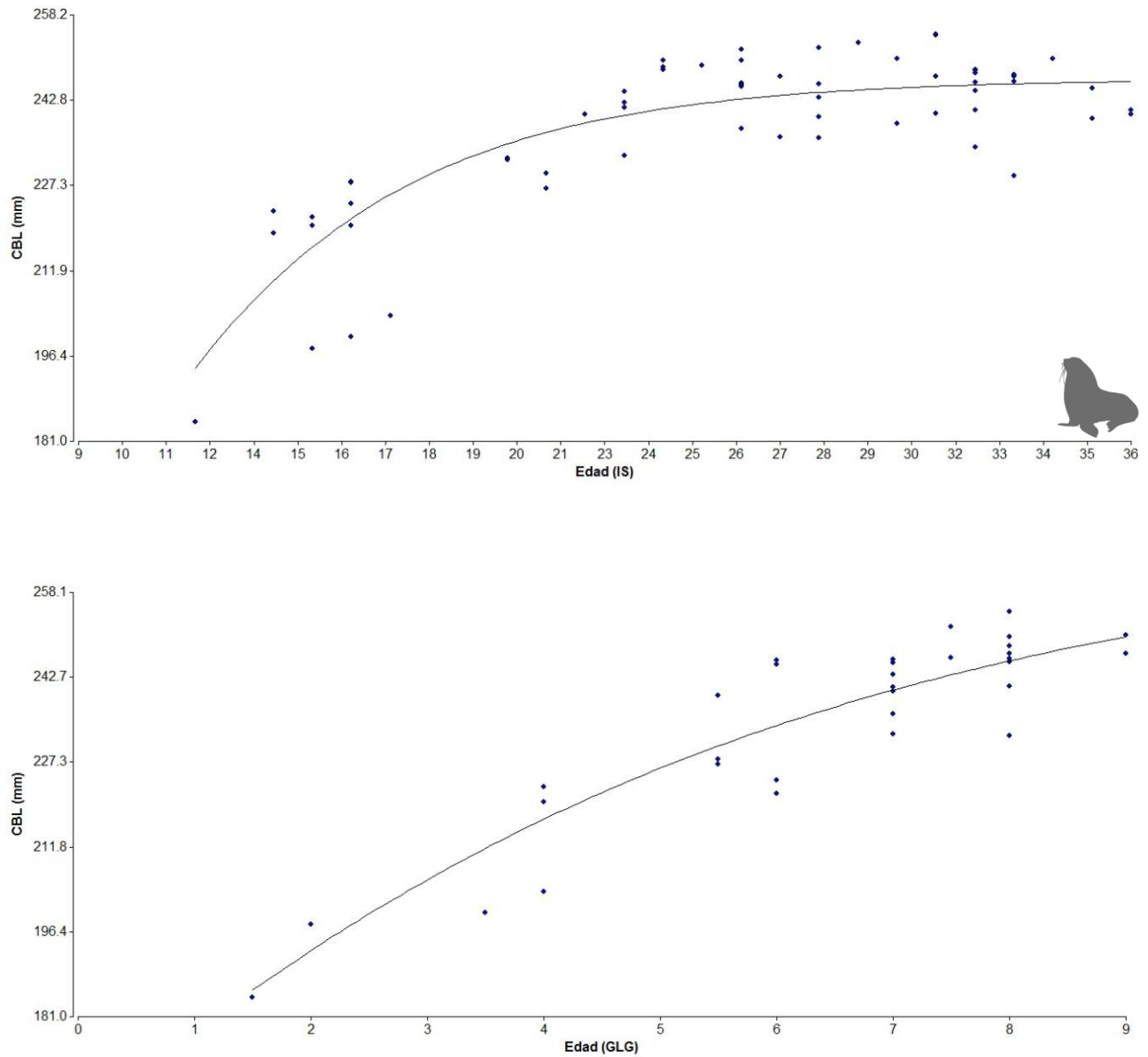


Figura 5. Crecimiento de CBL en machos de *Arctocephalus gazella*, basado en modelo Logístico en función de la edad absoluta (GLG) y la edad sutural (IS).

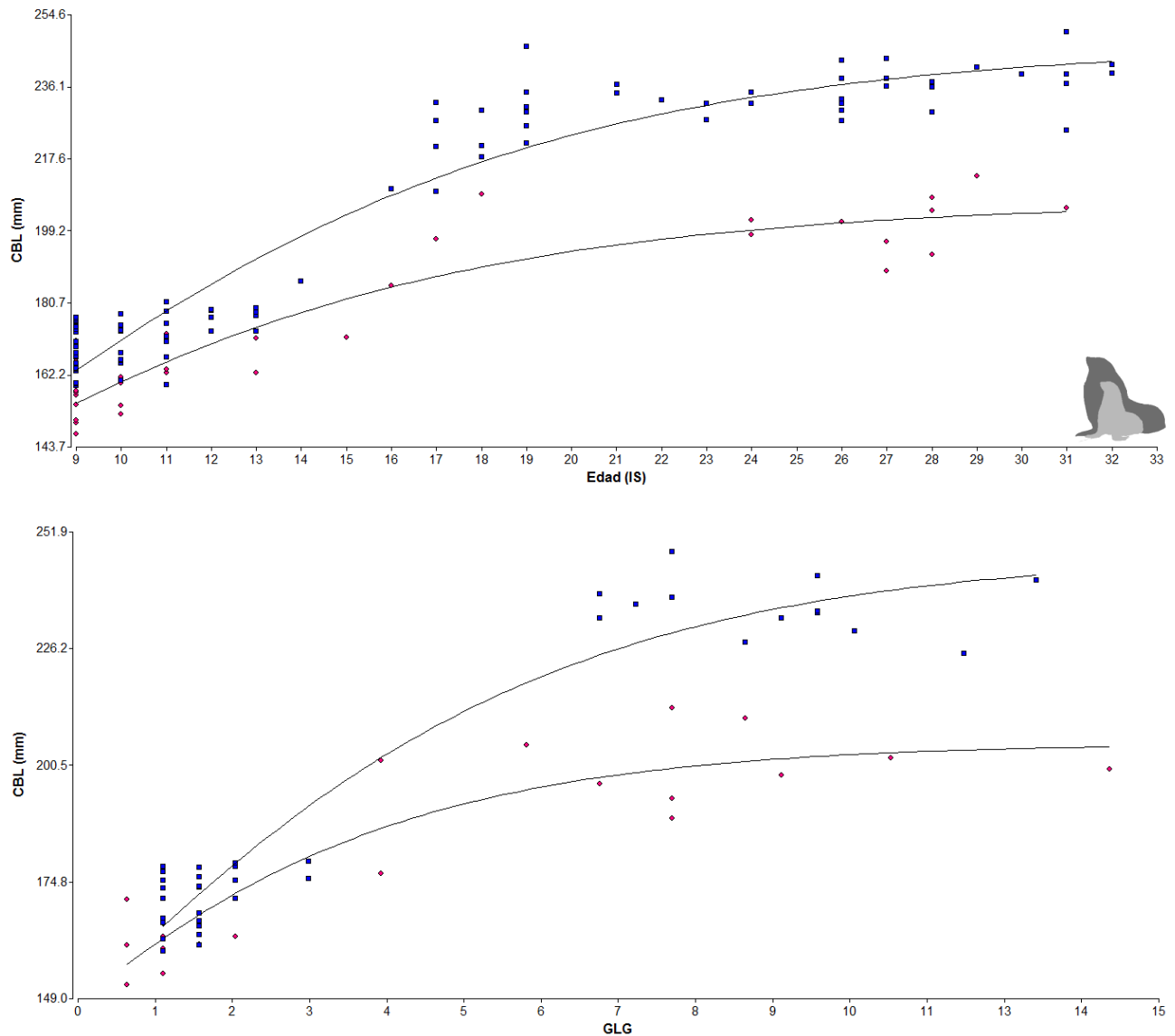


Figura 6. Crecimiento de CBL en machos (■) y hembras (◆) de *Arctocephalus australis*, basado en modelo Logístico en función de la edad absoluta (GLG) y la edad sutural (IS).

Arctocephalus tropicalis. El ejemplar de *Arctocephalus tropicalis* más joven tamaño de la muestra (UFSC 1212) presentó un CBL igual a 151,8 mm y un IS igual a 9, mientras que el ejemplar de mayor edad relativa (IS=35) presentó un CBL igual a 218mm. En esta especie se utilizó como variable independiente a IS, dada la ausencia de ejemplares con edad absoluta. De los cuatro modelos de crecimiento estudiados, el modelo Logístico presentó el mejor ajuste (AIC=154,59; Apéndice II, Tabla 7). La tasa de crecimiento de este modelo fue



igual a 0,36 mm/IS. Visualmente, se puede decir que esta especie alcanzó su CBL asintótica en IS=19, indicando que la CBL se estabiliza en 217 mm (Fig. 7).

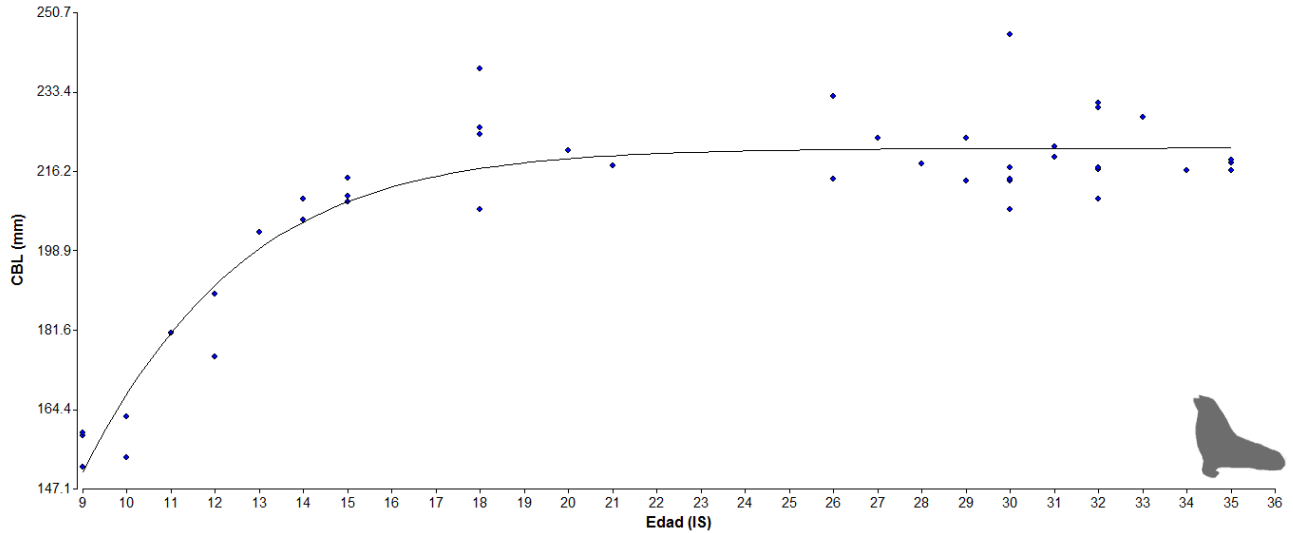


Figura 7. Crecimiento de CBL en machos de *Arctocephalus tropicalis*, basado en modelo logístico en función de la edad sutural (IS).

Otaria flavescens. El rango edades de la muestra analizada de *Otaria flavescens* varió entre 0 GLG (IS=9; CBL=154,7; MACN 23574) y 17 GLG (IS= 22; CBL=272,3 mm; MLP 27.X.97.14) en hembras y entre 0 (IS= 9; CBL= 150,4mm; CNP OF-142) y 18 GLG (IS= 28; CBL= 355mm; MACN 25.168) en machos. Los modelos de crecimiento en función del IS indicaron que en ambos sexos la ecuación de Gompertz fue la más adecuada. En machos ($n=105$) la tasa de crecimiento fue de 0,18 mm/IS, mientras que en hembras ($n=68$) fue de 0,28 mm/IS. En los primeros la asíntota de CBL se alcanzó en IS=25, y en las segundas en IS=16, aproximadamente (*i.e.*, CBL>340 mm. y 250 mm., respectivamente). En cambio, los modelos de crecimiento para CBL en función de la edad absoluta (GLG) fueron el modelo Logístico (machos; $n=47$) y de Bertalanffy (hembras; $n=26$). Para estos modelos, las tasas de crecimiento fueron iguales a 0,26 mm/GLG y a 0,31 mm/GLG, en machos y hembras respectivamente (Apéndice II, Tabla 8). Visualmente, se pudo determinar que la asíntota de crecimiento se alcanzó a los 14 años en los machos y a los 8 años en las hembras (Fig. 8).

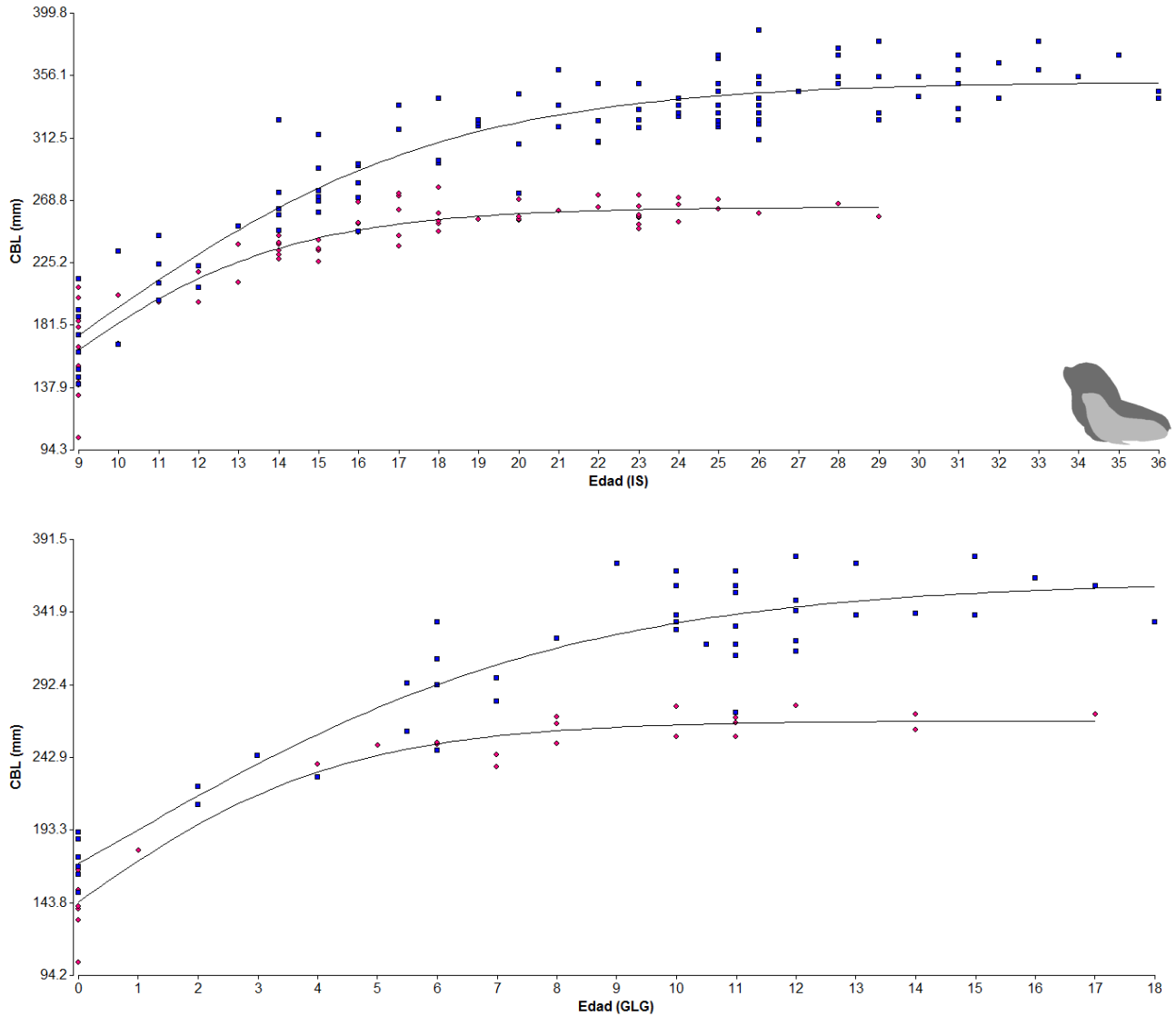


Figura 8. Crecimiento de CBL en machos (■) y hembras (◆) de *Otaria flavescens*, basado en modelo Logístico en función de la edad absoluta (GLG) y la edad sutural (IS).

2.2. Tamaño vs. Edad

El modelo que presentó el mejor ajuste para la media geométrica (MG) en función de la edad (*i.e.*, IS y GLG) en todas las especies estudiadas fue el modelo Logístico (**Apéndice III**), excepto para IS en machos de *A. australis* (Gompertz) y machos de *A. gazella* (Richards), para GLG en *L. carcinophaga* (Gompertz) y *O. flavescens* (Bertalanffy: machos para IS, hembras para GLG). Las especies con mayores tasas de crecimiento para el tamaño



del cráneo en función de la edad fueron *A. tropicalis* (para IS) y *L. weddellii* (para GLG) (Tabla 3). La especie con menor tasa de crecimiento para MG en función de IS fue *A. australis*, pero para MG en función de GLG los valores más bajos fueron detectados para los machos de *M. leonina* y las hembras de *O. flavescens* (Tabla 3). En general, el tamaño del cráneo alcanzó su valor asintótico con posterioridad a la edad en la que se alcanzó la $CBL_{asintótica}$.

Tabla 3. Principales parámetros de crecimiento del tamaño craneano (i.e., MG) para los modelos con menor valor de AIC. $\gamma_{(IS)}$: Tasa de crecimiento de MG en función de IS; $\gamma_{(GLG)}$: Tasa de crecimiento de MG en función de GLG; **Edad_{asintota}**: Edad en la que se alcanza el tamaño asintótico (determinación visual).

| Espece | $\gamma_{(IS)}$ | $\gamma_{(GLG)}$ | Edad _{asintota} |
|----------------------|--------------------|--------------------|---|
| <i>H. leptonyx</i> | 0,11 | 0,31 | 10 años (IS=28) |
| <i>L. weddellii</i> | 0,13 | 0,35 | 9 años (IS>26) |
| <i>M. leonina</i> | - | ♂: 0,23 ♀: 0,28 | ♂> 10 años ♀: 8 años |
| <i>A. gazella</i> | ♂: 0,19 | ♂: 0,33 | ♂: 10 años (IS>26) |
| <i>A. australis</i> | ♂: 0,07 ♀: 0,08 | ♂: 0,28 ♀: 0,34 | ♂> 10 años (IS=29) ♀: 7 años (IS=29) |
| <i>A. tropicalis</i> | ♂: 0,4 | - | ♂: IS=20 |
| <i>O. flavescens</i> | ♂: 0,1 ♀: 0,18 | ♂: 0,27 ♀: 0,22 | ♂> 12 años (IS=29) ♀: 8 años (IS=22) |

2.3. Variables del neurocráneo y esplanocráneo vs. Edad

En general, el modelo más adecuado para describir el crecimiento de las restantes variables de forma fue el Logístico. Sin embargo, se presentaron algunas excepciones donde otros modelos mostraron un menor valor de AIC que el modelo Logístico (e.g. von Bertalanffy: *H. leptonyx* para ZW y BW en función de IS, *L. weddellii* para BW, y *A. gazella* para RH en función de IS; Gompertz: machos de *M. leonina* para ZW y RH) (Apéndice IV, Tablas 1-8). La altura del rostro (RH) presentó un crecimiento similar al observado para el



tamaño del cráneo (*i.e.*, MG), alcanzando su tamaño asintótico aproximadamente a la misma edad (*e.g.* *H. leptonyx*: 9-10 GLG; *L. weddellii*: >10 GLG; hembras de *M. leonina*: 7 GLG; *A. gazella*: 10 GLG; *A. australis*: 6 GLG en hembras, 10 GLG en machos; *A. tropicalis*: IS=17; *O. flavescens*: 8 GLG en hembras, >10 GLG en machos; **Fig. 9; Apéndice IV**).

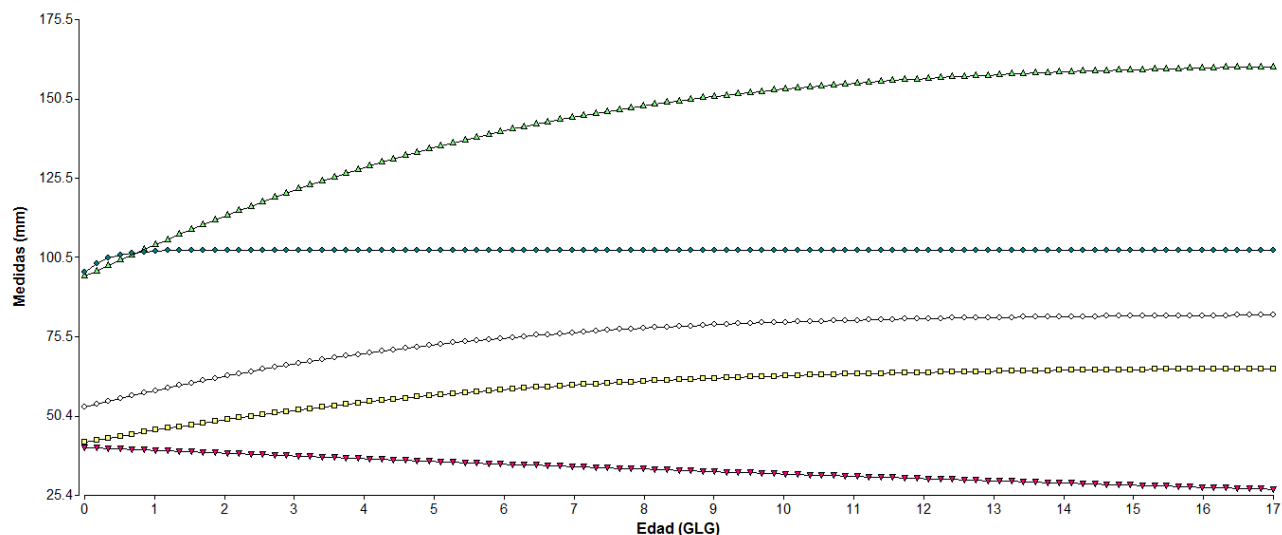


Fig. 9. Crecimiento del cráneo en función de la edad absoluta (GLG) en hembras de *O. flavescens*. Símbolos: \blacktriangle , ZW; \blacklozenge , BW; \diamond , MG; \bullet , RH; \blacktriangledown , POC.

Sin embargo, en machos de *M. leonina* el tamaño asintótico de RH se alcanzó con posterioridad a MG (*i.e.*, >10 GLG; Apéndice IV). El ancho bizigomático (ZW) mostró un crecimiento similar a la MG en algunas especies (*e.g.* *H. leptonyx*, *L. weddellii*, *M. leonina*, *A. gazella*, *A. tropicalis*; Apéndice IV, Fig. 1-8), aunque en otras especies presentó un crecimiento más prolongado alcanzando su tamaño asintótico con posterioridad a MG (*e.g.* *L. carcinophaga*; *A. australis*: 8 años en hembras y a partir de los 12 en machos; *O. flavescens*: >10 años en hembras, >14 años en machos; **Fig. 9; Apéndice IV, Fig. 1-8**). Por otra parte, las variables neurocraneanas (*i.e.*, POC y BW) presentaron un crecimiento diferente. En algunas especies estas medidas presentaron un crecimiento más rápido, alcanzando su tamaño asintótico con anterioridad a las restantes variables (*e.g.* *H. leptonyx*: POC y BW a



los 6 años; BW a los 6 años en *L. weddellii*, a los 4 años en *M. leonina* y a IS=12 en *A. tropicalis*). En otras especies estas variables no presentaron variaciones apreciables a lo largo de la ontogenia postnatal (*i.e.*, recta horizontal; *e.g.* *L. carcinophaga*, *M. leonina*, *A. gazella*, *A. australis*, *O. flavescens*; **Fig. 9; Apéndice IV**). Finalmente, en algunas especies el ancho de la constricción postorbitaria (POC) presentó una disminución del tamaño con la edad (*i.e.*, enantiometría *sensu* Huxley & Teisser 1936; *e.g.* *A. gazella*, *A. australis*, *A. tropicalis*, *O. flavescens*; **Fig. 9; Apéndice IV, Fig. 5-8**). En ninguno de los casos pudo establecerse visualmente la edad en la que *L. carcinophaga* adquiere el tamaño asintótico, dado que la curva de crecimiento obtenida se asemejó a una recta (**Apéndice IV, Fig. 2**). Sin embargo, al comparar modelos de curvas sigmoideas contra modelos lineales (**Apéndice V**), los primeros mostraron un mejor ajuste (*i.e.*, menor AIC).

Discusión

1. Comparación de modelos de crecimiento

El patrón de crecimiento corporal de los pinnípedos se caracteriza por un periodo de rápido crecimiento durante las etapas postnatales tempranas (Laws 1958; Shaughnessy & Kerry 1989; McLaren 1993) seguido por un crecimiento más lento durante muchos años. Este tipo de crecimiento es similar al encontrado en otros mamíferos (*ver* Pontier *et al.* 1989; Kingsley *et al.* 1988; Derocher & Stirling 1998) y obedece al modelo propuesto por una curva sigmoidea. En este tipo de curvas las tasas de crecimiento aumentan al aumentar el tamaño, hasta alcanzar un máximo en un punto de inflexión y luego disminuir hasta cero en una asíntota superior, por lo que se ven como la parte central de una “S” rotada (Ratkowsky 1983). Sin embargo, las curvas de crecimiento pueden diferir entre especies y poblaciones, con lo cual la evaluación de varios modelos a través de un proceso de selección debe delinear qué modelo proporciona la mejor representación del tamaño observado con la edad. Los modelos clásicos de crecimiento, como las ecuaciones Logística, de Gompertz, von Bertalanffy y Richards, siguen siendo ampliamente utilizadas para



describir diversos procesos biológicos (*e.g.*, Werker & Jaggard 1997). Los tres primeros son los modelos más utilizados y tienen sólo tres parámetros (*i.e.*, asíntota, velocidad y tiempo) (Zeide 1993). Por el contrario, el modelo de Richards incorpora un cuarto parámetro (*i.e.*, forma), siendo más flexible ya que permite la aplicación de dos curvas de crecimiento: exponencial y sigmoidea (Richards 1959). Nuestros resultados revelaron que el modelo Logístico es el más adecuado para describir el crecimiento craneano en pinnípedos en la mayoría de los casos, siendo el modelo de Richards el menos adecuado. Si bien la ecuación de Richards aun se utiliza para diversos fines, incluyendo modelos de crecimiento de árboles, así como el crecimiento de los juveniles de mamíferos y aves (*e.g.*, Birch 1999) también ha recibido numerosas críticas. Algunos autores consideran que el parámetro adicional que utiliza no tiene ninguna interpretación biológica evidente (Thornley & Johnson 1990; Zeide 1993). Con frecuencia, en coincidencia con lo observado en este capítulo, se ha reportado que no proporciona buenos ajustes a las observaciones, o que es peor que los modelos alternativos (*ver* Brown & Mayer 1988; Werker & Jaggard 1997). Esto se debe a que la ecuación de Richards fue desarrollada sobre una base meramente teórica, razón por la cual algunos críticos han advertido contra su uso (Ratkowsky 1983; Thornley & Johnson 1990; Zeide 1993; Shvets & Zeide 1996).

La determinación de la edad en los pinnípedos es importante en muchos estudios biológicos, en particular los que examinan el desarrollo y el crecimiento. Diversas técnicas se han utilizado para determinar la edad absoluta y la edad relativa en pinnípedos. Las técnicas incluyen: el examen de la estructura dental, el uso de estructuras incrementales en las uñas y los huesos, el cierre de suturas, la longitud corporal, el desarrollo del baculum, el peso de la lente del ojo, la estructura ovárica y las características de pelaje (*e.g.*, Laws 1962; Jonsgard 1969; Morris 1972; McCann 1993). Actualmente, el estudio de la estructura dental es el método más preciso de determinación de la edad en pinnípedos (Scheffer 1950; Laws, 1953; McCann 1993). En la mayoría de las especies, sin embargo, la cavidad pulpar se cierra en algún momento, finalizando el crecimiento del diente (McCann 1993). En este estudio analizamos dos variables temporales: la edad cronológica determinada a partir del



conteo de bandas de crecimiento en dientes (*i.e.*, GLG) y la edad relativa estimada a partir del índice sutural (*i.e.*, IS). En ambos casos detectamos la existencia de una fuerte asociación positiva con el largo del cráneo (*i.e.*, CBL), debido a los altos valores de correlación entre estas variables temporales y CBL. Por lo tanto, consideramos adecuada la utilización tanto de la edad absoluta (*i.e.*, GLG), como de la edad relativa (*i.e.*, IS), para modelar el crecimiento del cráneo, en las especies analizadas. Trabajos previos han demostrado que las características de las suturas del cráneo han dado una buena indicación de la clase de edad o madurez de los otáridos, y el IS puede dar estimaciones aproximadas de la edad de los animales (*e.g.* Stewardson *et al.* 2011). Este capítulo también provee información interesante, apoyando la idea que la utilización del IS, una herramienta rápida y no invasiva, es adecuada para estudiar el material depositado en las colecciones osteológicas. Sin embargo, en especies con bajo grado de fusión de suturas craneanas, como *Mirounga leonina*, se deben buscar métodos alternativos al IS ya que este es poco informativo (*i.e.*, en *M. leonina* varía solo entre 9 y 10).

2. Crecimiento del largo y el tamaño craneano en Phocidae

Los resultados de este capítulo indicaron que el cráneo de *Hydrurga leptonyx* alcanzaría su longitud asintótica a los 10-12 años (o a partir de un IS=24), sugiriendo que esta sería la edad en la que adquiere la madurez física craneana. Estos valores coinciden con un CBL mayor a 390 mm, un valor que podría ser utilizado como referencia para separar ejemplares maduros de inmaduros. Por otra parte, los modelos de crecimiento para el tamaño general del cráneo (*i.e.*, MG) indicaron que éste se estabiliza a partir de los 10 años. Estos resultados indicarían que la madurez física del cráneo ocurre con posteridad a la edad de la madurez sexual (*i.e.*, 4 - 5 años; *e.g.*, Kooyman 1981; Rogers 2002). De acuerdo con McLaren (1993), la asíntota de crecimiento para el largo corporal se alcanza a los 8 años aproximadamente, siendo estos resultados similares (aunque menores) a los obtenidos en esta Tesis. Dicho autor no encontró diferencias en los parámetros de crecimiento de



hembras y machos de *H. leptonyx*, aunque detectó que el tamaño asintótico de las hembras era mayor que el de los machos (ver también Laws 1957). Por esta razón, se podría suponer que la dispersión observada en las curvas analizadas podría estar relacionada al dimorfismo sexual en el tamaño, aunque esto no puede ser corroborado debido a la imposibilidad de obtener el sexo de los ejemplares analizados. Otros factores no asociados a la edad ni al sexo, como la variabilidad individual (e.g. disponibilidad de recursos presa), también podrían ocasionar parte de la variación observada en el crecimiento de esta especie. Si bien el ejemplar más viejo de la muestra analizada de *H. leptonyx* tenía 16 años de edad, la longevidad de esta especie está estimada por sobre los 30 años (e.g. Oritsland 1970; Rogers 2009). Esto sugeriría que, dado que la madurez física del cráneo se estimó para ejemplares de 10 años de edad, el cráneo de esta especie presentaría un crecimiento lento durante aproximadamente 20 años.

Por otra parte, los modelos de crecimiento en *Lobodon carcinophaga* indicaron que esta especie alcanzaría la madurez física del largo craneano a partir de los 14 años de edad (IS=24), coincidiendo con una CBL mayor a 290 mm. Esto indicaría que la longitud craneana asintótica se alcanzaría luego de la madurez sexual (i.e., 2,5 - 4 años; Bengtson & Laws 1985), aproximadamente en la mitad del tiempo de vida reportado para la especie (i.e., 39 años; Laws *et al.* 2002). Los trabajos previos del crecimiento corporal en *L. carcinophaga* indicaron que la asíntota del largo corporal se alcanza entre los 6 y los 10 años (e.g. Laws 1958; McLaren 1993; Laws *et al.* 2003), a una edad menor a la encontrada en esta tesis. Estas diferencias podrían estar vinculadas a una sobreestimación de la edad de madurez física craneana debido a la ausencia de estadios adultos jóvenes (i.e., $18 < IS < 28$) en la serie ontogenética analizada. Además, este pequeño tamaño de la muestra también posiblemente se vincule a la baja significancia de los parámetros de todos los modelos de crecimiento analizados, con excepción de CBL, y posiblemente también a la representación gráfica de las curvas de crecimiento (i.e., lineal en lugar de sigmoidea).

Los análisis en *Leptonychotes weddellii* indicaron que la $CBL_{asintótica}$ es aproximadamente igual a 270 mm, coincidiendo con ejemplares mayores a los 6-7 años de edad. El análisis de crecimiento del tamaño del cráneo (i.e., MG) indicó que el mismo se



estabiliza a partir de los 9 años. Por lo tanto, estos resultados sugieren que *L. weddellii* adquiriría la madurez física del cráneo entre los 6 y los 9 años de edad. Trabajos de crecimiento corporal en esta especie apoyan estas conclusiones. Por ejemplo, McLaren (1993) estudió el crecimiento corporal en hembras y machos de *L. weddellii* en función de la edad. De acuerdo a este estudio, la asíntota de crecimiento para el largo total de cuerpo se alcanzaría a partir de los 7 años, si bien Lindsey (1937) detectó que el crecimiento prosigue hasta los 9 años. En esta especie, ambos sexos alcanzan la madurez sexual entre los 3 y 6 años, si bien los machos alcanzan la madurez reproductiva a los 7 u 8 años (e.g. Stirling 1971; Reijnders *et al.* 1993). Por lo tanto, de acuerdo a estos resultados, la madurez física (cranéana y corporal) se adquiere casi simultáneamente con la madurez sexual. La longevidad estimada para esta especie es de 25 años aproximadamente (Reijnders *et al.* 1993), si bien el ejemplar más viejo de la muestra analizada tenía 14 años. Esto indicaría que el cráneo de *L. weddellii*, una vez que alcanza la asíntota, presenta también un lento crecimiento durante casi 16 años (*i.e.*, 64% de su vida).

Los cráneos de *Mirounga leonina*, como era de esperar, mostraron un marcado dimorfismo sexual, razón por la cual los modelos de crecimiento se evaluaron en forma separada para ambos sexos. Las estimaciones de la talla asíntótica indicaron que en los machos la CBL fue igual a 480 mm, es decir 33% mayor que en las hembras ($CBL_{asintótica(\text{♀})} = 320$ mm). Existen varias posibles explicaciones para el dimorfismo sexual: los cachorros machos pueden tener un tamaño mayor que las hembras, pueden crecer más rápido o hacerlo por más tiempo durante la vida, o usan una combinación de estas estrategias (Southwood 1988). Con respecto al tamaño de las crías, Carrick *et al.* (1962) no encontraron diferencias significativas en el dimorfismo sexual del tamaño o la masa corporal. Sin embargo, las curvas de crecimiento obtenidas para CBL y MG en ambos sexos indicaron que los machos poseen un mayor tamaño aún en estadios juveniles (ver Fig. 4). Nuestros modelos de crecimiento revelaron que los cráneos de los machos se hicieron más grandes que los de las hembras, tanto antes como después de la madurez sexual. Este tipo de patrón de crecimiento es a menudo indicativo de la selección sexual, la cual actúa produciendo un mayor tamaño corporal en los machos. Particularmente en las especies



polígamas, como *M. leonina*, un mayor tamaño corporal beneficia a los machos más competitivos en términos de un mayor éxito reproductivo (e.g. Stearns & Koella 1986). No obstante, hemos encontrado que existen tasas de crecimiento mayores en las hembras que en los machos para el tamaño del cráneo (i.e., MG), si bien lo opuesto se detectó para CBL. Las tasas de crecimiento aceleradas de las hembras conllevan a una menor edad de madurez física en éstas (i.e., 6-8 años) que en los machos (i.e., longitud asintótica a partir de los 10 años). De hecho, este crecimiento acelerado de las hembras durante los primeros años de vida fue también detectado en otros trabajos. Por ejemplo, se ha detectado que las hembras juveniles son precoces respecto a los machos, ya que recambian la dentición y son destetadas con anterioridad a los machos (e.g. McMahon *et al.* 1997). Este retraso en la madurez evitaría la competencia entre los machos adultos y no adultos durante la temporada reproductiva (Jarman 1983; Leigh 1992). En esta especie, ambos sexos adquieren la madurez sexual a los cuatro años. Esta edad coincide con la edad de la primera reproducción (madurez sexual comportamental) solo en las hembras (Desprez *et al.* 2014). En los machos, en cambio, la madurez reproductiva se alcanza más tarde, ya que algunos ejemplares no se reproducen sino hasta los 10 a 14 años (Jones 1981; Carrick *et al.* 1962). Esto está relacionado al comportamiento poligínico de la especie, donde los machos adultos de mayor tamaño (i.e., edad) defienden activamente su harén durante la temporada reproductiva. Datos semejantes a los obtenidos en este capítulo fueron obtenidos por McLaren (1993) para el largo total del cuerpo, ya que la asíntota de las hembras se alcanzó a los 6 años. Sin embargo, el autor indicó que los machos de esta especie muestran un crecimiento acelerado en la pubertad, presentando un quiebre en la curva de crecimiento a los 4 años, con una nueva asíntota a los 14 años. Por esta razón, McLaren (1993) destacó que en los machos de *M. leonina* dos curvas de crecimiento separadas (i.e., no adultos y adultos) son más adecuadas que una única curva común. Lamentablemente, el bajo tamaño de la muestra de machos analizados no permitió realizar curvas separadas en este caso. Por otra parte, cabe destacar que el autor notó la existencia un incremento de la varianza con la edad de los ejemplares machos. Dicho aumento de la variabilidad también fue detectado en el presente trabajo para el largo craneano (ver Fig.



4), indicando que existe una mayor variación individual en el tamaño de los machos que en el de las hembras. Finalmente, los ejemplares más viejos tuvieron 12 años de edad en las hembras y 10 años en los machos analizados. Estas edades son semejantes a las esperadas para esta especie, dado que las hembras mueren en promedio a los 14 años de edad, mientras que el 90% de los machos muere antes de los 10 años (McCann 1980; Reijnders *et al.* 1993). Por un lado, esto sugiere que las hembras alcanzan su tamaño asintótico aproximadamente a la mitad de su vida. Sin embargo, por otro lado, el modelado del crecimiento craneano en machos de *M. leonina* sugiere que el cráneo puede seguir creciendo durante toda su vida, dado que el tiempo de vida reportado para los machos es el mismo que el tiempo en que estos alcanzan la longitud craneana asintótica.

Los parámetros de crecimiento indicaron que *L. weddellii* es la especie con la mayor tasa de crecimiento craneano ($\gamma_{(CBL)} = 0,44$ mm/GLG), seguida luego por *M. leonina* ($\gamma_{(CBL)} = 0,37$ mm/GLG y $0,44$ mm/GLG en hembras y machos, respectivamente). Estas altas tasas de crecimiento condujeron a una estabilización del crecimiento (*i.e.*, alcance de la $CBL_{asintótica}$) a una edad menor que *L. carcinophaga* e *H. leptonyx*. Sin embargo, los análisis de crecimiento para el tamaño del cráneo (*i.e.*, MG) indicaron que los machos de *M. leonina* tienen una tasa de crecimiento ($\gamma_{(MG)} = 0,23$) que es solamente mayor a la de *L. carcinophaga*, la especie con la menor tasa de crecimiento para MG. Nuestros resultados están parcialmente de acuerdo con los trabajos previos en crecimiento corporal de pinnípedos (*e.g.* McLaren 1993; Laws *et al.* 2003), los cuales indicaron que *L. weddellii* y las hembras de *M. leonina* alcanzaron su crecimiento asintótico a una edad menor (*i.e.*, 6 años en ambas especies) que *H. leptonyx* (*i.e.*, 7-8 años), *L. carcinophaga* (*i.e.*, 6-10 años) y los machos de *M. leonina* (*i.e.*, 14 años). En general, es sabido que aquellas especies con madurez temprana exhiben altas tasas de crecimiento. Esta afirmación pudo ser corroborada al comparar ambos sexos de *M. leonina*. Sin embargo, contrariamente a lo esperado, en este estudio la especie de madurez más tardía (*i.e.*, *L. weddellii*; destete: 50 días; madurez sexual: 3-8 años) presentó las tasas de crecimiento craneano más altas, mientras que la especie con madurez más temprana (*i.e.*, *L. carcinophaga*; destete: 17 días; madurez sexual: 2,5-4 años) presentó las tasas más bajas. Por un lado, esto en parte podría deberse a un sesgo metodológico, ya



que la muestra analizada de *L. carcinophaga* carecía de ejemplares menores al año de edad (*i.e.*, el ejemplar más grande tenía una CBL un 20% mayor que la del ejemplar más pequeño), mientras que la muestra de *L. weddellii* era más completa, presentando incluso ejemplares neonatos (*i.e.*, diferencia de 34,8% entre el ejemplar más pequeño y el más grande). Esta diferencia muestral podría subestimar la tasa de crecimiento estimada por el modelo para *L. carcinophaga* (respecto de la de *L. weddellii*). De hecho, la muestra no incorpora el crecimiento de las crías, el período de crecimiento más rápido de los pinnípedos (*e.g.* Laws 1958; Shaughnessy & Kerry 1989; McLaren 1993; Carlini 2010). Por otra parte, otras variables ecológicas no dependientes de la edad, como la competencia y la disponibilidad de presas, podría modificar las tasas de crecimiento.

3. Crecimiento del largo y el tamaño craneano en Otariidae

Los resultados indicaron que los machos de *Arctocephalus gazella* alcanzarían su longitud asintótica a partir de los 8 años (o $IS > 23$), sugiriendo que ésta sería la edad en la que adquieren la madurez física craneana. Estos valores coinciden con un CBL mayor a 240 mm, un valor que podría ser utilizado como referencia para separar ejemplares maduros de inmaduros. Por otra parte, los modelos de crecimiento para el tamaño general del cráneo (*i.e.*, MG) indicaron que éste se estabiliza a partir de los 10 años (o $IS > 25$). Ambos resultados indicarían que la madurez física del cráneo ocurre con posterioridad a la edad en la que se adquiere la madurez sexual (*i.e.*, 3-4 años; *e.g.* Hoffman *et al.* 2003; Nowak & Walker 2003). De acuerdo con McLaren (1993), la asíntota de crecimiento para el largo corporal se alcanza aproximadamente a los 9 años, siendo estos resultados similares a los obtenidos en nuestros análisis. De acuerdo al autor, los machos alcanzan la asíntota con posterioridad a las hembras (*i.e.*, 6 años aproximadamente), dato que no pudo ser corroborado en este trabajo de Tesis debido al escaso tamaño muestral de las hembras de *A. gazella*. Si bien el ejemplar más viejo de la muestra analizada tenía 9 años de edad, la longevidad de esta especie está estimada en 15 años para los machos y 25 años para las hembras (*e.g.* de Magalhaes & Costa 2009). Esto sugeriría que, dado que la madurez física



del cráneo se estimó en 9 años de edad en promedio, el cráneo de los machos de esta especie presentaría un crecimiento lento durante aproximadamente 6 años.

Por otra parte, los machos de *A. tropicalis* alcanzaron el largo craneano asintótico en $IS=19$, pero el tamaño del cráneo en $IS=20$, indicando que la edad de madurez física del cráneo está comprendida entre ambos valores. Si bien la muestra con datos de edad absoluta (*i.e.* GLG) fue baja, lo cual imposibilitó modelar el crecimiento craneano con esta variable temporal, una extrapolación de los ejemplares de edad conocida permite sugerir que la edad de madurez física establecida por el IS sería equivalente a ejemplares mayores a los 8 años de edad (*i.e.*, ejemplar de $IS=18$ con $GLG=8$; ejemplar $IS=30$ con $GLG=10$). Estudios de crecimiento en hembras de *A. tropicalis* determinaron que éstas alcanzan la longitud total asintótica entre los 8 y los 11 años (Dabin *et al.* 2004), siendo esta edad mayor a la edad de madurez sexual en este sexo (*i.e.*, 5-6 años; *e.g.* Bester & Kerley 1983; Bester 1990; Hofmeyr & Kovacs 2011; Strahan 1995). La edad de madurez sexual en los machos ocurre a los 3 a 4 años, aunque éstos no son reproductivamente activos hasta los 10 u 11 años (Bester & Kerley 1983; Bester 1990; Hofmeyr & Kovacs 2011; Strahan 1995). Por lo tanto, nuestros resultados indicarían que en los machos de *A. tropicalis* la edad de madurez física craneana sería intermedia entre la edad en la que se adquiere la madurez sexual y la madurez reproductiva. La muestra analizada contó con ejemplares de $IS=35$, indicando que se trataba de ejemplares adultos viejos. De hecho, uno de los ejemplares cuya edad pudo ser estimada contó con 11 GLG (*i.e.*, habría alcanzado la madurez reproductiva). Si bien se desconoce la edad hasta la cual pueden vivir los machos de esta especie, se sabe que las hembras pueden vivir hasta los 19 años y se estima que los machos puedan vivir hasta los 15 años (Dabin *et al.* 2004; McKenzie *et al.* 2007). Esto sugiere que los machos de *A. tropicalis* presentan un escaso crecimiento craneano durante la mitad de su vida.

Para la restante especie del género *Arctocephalus*, *A. australis*, el mayor tamaño muestral permitió analizar el crecimiento de machos y hembras en forma separada. Estudios previos en esta especie (*e.g.* Batallés *et al.* 1990; Molina-Schiller & Pinedo 2004) determinaron que la longitud asintótica se adquiere a los 6 o 7 años en hembras, pero entre



los 7 y los 10 años en machos. Nuestros resultados son congruentes con estos trabajos, ya que la longitud del cráneo y el tamaño del mismo (*i.e.*, MG) se alcanzaron entre los 6 y 7 años en hembras y a los 10 años en machos. Esta madurez más temprana en las hembras está vinculada a las mayores tasas de crecimiento detectadas. Sin embargo, como era de esperar, los machos adquirieron un mayor tamaño final que las hembras. La $CBL_{asintótica}$ fue igual a 190 mm en hembras pero igual a 235 mm en machos, siendo 20% mayor en machos que en hembras. Este resultado también coincide con el reportado previamente por Batallés *et al.* (1990) para el tamaño corporal, ya que los autores detectaron que los machos de *A. australis* son 22% más grandes que las hembras. El presente estudio permitió demostrar que el mayor tamaño de los machos no se adquirió por mayores tasas de crecimiento, sino porque éstos presentaron un período de crecimiento más prolongado que las hembras. El ejemplar más viejo de la muestra presentó 18 GLG, sin embargo, esta especie tiene una expectativa de vida de 25 a 30 años para las hembras y de 15 a 20 años para los machos (Lima & Páez 1997). Esto sugiere que las hembras alcanzan la madurez física craneana 24 años antes de la expectativa de vida máxima, mientras que los machos lo hacen 10 años antes. Es decir, en esta especie las hembras pasan el 80% de su vida sin cambiar drásticamente de tamaño, mientras que los machos pasan solo el 50%.

Por último, en *Otaria flavescens* también se pudo analizar el dimorfismo sexual en el crecimiento craneano. Las estimaciones de la talla asintótica indicaron que en los machos la CBL fue igual a 340 mm pero en hembras fue igual a 250 mm. Es decir, en los primeros fue 26% mayor que en las segundas. En esta especie los machos alcanzan una longitud corporal total de 2,6 m y las hembras de 2 m (Jefferson *et al.* 2008). Por lo tanto, en promedio los machos son un 23% mayor que las hembras, valor similar al obtenido en este trabajo para el largo craneano. Las curvas de crecimiento obtenidas para CBL y MG en ambos sexos, a su vez, indicaron que los machos poseen un mayor tamaño desde estadios ontogenéticos tempranos (Fig. 8). Este resultado coincide con lo detectado por Cappozzo *et al.* (1991) para crías de *O. flavescens*, quienes encontraron que los machos eran significativamente más pesados y largos que las hembras. Sin embargo, los autores



establecieron que, durante el primer mes de vida, las tasas de crecimiento no diferían entre ambos sexos. No obstante, al considerar toda la ontogenia postnatal, detectamos la existencia de tasas de crecimiento mayores en las hembras que en los machos. Esta diferencia produce una menor edad de madurez física en las hembras (*i.e.*, 8 años) que en los machos (*i.e.*, longitud asintótica a partir de los 10 años). Este resultado difiere con Rosas *et al.* (1993), quienes indicaron que en ambos sexos se alcanza la $CBL_{asintótica}$ a los 8 años. Sin embargo, estudios más recientes indicaron resultados semejantes a los detectados en este capítulo (*e.g.*, Brunner *et al.* 2004: $CBL_{asintótica}$ en IS=18 en hembras y 21 en machos; Grandi *et al.* 2010: 5-7 años hembras, 7-8 años machos). Las hembras de *O. flavescens* alcanzan la madurez reproductiva a los 5 años, mientras que los machos lo hacen a los 9 años (*e.g.* Grandi *et al.* 2010). Por lo tanto, por un lado, se infiere que las hembras alcanzan la madurez física craneana luego de haber alcanzado la madurez reproductiva. Por otro lado, se infiere que los machos de esta especie alcanzan la madurez craneana casi sincrónicamente a la edad de madurez reproductiva. Finalmente, los ejemplares más viejos de nuestra muestra tuvieron 17 años de edad en las hembras y 18 años en los machos. Estas edades son semejantes a las reportadas por Rosas *et al.* (1993) (*i.e.*, 16 años en hembras, 14 años en machos) y Grandi *et al.* (2010) (*i.e.*, 19 años en machos, 21 años en hembras). Dado que la expectativa de vida en esta especie es calculada entre los 16 y los 20 años (*e.g.*, Grzimek 1990; MacDonald 1985; Nowak 1999), en ambos sexos alcanzarían su tamaño asintótico después de la mitad de su vida.

La comparación de los parámetros de crecimiento en Otariidae indicaron que los machos de *A. tropicalis* tienen la mayor tasa de crecimiento ($\gamma_{(CBL)} = 0,36$ mm/IS), seguida luego por *A. gazella* (machos; $\gamma_{(CBL)} = 0,21$ mm/IS), *O. flavescens* ($\gamma_{(CBL)} = 0,28$ mm/IS y 0,18 mm/IS en hembras y machos, respectivamente) y, por último, *A. australis* ($\gamma_{(CBL)} = 0,16$ mm/IS y 0,15 mm/IS en hembras y machos, respectivamente). Estas altas tasas de crecimiento condujeron a una estabilización del crecimiento (*i.e.*, alcance de la $CBL_{asintótica}$) a una edad menor en machos de *A. tropicalis* y *A. gazella*, y hembras de *O. flavescens*, en comparación con los machos de *O. flavescens* y ambos sexos de *A. australis*. El rápido crecimiento detectado en *A. tropicalis* y *A. gazella* podría estar vinculado al rápido



crecimiento de los juveniles de estas especies. Por ejemplo, los juveniles son destetados a los 10 meses en *A. tropicalis* (e.g. Bester & Kerley 1983; Bester 1990; Hofmeyr & Kovacs 2011; Strahan 1995) y los 4 meses en *A. gazella* (e.g. Hoffman *et al.* 2003; Nowak & Walker 2003), mientras que en *O. flavescens* esto ocurre entre los 8 y 10 meses (e.g. Jefferson *et al.* 2008) y en *A. australis* a partir del año de edad, llegando a extenderse hasta los dos años (e.g. Campagna 2008). De acuerdo a esta información, esperábamos haber detectado tasas de crecimiento con valores más altos en *A. gazella*. Sin embargo, esto en parte podría deberse a una subestimación debido a que la muestra analizada de *A. gazella* carecía de ejemplares menores al año de edad, excluyendo el período de crecimiento más rápido de los pinnípedos (e.g. Laws 1958; Shaughnessy & Kerry 1989; McLaren 1993). De acuerdo a Brunner *et al.* (2004) las tasas de crecimiento varían inter-específicamente, siendo las tasas de crecimiento de las especies de pequeño tamaño menores que aquellas de las especies de mayor tamaño. Esto solo resultó congruente para algunas especies, ya que por ejemplo *A. australis* alcanzó el tamaño definitivo a un valor mayor de IS que el de *A. gazella* y *O. flavescens*. Sin embargo, contrariamente a lo propuesto por Brunner *et al.* (2004), la especie de menor tamaño (i.e., *A. tropicalis*) presentó la mayor tasa de crecimiento. Por otra parte, cabe destacar que los resultados de los parámetros de crecimiento craneano en función de GLG arrojaron resultados diferentes, indicando que *A. australis* (ambos sexos) presentó tasas de crecimiento mayores que las demás especies (aunque se excluyó a *A. tropicalis*). Por ejemplo, los machos de *A. australis* presentaron valores levemente mayores a los presentados por los machos de *A. gazella* y *O. flavescens* (i.e. 0,27 y 0,26mm/GLG, respectivamente), mientras que las hembras de *A. australis* presentaron valores más altos que las de *O. flavescens* (i.e., 0,31 y 0,38 mm/GLG, respectivamente).

La comparación de las tasas de crecimiento entre machos y hembras solo pudo ser efectuada para *O. flavescens* y *A. australis*, dado que las muestras de las restantes especies de otáridos consistieron solo en ejemplares machos. En ambos casos, las tasas fueron mayores en hembras que en machos. Las menores tasas de crecimiento para los miembros del sexo de mayor tamaño (i.e., machos) indican que los miembros de ese sexo tardan más en alcanzar su tamaño asintótico final. Los valores más bajos de las tasas de crecimiento en



el sexo más grande podrían indicar que los miembros de este sexo tienen dificultades para obtener la energía necesaria para mantener a sus tasas de crecimiento absolutas más altas (*e.g.*, Clutton-Brock *et al.* 1982; Clutton-Brock 1991). Como en la mayoría de los pinnípedos, las hembras alcanzan la madurez reproductiva antes que los machos, dedicando gran parte de su energía a su descendencia. Por tanto, su capacidad de crecimiento somático adicional es limitada. En cambio, los machos no proveen cuidados parentales y, en la mayoría de los casos, alcanzan la madurez más tarde (Boness 1991). Las hembras se congregan en grandes colonias para reproducirse y amamantar a sus crías, dando a los machos el potencial de aumentar el éxito de apareamiento, y la competencia intrasexual masculina (*e.g.* Trillmich 1996). Como resultado, un mayor tamaño de cuerpo se ve favorecido en los machos (Lindenfors *et al.* 2002), el cual muestra adaptaciones fenotípicas tales como crecimiento temprano rápido y un retraso en la maduración (Weckerly 1998).

4. Crecimiento de variables del neuro- y esplanocráneo

En general, en vertebrados el patrón de desarrollo del neurocráneo (*e.g.* caja encefálica, órbitas) y del esplanocráneo (*e.g.* rostro) es diferente. Estudios previos del crecimiento del cráneo en mamíferos (*e.g.*, Moore & Lavelle 1974; Emerson & Bramble 1993; Flores *et al.* 2013) han demostrado que el crecimiento de la caja craneana, las cavidades orbitales y cápsulas óticas sigue un patrón similar a la del sistema nervioso, que se desarrolla principalmente durante la vida prenatal y etapas postnatales tempranas (Wilson 2011). Como era de esperar, las variables neurocraneanas analizadas en este estudio (*i.e.*, POC y BW) presentaron un crecimiento rápido en estadios ontogenéticos tempranos, alcanzando su tamaño asintótico con anterioridad a las restantes variables o no presentando variaciones apreciables a lo largo de la ontogenia postnatal. Sin embargo, en todos los otáridos analizados el ancho de la constricción postorbitaria (POC) presentó una disminución del tamaño con la edad. La reducción del tamaño absoluto de los órganos es un fenómeno real, y es conocida como enantiometría (*e.g.*, Huxley & Teissier 1936). Si bien no es frecuentemente detectada en otros grupos de mamíferos, ésta condición también fue



registrada en el crecimiento de la caja craneana de algunos primates (*e.g.*, Corner & Richtsmeier 1991). Contrariamente a lo reportado para el neurocráneo, las variables craneanas relacionadas a funciones tróficas presentan un crecimiento más tardío. En este estudio, las variables esplanocraneanas (*i.e.*, RH, ZW) presentaron un crecimiento similar al observado para el tamaño del cráneo (*i.e.*, MG) alcanzando su tamaño asintótico aproximadamente a la misma edad, o presentaron un crecimiento más prolongado alcanzando su tamaño asintótico con posterioridad al de la MG.



Apéndices

APÉNDICE I. Listado ejemplares utilizados. Con asterisco (*) se indican los ejemplares para los que se obtuvieron datos de edad absoluta (GLG) y relativa (IS); los ejemplares para los que solo se obtuvieron datos de edad absoluta se encuentran subrayados.

Hydrurga leptonyx. MACN 13.17*, FZB 1067*, RNP 2788*, RNP 1511, MLP 30.XII.02.10*, MLP 26.IV.00.14*, RNP 1681, RNP 2697, RNP 2654*, RNP 911, RNP 1626, RNP 1198, RNP 1526, AC 36*, RNP890, MACN 32.207, MLP 1059*, MLP 691*, RNP 425, 2030, 1659, MACN 49.250*, RNP 2699, 1637, MACN 20435*, AC 153*, MLP 14.IV.48.11*, MACN 20.396*, MACN 21.29*, RNP 1596, RNP 2237, RNP 2391, RNP 2029, RNP 999, LAMAMA H.L-001, RNP 1533, CCB.01, IAA 95-1, MLP 24.IX.01.20.

Leptonychotes weddellii. CFA 10018*, CFA WED_01*, IAA 02.15*, MLP 14.IV.48.12*, IAA 08.3*, RNP 2163, MACN 22854*, MACN 19.19*, MACN 49.253, MACN 49.251*, MACN 22610*, MACN 4.234*, AC 35*, MACN 49.252, MACN 13.27*, CFA 10017, MACN 20628*, IAA 01-13, MACN 20626*, MLP 31.XII.02.24*, MMPMa 4229*, MACN 4.226*.

Lobodon carcinophaga. RNP 1771, IAA AA-13*, RNP 616, IAA 00-10*, LAMAMA L.C-002, LAMAMA L.C-003, RNP 1610, 184, MACN 19.20*, RNP 1640, LAMAMA L.C-001, MLP 22.III.99.10*, MLP 474*, RNP 534, MLP 30.XII.02.11*, RNP 608, RNP 990*, IAA 530.

Mirounga leonina. ♀: IAA 01-14, LAMAMA ML-024, MLP 1966, MACN 22615, IAA AA-7, IAA AA-2, IAA AA-8, CFA 12859, IAA 10, LAMAMA ML-001, IAA AA-10, IAA 02.23, IAA 02.17, IAA 02.24, IAA AA-11, IAA 02.29, IAA AA-9, IAA 02.20, IAA 02.25, IAA 02.28, MACN 49.52, LAMAMA ML-015, MACN 22611, IAA 00-9, IAA 96-1, MACN 22614, IAA 08/09, MACN 22613, ZOO-BA M-0016, MACN 22612, IAA 03.4, IAA 02.12, MACN 20434, IAA 03.5. ♂: IAA 02.14, IAA 02.30, IAA AA-6, LAMAMA ML-026, RNP 1127, IAA 02.22, IAA 02.26, IAA 02.19, IAA 02.18, IAA AA-n2, IAA 02.21, IAA 02.16, MACN 26.222, LAMAMA ML-021, MACN 20608, MACN 24.91, MLP 1504, IAA 99-5, MLP 26.IV.00.13, CNP 04-1999, MLP 947, IAA 00-8, MACN 13.26.

Otaria flavescens. ♀: LAMAMA OF-331*, LAMAMA OF-70*, MACN 21740*, MACN 21739*, MLP 26.IV.00.5*, MACN 21739*, LAMAMA OF-627, LAMAMA OF-620, LAMAMA OF-484, MLP 26.IV.00.9, LAMAMA OF-144, LAMAMA OF-556, RNP 1748, LAMAMA OF-237, LAMAMA 686, LAMAMA OF-623, LAMAMA OF-604, LAMAMA OF-417, LAMAMA OF-147, LAMAMA OF-505, RNP 2319, MACN 21737*, LAMAMA OF-243, MLP 7.VII.50.1*, LAMAMA OF-555, LAMAMA OF-033, LAMAMA OF-444, LAMAMA OF-127, MACN 21738*, LAMAMA 253, LAMAMA 588, LAMAMA OF-024, LAMAMA OF-90, MLP 1531*, MACN 25138*, MACN 20573, MLP 1060*, LAMAMA OF-303, LAMAMA 61, LAMAMA 616, MACN 24967, LAMAMA 590, LAMAMA 578, MACN 24944, MACN 20572*, MACN 22608*, LAMAMA OF-026, LAMAMA OF-381, LAMAMA 385, LAMAMA OF-88, MLP 26.IV.00.7*, RNP 948, MACN 20579, RNP 1600, MLP 1968, RNP 1557, MACN 20578*, LAMAMA OF-453, MLP 475*, LAMAMA OF-029, MACN 22853*, LAMAMA OF-136, MLP 27.X.97.14*, RNP 2364, MACN 13.11*, RNP 2416, MLP 41*. ♂: LAMAMA 142*, RNP 2416f*, LAMAMA 569*, MACN 30.236*, LAMAMA OF-115*, LAMAMA 134, LAMAMA OF-329, LAMAMA 606, LAMAMA 053, MACN 21.744*, LAMAMA OF-371, MACN 20595*, LAMAMA OF-210, MLP 26.IV.00.6*, LAMAMA OF-427, LAMAMA OF-629, MLP 8.X.01.8*, LAMAMA OF-031, MACN 50.52*, MLP 26.IV.00.8*, LAMAMA OF-605, LAMAMA 487, MACN 21743*, LAMAMA OF-270, MMPMa 4086, MACN 25.45*, MLP 453*, LAMAMA OF-105, LAMAMA OF-43, MACN 22609*, LAMAMA OF-032, MACN 20420*, MACN 22852*, LAMAMA OF-419, LAMAMA OF-337, MLP 14.IV.48.9*, LAMAMA OF-60, RNP 2477, MACN 20583*, LAMAMA OF-152, MMPMa 6/11, MLP 1532*, LAMAMA OF-030, MACN 13.14, MLP 26.IV.00.11*, MACN 13.13*, CNP 20, LAMAMA OF-213, LAMAMA OF-245, MACN 24733*, MMPMa 4013*, LAMAMA OF-028, RNP 2371 CFA 11906, LAMAMA OF-022, RNP 2683, MLP 1526*, RNP 2475, LAMAMA OF-155, LAMAMA OF-244, LAMAMA OF-492, MACN 41.226*, LAMAMA 479, MACN 22851*, MACN 27.27*, ZOO-BA-M-15, RNP 917,



RNP 2395, MLP 49*, MLP 4.X.94.4*, CFA 10319, LAMAMA OF-490, MACN 21984, MACN 21994*, MMPMa 21/9/99*, RNP 2456, MACN 23.26*, RNP 2633, RNP 2467, LAMAMA OF-025, LAMAMA OF-250, LAMAMA OF-353, MACN 22371*, MACN 25.168*, MLP 26.IV.00.2, RNP 2468, RNP 2462, MLP 1328*, MLP 82, MLP 1330*, MLP 26.IV.00.10*, MLP 26.IV.00.3*, RNP 2635, LAMAMA OF-199, MLP 1331, MLP 1332*, MACN 159*, MLP 26.XII.02.34*.

Arctocephalus australis. ♀: MCN 2687, MMPMa 4094, UFSC 1015, MCN 2633, UFSC 1139, MACN 25.192*, MMPMa 4098, MCN 2694*, MLP 1193, UFSC 1362, UFSC 1374, UFSC 1137, MCN 2636*, MCN 2639*, MCN 247, UFSC 1348, MLP 12.XI.02.13*, RNP 2625*, MCN 2509, RNP 2580, RNP 1337, UFSC 1141, RNP 2696, UFSC 1131*, MCN 2625, UFSC 1345, MMPMa 06-dic-09, MCN 2644, CNP Aa-017, MMPMa 4080*, UFSC 1133*, MACN 23297*, RNP 2792, MACN 21998*, MCN 2614, MMPMa 4081*, MCN 2833*, CFA 10508, MMPMa 4073*, RNP 2338, RNP 2752, FZB 2699, MACN 21861*. ♂: MCN 2834*, RNP 1311, UFSC 1343, UFSC 1043, MCN 2498*, UFSC 1325, MCN 2621, MCN 2692*, UFSC 1363, UFSC 1337, UFSC 1380, RNP 2271, CNP Aa-008*, MCN 2839*, MCN 2647*, MLP 27.X.97.17, MACN 28.261*, UFSC 1263, MCN 2507*, RNP 437, UFSC 1147, UFSC 1096, CNP Aa-025, MCN 2500, RNP 1380, UFSC 1272, RNP 2680, MMPMa 4085*, RNP 1796, MACN 20570*, MCN 2684*, MCN 2634*, UFSC 1040, MCN 2495*, MCN 2638, UFSC 1283, MCN 2537, RNP 1581*, UFSC 1320, UFSC 1111, CNP Aa-002, MACN 20569*, CNP Aa-030, MMPMa 4154*, MCN 2628*, MMPMa 4084*, UFSC 1282, CNP Aa-007, MCN 2529*, MCN 2606*, RNP 2574, CNP Aa-031, CNP Aa-026, CNP Aa-022, CNP Aa-011, CNP Aa-032, UFSC 1274, CNP Aa-018, MCN 2706*, CNP Aa-005, CNP Aa-020, MCN 2685*, CNP Aa-029, UFSC 1166, UFSC 1157, MACN 24732*, RNP 2520, CNP Aa-003, UFSC 1158, CNP Aa-015, CNP Aa-021, UFSC 1063, MMPMa 4143*, MACN 20.566*, MCN 2630, MMPMa 4014*, CNP Aa-016, CNP Aa-033, MLP 14.IV.48.14*, MACN 20568, UFSC 1154, MLP 1326, MLP 1061*, MACN 29.769*, CNP Aa-012, MACN 21.862, CFA 12858, MACN 21863, CNP Aa-001, MCN 2649, RNP 914, MCN 2688, UFSC 1228, CNP Aa-023, CNP Aa-010, RNP 1721, CNP Aa-019.

Arctocephalus gazella. ♂: MACN 16513*, RNP 2675*, RNP 2632*, RNP 2674*, IAA 00.7*, RNP 2771*, RNP 2641*, MACN 21354*, MLP 25.IV.02.23*, RNP 2634*, MACN 21061*, MACN 21352*, RNP 2677*, IAA 00.1, RNP 2630, MACN 21350*, MACN 20436, IAA 01.5*, MACN 23666, IAA AA-4*, IAA AA-1, IAA 01.10, IAA 01.2*, MACN 16512*, IAA 01.7*, MACN 21858*, RNP 1989*, IAA 99.4, MACN 21758*, MACN 21859*, MACN 21349, MACN 21756*, IAA 97.1*, IAA 00.3, MACN 21996*, RNP 1744, IAA 00.2, MACN 21351*, IAA 00.5*, MACN 21755, MACN 21860*, IAA 01.1*, IAA 01.9*, MACN 21760*, IAA 99.2*, IAA 01.12*, MACN 21761*, IAA AA-3, MACN 21857, MACN 21062*, IAA AA-5*, MACN 21757*, MACN 24353*, IAA 01.4*, IAA 00.4*, IAA 00.6*, IAA 01.6*, IAA 01.11*, MACN 21754*, IAA 99.3*, MACN 21.060, MACN 21759, IAA 99.1*, IAA 01.3*.

Arctocephalus tropicalis. ♂: UFSC 1212, UFSC 1280, UFSC 1338, UFSC 1237, RNP 2406, MCN 2499, RNP 1683, RNP 2682, RNP 2715, MCN 2631, MCN 2617, RNP 2686, RNP 2642, MCN 2520, MCN 2613, UFSC 1242, MCN 2504, MCN 2626, UFSC 1277, RNP 2647, MCN 2615, MCN 2458, RNP 2455, UFSC 1132, MCN 2620, MCN 2608, MCN 2607, RNP 2516, MCN 2640, MCN 2646, UFSC 1016, RNP 2649, MMPMa 4142, UFSC 1120, MCN 2605, MCN 2502, RNP 2655, MCN 2463, RNP 2624, MCN 2642, MCN 2511, UFSC 1017, MCN 2641, RNP 2753, RNP 2753, RNP 2157, UFSC 1319.

APÉNDICE II, Tablas 1 a 8. Modelos de crecimiento de CBL en función de la edad para cada especie. Para cada modelo se muestran valores de los principales parámetros: el tamaño asintótico cuando la edad tiende a infinito (α), el parámetro de ajuste (β), la tasa de crecimiento (γ), y el parámetro de forma de la ecuación de Richards (Δ). Los valores fueron significativos, excepto aquellos marcados con asterisco ($p > 0,05$).



Tabla 1. *Hydrurga leptonyx*

| Edad | Modelo | α | β | γ | Δ | AIC |
|------|------------------|----------|---------|----------|----------|--------------|
| IS | -Logístico | 419,4 | 1,6 | 0,14 | | 179,5 |
| | -Gompertz | 423,14 | 1,13 | 0,12 | | 179,6 |
| | -Von Bertalanffy | 428,1 | 0,80 | 0,10 | | 179,7 |
| | -Richards | 423,34 | -0,005* | 0,12* | 20,84* | 189,7 |
| GLG | -Logístico | 408,38 | 0,88 | 0,33 | | 73,5 |
| | -Gompertz | 410,68 | 0,67 | 0,28 | | 73,79 |
| | -Von Bertalanffy | 413,52 | 0,51 | 0,24 | | 74,11 |
| | -Richards | 410,77 | -0,02* | 0,28* | 27,18* | 77,17 |

Tabla 2. *Lobodon carcinophaga*

| Edad | Modelo | α | β | γ | Δ | AIC |
|------|------------------|----------|---------|----------|----------|--------------|
| IS | -Logístico | 116,18 | 0,84* | 0,03* | | 32,97 |
| | -Gompertz | 124,07* | 0,68* | 0,02* | | 32,98 |
| | -Von Bertalanffy | 139,76* | 0,55* | 0,01* | | 33,00 |
| | -Richards | 125,77* | -0,11* | 0,002* | 6,26* | 36,23 |
| GLG | -Logístico | 168,87* | 1,39* | 0,03* | | 30,05 |
| | -Gompertz | 212,55* | 1,10* | 0,01* | | 30,06 |
| | -Von Bertalanffy | 224,97* | 0,69* | 0,01* | | 30,06 |
| | -Richards | 102,60* | -0,43* | 0,05* | 0,71* | 34,72 |

Tabla 3. *Leptonychotes weddellii*

| Edad | Modelo | α | β | γ | Δ | AIC |
|------|------------------|----------|---------|----------|----------|---------------|
| IS | -Logístico | 286,93 | 2,36 | 0,18 | | 108,90 |
| | -Gompertz | 287,78 | 1,68 | 0,16 | | 108,39 |
| | -Von Bertalanffy | 288,74 | 1,21 | 0,15 | | 108,18 |
| | -Richards | 294,70 | -0,08* | 0,16* | 21,23* | 111,74 |
| GLG | -Logístico | 284,53 | 0,60 | 0,44 | | 91,79 |
| | -Gompertz | 285,50 | 0,47 | 0,38 | | 91,99 |
| | -Von Bertalanffy | 286,76 | 0,38 | 0,30 | | 92,24 |
| | -Richards | 284,20 | -0,27* | 0,34* | 1,48* | 95,24 |

Tabla 4. *Mirounga leonina*

| Sexo | Edad | Modelo | α | β | γ | Δ | AIC |
|------|------|------------------|----------|---------|----------|----------|---------------|
| ♀ | GLG | -Logístico | 323,03 | 0,64 | 0,37 | | 181,68 |
| | | -Gompertz | 324,91 | 0,47 | 0,30 | | 181,66 |
| | | -Von Bertalanffy | 327,38 | 0,38 | 0,25 | | 181,65 |
| | | -Richards | 325,76 | -0,017* | 0,28* | 2,57* | 185,79 |
| ♂ | | -Logístico | 469,08 | 1,10 | 0,44 | | 132,22 |



| | | | | | |
|------------------|--------|--------|-------|-------|--------|
| -Gompertz | 476,80 | 0,85 | 0,37 | | 150,95 |
| -Von Bertalanffy | 482,90 | 0,65 | 0,30 | | 188,82 |
| -Richards | 504,30 | -0,22* | 0,32* | 4,65* | 202,91 |

(continuación Tabla 4)

Tabla 5. *Arctocephalus gazella* (machos)

| Edad | Modelo | α | β | γ | Δ | AIC |
|------------|------------------|----------|---------|----------|----------|---------------|
| IS | -Logístico | 246,53 | 3,21* | 0,21 | | 185,79 |
| | -Gompertz | 246,67 | 2,56* | 0,20 | | 185,80 |
| | -Von Bertalanffy | 246,83 | 2,04* | 0,19 | | 185,83 |
| | -Richards | 246,72 | -0,08* | 0,20* | 34,02* | 185,88 |
| GLG | -Logístico | 265,35 | 0,63 | 0,26 | | 122,34 |
| | -Gompertz | 268,94 | 0,51 | 0,22 | | 122,40 |
| | -Von Bertalanffy | 273,77 | 0,42 | 0,18 | | 122,49 |
| | -Richards | 274,67 | -0,07* | 0,21* | 23,35* | 123,34 |

Tabla 6. *Arctocephalus australis*

| Sexo | Edad | Modelo | α | β | γ | Δ | AIC |
|------|------------|------------------|----------|---------|----------|----------|---------------|
| ♀ | IS | -Logístico | 247,18 | 1,90 | 0,15 | | 139,94 |
| | | -Gompertz | 249,87 | 0,99 | 0,14 | | 140,28 |
| | | -Von Bertalanffy | 253,62 | 0,86 | 0,10 | | 140,68 |
| | | -Richards | 250,56 | -0,29* | 0,12* | 3,98* | 143,30 |
| ♂ | | -Logístico | 247,18 | 1,90 | 0,15 | | 243,50 |
| | | -Gompertz | 249,87 | 0,99 | 0,14 | | 246,89 |
| | | -Von Bertalanffy | 253,62 | 0,86 | 0,10 | | 250,37 |
| | | -Richards | 250,56 | -0,29* | 0,12* | 3,98* | 250,80 |
| ♀ | GLG | -Logístico | 203,66 | 0,37 | 0,38* | | 73,98 |
| | | -Gompertz | 204,42 | 0,32 | 0,26* | | 74,20 |
| | | -Von Bertalanffy | 205,37 | 0,28 | 0,29* | | 74,42 |
| | | -Richards | 204,46 | -0,01* | 0,33* | 31,95* | 77,54 |
| ♂ | | -Logístico | 244,42 | 0,62 | 0,27 | | 108,07 |
| | | -Gompertz | 247,50 | 0,50 | 0,23 | | 109,10 |
| | | -Von Bertalanffy | 251,90 | 0,41 | 0,18 | | 110,15 |
| | | -Richards | 248,28 | -0,09* | 0,22* | 31,95* | 112,44 |

Tabla 7. *Arctocephalus tropicalis* (machos)

| Edad | Modelo | α | β | γ | Δ | AIC |
|-----------|------------|----------|---------|----------|----------|--------|
| IS | -Logístico | 221,18 | 11,88 | 0,36 | | 154,59 |
| | -Gompertz | 221,26 | 7,16 | 0,33 | | 155,89 |



| | | | | | |
|------------------|--------|-------|------|-------|---------------|
| -Von Bertalanffy | 221,37 | 4,43 | 0,29 | | 157,36 |
| -Richards | 221,27 | -0,16 | 0,32 | 43,48 | 159,01 |

(continuación Tabla 7)

Tabla 8. *Otaria flavescens*

| Sexo | Edad | Modelo | α | β | γ | Δ | AIC |
|------|------|------------------|----------|---------|----------|----------|---------------|
| ♀ | IS | -Logístico | 264,08 | 1,80* | 0,16 | | 328,91 |
| | | -Gompertz | 264,93 | 6,00* | 0,28 | | 328,90 |
| | | -Von Bertalanffy | 265,99 | 3,40* | 0,24 | | 328,99 |
| | | -Richards | 264,80 | -0,12* | 0,28* | 49,25* | 333,65 |
| ♂ | | -Logístico | 351,90 | 7,44* | 0,22 | | 485,10 |
| | | -Gompertz | 355,25 | 3,67* | 0,18 | | 483,40 |
| | | -Von Bertalanffy | 360,10 | 1,89 | 0,14 | | 486,14 |
| | | -Richards | 355,35 | -0,1* | 2,29* | 0,01* | 501,69 |
| ♀ | GLG | -Logístico | 267,95 | 0,86 | 0,43* | | 161,92 |
| | | -Gompertz | 269,05 | 0,63 | 0,37* | | 161,61 |
| | | -Von Bertalanffy | 270,47 | 0,47 | 0,31* | | 161,41 |
| | | -Richards | 268,89 | -0,10* | 0,37* | 6,09* | 169,35 |
| ♂ | | -Logístico | 363,37 | 1,13 | 0,26 | | 257,20 |
| | | -Gompertz | 369,82 | 0,78* | 0,20 | | 258,02 |
| | | -Von Bertalanffy | 379,81 | 0,55 | 0,15 | | 259,13 |
| | | -Richards | 370,40 | -0,05* | 0,20* | 14,46* | 261,17 |

APÉNDICE III, Tablas 1-8. Modelos de crecimiento de MG en función de la edad para cada especie. Para cada modelo se muestran valores de los principales parámetros: el tamaño asintótico cuando la edad tiende a infinito (α), el parámetro de ajuste (β), la tasa de crecimiento (γ), y el parámetro de forma de la ecuación de Richards (Δ). Los valores fueron significativos, excepto aquellos marcados con asterisco ($p > 0,05$).

Tabla 1. *Hydrurga leptonyx*

| Edad | Modelo | α | β | γ | Δ | AIC |
|------|------------------|----------|---------|----------|----------|--------------|
| IS | -Logístico | 117,52 | 1,06 | 0,11 | | 71,31 |
| | -Gompertz | 118,59 | 0,80 | 0,10 | | 71,35 |
| | -Von Bertalanffy | 120,00 | 0,61 | 0,08 | | 71,41 |
| | -Richards | 118,65 | -0,04 | 0,10 | 21,76 | 71,46 |
| GLG | -Logístico | 112,18 | 0,50 | 0,31 | | 36,99 |
| | -Gompertz | 112,47 | 0,41 | 0,28 | | 37,59 |



| | | | | | |
|------------------|--------|--------|-------|--------|-------|
| -Von Bertalanffy | 112,80 | 0,34 | 0,25 | | 38,19 |
| -Richards | 112,48 | -0,01* | 0,28* | 31,96* | 41,02 |

(continuación Tabla 1)

Tabla 2. *Lobodon carcinophaga*

| Edad | Modelo | α | β | γ | Δ | AIC |
|------------|------------------|----------|---------|----------|----------|--------------|
| IS | -Logístico | 116,18 | 0,84* | 0,03* | | 32,97 |
| | -Gompertz | 124,07* | 0,68* | 0,02* | | 32,98 |
| | -Von Bertalanffy | 139,76* | 0,55* | 0,01* | | 33,00 |
| | -Richards | 125,77* | -0,10* | 0,02* | 6,26 | 36,23 |
| GLG | -Logístico | 168,87* | 1,39* | 0,03* | | 30,05 |
| | -Gompertz | 212,55* | 1,10* | 0,01* | | 30,04 |
| | -Von Bertalanffy | 224,97* | 0,69* | 0,01* | | 30,05 |
| | -Richards | 102,60* | -0,43* | 0,05* | 0,71* | 34,72 |

Tabla 3. *Leptonychotes weddellii*

| Edad | Modelo | α | β | γ | Δ | AIC |
|------------|------------------|----------|---------|----------|----------|--------------|
| IS | -Logístico | 85,52 | 1,29 | 0,13 | | 50,42 |
| | -Gompertz | 86,06 | 0,97 | 0,11* | | 50,49 |
| | -Von Bertalanffy | 86,72 | 0,73 | 0,10* | | 50,54 |
| | -Richards | 86,10 | -0,50* | 0,11* | 17,64* | 53,68 |
| GLG | -Logístico | 84,00 | 0,42 | 0,35 | | 34,25 |
| | -Gompertz | 84,37 | 0,37 | 0,30 | | 34,30 |
| | -Von Bertalanffy | 84,84 | 0,32 | 0,26 | | 34,43 |
| | -Richards | 84,41 | -0,04* | 0,30* | 9,49* | 37,55 |

Tabla 4. *Mirounga leonina*

| Sexo | Edad | Modelo | α | β | γ | Δ | AIC |
|------|------------|------------------|----------|---------|----------|----------|--------------|
| ♀ | GLG | -Logístico | 106,74 | 0,53 | 0,28 | | 81,49 |
| | | -Gompertz | 107,61 | 0,43 | 0,24 | | 81,49 |
| | | -Von Bertalanffy | 108,77 | 0,36 | 0,20 | | 81,49 |
| | | -Richards | 108,00 | -0,12* | 0,22* | 3,26* | 87,52 |
| ♂ | | -Logístico | 190,1 | 1,48 | 0,23 | | 84,42 |
| | | -Gompertz | 211,35 | 1,01 | 0,14 | | 85,61 |
| | | -Von Bertalanffy | 250,84 | 0,69 | 0,07 | | 88,93 |
| | | -Richards | 226,76* | -0,23* | 0,11* | 5,28* | 147,27 |



Tabla 5. *Arctocephalus gazella* (machos)

| Edad | Modelo | α | β | γ | Δ | AIC |
|------|------------------|----------|---------|----------|----------|--------------|
| IS | -Logístico | 76,00 | 2,71* | 0,19 | | 55,52 |
| | -Gompertz | 76,06 | 2,15* | 0,18 | | 55,56 |
| | -Von Bertalanffy | 76,12 | 1,71* | 0,17 | | 55,61 |
| | -Richards | 76,06 | -0,07* | 0,18* | 18,18* | 58,62 |
| GLG | -Logístico | 77,61 | 0,61 | 0,33 | | 52,74 |
| | -Gompertz | 77,85 | 0,50 | 0,30 | | 53,06 |
| | -Von Bertalanffy | 78,14 | 0,42 | 0,27 | | 53,42 |
| | -Richards | 77,80 | -0,03* | 0,30* | 28,54* | 56,15 |

Tabla 6. *Arctocephalus australis*

| Sexo | Edad | Modelo | α | β | γ | Δ | AIC |
|------|------|------------------|----------|---------|----------|----------|--------------|
| ♀ | | -Logístico | 61,9 | 0,69 | 0,08 | | 18,16 |
| | | -Gompertz | 62,71 | 0,56 | 0,07 | | 18,32 |
| | | -Von Bertalanffy | 63,78 | 0,45 | 0,06* | | 18,48 |
| | | -Richards | 62,77 | -0,04 | -0,04* | 14,70* | 21,43 |
| ♂ | IS | -Logístico | 75,69 | 1,56 | 0,12 | | 43,95 |
| | | -Gompertz | 77,07 | 1,06 | 0,09 | | 45,73 |
| | | -Von Bertalanffy | 79,09 | 0,73 | 0,07 | | 47,63 |
| | | -Richards | 77,15 | -0,06* | 0,09* | 18,11* | 48,87 |
| ♀ | GLG | -Logístico | 58,50 | 0,31 | 0,34 | | 32,71 |
| | | -Gompertz | 58,62 | 0,28 | 0,22 | | 32,88 |
| | | -Von Bertalanffy | 58,76 | 0,24 | 0,28 | | 33,07 |
| | | -Richards | 58,63 | -0,03* | 0,31* | 10,68* | 36,11 |
| ♂ | GLG | -Logístico | 73,69 | 0,65 | 0,28 | | 62,62 |
| | | -Gompertz | 74,56 | 0,52 | 0,23 | | 63,84 |
| | | -Von Bertalanffy | 75,82 | 0,42 | 0,18 | | 65,08 |
| | | -Richards | 74,75 | -0,03* | 0,23* | 19,52* | 67,00 |

Tabla 7. *Arctocephalus tropicalis* (machos)

| Edad | Modelo | α | β | γ | Δ | AIC |
|------|------------------|----------|---------|----------|----------|-------|
| IS | -Logístico | 65,98 | 16,85* | 0,40 | | 56,11 |
| | -Gompertz | 66,00 | 9,85* | 0,36 | | 57,03 |
| | -Von Bertalanffy | 66,03 | 5,93* | 0,32 | | 58,09 |
| | -Richards | 66,0* | -0,33* | 0,36* | 28,9* | 60,15 |



Tabla 8. *Otaria flavescens*

| Sexo | Edad | Modelo | α | β | γ | Δ | AIC |
|------|------|------------------|----------|---------|----------|----------|--------|
| ♀ | IS | -Logístico | 82,56 | 2,29 | 0,15 | | 74,50 |
| | | -Gompertz | 83,23 | 1,54 | 0,18 | | 74,76 |
| | | -Von Bertalanffy | 84,09 | 1,04 | 0,13 | | 75,10 |
| | | -Richards | 83,26 | -0,07* | 0,15* | 21,69* | 77,83 |
| ♂ | | -Logístico | 116,83 | 4,80 | 0,17 | | 177,68 |
| | | -Gompertz | 119,27 | 2,46 | 0,13 | | 176,41 |
| | | -Von Bertalanffy | 123,24 | 1,29 | 0,10 | | 176,10 |
| | | -Richards | 122,24 | -1,17* | 0,10 | 1,26* | 179,11 |
| ♀ | GLG | -Logístico | 82,64 | 0,55 | 0,28 | | 48,49 |
| | | -Gompertz | 82,91 | 0,44 | 0,25 | | 48,36 |
| | | -Von Bertalanffy | 83,22 | 0,36 | 0,22 | | 48,27 |
| | | -Richards | 83,08 | -0,23* | 0,23* | 1,75* | 51,48 |
| ♂ | | -Logístico | 116,22 | 1,30 | 0,27 | | 152,19 |
| | | -Gompertz | 118,21 | 0,86 | 0,21 | | 153,21 |
| | | -Von Bertalanffy | 121,42 | 0,59 | 0,15 | | 154,72 |
| | | -Richards | 118,43 | -0,07* | 0,21* | 11,29* | 156,40 |

APÉNDICE IV.

Tablas 1-8 del crecimiento de las variables morfométricas (ZW, RH, POC, BW). Para el modelo con menor valor de Akaike se muestran los principales parámetros (α , β , γ) y la edad a la que se alcanza el tamaño asintótico. Al pie de la tabla se encuentran detallados los valores de Akaike para cada modelo analizado.

Tabla 1. *Hydrurga leptonyx*

| Var. | Edad | Modelo | α | β | γ | Edad _{asintótica} |
|------|------|-------------|----------|---------|----------|----------------------------|
| ZW | IS | Logístico | 255,19 | 1,30 | 0,08 | IS>28 |
| | GLG | Logístico | 215,42 | 0,63 | 0,32 | 9-10 GLG |
| RH | IS | Logístico | 92,92 | 1,24 | 0,08* | IS>20 |
| | GLG | Logístico | 79,30 | 0,45* | 0,28* | 9-10 GLG |
| POC | IS | Logístico | 48,83* | 0,31* | 0,04* | IS=9 |
| | GLG | Logístico | 44,30* | 0,18* | 0,53* | 6 GLG |
| BW | IS | Bertalanffy | 140,81 | 0,38* | 0,12* | IS=14 |
| | GLG | Logístico | 139,19 | 0,22 | 0,54* | 6 GLG |

ZW(IS): Log=159,68, Gom=159,67, Ber=159,65, Ric=162,77; ZW(GLG): Log=58,45, Gom=58,73, Ber=59,01, Ric=62,15; RH (IS): Log=118,56, Gom=118,59, Ber=118,63, Ric=121,70; RH(GLG): Log=54,27, Gom=54,4, Ber=54,53, Ric=57,82; POC (IS): Log=56,98, Gom=56,99, Ber=56,99, Ric=60,08; POC (GLG): Log=35,39, Gom=35,38, Ber=35,38, Ric=35,80; BW (IS): Log=106,41, Gom=106,38, Ber=106,35, Ric=109,48; BW(GLG): Log=43,70, Gom=43,71, Ber=43,72, Ric=47,13.



Tabla 2. *Lobodon carcinophaga*

| Var. | Edad | Modelo | α | β | γ | Edad _{asintótica} |
|------|------|-----------|----------|---------|----------|----------------------------|
| ZW | IS | Logístico | 205,49* | 0,93* | 0,04* | - |
| | GLG | Gompertz | 172,0* | 2,15* | 0,01* | - |
| RH | IS | Logístico | 75,48* | 0,88* | 0,06* | - |
| | GLG | Logístico | 69,20* | 0,78* | 0,02* | - |
| POC | IS | Logístico | 52,40* | 0,78 | 0,01 | - |
| | GLG | Logístico | 52,67* | 0,29* | 0,04* | - |
| BW | IS | Logístico | 135,3* | 0,19* | 0,03* | - |
| | GLG | Logístico | 129,5* | 0,13 * | 0,004* | - |

ZW(IS): Log=76,08, Gom=76,09, Ber=76,09, Ric=79,34; ZW(GLG): Log=47,91, Gom=47,43, Ber=48,21, Ric=52,06; BW (IS): Log=60,45, Gom=60,46, Ber=60,46, Ric=63,69; BW (GLG): Log=43,2, Gom=43,21, Ber=43,8, Ric=47,68; POC (IS): Log=29,49, Gom=29,66, Ber=29,9, Ric=33,55; POC (GLG): Log=20,93, Gom=20,94, Ber=20,94, Ric=24,77.

Tabla 3. *Leptonychotes weddellii*

| Var. | Edad | Modelo | α | β | γ | Edad _{asintótica} |
|------|------|-------------|----------|---------|----------|----------------------------|
| ZW | IS | Logístico | 190,38 | 1,41 | 0,11 | IS>30 |
| | GLG | Logístico | 180,94 | 0,52 | 0,34 | 9 GLG |
| RH | IS | Logístico | 90,89* | 1,76* | 0,05* | IS>30 |
| | GLG | Logístico | 64,85 | 0,53 | 0,25* | >10 GLG |
| POC | IS | Logístico | 51,39* | 0,88* | 0,01* | - |
| | GLG | Logístico | 35,00* | 0,26* | 0,01* | - |
| BW | IS | Bertalanffy | 130,16 | 0,68 | 0,13* | IS=24 |
| | GLG | Logístico | 129,38 | 0,22 | 0,31* | 6 GLG |

ZW (IS): Log=82,98, Gom=83,11, Ber=83,23, Ric=86,31; ZW(GLG): Log=71,22, Gom=71,47, Ber=71,79, Ric= 74,74; RH (IS): Log=65,15, Gom=65,22, Ber=65,55, Ric=68,49; RH (GLG): Log=66,49, Gom=66,67, Ber=66,86, Ric=69,93; POC(IS): Log=44,91, Gom=44,92, Ber=44,92, Ric=48,11; POC(GLG): Log=32,69, Gom=32,71, Ber=32,74, Ric=36,12; BW(IS): Log=63,55, Gom=63,52, Ber=63,49, Ric=66,71; BW(GLG): Log=54,71, Gom=54,77, Ber=54,84, Ric=58,02.

Tabla 4. *Mirounga leonina* (solo con GLG).

| Sexo | Var. | Modelo | α | β | γ | Edad _{asintótica} |
|------|------|-------------|----------|---------|----------|----------------------------|
| ♂ | ZW | Bertalanffy | 375,5 | 0,57 | 0,08* | >10 GLG |
| | RH | Gompertz | 176,16 | 2,10 | 0,21 | >10 GLG |
| | POC | Logístico | 131,28 | 2,80 | 0,17* | - |
| | BW | Gompertz | 225,43 | 0,34 | 0,11 | 7 GLG |
| ♀ | ZW | Bertalanffy | 222,95 | 0,33 | 0,26* | 8-9 GLG |
| | RH | Logístico | 89,92 | 0,68 | 0,36 | 7 GLG |
| | POC | Logístico | 47,26 | 0,33 | 0,48* | 5 GLG |
| | BW | Logístico | 171,18 | 0,24 | 0,5* | 4 GLG |

(♂) ZW: Log=98,16, Gom=97,73, Ber=97,18, Ric=102,74; RH: Log=81,35, Gom=75,79, Ber=100,39, Ric=115,31; POC: Log=64,75, Gom=77,21, Ber=110,97, Ric=103,98; BW: Log=81,34, Gom=81,29, Ber=82,44, Ric=90. (♀)ZW: Log=153,33, Gom=153,32, Ber=153,31, Ric=157,6; RH: Log=81,18, Gom=81,2, Ber=81,2, Ric=84,7; POC: Log=50,41, Gom=50,41, Ber=50,24, Ric=59,87; BW: Log=117,96, Gom=118, Ber=118,84, Ric=121,98.



Tabla 5. *Arctocephalus gazella* (machos)

| Sexo | Var. | Edad | Modelo | α | β | γ | Edad _{asintótica} |
|------|------|-----------|-------------|----------|---------|----------|----------------------------|
| ♂ | ZW | IS | Logístico | 147,31 | 3,01 | 0,19 | IS=26 |
| | | GLG | Logístico | 150,99 | 0,82 | 0,37 | 10 GLG |
| | RH | IS | Bertalanffy | 59,29 | 1,55* | 0,14 | IS=26 |
| | | GLG | Logístico | 61,6 | 0,88 | 0,28 | 10 GLG |
| | POC | IS | Logístico | 56,88* | 0,51* | -0,01* | - |
| | | GLG | Logístico | 34,90 | 0,0007* | -0,43* | - |
| BW | IS | Logístico | 102,54 | 0,17* | 0,13* | IS=19 | |
| | GLG | Logístico | 104,16 | 0,12 | 0,23* | 7 GLG | |

ZW (GLG): Log=127,08, Gom=127,28, Ber=128,74, Ric=130,9; ZW(IS): Log=147,93, Gom=148,06, Ber=148,2, Ric=151,13; RH (GLG): Log=61,36, Gom=61,59, Ber=61,89, Ric=61,68; RH(IS): Log=73,73, Gom=73,34, Ber=73,33, Ric=76,4; POC(GLG): Log=56,4, Gom=56,41, Ber=56,41, Ric=59,4; POC(IS): Log=55,05, Gom=55,06, Ber=55,04, Ric=58,11; BW(GLG): Log=81,33, Gom=81,34, Ber=81,34, Ric=84,4; BW(IS): Log=93,32, Gom=93,33, Ber=93,33, Ric=96,38 .

Tabla 6. *Arctocephalus australis*

| Sexo | Var. | Edad | Modelo | α | β | γ | Edad _{asintótica} |
|------|------|-----------|-----------|----------|---------|----------|----------------------------|
| ♂ | ZW | IS | Logístico | 149,21 | 2,40 | 0,11 | IS>30 |
| | | GLG | Logístico | 148,95 | 0,89 | 0,27 | >12 GLG |
| | RH | IS | Logístico | 56,00 | 3,13 | 0,14 | IS>30 |
| | | GLG | Logístico | | | | 10 GLG |
| | POC | IS | Logístico | 37,00 | 0,05 | -0,01* | - |
| | | GLG | Logístico | | | | - |
| BW | IS | Logístico | 92,11 | 0,18 | 0,13 | IS=17 | |
| | GLG | Logístico | | | | 4 GLG | |
| ♀ | ZW | IS | Logístico | 120,31 | 1,34 | 0,13 | IS>30 |
| | | GLG | Logístico | 119,02 | 0,48 | 0,33 | 8 GLG |
| | RH | IS | Logístico | 37,87 | 0,96 | 0,10* | IS=30 |
| | | GLG | Logístico | | | | 6 GLG |
| | POC | IS | Logístico | 37,00 | 0,07 | -0,01* | - |
| | | GLG | Logístico | | | | - |
| BW | IS | Logístico | 88,43 | 18,27* | 0,68* | IS=13 | |
| | GLG | Logístico | | | | 1 GLG | |

(♂)ZW(IS): Log=192,5, Gom=196,13, Ber=199,8, Ric=199,31; ZW(GLG): Log=72,72, Gom=73,05, Ber=73,42, Ric=76,26; RH(IS): Log=51,10, Gom=52,44, Ber=53,88, Ric=55,57; RH(GLG): Log=46,52, Gom=48,12, Ber=49,79, Ric=51,32; POC (IS): Log=, Gom=, Ber=, Ric=; POC (IS): Log=44,77, Gom=44,84, Ber=44,97, Ric=47,32; POC (GLG): Log=44,33, Gom=45,20, Ber=44,67, Ric=46,70; BW(IS): Log=73,14, Gom=73,14, Ber=73,15, Ric=75; BW(GLG): Log=75,50, Gom=75,53, Ber=75,56, Ric= 78,63. (♀)ZW(IS): Log=89,93, Gom=90,44, Ber=90,96, Ric=93,57; ZW(GLG): Log=72,72, Gom=73,05, Ber=73,42, Ric=76,29; RH(IS): Log=45, Gom=45,08, Ber=45,17, Ric=48,19; RH(GLG): Log=30,66, Gom=30,75, Ber=30,85, Ric=33,86; POC (IS): Log=40,89, Gom=40,91, Ber=41,17, Ric=44,65; POC (GLG): Log=35,19, Gom=35,20, Ber=35,20, Ric=38,73; BW(IS): Log=46,45, Gom=46,45, Ber=46,46, Ric=48; BW (GLG): Log=42,79, Gom=42,80, Ber=42,80, Ric=46,01.

Tabla 7. *Arctocephalus tropicalis* (machos). Edad estimada solo por fusión de suturas (IS).

| Var. | Modelo | α | β | γ | Edad _{asintótica} |
|------|-----------|----------|---------|----------|----------------------------|
| ZW | Logístico | 138,11 | 7,49 | 0,28 | IS=22 |
| RH | Logístico | 48,98 | 16,56* | 0,38 | IS=17 |
| POC | Logístico | 41,40* | 0,07* | -0,01* | - |



BW Logístico 97,76 0,10* 1,14* IS=12

ZW(IS): Log=106,8, Gom=107,37, Ber=108,31, Ric=110,47; RH(IS): Log=52,24, Gom=53,09, Ber=53,51, Ric=56,18; POC(IS): Log=104,41, Gom=104,47, Ber=104,68, Ric=107,81; BW(IS): Log=69,5, Gom=69,51, Ber=69,53, Ric=74,88.

Tabla 8. *Otaria flavescens*

| Sexo | Var. | Edad | Modelo | α | β | γ | Edad _{asintótica} | |
|------|------|------|-------------|-------------|---------|----------|----------------------------|---------|
| ♂ | ZW | IS | Gompertz | 242,21 | 2,83 | 0,12 | IS=31 | |
| | | GLG | Logístico | 162,23 | 0,72 | 0,25 | >14 GLG | |
| | RH | IS | Bertalanffy | 95,53 | 1,20 | 0,08 | IS=30 | |
| | | GLG | Logístico | 86,29 | 1,29 | 0,29 | >10 GLG | |
| | POC | IS | Logístico | 44,00* | 0,03* | 0,002* | - | |
| | | GLG | Logístico | 44,00* | 0,04* | 0,003* | - | |
| | BW | IS | Bertalanffy | 121,00 | 0,59 | 3,5E-06 | - | |
| | | GLG | Logístico | 105,31 | 0,08* | 1,35* | 2 GLG | |
| | ♀ | ZW | IS | Logístico | 164,70 | 2,83 | 0,17 | IS=28 |
| | | | GLG | Logístico | 162,23 | 0,72 | 0,20 | >10 GLG |
| | | RH | IS | Logístico | 73,96 | 1,75 | 0,09 | IS>28 |
| | | | GLG | Bertalanffy | 66,46 | 0,37 | 0,19 | 8 GLG |
| POC | | IS | Logístico | 44,20 | 0,04 | -0,11 | - | |
| | | GLG | Logístico | 44,20* | 0,04* | -0,02 | - | |
| BW | | IS | Logístico | 121,00 | 0,59 | 3,6E-03 | - | |
| | | GLG | Logístico | 102,79 | 0,07* | 3,03* | 1 GLG | |

(♂)ZW (IS): Log=331,1, Gom=330,51, Ber=331,33, Ric=333,55; ZW(GLG): Log=238,04, Gom=239,13, Ber=240,78, Ric=243,5; RH(IS): Log=158,2, Gom=157,04, Ber=156,53, Ric=159,5; RH(GLG): Log=143,53, Gom=144,38, Ber=145,57, Ric=147,48; POC (IS): Log=133,77, Gom=134, Ber=133,9, Ric=138,7; POC (GLG): Log=115,34, Gom=115,4, Ber=115,4, Ric=118,5; BW(IS): Log=238,36, Gom=138,4, Ber=138,4, Ric=140,6; BW (GLG): Log=157,09, Gom=157,2, Ber=157,2, Ric=160,17.

(♀)ZW(IS): Log=166,4, Gom=166,52, Ber=166,82, Ric=169,59; ZW(GLG): Log=93,25, Gom=93,86, Ber=94,51, Ric=98,2; RH(IS): Log=121,33, Gom=121,44, Ber=121,57, Ric=124,51; RH(GLG): Log=69,15, Gom=69,11, Ber=69,09, Ric=72,28; POC (IS): Log=80,38, Gom=80,4, Ber=80,41, Ric=86,3; POC (GLG): Log=57,36, Gom=57,4, Ber=57,4, Ric=60,2; BW(IS): Log=216,88, Gom=216,9, Ber=216,9, Ric=219,7; BW (GLG): Log= 107,83, Gom=107,84, Ber=107,84, Ric=111,01.

Fig. 1-8. Curvas de crecimiento con menor valor de Akaike para medidas craneanas.

Símbolos: \blacktriangle , ZW; \blacklozenge , BW; \blacklozenge , MG; \bullet , RH; \blacktriangledown , POC.



Fig. 1. *Hydrurga leptonyx*

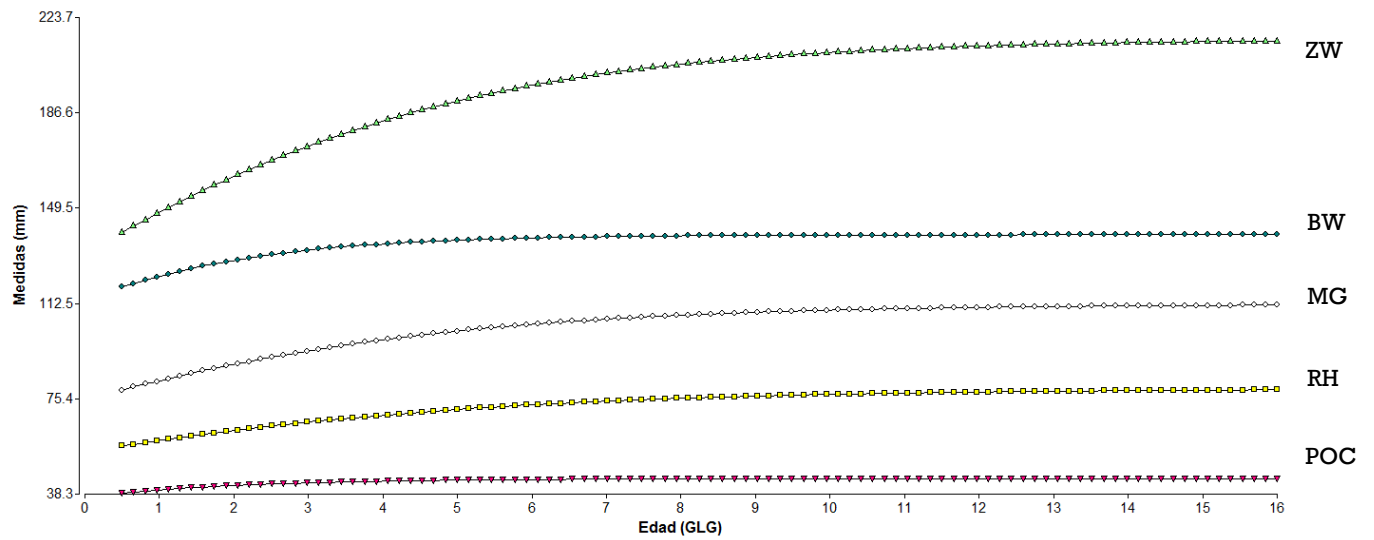


Fig. 2. *Lobodon carcinophaga*

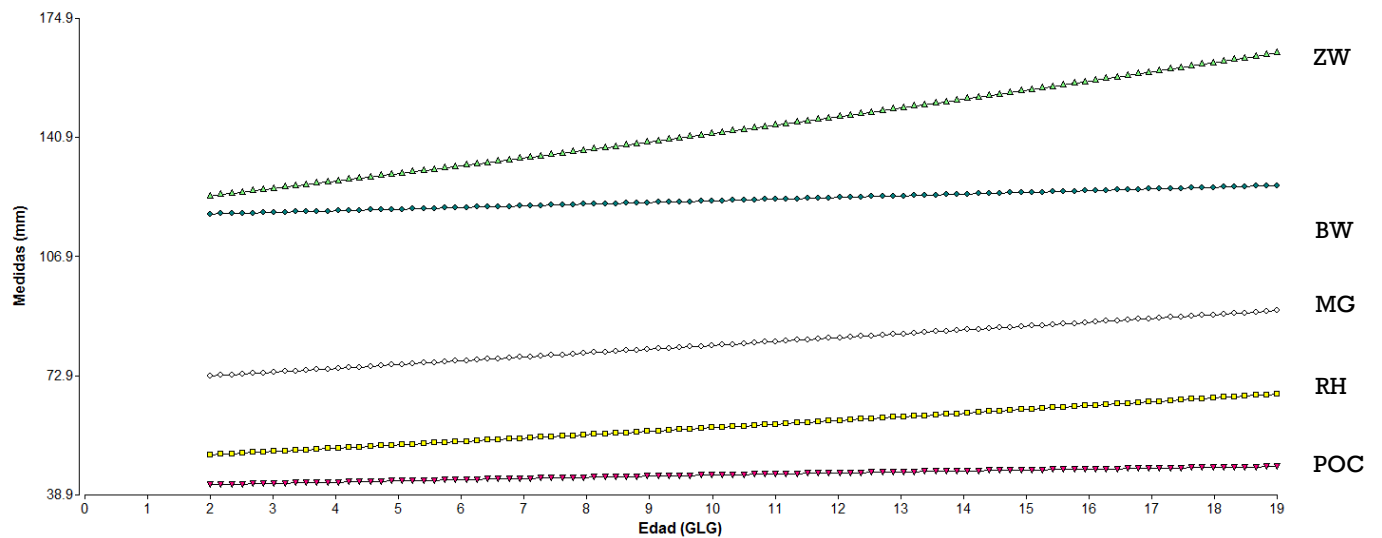




Fig. 3. *Leptonychotes weddellii*

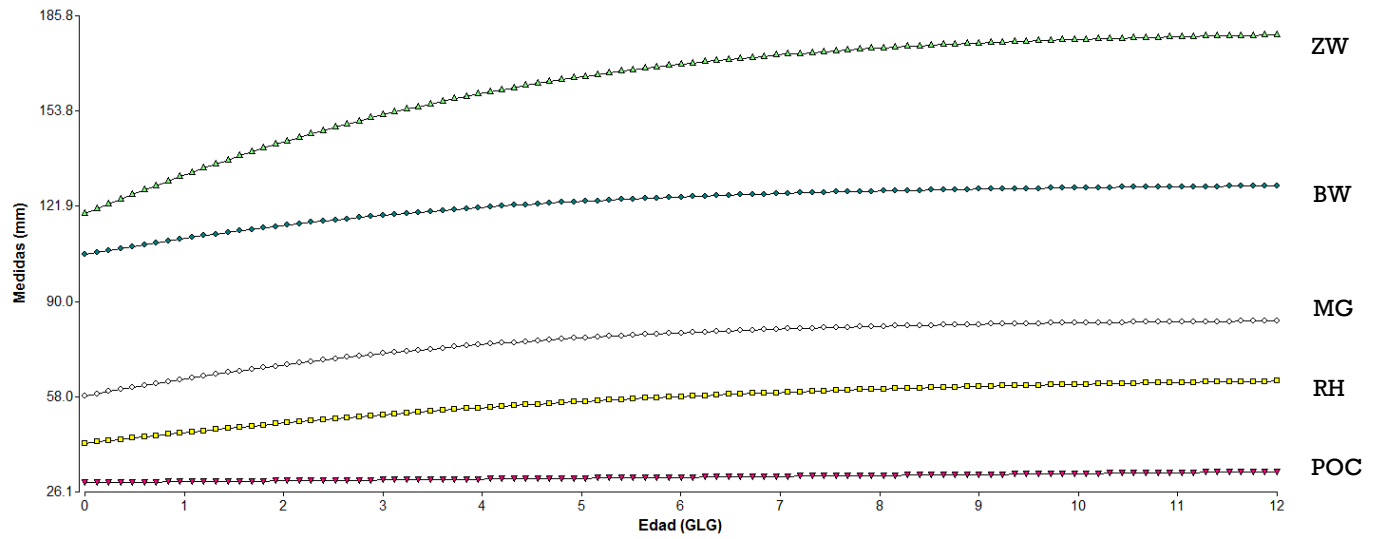


Fig. 4. *Mirounga leonina* (hembras)

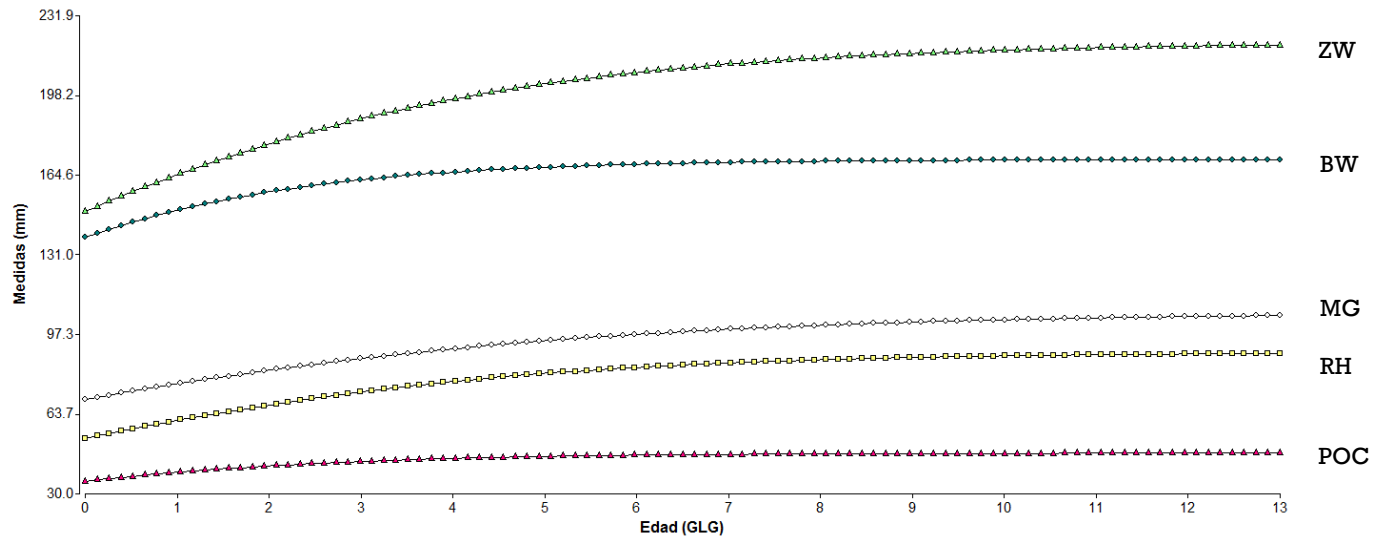




Fig. 5. *Arctocephalus gazella* (machos)

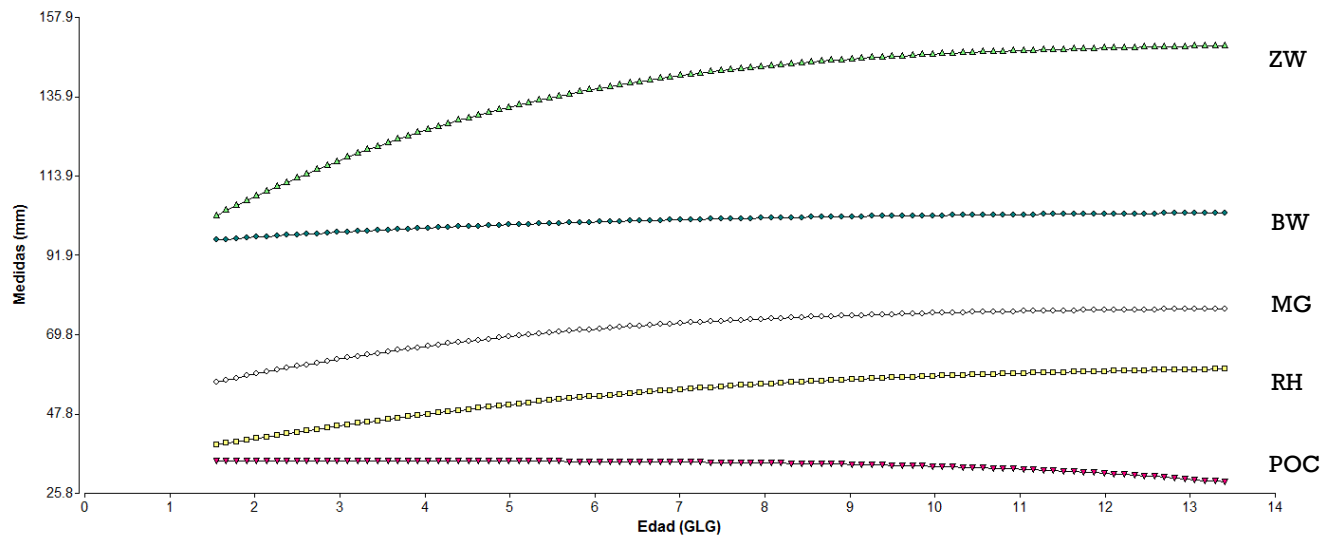


Fig. 6. *Arctocephalus australis* (machos)

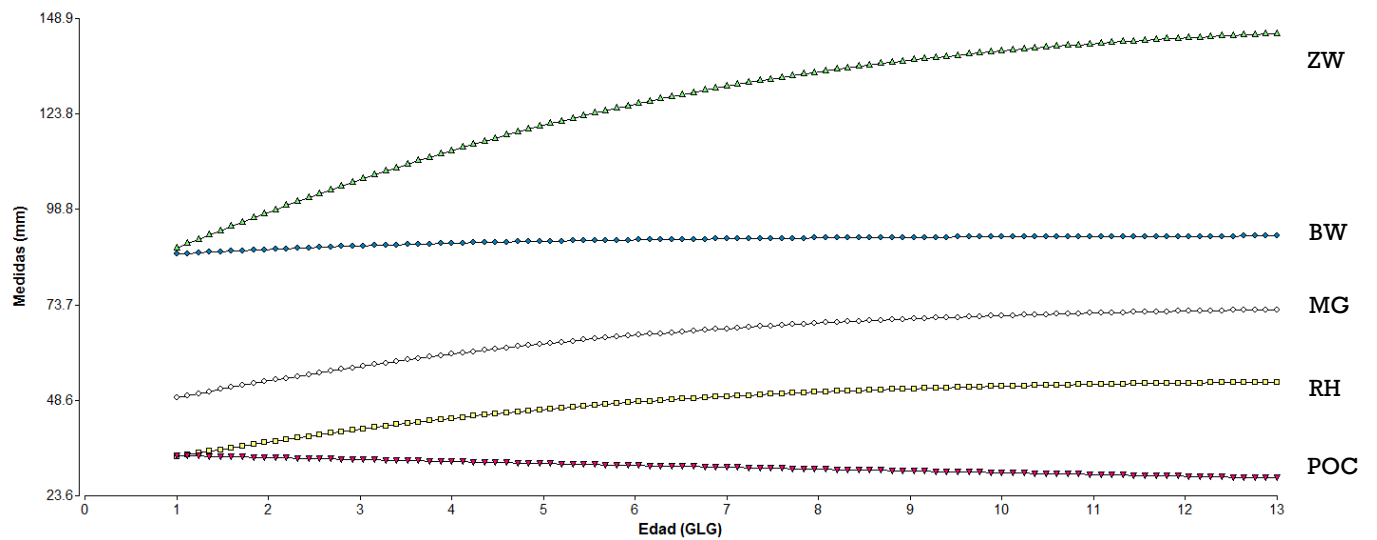




Fig. 7. *Arctocephalus tropicalis* (machos)

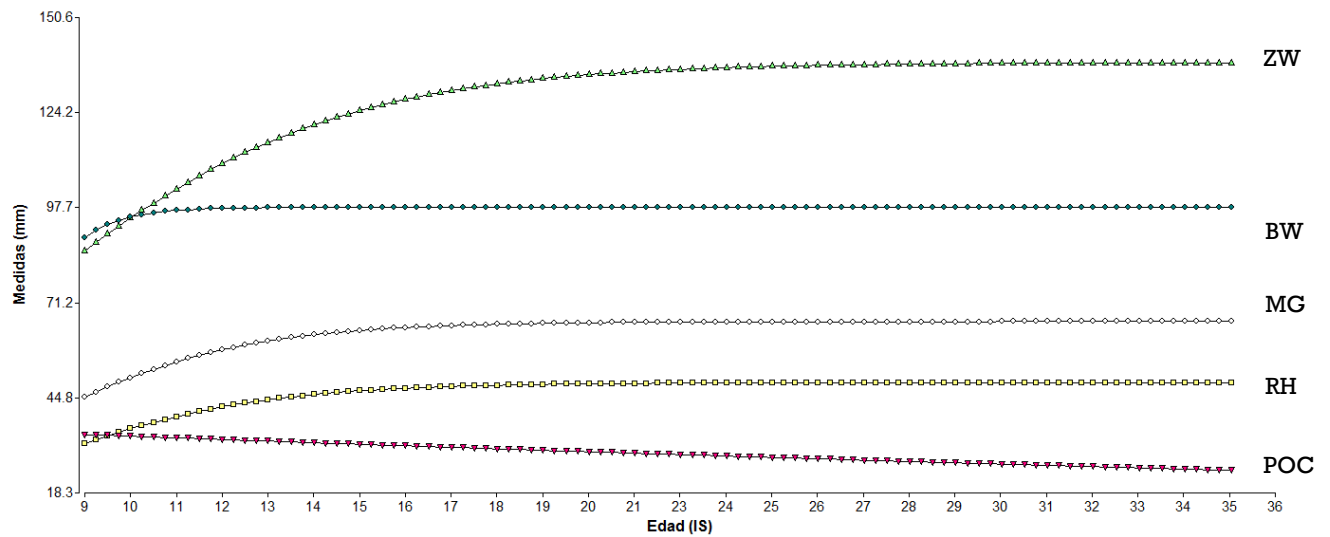
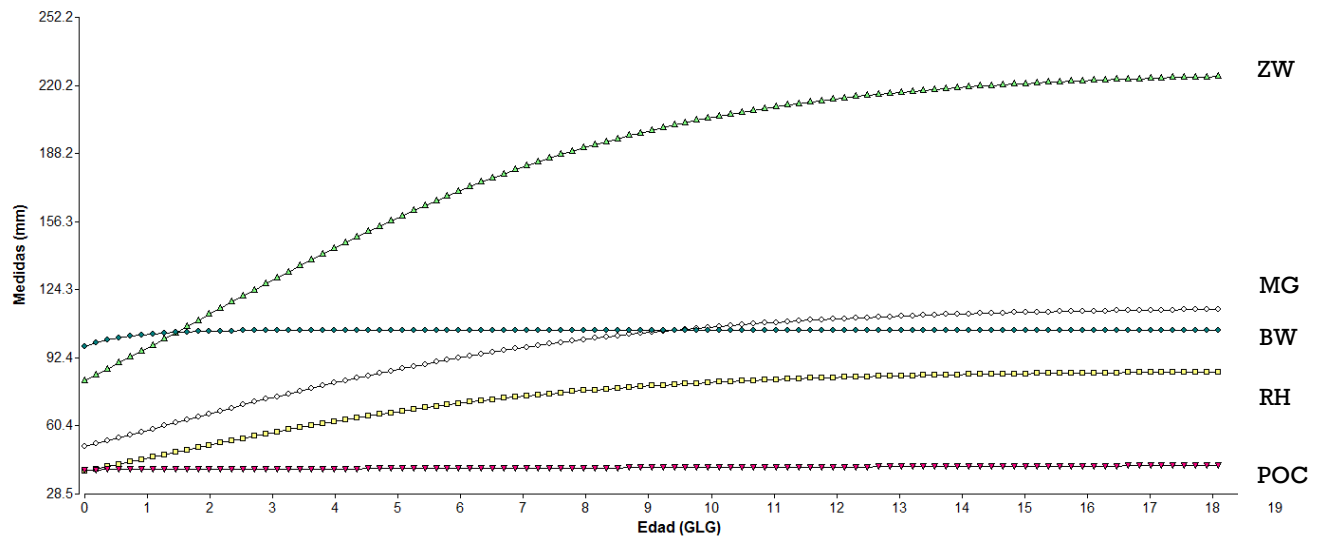


Fig. 8. *Otaria flavescens* (machos)





APÉNDICE V. Tabla 1. Comparación de modelos de crecimiento sigmoidal vs. lineal para las variables morfométricas en *Lobodon carcinophaga*. Valores en negrita indican el modelo óptimo (menor valor de Akaike, AIC).

| Variables | Modelo | AIC | Variables | Modelo | AIC | Variables | Modelo | AIC |
|------------------|-----------|--------------|-----------------|-----------|--------------|------------------|-----------|--------------|
| CBL (IS) | Logístico | 68,17 | ZW (IS) | Logístico | 76,08 | POC (IS) | Logístico | 29,49 |
| | Lineal | 129,97 | | Lineal | 124,96 | | Lineal | 78,53 |
| CBL (GLG) | Logístico | 50,96 | ZW (GLG) | Logístico | 47,91 | POC (GLG) | Logístico | 20,93 |
| | Lineal | 57,71 | | Lineal | 52,87 | | Lineal | 21,05 |
| MG (IS) | Logístico | 32,97 | RH (IS) | Logístico | 58,60 | BW (IS) | Logístico | 60,45 |
| | Lineal | 81,98 | | Lineal | 107,69 | | Lineal | 109,22 |
| MG (GLG) | Logístico | 30,05 | RH (GLG) | Logístico | 41,55 | BW (GLG) | Logístico | 43,20 |
| | Lineal | 39,30 | | Lineal | 46,68 | | Lineal | 45,36 |

Morfometría Clásica: análisis multivariados

Capítulo 5.

Resumen:

En este capítulo se analizaron las ontogenias craneanas de nueve especies de pinnípedos. Se utilizaron 15 medidas craneanas en 652 especímenes, las cuales fueron analizadas por métodos estadísticos multivariados para investigar patrones comunes o divergentes de crecimiento postnatal en una escala macroevolutiva. En primer lugar, se realizaron análisis de componentes principales (PCA), los cuales mostraron que, a medida que el cráneo crece, se ensanchan los procesos mastoideos y el rostro (como consecuencia de la erupción de los caninos definitivos) y se alarga el paladar. En las especies altamente dimórficas (*e.g.* otáridos y *M. leonina*) el PCA indicó que los machos adultos presentaron un mayor tamaño craneano que las hembras, así como también un mayor ancho de caninos. En segundo lugar, para cada especie se realizaron análisis alométricos multivariados. Las tendencias de desarrollo fueron mapeadas en la filogenia del grupo y sugieren que el pinnípedo ancestral se habría caracterizado por la alometría negativa de caracteres neurocraneanos (órbitas, bóveda craneana, placa occipital), y la alometría positiva o isometría del rostro. Para determinar la existencia de una relación entre la filogenia y el crecimiento craneano se evaluó la señal filogenética de los caracteres analizados, aunque (con excepción del ancho mastoideo) el clado Pinnipedia no mostró una señal filogenética fuerte en la ontogenia craneana.



Introducción

El análisis morfológico juega un papel importante en muchos estudios de biología, sobre todo en aquellos que tratan de entender el proceso de adaptación (Johnson 1987; Zelditch *et al.* 2004). Multitud de procesos biológicos (*e.g.*, enfermedades o lesiones, el desarrollo ontogénico, la adaptación a factores geográficos locales, etc.) producen diferencias entre los individuos, que pueden indicar los distintos papeles funcionales de las mismas estructuras, o las diferentes respuestas a determinadas presiones selectivas, así como diferencias en los procesos de crecimiento y desarrollo (Zelditch *et al.* 2004; Pierce *et al.* 2008). La morfometría comprende el estudio cuantitativo de la variación morfológica y su covariación con otras variables (Bookstein 1991). Tradicionalmente, en un estudio de morfometría clásica, la morfología (incluyendo los componentes de forma y tamaño) es capturada a partir de un conjunto de variables cuantitativas tales como longitudes, anchos, alturas y ángulos, sobre las cuales se aplican análisis estadísticos multivariados destinados a resumir el cambio que se produce en el espacio multidimensional y transformarlo en unos pocos parámetros que explican la variación (Bookstein 1991). La variación en tamaño de los organismos usualmente está asociada a la variación en la forma y la mayoría de los caracteres métricos están altamente correlacionados entre ellos (Klingenberg 1996). Estas asociaciones son el objeto de la alometría (Huxley 1932; Cock 1966; Gould 1966, 1975). El análisis de la variación en la forma, y la evaluación de factores causales subyacentes a la disparidad morfológica, nos permiten explorar los patrones macroevolutivos (Foote 1997). Sin embargo, muchos de los trabajos en alometría han considerado solo las morfologías adultas (*e.g.*, Huxley 1932; Reeve & Huxley 1945; Jolicoeur 1963), dejando de lado la variación ocurrida durante la ontogenia. Es más, los métodos para cuantificar las trayectorias ontogenéticas han sido propuestos recientemente (Gerber *et al.* 2008). La trayectoria ontogenética de un organismo, o de una población, describe los cambios promedio en la forma y el tamaño dentro de un espacio multivariado. La comparación de las trayectorias ontogenéticas de distintos taxones resulta de gran interés ya que se espera que la selección natural haya operado sobre las transiciones morfológicas ocurridas



durante la ontogenia, promoviendo los cambios evolutivos en las trayectorias ontogenéticas que, a su vez, conllevan a diferencias en los fenotipos adultos (Gould 1977; Frankino *et al.* 2005). Algunos estudios (*e.g.*, Larson 2005; Piras *et al.* 2010; Campione & Evans 2011; Laurin & Germain 2011) encontraron que los datos ontogenéticos reflejan las relaciones filogenéticas. Por esta razón, los caracteres morfológicos correspondientes a series ontogenéticas podrían contener un gran potencial para mejorar nuestro conocimiento filogenético de los organismos (Watanabe & Slice 2014). Sin embargo, varios autores argumentan que los cambios heterocrónicos pueden modificar las trayectorias ontogenéticas (*e.g.*, Wiens *et al.* 2005) produciendo agrupaciones entre taxones no relacionados.

El presente capítulo analiza las ontogenias craneanas de nueve especies de pinnípedos correspondientes a las familias Otariidae (4 especies) y Phocidae (5 especies). En este caso, hemos aplicado varios métodos para investigar patrones comunes o divergentes de crecimiento postnatal en una escala macroevolutiva. Investigamos diferentes aspectos relacionados a la covariación de las estructuras morfológicas, aplicando análisis de componentes principales (PCA) (*e.g.*, Jolliffe 2002), análisis de alometría multivariada (*e.g.*, Giannini *et al.* 2004), optimización de caracteres ontogenéticos en la filogenia del grupo (*e.g.*, Goloboff *et al.* 2008; Giannini 2014) y test de señal filogenética (*e.g.*, Laurin 2004; Prevosti *et al.* 2010). Varios autores han utilizado métodos filogenéticos para estudiar la evolución al mapear caracteres morfológicos, ecológicos o etológicos en filogenias estimadas a partir de un set de datos independiente (*e.g.*, Coddington 1988; Donoghue 1989; Baum & Larson 1991; Brooks & McLennan 1991; Winterbottom & McLennan 1993; Losos & Miles 1994). Si bien estos autores se han enfocado básicamente en caracteres discretos, el enfoque es también viable para datos continuos (*e.g.*, Klingenberg & Ekau 1996; Giannini 2014; Segura 2014), razón por la cual aquí la aplicamos en el contexto de la morfometría multivariada. El uso coordinado de este abanico de herramientas estadísticas hace posible una comprensión más integral de los patrones de crecimiento craneano en el grupo, que aplicamos en un contexto filogenético. Se espera una menor divergencia fenotípica entre taxones filogenéticamente cercanos, en comparación con



aquellos lejanamente emparentados (e.g. Blomberg *et al.* 2003; Revell *et al.* 2008). Por lo tanto, se predice que aquellos taxones más emparentados exhibirán cambios ontogenéticos similares. Sin embargo, en caso de existir una baja señal filogenética (*sensu* Blomberg *et al.* 2003; *i.e.* la tendencia de organismos filogenéticamente relacionados de parecerse entre sí) entre la variación morfológica del cráneo y la estructura filogenética, otras agrupaciones podrían ser posibles. Las trayectorias de grupos taxonómicos filogenéticamente emparentados pueden indicar patrones diferentes de desarrollo, siendo las diferencias comúnmente interpretadas como indicativas de procesos heterocrónicos (e.g., Alberch *et al.* 1979; McKinney & McNamara 1991). Por esta razón, el presente capítulo permitirá comprender las relaciones entre desarrollo craneano y filogenia en Pinnipedia.

- **Hipótesis 1:** *El cráneo de los pinnípedos, al igual que el de otros mamíferos, presenta un desarrollo diferente de los componentes del neurocráneo (crecimiento temprano) y esplanocráneo (crecimiento tardío).* **Predicción:** *Las variables craneanas asociadas al neurocráneo presentarán alometrías negativas, mientras que las variables asociadas al esplanocráneo mostrarán alometrías positivas.*
- **Hipótesis 2:** *La ontogenia craneana está influenciada por la filogenia.* **Predicción:** *a) Las especies de pinnípedos más emparentadas presentarán cambios comunes durante la ontogenia craneana; b) la ontogenia craneana de los pinnípedos exhibirá una fuerte señal filogenética.*
- **Hipótesis 3:** *La vida en el medio acuático impone presiones o restricciones semejantes en la evolución de la forma craneana de los pinnípedos.* **Predicción:** *Los patrones ontogenéticos y las tendencias alométricas serán similares en otáridos y fócidos.*

Materiales y Métodos

1. Muestra

Se analizaron las series ontogenéticas conformadas a partir de 652 cráneos de pinnípedos. A saber: *Otaria flavescens* ($n=120\text{♂}$, 66♀), *Arctocephalus australis* ($n=119\text{♂}$, 51♀),



A. gazella ($n=71\text{♂}$, 10♀), *A. tropicalis* ($n=50\text{♂}$, 10♀), *Mirounga leonina* ($n=32\text{♂}$, 41♀), *Ommatophoca rossii* ($n=3$), *Leptonychotes weddellii* ($n=21$), *Lobodon carcinophaga* ($n=18$) y *Hydrurga leptonyx* ($n=40$) (**Apéndice I**). En la colecta de datos se utilizaron solo ejemplares completos (*i.e.*, sin estructuras rotas o ausentes). Para el análisis morfométrico se utilizaron 15 variables craneanas (ver capítulo 2: “*Materiales y Métodos*”, Fig. 2), si bien en el análisis de alometría multivariada se eliminó la variable POC por ser enantiométrica (ver capítulos 4 y 6). En los análisis multivariados, el tamaño de la muestra analizada está influenciado por el número de datos faltantes. Por esta razón, las variables mandibulares no fueron consideradas en este estudio debido a que un gran número de ejemplares examinados carecía de mandíbulas.

2. Análisis de Componentes Principales

El análisis de componentes principales (PCA) es una técnica estadística que permite resumir la mayor variación de un set de datos multivariados en un menor número de dimensiones (*e.g.*, Pimentel 1979; Jackson 1990; Jobson 1992). Se realizó un PCA para describir la dispersión espacial de las trayectorias ontogenéticas generadas por el primer y segundo componente en forma gráfica (*i.e.*, PC1 and PC2). El estudio de los morfoespacios en la disparidad morfológica fue recientemente aplicado a la ontogenia de mamíferos (*e.g.* Wilson and Sánchez-Villagra 2010; Wilson 2013). El PC1 es la combinación lineal de variables que contiene la mayor variación. Geométricamente, corresponde a la dirección del eje de mayor variación de los datos (Klingenberg 1996). Si bien es de esperar una alta asociación entre el PC1 y el tamaño, la posición de las trayectorias ontogenéticas en el morfoespacio generado refleja las relaciones alométricas entre las trayectorias de las especies (o sexos, en el caso del PCA de especies). Se realizó un PCA para todo el conjunto de pinnípedos (*i.e.*, 9 especies en esta Tesis), un PCA para cada familia en forma separada (*i.e.*, Otariidae y Phocidae), y un PCA para cada especie. En los PCA para cada familia y especies se incorporó información del sexo de los ejemplares para evaluar la existencia de patrones divergentes vinculados al dimorfismo sexual. Para cada análisis se obtuvieron los eigenvalores y eigenvectores. Estos últimos fueron utilizados para determinar la



contribución de las variables craneanas en el crecimiento craneano, así como para determinar qué variables contribuyen en mayor medida a discriminar las especies y sexos. En todos los PCA se compararon las trayectorias ontogenéticas de las especies de acuerdo a su posición en el morfoespacio. Además, en las especies altamente dimórficas (*i.e.*, *M. leonina*, *O. flavescens*, *A. australis*, *A. tropicalis* y *A. gazella*) las trayectorias de hembras y machos se compararon calculando las pendientes correspondientes a cada sexo a partir de una recta generada por método de mínimos cuadrados (OLS). Los análisis fueron realizados en el programa Past, versión 3.01 (Hammer *et al.* 2001).

3. Alometría multivariada

La alometría ontogenética o alometría de crecimiento estudia la covariación entre caracteres durante el crecimiento. En el enfoque multivariado el tamaño es estimado como una variable latente que afecta todas las variables simultáneamente (*e.g.* Giannini *et al.* 2004; Flores *et al.* 2006). Para este análisis se utilizaron 14 variables craneanas (se excluyó al ancho de la constricción postorbitaria ya que esta medida resultó enantiométrica en los análisis bivariados; *e.g.* Tarnawski *et al.* 2014a para *O. flavescens* y Tarnawski *et al.* 2014b para *M. leonina*). Las relaciones alométricas de las variables con el tamaño latente son expresadas en el primer autovector de un Análisis de Componentes Principales (PCA), obtenido a partir de una matriz de de varianza-covarianza de variables transformadas a logaritmo y escaladas a la unidad. Para una variable dada, la alometría será la desviación estadística de su elemento respecto al valor de isometría, el cual será dado por la ecuación $1/p^{0.5}$ (*i.e.*, 0,267 en esta Tesis) donde p es el número de variables incluidas en el análisis. La desviación estadística de la isometría será estimada usando la aplicación de Jackknife (Tukey 1956; Manly 1997) adaptada al análisis alométrico por Giannini *et al.* (2004). El objetivo de esta técnica es generar intervalos de confianza para los autovectores, que puedan incluir el valor estimado de isometría, y por lo tanto considerado isométrico, o excluir dicho valor y ser considerado alométrico (positivo si el elemento observado es $>0,267$, o negativo si es $<0,267$). Esto significa más alta o más baja tasa de cambio para la variable específica comparada con el crecimiento total. Para calcular el intervalo de



confianza, se generaron n pseudomuestras removiendo un espécimen a la vez (con un n igual al número de especímenes). Por cada remoción, se obtiene un pseudovalor para cada elemento del autovector, usando la fórmula de Jackknife (Efron & Stein 1981). La diferencia entre el estimado y el valor actual para la muestra completa es una medida del sesgo; nosotros reportamos una estimación no sesgada de Jackknife del coeficiente de alometría que se obtiene de sustraer el sesgo de la estimación cruda (Manly 1997). La desviación estándar y el intervalo de confianza al 99% (para $n-1$ grados de libertad) son calculados para cada coeficiente de alometría. Giannini *et al.* (2004, 2010) y Flores *et al.* (2006) siguieron las sugerencias de Manly (1997) de usar los pseudovalores recortados (*trimmed*) para el cálculo del intervalo de confianza. Recortando el pseudovalor m más grande y el m más pequeño para cada variable puede disminuir significativamente la desviación estándar y permitir estimaciones alométricas más realistas. Si los intervalos de confianza recortados (*trimmed*) y no recortados (*untrimmed*) difieren demasiado en amplitud, puede tomarse como indicador de que los pseudovalores extremos afectan el error estándar. Para realizar el análisis estadístico multivariado (PCA+ remuestreo de Jackknife) se utilizó un *script* de R 2.9.2 (R Development Core Team 2004) de Giannini *et al.* (2010). A partir de éste se obtuvieron valores para cada variable que se combinaron en una tabla detallada para cada una de las especies de la muestra.

4. Mapeo de tendencias alométricas. Señal filogenética.

El mapeo u optimización de caracteres se basa en la reconstrucción de los estados de carácter para los nodos internos, o ancestros hipotéticos, de la filogenia (Wiley *et al.* 1991; Kitching *et al.* 1998). Con el fin de explorar el cambio de las tendencias alométricas, se realizaron optimizaciones de los intervalos de confianza que representaron el 99% (caracteres continuos) generados a partir de los valores *trimmed* de los análisis multivariados con el programa TNT 1.1 (Goloboff *et al.* 2008) siguiendo la filogenia propuesta por Yonezawa *et al.* (2009) y Fulton & Strobeck (2010). Como en algunos casos los valores de los intervalos tuvieron valores negativos se sumó a cada uno de ellos el valor más negativo para realizar el análisis en TNT. En este análisis, no se incluyó a *Ommatophoca*



rossii porque el tamaño de la muestra fue insuficiente. Del mismo modo, dado que los análisis multivariados fueron confeccionados para cada sexo por separado en las especies altamente dimórficas, se optimizaron los intervalos de confianzas de los ejemplares machos dado que éstos estuvieron mejor representados en las muestras utilizadas. Para éste análisis se incluyó a *Lycalopex culpeaus* (*i.e.*, Canidae; $n=40$ machos) como grupo externo.

Por último, se evaluó la señal filogenética de los datos en la filogenia utilizada. La señal filogenética es la tendencia que tienen especies relacionadas a parecerse más entre sí que lo que podría obtenerse por el simple azar (Münkemüller *et al.* 2012). Se puso a prueba permutando al azar 20.000 veces los estados de carácter de los caracteres mencionados arriba, entre los taxones terminales de las filogenias, calculando la cantidad de pasos de cada carácter en cada permutación, mediante un script realizado por Prevosti *et al.* (2010), utilizando el programa TNT 1.1 (Goloboff *et al.* 2008). A partir de esto se calcula la probabilidad de obtener la cantidad de pasos originales (sin permutar) en la filogenia utilizada. Si el número de pasos del carácter de interés es menor que el 95% de los árboles generados por azar (el valor significativo con un $p<0,05$), se concluye que la evolución de este carácter está asociada con el árbol de la filogenia utilizada (*i.e.*, hay señal filogenética en ese carácter) (Laurin 2004).

Resultados

1. Análisis de Componentes Principales (PCA)

1.1. PCA Pinnipedia

El análisis de componentes principales (PCA) incluyendo a las nueve especies y ambos sexos en forma conjunta (**Fig. 1**) mostró que el PC1 y el PC2 explicaron el 91,8% de la variación total. El PC1 fue un factor de tamaño (*i.e.*, incluyó solo eigenvectores positivos), siendo PW (0,36), RW (0,34), y PL (0,3) las variables con mayor peso en este componente (**Apéndice II, Tabla 1**). De acuerdo a la distribución en el morfoespacio, los ejemplares no-adultos se encontraron en los valores negativos y los adultos en los valores



positivos. Esto indicó que todas las especies de pinnípedos analizadas ensanchan el rostro y alargan el paladar a medida que crece el cráneo. A su vez, dado que el PC1 fue un factor de tamaño, este componente permitió realizar comparaciones interespecíficas al agrupar en forma separada a los adultos de las especies de tamaño pequeño (e.g., *A. australis*, *A. gazella*, *A. tropicalis* y *O. rossii*), mediano (e.g., *L. carcinophaga*, *L. weddellii*) y grande (e.g., *M. leonina*, *O. flavescens* y *H. leptonyx*).

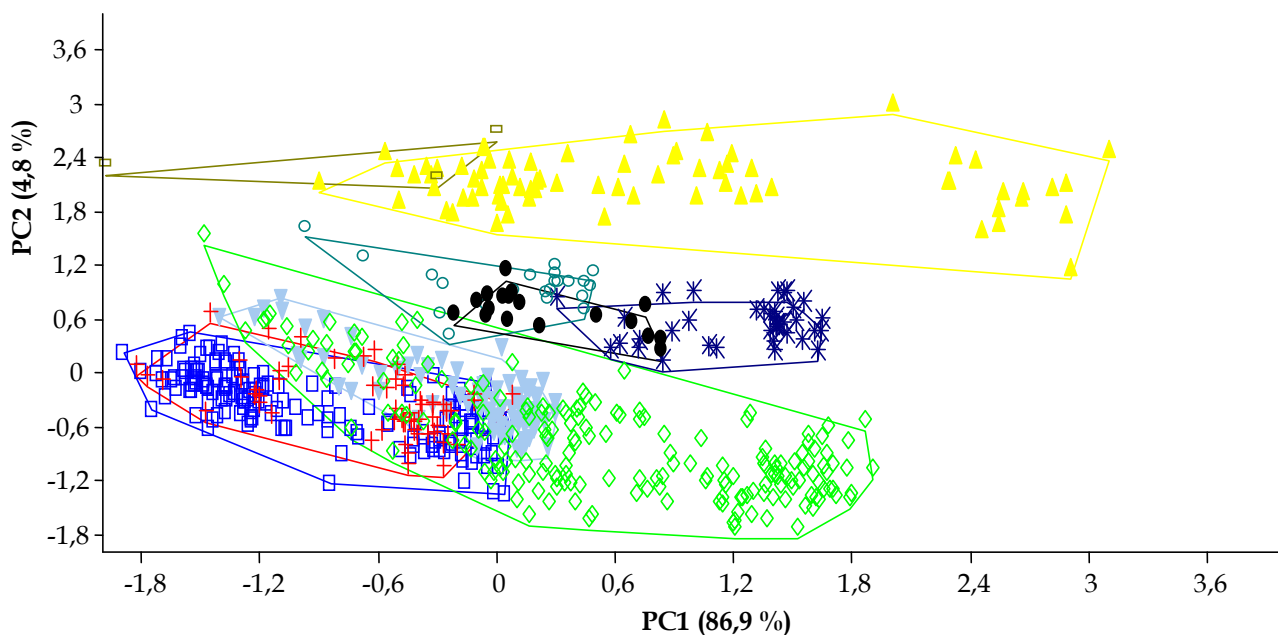


Fig. 1. Análisis de los dos primeros componentes principales en medidas craneanas de pinnípedos. PC1, primer componente principal; PC2, segundo componente principal. Símbolos de especies: \square *O. rossii*; \blacktriangle , *M. leonina*; \circ , *L. weddellii*; \bullet , *L. carcinophaga*; $*$, *H. leptonyx*; \blacktriangledown , *A. gazella*; \square , *A. australis*; $+$, *A. tropicalis*; \diamond , *O. flavescens*.

Por otro lado, para el PC2, más asociado a la forma, las variables con mayor peso fueron BW (0,55), UPCL (-0,35), POC (0,33) y CW (-0,34). Este componente permitió discriminar las especies en tres grupos principales. Los otáridos estuvieron mayormente ubicados en los valores negativos del PC2 (i.e., cráneos con cajas craneanas más estrechas y mayor longitud de las hileras de postcaninos), mientras que los fócidos estuvieron ubicados en los valores positivos (i.e., cráneos con cajas craneanas más anchas y menor longitud de la



hileras de postcaninos). A su vez, dentro de este grupo se diferenciaron los fócidos de cráneos más globosos (*e.g.*, *M. leonina* y *O. rossii*) y los fócidos de cráneos menos globosos (*i.e.*, *H. leptonyx*, *L. carcinophaga* y *L. weddellii*), ya que los últimos ocuparon un morfoespacio intermedio. El PCA mostró una clara discriminación interespecífica, ya que dentro de estos tres grupos principales, las especies se diferenciaron por tamaño (*i.e.*, PC1). Sin embargo, las especies del género *Arctocephalus*, especialmente *A. australis* y *A. tropicalis*, presentaron un alto solapamiento en el morfoespacio formado por ambos componentes.

1.2. PCA por familias

1.2.1. Otariidae

El análisis de componentes principales de las cuatro especies de otáridos indicó que los dos primeros componentes representaron el 94,7% de la variabilidad total (**Fig. 2; Apéndice II, Tabla 2**). Se observó una mayor diferenciación a nivel intraespecífico (*i.e.*, dimorfismo sexual) que a nivel interespecífico. El PC1 (92%) fue un componente asociado al tamaño, dado que los juveniles se distribuyeron en los valores negativos y los adultos hacia los valores positivos. Los caracteres con mayor contribución a este componente fueron RW (0,37), PW (0,34), PL (0,34), y CW (0,33), indicando que a medida que el cráneo crece, el rostro se ensancha (como consecuencia del aumento de tamaño de caninos) y el paladar se alarga. Dado que los machos adultos son de mayor tamaño que las hembras adultas, éstos se distribuyeron en los valores más positivos del PC1. Además, se registró un alto solapamiento entre *Arctocephalus australis*, *A. gazella* y *A. tropicalis*, indicando que las especies de este género tienen un tamaño similar y menor al de *Otaria flavescens*. Por otra parte, el segundo componente indicó que los caracteres más influyentes en este eje fueron POC (0,79), PW (0,3) y LO (-0,28). Este componente indicó que los juveniles presentan procesos post-orbitarios más anchos y órbitas más largas dado que, en todas las trayectorias ontogenéticas, los juveniles se distribuyeron en los valores más positivos del PC2 y los adultos en los más negativos (*i.e.*, pendiente negativa). Esto también fue registrado para machos y hembras, respectivamente, indicando que los primeros presentan procesos postorbitarios y paladares más anchos y las segundas presentan órbitas más



largas. A su vez, este componente permitió discriminar el género *Otaria* (valores más positivos) del género *Arctocephalus* (valores más negativos). Sin embargo, en este componente se observó cierto solapamiento entre las hembras adultas de *O. flavescens* y los machos adultos de las restantes especies, especialmente con *A. gazella*. Finalmente, si bien las especies del género *Arctocephalus* presentaron cierto solapamiento en el morfo-espacio, se observó un gradiente desde los valores más positivos (*i.e.*, *A. gazella*: procesos postorbitarios más anchos) a los más negativos (*i.e.*, *A. tropicalis*: órbitas más largas, mayor ancho mastoideo y zigomático), estando *A. australis* en una posición intermedia.

1.2.2. Phocidae

El análisis de componentes principales de las cinco especies de fócidos indicó que los dos primeros componentes representaron el 94,1% de la variabilidad total (**Fig. 3; Apéndice II, Tabla 1**). El PC1 fue un factor de tamaño, ya que todos los eigenvectores fueron positivos. Los caracteres con mayores valores fueron CW (0,32), RW (0,32) y RL (0,32), indicando que a medida que el cráneo de las focas crece, el rostro se alarga y ensancha. Las especies de menor tamaño (*i.e.*, *O. rossii*, *L. carcinophaga*, *L. weddellii*) se distribuyeron en los valores negativos de este componente, mientras que las especies de mayor tamaño estuvieron en los valores positivos (*i.e.*, *H. leptonyx*, *M. leonina*). Estas últimas presentaron un mayor tamaño de caninos, lo cual fue más marcado en machos de *M. leonina*. El segundo componente, estuvo dominado por UPCL (-0,69), así como también por las contribuciones de RL (-0,28) y BW (0,26). Este componente permitió discriminar a las especies con hileras de postcaninos y rostros largos (*i.e.*, valores negativos del PC2; *e.g.* *H. leptonyx*, *L. carcinophaga*), de especies con rostros cortos y cajas craneanas anchas (*i.e.*, valores positivos del PC2; *e.g.*, *O. rossii*, *M. leonina*). *Leptonychotes weddellii* ocupó una posición intermedia entre *L. carcinophaga* y *O. rossii*. En el PC2 se registraron solapamientos para *H. leptonyx* y *L. carcinophaga* (solo diferenciables por tamaño, *i.e.*, PC1), y un solapamiento

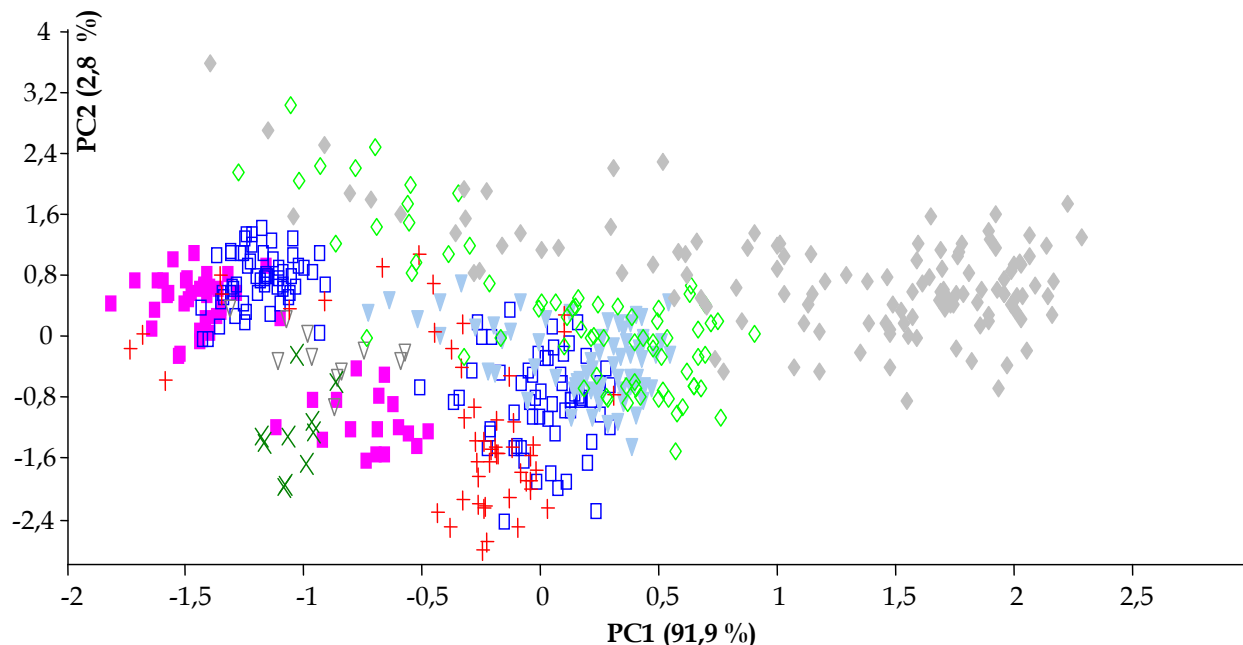


Fig. 2. Análisis de los dos primeros componentes principales para caracteres craneanos en la familia Otariidae. Símbolos: \diamond , *Otaria flavescens* hembras; \blacklozenge , *O. flavescens* machos; \blacksquare , *Arctocephalus australis* hembras; \square , *A. australis* machos; ∇ , *A. gazella* hembras; \blacktriangledown , *A. gazella* machos; \times , *A. tropicalis* hembras; $+$, *A. tropicalis* machos.

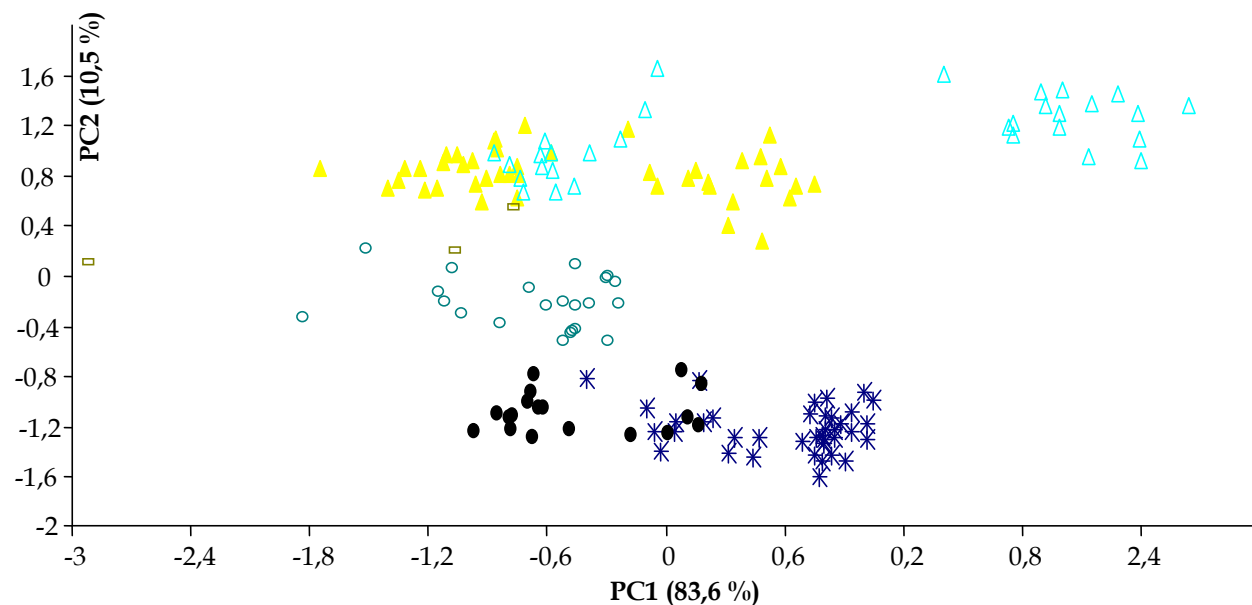


Fig. 3. Análisis de los dos primeros componentes principales para caracteres craneanos en la familia Phocidae. Símbolos: \blacktriangle , *Mirounga leonina* hembras; \blacktriangledown , *M. leonina* machos; \square , *Ommatophoca rossii*; \circ , *Leptonychotes weddellii*; \bullet , *Lobodon carcinophaga*; $*$, *Hydrurga leptonyx*.



parcial para hembras y machos de *M. leonina* (machos en valores más positivos que hembras).

1.3. PCA por especies

Arctocephalus australis. El PCA mostró un 93,5% de la variabilidad total (**Fig. 4; Apéndice II, Tabla 2**). Los caracteres que más contribuyeron al PC1, componente vinculado al tamaño, fueron RW (0,36), MW (0,33) y RL (0,3). El PC2 estuvo mayormente influenciado por CW (0,75) y POC (0,45). El morfo-espacio generado por ambos componentes indicó que, por un lado, si bien hay cierto grado de solapamiento entre las trayectorias de ambos sexos, los machos fueron de mayor tamaño que las hembras tanto en estadios juveniles como en estadios adultos. Por otra parte, la trayectoria ontogenética de los machos resultó paralela al PC1 (*i.e.*, eje de mayor variación ontogenética), con una pendiente de -0,23, mientras que la trayectoria de las hembras tuvo una pendiente de -0,91, ya que las hembras juveniles se ubicaron en valores positivos y las hembras adultas estuvieron en los valores negativos del PC2. Esto resulta en una morfología diferente en los ejemplares adultos de ambos sexos (*i.e.*, machos con mayor ancho de caninos y mayor constricción postorbitaria que hembras).

Arctocephalus gazella. El PCA contiene el 89,9% de la variación total (**Fig. 5; Apéndice II, Tabla 2**). En el PC1 los caracteres con más peso fueron CW (0,52), RW (0,38) y PW (0,31). Este componente permite discriminar ambos sexos, estando las hembras en los valores negativos del PC1 y los machos adultos en los valores positivos (*i.e.*, mayor ancho de caninos, rostro y paladar). El PC2, componente de forma, estuvo mayormente influenciado por CW (0,67), POC (0,52) y RL (-0,30). Si bien la muestra de hembras ($n=11$) no permite definir una trayectoria ontogenética completa, la misma ocupa una posición similar a la de los machos indicando que en ambos sexos los ejemplares no-adultos presentan procesos postorbitarios más anchos y rostros más cortos que los adultos. A su vez, los ejemplares no-adultos de ambos sexos pueden ser diferenciados por el ancho de los caninos, el cual es mayor en machos que en hembras.

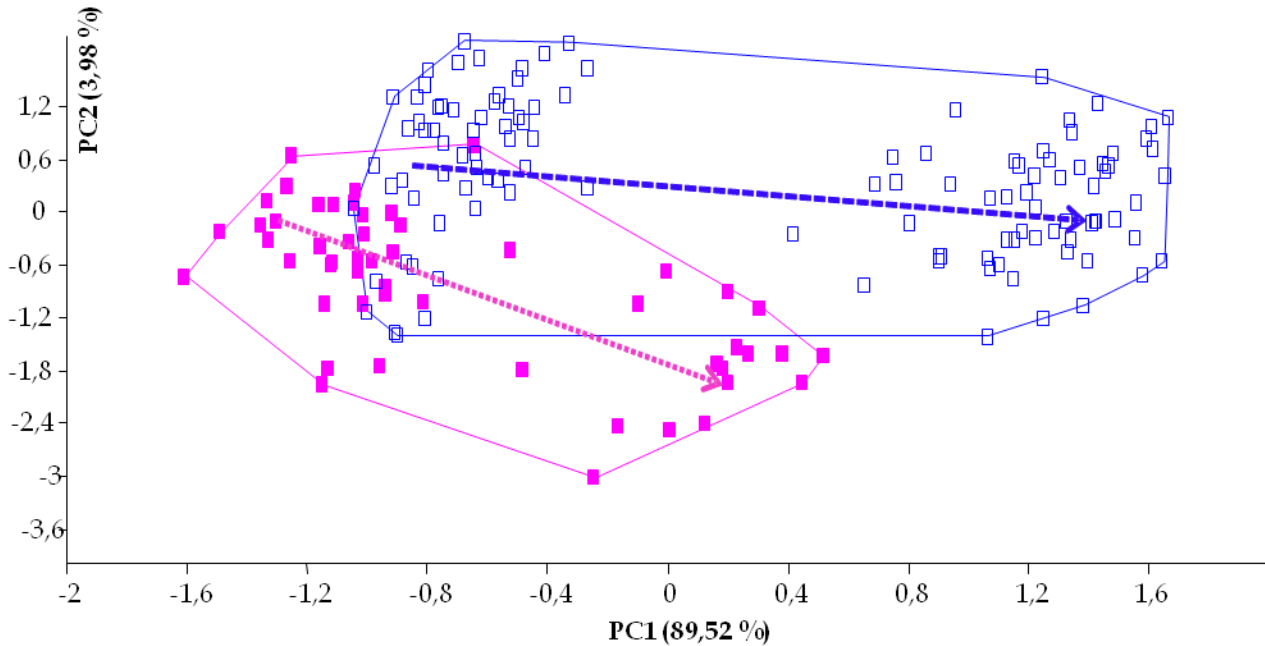


Fig. 4. Análisis de componentes principales para PC1 y PC2 en cráneos de *Arctocephalus australis*. Símbolos: ■, hembras; □, machos. Las trayectorias ontogenéticas se indican con flechas discontinuas, indicando la dirección del cambio.

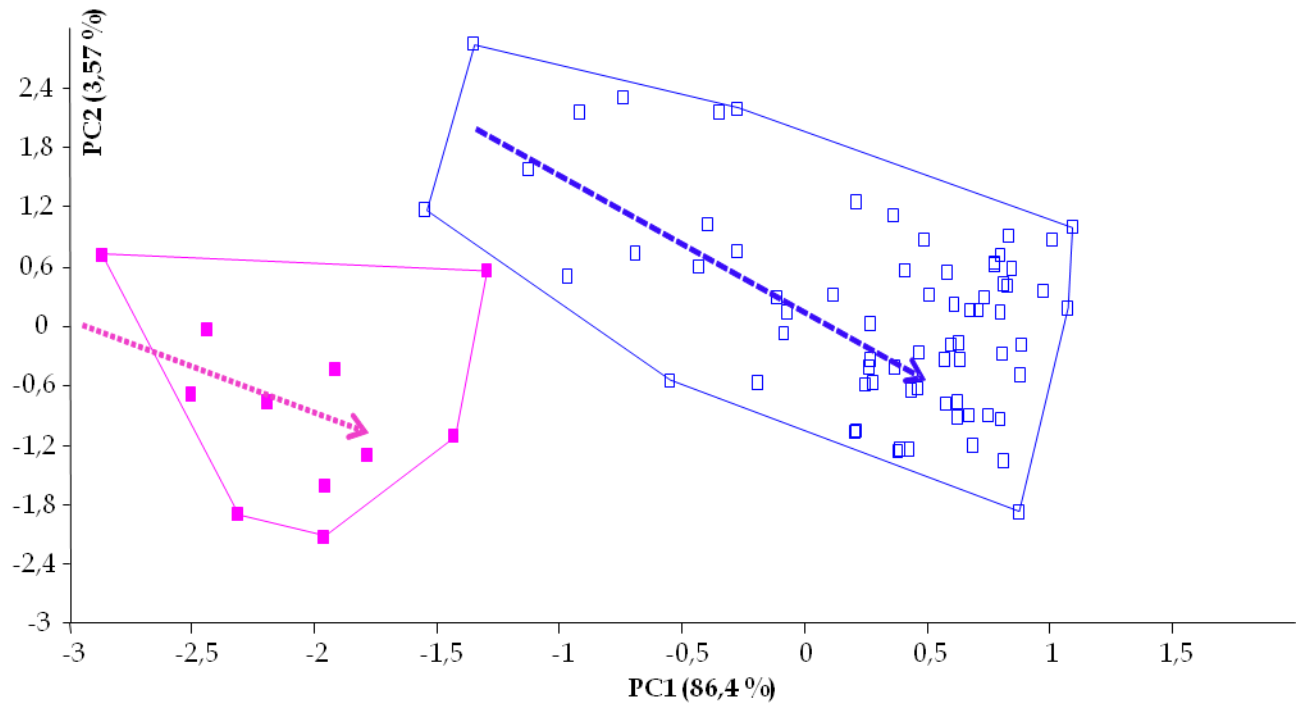


Fig. 5. Análisis de componentes principales para PC1 y PC2 en cráneos de *Arctocephalus gazella*. Símbolos: ■, hembras; □, machos. Las trayectorias ontogenéticas se indican con flechas discontinuas, indicando la dirección del cambio.



Arctocephalus tropicalis. El PCA formado por los dos primeros componentes contiene un 89.7% de la varianza explicada (**Fig. 6; Apéndice III, Tabla 2**). Para esta especie solo se detecta una agrupación, aunque el tamaño muestral de las hembras es bajo. Esta última es paralela al PC1 (la pendiente de machos es igual a 0,11) indicando que los principales cambios durante la ontogenia se producen en PW (0,34), RW (0,37) y MW (0,32). El PC2 está mayormente formado por las contribuciones de POC (-0,91) y CW (-0,25).

Otaria flavescens. El morfoespacio representado por los dos primeros componentes contiene el 95,4% de la variabilidad total (**Fig. 7; Apéndice II, Tabla 2**). Si bien hay un alto solapamiento entre hembras y machos, éstas están restringidas a los valores negativos del PC1 (*i.e.*, menor tamaño), mientras que los machos abarcan también los valores positivos (*i.e.*, mayor tamaño). Este componente está formado mayormente por las contribuciones de CW (0,36), RW (0,36) y PW (0,31). La trayectoria ontogenética de los machos presentó una distribución casi paralela al PC1 (*i.e.*, pendiente igual a -0,21), indicando que los principales cambios en el cráneo de los machos se debe al aumento del ancho de caninos, rostro y paladar. Sin embargo, las hembras presentaron una distribución diferente (pendiente igual a -1,44), indicando que la ontogenia en este sexo también está influenciada por los caracteres influyentes en el PC2, como POC (0,73), BW (0,25), CW (0,26), PL (-0,26) y LAU (-0,26). Las hembras juveniles se ubicaron en los valores positivos del PC2 (*i.e.*, procesos post-orbitarios y cajas craneanas más anchas), mientras que las hembras adultas se distribuyeron en los valores negativos del PC2 (*i.e.*, mayor largo de paladar y brazo de palanca al canino superior). La contribución de CW al PC2 está relacionada al mayor ancho de caninos de los machos (*i.e.*, machos en valores más positivos del PC2 que hembras).

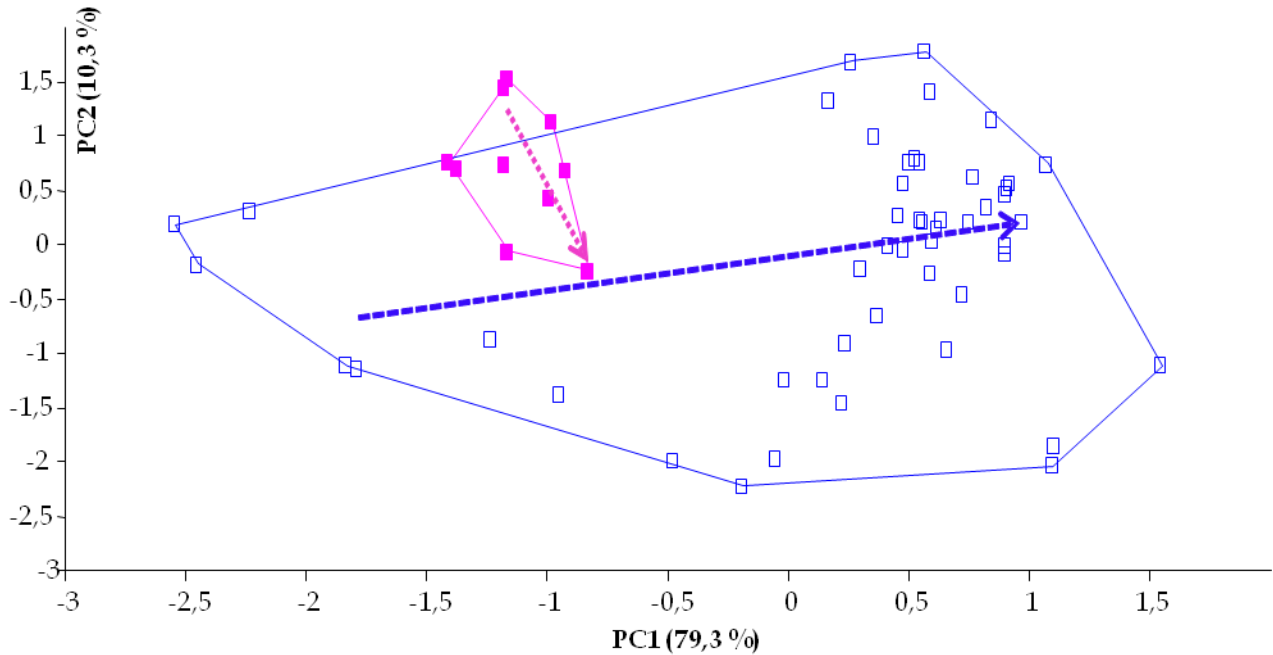


Fig. 6. Análisis de componentes principales para PC1 y PC2 en cráneos de *Arctocephalus tropicalis*. Símbolos: ■, hembras; □, machos. Las trayectorias ontogenéticas se indican con flechas discontinuas, indicando la dirección del cambio.

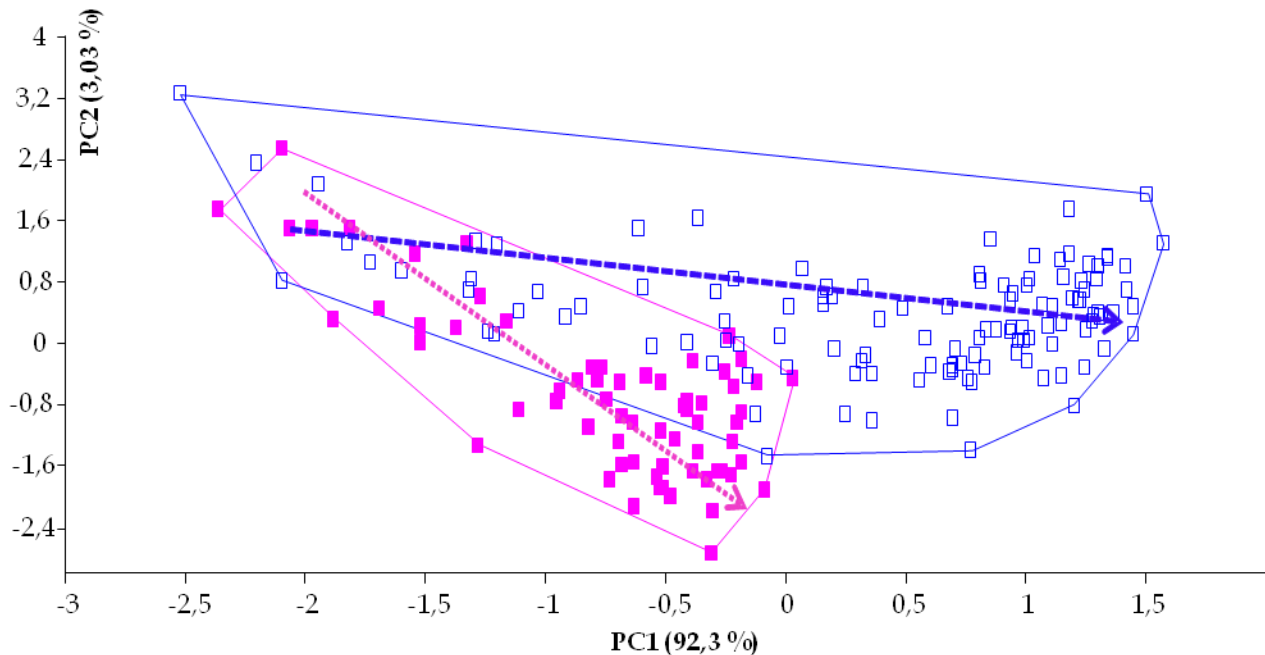


Fig. 7. Análisis de componentes principales para PC1 y PC2 en cráneos de *Otaria flavescens*. Símbolos: ■, hembras; □, machos. Las trayectorias ontogenéticas se indican con flechas discontinuas, indicando la dirección del cambio.

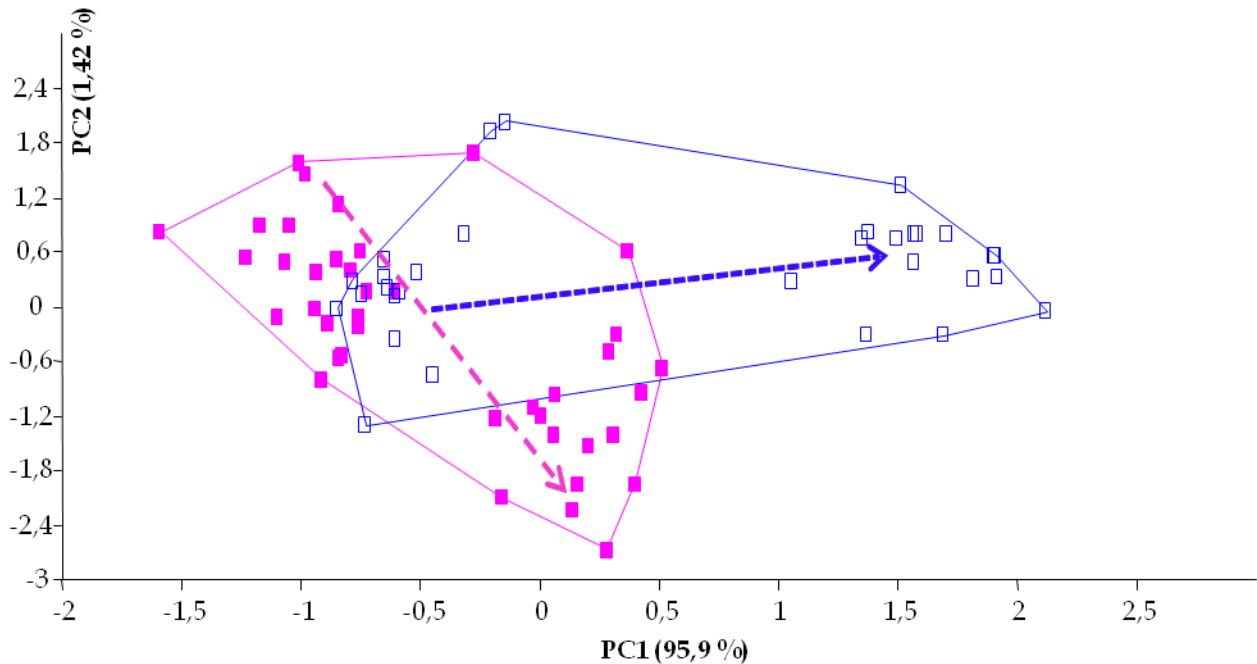


Fig. 8. Análisis de componentes principales para PC1 y PC2 en cráneos de *Mirounga leonina*. Símbolos: ■, hembras; □, machos. Las trayectorias ontogenéticas se indican con flechas discontinuas, indicando la dirección del cambio.

Mirounga leonina. El PCA muestra un 97,3% de la variabilidad total (Fig. 8; Apéndice II, Tabla 3). El PC1 es una medida de tamaño, siendo CW (0,34) y RW (0,33) las variables con mayor peso. Si bien existe cierto solapamiento entre machos y hembras de estadios no-adultos, este componente permite identificar que los primeros son de mayor tamaño que las segundas, aun en estadios juveniles. El PC2, componente de forma, está dominado por CW (0,81). La dirección de cambio entre ambos sexos fue diferente (hembras: pendiente igual a -1,24; machos: 0,12), indicando que los machos adultos poseen caninos más anchos que las hembras adultas.

Hydruga leptonyx. El análisis del primer y segundo componente principal contiene el 86,7% de la variabilidad explicada por el set de datos (Apéndice II, Tabla 3). El primer componente, que explicó el 82,8% de la variabilidad total, fue un factor de tamaño cuyas variables con mayor peso fueron ZW (0,33), LAU (0,32) y RH (0,31). Los ejemplares juveniles se ubicaron en los valores negativos y los adultos en valores los positivos de este componente. A medida que el cráneo de *H. leptonyx* crece, sus arcos zigomáticos se



ensanchan, el rostro se alarga y aumenta el brazo de palanca al canino superior. El segundo componente, un factor más asociado a la forma, estuvo mayormente influenciado por CW (0,81) y, en menor medida, por RH (0,28). Este componente muestra la variabilidad individual en el cráneo de esta especie.

Lobodon carcinophaga. Los dos primeros componentes principales presentaron el 90,1% de la variabilidad total (**Apéndice II, Tabla 3**). En el PC1 los caracteres con mayor contribución a este componente fueron RW (0,43), CW (0,35), y RL (0,34). Este componente explicó el 86,7% de la variabilidad total y estuvo asociado al tamaño, ya que los juveniles se ubicaron en los valores negativos y los adultos en los positivos. El PC2, más asociado a la forma, estuvo mayormente influenciado por RH (0,77) y, en menor medida también, por POC (-0,36) y RW (-0,33).

Leptonychotes weddellii. El 88,5% de la variación total está representado en el PCA. El PC1 fue el eje principal de cambio, expresando el 81,8% de la variabilidad total (**Apéndice II, Tabla 3**). Este componente estuvo mayormente asociado al tamaño (*i.e.*, eigenvectores positivos). Los ejemplares adultos (*i.e.*, extremo positivo del PC1) presentaron un aumento en LAU (0,32) y CW (0,32). En el PC2 los caracteres más influyentes fueron CW (-0,81) y RH (0,43).

Ommatophoca rossii. Dado que la muestra contó solo con tres ejemplares, los dos primeros componentes abarcaron el 100% de la variabilidad total (**Apéndice II, Tabla 3**). El PC1 estuvo mayormente influenciado por CW (0,36) y CBL (0,3), siendo un componente asociado al tamaño (*i.e.*, juvenil en valores negativos, subadulto y adulto en valores positivos). Este componente, que explicó el 97,1% de la variabilidad total, indicó que durante el crecimiento craneano, los ejemplares alargan el cráneo y ensanchan los caninos. En el PC2 los caracteres con mayor peso fueron PL (-0,61), RL (0,43) y OCPH (-0,4). El ejemplar subadulto se diferenció de los estadios juvenil y adulto por estar en los valores positivos del PC2 (*i.e.*, mayor largo de rostro), aunque esta diferencia podría estar asociada a la variabilidad individual y no variaciones ontogenéticas en sentido estricto.



2. Análisis de Alometría Multivariada

A continuación se detallan los principales resultados del análisis alométrico multivariado para cada una de las especies analizadas. En todas las especies se reportan las tendencias encontradas para el método *untrimmed* (i.e., muestra de pseudovalores recortados), ya que el promedio de los valores absolutos del sesgo favorecen el método *untrimmed* sobre el *trimmed* (i.e., muestra con pseudovalores no recortados), con excepción de *Leptonychotes weddellii* y de las hembras de *Arctocephalus tropicalis* (n=10).

Arctocephalus australis. El promedio de valores absolutos del sesgo para el método *trimmed* fue igual a 0,002 en hembras y a 0,0007 en machos, mientras que para el método *untrimmed* estos valores fueron iguales a 0,00049 (4,14 veces) en hembras y 9,98E-05 (7,77 veces) en machos. El análisis de alometría multivariada indicó que nueve de las 14 variables craneanas analizadas (i.e., 64,3%) mostraron tendencias ontogenéticas similares en ambos sexos (**Apéndice III, Tabla 1**). Por ejemplo, detectamos alometría negativa para BW, LO y CW, mientras que PW, OCPH y RH resultaron isométricas, y ZW, RL y LAU fueron alométricas positivas. La variable que mostró un mayor alejamiento de la condición isométrica (valor isometría= 0,267) fue el ancho de la caja craneana (BW=-0,232). Las restantes cinco variables (i.e. 35,7%) mostraron diferencias entre hembras y machos en sus tendencias alométricas. Variables vinculadas a largos craneanos (e.g. CBL, PL y UPCL) mostraron valores más altos en hembras, mientras que variables vinculadas a anchos craneanos (e.g. MW y RW) resultaron isométricas en hembras pero alométricas positivas en machos.

Arctocephalus gazella. El promedio de valores absolutos del sesgo para el método *trimmed* fue igual a 0,0254 en hembras y a 0,0041 en machos de *A. gazella*, mientras que para el método *untrimmed* estos valores fueron iguales a 0,0187 (i.e., 1,35 veces) en hembras y 0,0012 (i.e., 3,4 veces) en machos. En esta especie, la mayor parte de las variables (57%) mostraron isometría, y están relacionadas al rostro (e.g. PL, PW, UPCL, RL, RH, LAU; **Apéndice III, Tabla 2**) e inserciones musculares (e.g. ZW, MW). Tres variables (28,5%) vinculadas al neurocráneo (OCPH, BW y LO) resultaron alométricas negativas, mientras que las restantes dos variables (14,3%), ambas vinculadas al tamaño de los caninos (RW y



CW), fueron alométricas positivas. Las variables que mostraron un mayor alejamiento de la isometría fueron BW (-0,234) y RW (0,113). En hembras ($n=10$) se obtuvieron tendencias isométricas para todas las variables excepto LO, que fue alométrica negativa).

Arctocephalus tropicalis. El promedio de valores absolutos del sesgo para el método *trimmed* fue igual a 0,151 en hembras y a 0,0042 en machos, mientras que para el método *untrimmed* estos valores fueron iguales a 0,204 (0,74 veces) en hembras y 0,001 (4,08 veces) en machos. Los resultados indicaron que el 50% de las variables presentaron isometría en machos de *A. tropicalis* (i.e., PL, ZW, UPCL, RL, RH, LAU y CW), mientras que el 28,6% fueron alométricas negativas (CBL, OCPH, BW y LO) y el 21,4% fueron alométricas positivas (PW, MW, RW). La variable que más se alejó del valor de isometría fue BW (**Apéndice III, Tabla 3**). En hembras se reportaron alometrías positivas para ZW y MW, y alometrías negativas para RH.

Otaria flavescens. El promedio de valores absolutos del sesgo para el método *trimmed* fue igual a 0,0003 en hembras y a 0,001 en machos de *O. flavescens*, mientras que para el método *untrimmed* estos valores fueron iguales a 0,0011 (2,68 veces) en hembras y 0,00034 (3,64 veces) en machos. Los resultados del análisis multivariado en esta especie indicaron que la mitad de las variables analizadas mostraron tendencias semejantes en ambos sexos (**Apéndice III, Tabla 4**). El largo de la hilera de postcaninos (UPCL) y algunas variables asociadas al neurocráneo (e.g. OCPH, BW y LO) mostraron alometría negativa, mientras que ZW mostró isometría, y otras dos variables asociadas al esplacnocráneo (RW y PL) fueron alométricas positivas. Para las restantes siete variables se detectaron tendencias alométricas diferentes en hembras y machos. Estas fueron mayores en hembras en variables asociadas a largos craneanos (e.g. CBL, RL, RH y LAU), pero mayores en machos en variables asociadas a anchos craneanos (e.g. PW, MW y CW).

Mirounga leonina. El promedio de valores absolutos del sesgo para el método *trimmed* fue igual a 0,0023 en hembras y a 0,0006 en machos, mientras que para el método *untrimmed* estos valores fueron iguales a 0,00049 (4,7 veces) en hembras y 0,00012 (5,02 veces) en machos. En *M. leonina* ocho de las 14 variables analizadas (i.e, 57,14%) mostraron las mismas tendencias ontogenéticas en ambos sexos (**Apéndice III, Tabla 5**). Cuatro de



estas ocho variables resultaron alométricas positivas en ambos sexos (*i.e.*, PL, RL, LAU y RW), mientras que otras cuatro resultaron alométricas negativas (UPCL, OCPH, BW y MW). Las restantes seis variables craneanas (*i.e.*, 42,8%) mostraron diferencias sexuales en sus tendencias. Por un lado, éstas fueron mayores en hembras que en machos para CBL, ZW y LO, ya que en éstos resultaron alométricas negativas (siendo en hembras alométrica positiva e isométricas, respectivamente). Por otro lado, las diferencias entre sexos detectadas para PW, RH y CW se debieron a tendencias mayores en machos que en hembras (alométricas positivas e isométricas, respectivamente). La variable que presentó un mayor alejamiento de la condición isométrica en ambos sexos fue BW.

Hydrurga leptonyx. El promedio de valores absolutos del sesgo para el método *trimmed* fue igual a 0,0045 y a 0,0018 para el método *untrimmed* (*i.e.*, 2,48 veces). Los resultados en esta especie (**Apéndice III, Tabla 6**) indicaron que el 64,3% de las variables fueron isométricas (*i.e.*, CBL, PW, UPCL, OCPH, RL, LO, RH, MW y RW), mientras el 21,4% resultaron alométricas positivas (*i.e.*, PL, ZW y LAU) y el 14,3% fueron alométricas negativas (*i.e.*, CW y BW). Estas últimas mostraron las mayores desviaciones del valor de isometría.

Lobodon carcinophaga. El promedio de valores absolutos del sesgo para el método *trimmed* fue igual a 0,011 y a 0,004 para el método *untrimmed* (*i.e.*, 2,6 veces). El 50% de las variables analizadas resultaron isométricas (*i.e.*, PL, PW, ZW y UPCL), mientras que el 50% restante resultaron alométricas (**Apéndice III, Tabla 7**). Las variables con tendencias alométricas incluyeron tres variables con alometría positiva (*e.g.*, RL, RW y CW) y cuatro con alometría negativa (*e.g.*, CBL, OCPH, BW y MW). La variable que presentó la mayor desviación de la condición de isometría fue BW.

Leptonychotes weddellii. El promedio de valores absolutos del sesgo favoreció al método *untrimmed* (0,0071) sobre el *trimmed* (0,0121), siendo 1,67 veces menor que el segundo. Todas las variables examinadas exhibieron isometría en *L. weddellii*, con excepción de PW, OCPH y BW que presentaron alometrías negativas (**Apéndice III, Tabla 8**). La variable que presentó la mayor desviación de la condición de isometría fue BW.



3. Optimizaciones de tendencias alométricas. Señal filogenética.

La optimización de los intervalos de confianza (IC) resultantes del análisis de alometría multivariada (**Fig. 9; Apéndice IV**) indicaron que el nodo basal (*i.e.*, carnívoro ancestral) se habría caracterizado por tendencias alométricas negativas para CBL, UPCL, OCPH, BW, MW y LO, isometría para RH y RW, y alometría positiva para PL, PW, ZW, RL, LAU, y CW. Por otra parte, la optimización permitió determinar que el nodo Pinnipedia presentó algunos cambios en los IC respecto al nodo basal carnívoro. El pinnípedo ancestral se habría caracterizado por tendencias alométricas negativas para MW (0,201-0,211), y alométricas positivas para PL (0,286-0,287), PW (0,419-0,457), RW (0,322-0,336) y CW (0,340-0,349).

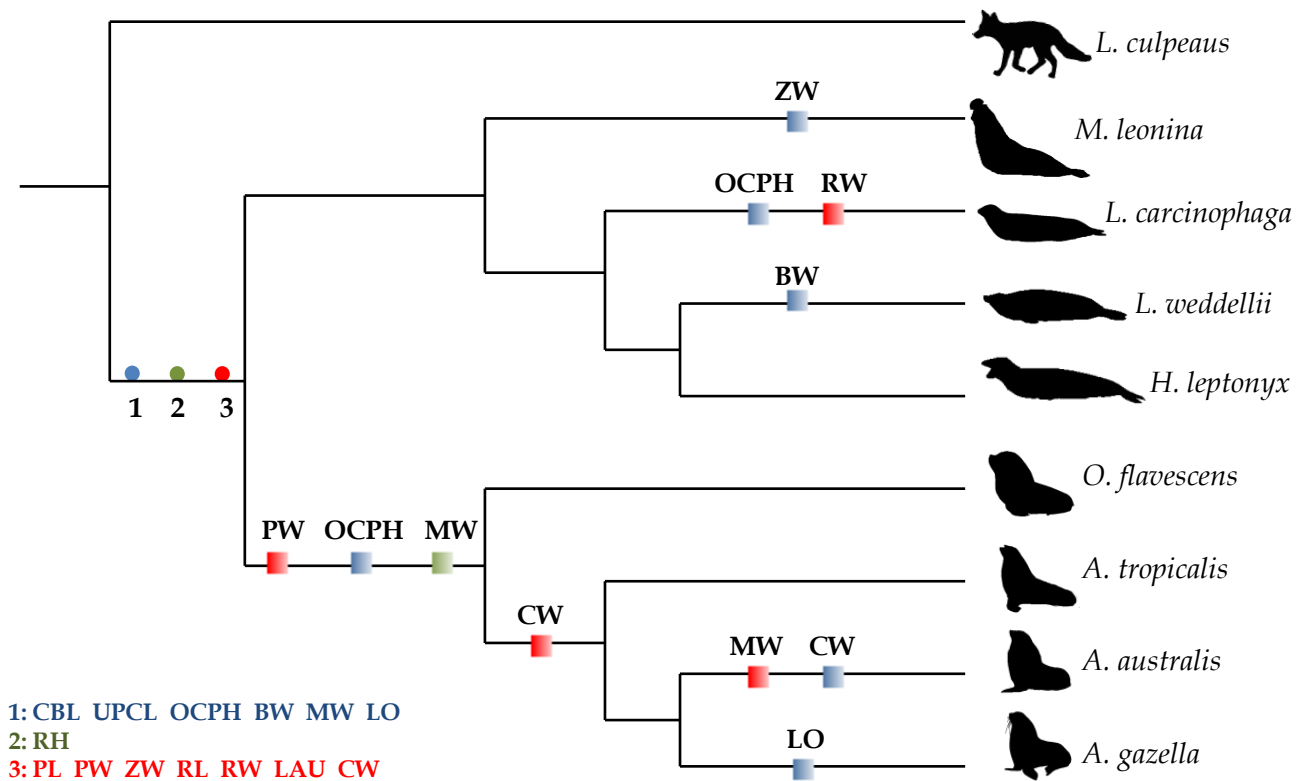


Fig. 9. Optimización de intervalos de confianza en la filogenia de pinnípedos (*e.g.*, Yonezawa *et al.* 2009 para otáridos y Fulton & Strobeck 2010 para fócidos), usando como grupo externo a *Licalopex culpeus* (Canidae). Símbolos: Cuadrados, sinapomorfías; Círculos, reconstrucción estado basal. Los colores de los símbolos indican la tendencia ontogenética: Azul, alométrico negativo; Verde, isométrico; Rojo, alométrico positivo.



Si bien no se detectaron sinapomorfías para el clado Pinnipedia, este análisis detectó cuatro sinapomorfías en los nodos internos de este clado. Tres de ellas (*i.e.*, PW, OCPH y MW) fueron detectadas para el clado Otariidae, mientras que una (CW) fue detectada para el clado *Arctocephalus*. Las sinapomorfías encontradas para Otariidae en todos los casos indicaron el aumento del IC (PW: de 0,419-0,457 a 0,456-0,463; OCPH: de 0,193-0,194 a 0,222-0,243; MW: de 0,201-0,211 a 0,259-0,295), mientras que la sinapomorfía encontrada para las especies del género *Arctocephalus* implicaron una disminución del IC (*i.e.*, de 0,340-0,349 a 0,274-0,331). Además, en las ramas terminales se registraron siete autapomorfías. Se registraron autapomorfías para *A. australis* en MW (IC aumenta de 0,283-0,323 a 0,339-0,365) y CW (IC disminuye de 0,274-0,331 a 0,183-0,263), para *A. gazella* en LO (IC disminuye de 0,157-0,190 a 0,068-0,138), para *M. leonina* en ZW (disminuye de 0,280-0,286 a 0,233-0,262), para *L. weddellii* en BW (aumenta de 0,076-0,134 a 0,144-0,250), y para *L. carcinophaga* en OCPH (disminuye de 0,193-0,194 a 0,010-0,180) y RW (aumenta de 0,332-0,336 a 0,337-0,545). El test de señal filogenética mostró que, con excepción de MW ($p=0,056$), ninguno de los caracteres mostró señal filogenética ($p>0,068$).

Discusión

1. Patrones comunes en la ontogenia de pinnípedos: PCAs combinados

Los resultados de los PCA indicaron que el PC1 fue un factor de tamaño, conteniendo coeficientes (*i.e.*, eigenvectores) positivos. Los análisis efectuados para todos los pinnípedos, así como para ambas familias en forma separada (*i.e.*, Otariidae y Phocidae), mostraron que los principales cambios durante la ontogenia postnatal ocurrieron en el rostro y el paladar (*i.e.*, Pinnipedia: PW, RW y PL; Otariidae: RW, PW, PL y CW; Phocidae: CW, RW y RL), indicando que, a medida que el cráneo crece, el rostro se ensancha (como consecuencia de la erupción de los caninos definitivos) y el paladar se alarga. Estos resultados eran esperables dado que los cambios en el tamaño del encéfalo, una estructura que se desarrolla principalmente en estadios prenatales, es mínima en



comparación con los ocurridos en las estructuras faciales, que son influenciados principalmente por el desarrollo postnatal (e.g., Weston 2003). El cambio observado en los pinnípedos resalta la potencial importancia de estas estructuras (e.g., ancho rostro) como blancos de selección que podrían indicar adaptaciones asociadas a comportamientos o funciones específicas. Por ejemplo, el aumento del ancho rostral y el ancho de los caninos se ha vinculado al comportamiento agonístico en especies altamente dimórficas, dado que los caninos son utilizados como armas en los combates entre machos (e.g., Tarnawski *et al.* 2014a). A su vez, la agrupación hacia los valores negativos del PC1 de algunas especies (e.g., *O. rossii*, *L. carcinophaga*, *Arctocephalus* spp.) mostró que las mismas comparten aspectos similares de la morfología, como ser un menor tamaño craneano. Por otra parte, el PC2 estuvo más asociado a cambios de forma a nivel interespecífico. Algunos de estos cambios estuvieron asociados al neurocráneo (e.g., BW y POC), mientras que otros estuvieron vinculados al esplanocráneo (e.g., UPCL, CW, PW y RL). Este PC permitió discriminar a los otáridos de los fócidos, lo cual podría sugerir cierta señal filogenética. Los otáridos se caracterizaron por presentar cráneos con cajas craneanas más estrechas y una mayor longitud en las hileras de postcaninos, mientras que los fócidos presentaron la combinación contrapuesta. Sin embargo, tres especies de fócidos (i.e., *H. leptonyx*, *L. carcinophaga* y *L. weddellii*) ocuparon un morfoespacio intermedio entre los otáridos y los restantes fócidos (i.e., *M. leonina* y *O. rossii*). Esta morfología craneana intermedia podría explicarse en relación a adaptaciones alimentarias en estas especies. Por ejemplo, las especies que mayoritariamente se alimentan por succión (e.g., *M. leonina* y *O. rossii*) presentan rostros cortos con dentición postcanina reducida (e.g., Werth 2000), mientras que la elongación de la hilera dentaria en *L. carcinophaga* es una adaptación que le permite incrementar el área de filtración de krill. Recientemente también se ha observado que *H. leptonyx* también es capaz de filtrar utilizando su dentición posterior (Hocking *et al.* 2013). Sin embargo, los hábitos depredadores característicos de esta especie también le confieren una morfología caracterizada por un cráneo achatado y alargado (e.g., Werth 2000), a diferencia del cráneo más redondeado de otros fócidos (Jones & Goswami 2013).



Los PCA realizados para Otariidae y Phocidae en forma separada permitieron determinar los principales cambios ontogenéticos en cada familia. Por un lado, los otáridos juveniles presentaron constricciones postorbitarias más anchas y órbitas más largas que los adultos. Además, los machos adultos presentaron paladares y constricciones postorbitarias más anchas que las hembras, aunque presentaron órbitas más pequeñas que éstas. A su vez, se observó cierto solapamiento en el morfoespacio ocupado por las hembras adultas de *O. flavescens* y los machos adultos del género *Arctocephalus*, especialmente con *A. gazella*, ilustrando que estas especies comparten una morfología craneana común en algunos aspectos. Si bien las especies del género *Arctocephalus* presentaron cierto solapamiento en el morfoespacio, se observó un gradiente desde los valores más positivos (*i.e.*, *A. gazella*: procesos post-orbitarios más anchos) a los más negativos (*i.e.*, *A. tropicalis*: órbitas más largas, mayor ancho mastoideo y zigomático), estando *A. australis* en una posición intermedia. Por otra parte, el PCA para la Familia Phocidae indicó que el PC2 discriminó a las especies con rostros e hileras de postcaninos largos (*e.g.* *H. leptonyx*, *L. carcinophaga*), de las especies con rostros cortos y cajas craneanas anchas (*e.g.* *O. rossii*, *M. leonina*), ocupando *L. weddellii* una posición intermedia entre *L. carcinophaga* y *O. rossii*. Como fue mencionado anteriormente, esto podría estar vinculado a adaptaciones alimentarias en estas especies (*e.g.*, aumento del largo dentario en especies con hábitos filtradores y/o depredadores). De acuerdo a estas agrupaciones se infiere una influencia baja de la filogenia en el PCA de la familia Phocidae dado que no se observaron semejanzas fenotípicas que respalden las hipótesis vigentes (*e.g.* tribu Miroungini: *M. leonina*; tribu Lobodontini: *O. rossii*, *L. carcinophaga*, *H. leptonyx* y *L. weddellii*). De hecho, se registraron solapamientos en el morfoespacio generado por el PCA para *H. leptonyx* y *L. carcinophaga*, si bien la primera es filogenéticamente más cercana a *L. weddellii*.

2. Diferencias entre especies: PCAs por especies y tendencias alométricas

Los PCA para cada especie arrojaron resultados interesantes ya que indicaron que en la mayoría de las especies, a medida que el cráneo crece, el rostro, los caninos y los procesos mastoideos se ensanchan. Esto indicaría que, en este grupo, el rostro y los



procesos mastoideos son regiones focales de adaptaciones morfológicas. La vida en un ambiente acuático podría imponer presiones similares o restricciones (*i.e.*, “constraints”) en la evolución de la forma craneana de los pinnípedos, que pueden ser reflejados en contribuciones similares de las variables para los ejes de mayor variación (*i.e.*, eigenvectores; *e.g.*, Jones & Goswami 2010). Sin embargo, cabe destacar que el cráneo de *Hydrurga leptonyx* mostró un patrón de crecimiento diferente al indicar que en los estadios ontogenéticos más avanzados los arcos zigomáticos se ensanchan, y se alargan el rostro y el brazo de palanca al canino superior. Este patrón ontogenético divergente podría estar relacionado a los hábitos altamente depredadores observados en esta especie. Por otra parte, el PC2 mostró un eje de variación intraespecífica en la forma no asociada a edad (*e.g.*, dimorfismo sexual), siendo generalmente CW y POC los caracteres de mayor peso. Sin embargo, RH también influyó la variación en *H. leptonyx*, *L. weddellii* y *L. carcinophaga*. Esto podría indicar que en estas especies el rostro es una estructura de variación intraespecífica independiente de la ontogenia, aunque no ha sido posible analizar la vinculación de esta estructura al dimorfismo sexual debido a la imposibilidad de diferenciar a los ejemplares según el sexo. Por el contrario, en las especies altamente dimórficas (*e.g.* otáridos y *M. leonina*) el PCA permitió detectar cambios ontogenéticos entre sexos debidos a diferencias de tamaño y/o forma. En líneas generales, en estadios adultos los machos presentaron mayor tamaño craneano que las hembras, así como también un mayor ancho de los caninos. El mayor tamaño corporal de los machos, así como caracteres secundarios relacionados a la elaboración de estructuras de defensa, podrían haber evolucionado para facilitar las intensas competencias entre machos (Trivers 1972; Andersson 1994; Thomas *et al.* 2006). Sin embargo, en la mayoría de las especies se registraron solapamientos en el morfoespacio ocupado por hembras y machos. La única especie donde no hubo solapamiento entre sexos fue *A. gazella*, aunque estas diferencias pueden ser producto del bajo número analizado de hembras de esta especie. Del mismo modo, el solapamiento total de la trayectoria de las hembras de *A. tropicalis* (incluida dentro de la trayectoria de los machos) podría en gran parte deberse a un sesgo en el tamaño de la muestra. Las especies con una buena representación muestral para ambos sexos mostraron



solapamientos medios (*i.e.*, solo en estadios no adultos; *e.g.* *M. leonina* y *A. australis*) a altos (*i.e.*, hembras no adultas y adultas solapadas con machos no adultos; *e.g.* *O. flavescens*) entre las trayectorias ontogenéticas de ambos sexos. A pesar de este solapamiento, las especies del primer grupo, presentaron dimorfismo sexual en el tamaño (*i.e.*, machos mayores a hembras) aún en estadios juveniles, mientras que *O. flavescens* mostró cambios intersexuales en el tamaño solo en estadios adultos. La presencia de dimorfismo sexual en estadios ontogenéticos tempranos fue reportado para estas especies previamente (*e.g.* Cappozzo *et al.* 1991). Sin embargo, otras diferencias sexuales fueron adquiridas en las tres especies debido a la diferencia de pendientes de las trayectorias ontogenéticas de machos y hembras, que establecieron morfoespacios diferentes para cada sexo (vinculados también al PC2). Así, por ejemplo, *O. flavescens* a pesar de presentar tamaños semejantes en estadios no adultos, presentó diferencias en la forma debidas a diferencias en la dirección del cambio (*e.g.* aumento de POC y PL en hembras, pero aumento de CW, PW y RW en machos).

De modo semejante, el análisis de alometría multivariada demostró patrones fenotípicos variables entre sexos. Las tendencias de desarrollo fueron mayores en hembras que en machos para CBL, LO y variables neurocraneanas (*e.g.*, OCPH y BW). Trabajos previos en otáridos (*e.g.* Brunner *et al.* 2004) reportaron que las hembras crecen más rápido que los machos durante la primera etapa de crecimiento. Sin embargo, otras variables mostraron mayores tendencias en machos que en hembras (*e.g.*, *A. australis*: MW y RW; *A. gazella*: RW y CW; *A. tropicalis*: PW, ZW, RH, MW y RW; *O. flavescens*: PW, RH y CW; *M. leonina*: PW, RL, MW y CW). Muchos de estos caracteres estuvieron vinculados al desarrollo de caninos (*e.g.* RW, CW) y la inserción de músculos vinculados al movimiento de la cabeza (*i.e.* músculo esternocleidomastoideo; *e.g.* MW), altamente importantes durante las peleas entre machos durante la época reproductiva (*e.g.*, Brunner *et al.* 2004; Tarnawski *et al.* 2014a,b). Por lo tanto, estas diferencias estarían vinculadas al comportamiento poligínico de estas especies.



3. Reconstrucción de patrones de crecimiento en el antecesor

La información brindada por las optimizaciones del análisis alométrico indicó que el pinnípedo hipotético ancestral se habría caracterizado por tasas negativas de crecimiento (*i.e.*, alometría negativa) de las órbitas, la caja craneana y la placa occipital, implicando que estas estructuras crecen menos durante el desarrollo postnatal que el resto del cráneo. Estudios comparativos en mamíferos (*e.g.*, roedores: Moore 1966; primates: Moore & Lavelle 1975; carnívoros: Brunner *et al.* 2004; marsupiales: Flores *et al.* 2014) demostraron que el crecimiento de la caja craneana, órbitas y cápsulas óticas siguen un patrón similar al del sistema nervioso central, con un crecimiento rápido durante la etapa prenatal y postnatal temprana, completando la mayor parte de su desarrollo antes que el resto del cuerpo. Otras variables, como el largo craneano (CBL), el largo de la hilera de postcaninos (UPCL) y el ancho mastoideo (MW), también habrían presentado tendencias alométricas negativas en el pinnípedo ancestral de acuerdo a la evidencia incorporada en esta Tesis. La alometría negativa detectada para CBL marca una diferencia con otros grupos de mamíferos donde el cráneo tiene un crecimiento isométrico (*e.g.*, Primates: Flores & Casinos 2011; Mustelidae: Hattori *et al.* 2003; Canidae: Apéndice III, Tabla 9). Por otro lado, el desarrollo temprano de los postcaninos definitivos revela su importancia en la alimentación durante los estadios ontogenéticos tempranos. Dado que los caninos emergen lentamente (*e.g.*, Rand 1956), y no están del todo erupcionados al momento del destete, los postcaninos de los juveniles asumen una función principal en la alimentación. Si bien otros grupos de mamíferos mostraron patrones diferentes para la hilera dentaria (*e.g.*, Primates: Flores & Casinos 2011; Ungulados: Cassini *et al.* 2011; Canidae: Apéndice III, Tabla 9), se han reportado resultados similares en mustélidos (*e.g.*, Suzuki *et al.* 2011), el grupo hermano de los pinnípedos, indicando un posible patrón de común en el antecesor del clado formado por ambos grupos. Así mismo, la alometría negativa de MW también fue reportada en cánidos (*e.g.*, Segura & Prevosti 2012; Apéndice III, Tabla 9).

Por el contrario, otras estructuras craneanas mostraron un patrón de crecimiento diferente en el pinnípedo ancestral. Por ejemplo, en general el rostro se habría caracterizado por un mayor desarrollo ontogenético en estadios más tardíos (*i.e.*, alometría



positiva). Este patrón fue detectado por Brunner *et al.* (2004) para otáridos actuales (*e.g.* *Otaria*, *Arctocephalus*, *Eumetopias*, *Zalophus*), indicando que el desarrollo del esqueleto facial incluye un crecimiento pronunciado durante la adolescencia de los otáridos. Esta estructura, vinculada a la alimentación, respiración y vocalización, en los primeros estadios ontogenéticos se desarrolla a una tasa más lenta que las estructuras neurales, completando su desarrollo después de alcanzar la estabilización de CBL (*e.g.* Brunner *et al.* 2004). Sin embargo, la altura del rostro habría presentado un desarrollo isométrico. La isometría de esta variable indica que su crecimiento es proporcionado en sentido geométrico (*e.g.* Zaballos *et al.* 2009; *i.e.* solo hay variación del tamaño, no de la forma). La altura del rostro, tal como fue definida en esta Tesis, es una indicadora del área de la cavidad nasal. La cavidad nasal, estructura que contiene los turbinales, está vinculada a la respiración, termorregulación y olfato. Por lo tanto, el desarrollo isométrico de RH sugiere que el crecimiento de esta estructura es proporcional a la masa corporal y que las funciones que desempeña resultan necesarias para la supervivencia en todos los estadios ontogenéticos. No obstante, la alometría positiva de RH y RL, combinada a la isometría de RH, hace que el rostro del adulto sea proporcionalmente más ancho y largo que alto.

4. Patrones heterocrónicos

La optimización de los resultados del análisis alométrico permite, en función de la reconstrucción del estado basal, realizar comparaciones con los taxa terminales y detectar cambios heterocrónicos. Los conceptos de alometría y heterocronía son herramientas de gran interés para investigar dentro del campo de la biología evolutiva (Klingenberg 1998). El concepto de heterocronía hace referencia a las variaciones durante el desarrollo ontogenético en el tiempo de aparición de un carácter, o a los cambios en las tasas de formación o transformación de un rasgo morfológico (Braga & Rivas 2003). Por lo tanto, las variaciones detectadas en las tasas de transformación de los caracteres craneanos (*i.e.*, tendencias alométricas) con respecto al antecesor común pueden ser interpretadas como heterocronías. Por ejemplo, la sinapomorfía detectada en este trabajo para el clado formado por *A. australis* – *A. gazella* – *A. tropicalis*, permitió diferenciarlo del resto de los pinnípedos



estudiados por una menor tasa de crecimiento en CW. De acuerdo con Klingenberg (1998), la disminución de la tendencia alométrica con respecto al antecesor reduce el cambio ontogenético haciendo que el descendiente sea pedomórfico en el carácter en cuestión. Otros cambios pedomórficos se observaron en *M. leonina* para ZW, *L. carcinophaga* para OCPH, *A. gazella* para LO, y *A. australis* para CW. Esto indicaría que, en estas especies, las estructuras mencionadas (en comparación al pinnípedo hipotético ancestral) presentarían un desarrollo postnatal menor al del resto del cráneo. Por el contrario, otras estructuras, como MW en *A. australis* y RW en *L. carcinophaga*, presentaron un aumento en las tendencias alométricas respecto al antecesor hipotético. Este aumento podría acentuar los cambios ontogenéticos en los descendientes y hacer que éstos sean peramórficos (e.g. Klingenberg 1998). Las sinapomorfías detectadas para la Familia Otariidae en PW, OCPH y MW también implicaron cambios peramórficos respecto al pinnípedo ancestral. Cabe destacar que, con excepción de OCPH y LO, todos los cambios heterocrónicos detectados estuvieron vinculados a anchos craneanos. El conocimiento de estos patrones pueden indicar y, tal vez, explicar sesgos en la dirección de la evolución morfológica: morfologías que evolucionan más o menos fácilmente que otras y este tipo de sesgos constituye una restricción de desarrollo (“*constraint*” sensu Gould 1989; ver también Maynard Smith *et al.* 1985). En este caso, se podría concluir que los anchos craneanos, al igual que las órbitas y la placa occipital, han sido puntos focales en la evolución de los pinnípedos.

5. Señal filogenética

El clado Pinnipedia no mostró una señal filogenética fuerte en la morfología craneana, con excepción de MW. Resultados semejantes a los encontrados en este trabajo fueron detectados por Jones & Goswami (2010) para cráneos de pinnípedos mediante análisis de morfometría geométrica. Los grandes avances de la biología molecular y el aumento exponencial de sus aplicaciones en las reconstrucciones filogenéticas derivaron en topologías muchas veces incongruentes con las provenientes de datos morfológicos, lo cual posiblemente esté en relación con la baja señal filogenética en la forma (Milinkovitch & Thewissen 1997; Collard & Wood 2000; Madsen *et al.* 2001; Gaubert & Veron 2003; Koepfli



et al. 2006). Sin embargo, también podría haber una explicación alternativa a la baja influencia de la morfología craneana en la filogenia postulada. Por ejemplo, es sabido que las presiones ecológicas pueden actuar para cambiar significativamente la morfología (Cardini & Elton 2008). Entonces, podría esperarse que las variables ecológicas (*e.g.* edad de destete, tasas de crecimiento, dieta, comportamiento poligínico, etc.) hayan tenido una mayor influencia en la morfología craneana que la filogenia.



Apéndices

Apéndice I. Listado de ejemplares utilizados en este capítulo.

Hydrurga leptonyx. MACN 13.17, FZB 1067, RNP 2788, RNP 1511, MLP 30.XII.02.10, MLP 26.IV.00.14, RNP 1681, RNP 2697, RNP 2654, RNP 911, RNP 1626, RNP 1198, RNP 1526, AC 36, RNP 890, MACN 32.207, MLP 1059, MLP 691, RNP 425, 2030, 1659, MACN 49.250*, RNP 2699, 1637, MACN 20435*, AC 153, MLP 14.IV.48.11, MACN 20.396, MACN 21.29, RNP 890, RNP 1596, RNP 2237, RNP 425, RNP 2391, RNP 2029, RNP 999, LAMAMA H.L-001, RNP 1533, CCB.01, IAA 95-1, MLP 24.IX.01.20.

Leptonychotes weddellii. CFA 10018, CFA WED-01, IAA 02.15, MLP 14.IV.48.12, IAA 08.3, RNP 2163, MACN 22854, MACN 19.19, MACN 49.253, MACN 49.251, MACN 22610, MACN 4.234, AC 35, MACN 49.252, MACN 13.27, CFA 10017, MACN 20628, IAA 01-13, MACN 20626, MLP 31.XII.02.24, MMPMa 4229, MACN 4.226.

Lobodon carcinophaga. RNP 1771, IAA AA-13, RNP 616, IAA 00-10, LAMAMA L.C-002, LAMAMA L.C.-003, RNP 1610, 184, MACN 19.20, RNP 1640, LAMAMA L.C-001, MLP 22.III.99.10, MLP 474, RNP 534, MLP 30.XII.02.11, RNP 608, RNP 990, IAA 530.

Ommatophoca rossii. MACN 48.260, RNP 249, MACN 49.259.

Mirounga leonina. ♀: IAA 01-14, LAMAMA ML-024, MLP 1966, MACN 22615, IAA AA-7, IAA AA-2, IAA AA-8, CFA 12859, IAA 10, LAMAMA ML-001, IAA AA-10, IAA 02.23, IAA 02.17, IAA 02.24, IAA AA-11, IAA 02.29, IAA AA-9, IAA 02.20, IAA 02.25, IAA 02.28, CNP 037, MACN 49.52, LAMAMA ML-015, MACN 22611, IAA 00-9, IAA 96-1, MACN 22614, IAA 08/09, MACN 22613, ZOO-BA M-0016, CNP 111, CNP ML-025, MACN 22612, CNP ML 035, IAA 03.4, IAA 02.12, MACN 20434, IAA 03.5. ♂: IAA 02.14, IAA 02.30, IAA AA-6, LAMAMA ML-026, RNP 1127, IAA 02.22, IAA 02.26, IAA 02.19, IAA 02.18, IAA AA-n2, IAA 02.21, LAMAMA ML-016, IAA 02.16, MACN 26.222, LAMAMA ML-021, MACN 20608, MACN 24.91, MLP 1504, IAA 99-5, MLP 26.IV.00.13, LAMAMA ML-017, CNP 04-1999, LAMAMA ML-032, LAMAMA ML-028, LAMAMA ML-020, MLP 947, IAA 00-8, MACN 13.26.

Otaria flavescens. ♀: LAMAMA OF-331, MACN 23574, LAMAMA OF-70, MACN 21740, MACN 21739, MLP 26.IV.00.5, LAMAMA OF-627, LAMAMA OF-620, LAMAMA OF-484, MLP 26.IV.00.9, LAMAMA OF-144, LAMAMA OF-556, RNP 1748, LAMAMA OF-237, LAMAMA OF-686, LAMAMA OF-623, LAMAMA OF-604, LAMAMA OF-417, LAMAMA OF-147, LAMAMA OF-505, RNP 2319, MACN 21737, LAMAMA OF-243, MLP 7.VII.50.1, LAMAMA OF-555, LAMAMA OF-033, LAMAMA OF-444, LAMAMA OF-127, MACN 21738, CNP 253, CNP 588, LAMAMA OF-024, LAMAMA OF-90, MLP 1531, MACN 21742, MACN 25.138, MACN 20.573, MLP 1060, LAMAMA OF-303, LAMAMA 61, CNP 616, CNP 578, MACN 24967, CNP 590, MACN 24944, MACN 20572, MACN 22608, LAMAMA OF-026, CNP 381, CNP 385, LAMAMA OF-88, MLP 26.IV.00.7, RNP 948, MACN 20579, RNP 1600, MLP 1968, RNP 1557, MACN 20578, GEMARS 565, MACN 20596, CNP 453, MLP 475, LAMAMA OF-029, MACN 22853, LAMAMA OF-136, MLP 27.X.97.14, MLP 465, RNP 2364, MACN 13.11, RNP 2416, MLP 41. ♂: LAMAMA 142, RNP 2416f, CNP 569, MACN 30.236, LAMAMA OF-115, LAMAMA OF-134, CNP 329, CNP 606, CNP 386, LAMAMA OF-053, MACN 21.744, CNP 371, MACN 20595, LAMAMA OF-210, MLP 26.IV.00.6, CNP 427, CNP 629, MLP 8.X.01.8, LAMAMA OF-031, MACN 50.52, MLP 26.IV.00.8, UFSC 1341, CNP 605, CNP 487, MACN 21743, GEMARS 343, LAMAMA OF-270, MMPMa 4086, GEMARS 967, GEMARS 799, MACN 25.45, MLP 453, LAMAMA OF-105, GEMARS 196, LAMAMA OF-43, MACN 22609, GEMARS 822, GEMARS 229, GEMARS 812, LAMAMA OF-032, MACN 20420, MACN 22852, CNP 419, LAMAMA OF-337, RNP 2068, RNP 2396, MLP 14.IV.48.9, GEMARS 659, LAMAMA OF-60, MACN 21995, RNP 2477, MACN 20583, LAMAMA OF-152, MMPMa 6/11, MLP 1532, LAMAMA OF-030, MACN 13.14, LAMAMA OF-151, MLP 26.IV.00.11, MACN 13.13, CNP 20, CNP 213, CNP 245, MACN 24733, MMPMa 4013, LAMAMA OF-028, RNP 2371, CFA 11906, LAMAMA OF-022, RNP 2683, MLP 1526, RNP 2464, RNP 2475, RNP 2457, LAMAMA OF-155, CNP 244, CNP 492, MACN 41.226, LAMAMA 479, MACN 22851, MACN 27.27, ZOO-BA-M-15, RNP 917, RNP 2458, RNP 2395, MLP 49, GEMARS 428, MLP 4.X.94.4, CFA 10319, CNP 490, MACN 21984, MACN 21994, MMPMa 21/9/99, GEMARS 171, RNP 2456, MACN 23.26, RNP 2633, RNP 951, RNP 2467, LAMAMA OF-025, CNP 250, CNP 353, MACN 22371, MACN 25.168, MLP 26.IV.00.2, RNP 2468, RNP 2462, MLP 1328, MLP 82, MLP



1330, MLP 26.IV.00.10, MLP 26.IV.00.3, RNP 2635, CNP 199, MLP 1331, MLP 1332, MACN 159, MLP 26.XII.02.34.

Arctocephalus australis. ♀: MCN 2687, MMPMa 4094, UFSC 1015, MCN 533, MCN 2633, UFSC 1139, UFSC 1276, MACN 25.192, MMPMa 4098, MCN 2694, MLP 1193, UFSC 1362, UFSC 1374, UFSC 1148, UFSC 1137, MCN 2636, MCN 2639, MCN 247, UFSC 1348, MLP 12.XI.02.13, RNP 2625, MCN 2509, RNP 2580, RNP 1337, UFSC 1141, RNP 2279, RNP 2696, UFSC 1131, MCN 2625, UFSC 1345, RNP 1728, MMPMa 06-dic-09, RNP 1646, MCN 2644, RNP 2689, CNP Aa-017, MMPMa 4080, UFSC 1133, MACN 23297, RNP 2792, MACN 21998, MCN 2614, RNP 1269, MMPMa 4081, MCN 2833, CFA 10508, MMPMa 4073, RNP 2338, RNP 2752, FZB 2699, MACN 21861. ♂: UFSC 1335, MCN 2834, RNP 1311, UFSC 1343, UFSC 1043, MCN 2498, UFSC 1325, MCN 2621, MCN 2692, UFSC 1363, UFSC 1337, UFSC 1380, RNP 2271, CNP Aa-008, MCN 2650, MCN 2839, MCN 2647, MLP 27.X.97.17, MACN 28.261, UFSC 1263, MCN 2507, RNP 437, RNP 2337, UFSC 1147, RNP 2298, UFSC 1096, CNP Aa-025, MCN 2500, RNP 1380, UFSC 1272, RNP 2680, MMPMa 4085, RNP 1796, MACN 20570, MCN 2684, MCN 2634, UFSC 1040, MCN 2495, MCN 2638, UFSC 1283, MCN 2537, RNP 1581, UFSC 1320, UFSC 1111, CNP Aa-002, MACN 20569, CNP Aa-030, MMPMa 4154, MCN 2628, MMPMa 4084, UFSC 1282, CNP Aa-007, MCN 2529, MCN 2606, RNP 2574, CNP Aa-031, CNP Aa-026, CNP Aa-022, UFSC 1378, CNP Aa-011, CNP Aa-032, UFSC 1274, CNP Aa-018, UFSC 1143, MCN 2706, CNP Aa-005, CNP Aa-020, MCN 2685, UFSC 1142, CNP Aa-029, UFSC 1166, UFSC 1157, MACN 24732, RNP 2520, UFSC 1159, CNP Aa-003, UFSC 1158, CNP Aa-015, CNP Aa-021, UFSC 1163, UFSC 1063, MMPMa 4143, MACN 20.566, UFSC 1323, MCN 2630, UFSC 1160, MMPMa 4014, CNP Aa-016, CNP Aa-033, MLP 14.IV.48.14, MACN 20568, UFSC 1169, UFSC 1154, MLP 1326, MLP 1061, MACN 29.769, CNP Aa-012, MACN 21.862, CFA 12858, MACN 21863, CNP Aa-001, MCN 2649, RNP 914, RNP 1365, MCN 2688, UFSC 1228, CNP Aa-023, RNP 713, RNP 1995, CNP Aa-010, RNP 1721, CNP Aa-019.

Arctocephalus gazella. ♀: MMPMa 4087, RNP 2166, RNP 2650, RNP 2631, RNP 2646, MMPMa 4083, RNP 2712, RNP 2645, RNP 2640, RNP 2639, RNP 2636. ♂: MACN 16513, RNP 2675, RNP 2632, RNP 2674, IAA 00.7, RNP 2771, RNP 2641, MACN 21354, MLP 25.IV.02.23, RNP 2634, MACN 21061, MACN 21352, RNP 2677, IAA 00.1, RNP 2630, MACN 21350, MACN 20436, IAA 01.5, MACN 23666, IAA AA-4, IAA AA-1, IAA 01.10, IAA 01.2, MACN 16512, IAA 01.7, MACN 21858, RNP 1989, IAA 99.4, MACN 21758*, MACN 21859, MACN 21349, MACN 21756, IAA 97.1, IAA 00.3, MACN 21996, RNP 1744, IAA 00.2, MACN 21351, IAA 00.5, MACN 21755, MACN 21860, IAA 01.1, IAA 01.9, MACN 21760, IAA 99.2, IAA 01.12, MACN 21761, IAA AA-3, MACN 21857, MACN 21062, IAA AA-5, MACN 21757, MACN 24353, IAA 01.4, IAA 00.4, IAA 00.6, IAA 01.6, IAA 01.11, MACN 21754, IAA 99.3, MACN 21.060, MACN 21759, IAA 99.1, IAA 01.3.

Arctocephalus tropicalis. ♀: UFSC 1342, MMPMa 4082, MCN 2623, UFSC 1255, UFSC 1241, UFSC 1340, RNP 2278, RNP 2687, MCN 2609, RNP 2652. ♂: UFSC 1212, UFSC 1280, UFSC 1338, UFSC 1237, RNP 2406, MCN 2499, RNP 1683, RNP 2682, RNP 2715, MCN 2631, MCN 2617, RNP 2686, RNP 2642, MCN 2520, MCN 2613, UFSC 1242, MCN 2504, MCN 2626, UFSC 1277, RNP 2647, MCN 2615, MCN 2458, RNP 2455, UFSC 1319, UFSC 1132, MCN 2620, MCN 2608, MCN 2607, RNP 2516, MCN 2640, MCN 2646, UFSC 1016, MCN 2632, RNP 2649, MMPMa 4142, UFSC 1120, MCN 2605, MCN 2502, RNP 2655, MCN 2463, RNP 2624, MCN 2642, MCN 2510, MCN 2511, UFSC 1017, MCN 2641, RNP 2753, RNP 2753, RNP 2157.

Apéndice II. Análisis de componentes principales. En las tablas 1-3 se muestran los eigenvectores para los dos primeros factores (PC1 y PC2), con sus respectivos eigenvalores entre paréntesis.



Tabla 1. Resultados del análisis de componentes principales para Pinnipedia en conjunto y para cada familia.

| Var. | PINNIPEDIA (n=668) | | OTARIIDAE (n=513) | | PHOCIDAE (n=155) | |
|--------|--------------------|-------------|-------------------|------------|------------------|-------------|
| | PC1 (86,9%) | PC2 (4,84%) | PC1 (92,0%) | PC2 (2,8%) | PC1 (83,6%) | PC2 (10,5%) |
| 1.CBL | 0,230 | -0,048 | 0,218 | -0,107 | 0,262 | -0,209 |
| 2.PL | 0,301 | -0,343 | 0,344 | 0,079 | 0,294 | -0,082 |
| 3.PW | 0,365 | 0,282 | 0,344 | 0,306 | 0,297 | 0,095 |
| 4.ZW | 0,261 | 0,119 | 0,251 | -0,206 | 0,241 | 0,159 |
| 5.UPCL | 0,181 | -0,350 | 0,194 | -0,147 | 0,219 | -0,687 |
| 6.OCPH | 0,222 | -0,025 | 0,237 | -0,010 | 0,186 | 0,118 |
| 7.BW | 0,111 | 0,550 | 0,046 | 0,057 | 0,114 | 0,265 |
| 8.RL | 0,299 | -0,023 | 0,282 | -0,101 | 0,320 | -0,284 |
| 9.LO | 0,171 | 0,236 | 0,135 | -0,281 | 0,205 | 0,221 |
| 10.RH | 0,272 | 0,099 | 0,262 | -0,016 | 0,278 | 0,186 |
| 11.MW | 0,267 | 0,212 | 0,259 | -0,224 | 0,179 | 0,096 |
| 12.POC | 0,109 | 0,331 | 0,054 | 0,796 | 0,206 | 0,126 |
| 13.LAU | 0,281 | -0,060 | 0,268 | -0,121 | 0,308 | -0,265 |
| 14.RW | 0,347 | -0,140 | 0,374 | 0,129 | 0,325 | 0,181 |
| 15.CW | 0,291 | -0,341 | 0,327 | 0,124 | 0,325 | 0,259 |

Tabla 2. Resultados del análisis de componentes principales para Otariidae: *Arctocephalus australis* (n=119♂, 51♀), *A. gazella* (n=71♂, 10♀), *A. tropicalis*(n=50♂, 10♀) y *Otaria flavescens* (n= 120♂, 66♀).

| Var. | <i>A. australis</i> | | <i>A. gazella</i> | | <i>A. tropicalis</i> | | <i>O. flavescens</i> | |
|------|---------------------|------------|-------------------|------------|----------------------|-------------|----------------------|-------------|
| | PC1 (89,5%) | PC2 (4,0%) | PC1 (86,4%) | PC2 (3,6%) | PC1 (79,4%) | PC2 (10,3%) | PC1 (92,3%) | PC2 (3,03%) |
| CBL | 0,238 | -0,094 | 0,186 | -0,131 | 0,215 | -0,007 | 0,2222 | -0,159 |
| PL | 0,278 | -0,183 | 0,234 | -0,166 | 0,264 | 0,083 | 0,2903 | -0,258 |
| PW | 0,275 | 0,161 | 0,312 | -0,212 | 0,342 | -0,071 | 0,3104 | 0,172 |
| ZW | 0,288 | -0,104 | 0,206 | -0,161 | 0,260 | 0,109 | 0,2738 | -0,078 |
| UPCL | 0,211 | -0,119 | 0,220 | 0,068 | 0,219 | 0,082 | 0,182 | -0,156 |
| OCPH | 0,251 | -0,124 | 0,194 | -0,081 | 0,205 | 0,004 | 0,236 | 0,084 |
| BW | 0,039 | 0,088 | 0,032 | -0,033 | 0,0424 | -0,049 | 0,0314 | 0,248 |
| RL | 0,309 | -0,137 | 0,263 | -0,319 | 0,319 | 0,037 | 0,2919 | -0,122 |
| LO | 0,168 | -0,065 | 0,111 | -0,024 | 0,159 | 0,008 | 0,1691 | -0,219 |
| RH | 0,274 | -0,012 | 0,265 | -0,033 | 0,259 | -0,044 | 0,2436 | 0,092 |
| MW | 0,338 | -0,089 | 0,264 | -0,145 | 0,324 | 0,082 | 0,2621 | 0,074 |
| POC | -0,077 | 0,451 | -0,045 | 0,470 | -0,089 | -0,919 | 0,03019 | 0,739 |
| LAU | 0,281 | -0,175 | 0,205 | -0,194 | 0,239 | 0,036 | 0,2726 | -0,259 |
| RW | 0,360 | 0,234 | 0,385 | -0,010 | 0,378 | -0,21 | 0,361 | 0,165 |
| CW | 0,264 | 0,750 | 0,519 | 0,699 | 0,313 | -0,257 | 0,398 | 0,249 |



Tabla 3. Resultados del análisis de componentes principales para Phocidae: *Mirounga leonina* (n=32♂, 41♀), *Hydrurga leptonyx* (n=40), *Lobodon carcinophaga* (n=18), *Leptonychotes weddellii* (n=21) y *Ommatophoca rossii* (n=3).

| | <i>M. leonina</i> | | <i>H. leptonyx</i> | | <i>L. carcinophaga</i> | | <i>L. weddellii</i> | | <i>O. rossii</i> | |
|----|-------------------|----------------|--------------------|---------------|------------------------|----------------|---------------------|----------------|------------------|---------------|
| | PC1 (95,9%) | PC2 (1,42%) | PC1 (82,8%) | PC2 (3,9%) | PC1 (86,7%) | PC2 (3,35%) | PC1 (81,8%) | PC2 (6,69%) | PC1 (97,1%) | PC2 (2,9%) |
| 1 | 0,253 | -0,208 | 0,288 | -0,169 | 0,207 | -0,023 | 0,298 | -0,044 | 0,300 | -0,133 |
| 2 | 0,295 | -0,207 | 0,299 | 0,016 | 0,256 | -0,050 | 0,307 | 0,069 | 0,237 | 0,054 |
| 3 | 0,307 | 0,132 | 0,264 | 0,038 | 0,303 | -0,087 | 0,212 | 0,001 | 0,248 | -0,610 |
| 4 | 0,241 | -0,108 | 0,332 | 0,044 | 0,276 | -0,182 | 0,279 | 0,037 | 0,283 | 0,001 |
| 5 | 0,196 | -0,164 | 0,228 | -0,111 | 0,236 | 0,123 | 0,238 | 0,217 | 0,170 | 0,218 |
| 6 | 0,177 | -0,048 | 0,273 | -0,184 | 0,095 | -0,109 | 0,200 | 0,094 | 0,196 | -0,398 |
| 7 | 0,103 | -0,119 | 0,102 | 0,005 | 0,070 | -0,211 | 0,134 | -0,007 | 0,139 | -0,028 |
| 8 | 0,297 | -0,141 | 0,283 | -0,203 | 0,345 | 0,133 | 0,312 | 0,174 | 0,289 | 0,431 |
| 9 | 0,202 | -0,141 | 0,219 | -0,178 | 0,188 | -0,135 | 0,260 | -0,047 | 0,256 | 0,066 |
| 10 | 0,291 | -0,145 | 0,316 | 0,287 | 0,299 | 0,774 | 0,282 | 0,433 | 0,213 | 0,299 |
| 11 | 0,183 | -0,058 | 0,249 | -0,095 | 0,146 | -0,012 | 0,235 | -0,050 | 0,265 | -0,181 |
| 12 | 0,239 | 0,018 | 0,100 | -0,172 | 0,139 | -0,363 | 0,077 | 0,226 | 0,174 | 0,081 |
| 13 | 0,286 | -0,268 | 0,318 | -0,132 | 0,249 | 0,022 | 0,329 | 0,033 | 0,328 | -0,006 |
| 14 | 0,337 | 0,209 | 0,297 | 0,221 | 0,430 | -0,332 | 0,240 | -0,015 | 0,296 | -0,132 |
| 15 | 0,341 | 0,813 | 0,144 | 0,813 | 0,349 | 0,081 | 0,326 | -0,813 | 0,367 | 0,251 |

Variabes. 1, CBL; 2, PL; 3, PW; 4, ZW; 5, UPCL; 6, OCPH; 7, BW; 8, RL; 9, LO; 10, RH; 11, MW; 12, POC; 13, LAU; 14, RW; 15, CW.

Apéndice III. Tablas 1-9 de alometría multivariada para cada especie. Se muestran los resultados de Jackknife calculado para el conjunto de pseudovalores *de trimmed* (ver materiales y métodos). Valor de isometría=0,267. Variables abreviadas como en Capítulo 2: “Materiales y métodos”, Fig 2. La tendencia del crecimiento (Tend.) está representada en los siguientes símbolos: = isometría, + alometría positiva, - alometría negativa. IC=intervalo de confianza al 99%. Sexo: H, hembras, M, machos.

Tabla 1. Alometría multivariada en *Arctocephalus australis* (n=51♀, 119♂).

| Var. | Sexo | Unbias | Bias | IC | Tend. | Desvío |
|------|------|--------|-----------|-------------|-------|--------|
| CBL | H | 0,263 | -4,22E-04 | 0,247-0,279 | = | -0,004 |
| | M | 0,241 | -6,50E-05 | 0,232-0,248 | - | -0,027 |
| PL | H | 0,330 | -4,22E-04 | 0,295-0,365 | + | 0,063 |
| | M | 0,284 | -9,57E-05 | 0,265-0,302 | = | 0,016 |
| PW | H | 0,212 | -8,04E-04 | 0,148-0,275 | = | -0,056 |
| | M | 0,275 | -1,31E-04 | 0,247-0,303 | = | 0,008 |
| ZW | H | 0,307 | -2,60E-04 | 0,278-0,335 | + | 0,040 |



| | | | | | | |
|------|---|-------|-----------|-------------|---|--------|
| | M | 0,297 | -8,53E-05 | 0,286-0,307 | + | 0,029 |
| UPCL | H | 0,268 | -3,17E-04 | 0,223-0,313 | = | 0,001 |
| | M | 0,209 | -8,82E-05 | 0,193-0,225 | - | -0,058 |
| OCPH | H | 0,269 | -6,41E-04 | 0,242-0,297 | = | 0,002 |
| | M | 0,258 | -5,98E-05 | 0,244-0,273 | = | -0,009 |
| BW | H | 0,035 | -6,96E-05 | 0,005-0,064 | - | -0,232 |
| | M | 0,034 | -2,68E-05 | 0,018-0,051 | - | -0,233 |
| RL | H | 0,388 | -1,34E-04 | 0,341-0,434 | + | 0,121 |
| | M | 0,312 | -9,52E-05 | 0,292-0,332 | + | 0,044 |
| LO | H | 0,186 | -3,96E-04 | 0,154-0,217 | - | -0,082 |
| | M | 0,174 | -3,49E-05 | 0,157-0,191 | - | -0,093 |
| RH | H | 0,258 | -9,87E-04 | 0,210-0,305 | = | -0,010 |
| | M | 0,281 | -1,00E-04 | 0,263-0,300 | = | 0,014 |
| MW | H | 0,297 | -4,61E-04 | 0,255-0,338 | = | 0,030 |
| | M | 0,353 | -1,08E-04 | 0,339-0,365 | + | 0,085 |
| LAU | H | 0,320 | -3,02E-04 | 0,293-0,346 | + | 0,053 |
| | M | 0,288 | -6,53E-05 | 0,275-0,300 | + | 0,021 |
| RW | H | 0,279 | -6,45E-04 | 0,238-0,320 | = | 0,012 |
| | M | 0,352 | -1,81E-04 | 0,336-0,367 | + | 0,085 |
| CW | H | 0,154 | -1,04E-03 | 0,083-0,224 | - | -0,113 |
| | M | 0,223 | -2,61E-04 | 0,183-0,263 | - | -0,044 |

(continuación Tabla 1)

Tabla 2. Alometría multivariada en *Arctocephalus gazella* (n=71 ♂, 10 ♀)

| Var. | Sex | Unbias | Bias | IC | Tend. | Desvío |
|------|-----|--------|--------|----------------|-------|--------|
| CBL | H | 0,200 | -0,011 | 0,128-0,272 | = | -0,067 |
| | M | 0,212 | -0,002 | 0,184-0,239 | - | -0,055 |
| PL | H | 0,238 | -0,013 | 0,104-0,371 | = | -0,029 |
| | M | 0,286 | -0,003 | 0,243-0,329 | = | 0,019 |
| PW | H | 0,269 | -0,017 | 0,153-0,384 | = | 0,002 |
| | M | 0,328 | 0,001 | 0,243-0,413 | = | 0,061 |
| ZW | H | 0,278 | -0,028 | 0,010-0,545 | = | 0,010 |
| | M | 0,258 | -0,002 | 0,236-0,281 | = | -0,009 |
| UPCL | H | 0,464 | -0,018 | 0,064-0,863 | = | 0,197 |
| | M | 0,220 | 0,000 | 0,162-0,278 | = | -0,047 |
| OCPH | H | 0,429 | -0,049 | (-0,078)-0,937 | = | 0,162 |
| | M | 0,206 | 0,000 | 0,162-0,249 | - | -0,062 |
| BW | H | 0,082 | -0,004 | (-0,109)-0,272 | = | -0,186 |
| | M | 0,032 | -0,001 | (-0,012)-0,076 | - | -0,235 |



| | | | | | | |
|------------|---|-------|--------|----------------|---|--------|
| RL | H | 0,378 | -0,009 | 0,231-0,524 | = | 0,110 |
| | M | 0,300 | 0,000 | 0,228-0,371 | = | 0,032 |
| LO | H | 0,108 | -0,010 | (-0,026)-0,242 | - | -0,159 |
| | M | 0,103 | -0,001 | 0,068-0,139 | - | -0,164 |
| RH | H | 0,252 | -0,011 | 0,126-0,379 | = | -0,015 |
| | M | 0,296 | -0,001 | 0,240-0,351 | = | 0,029 |
| MW | H | 0,357 | -0,049 | (-0,125)-0,839 | = | 0,090 |
| | M | 0,291 | -0,002 | 0,259-0,323 | = | 0,024 |
| LAU | H | 0,245 | -0,011 | 0,059-0,429 | = | -0,023 |
| | M | 0,264 | -0,002 | 0,235-0,293 | = | -0,003 |
| RW | H | 0,337 | -0,019 | 0,265-0,408 | = | 0,070 |
| | M | 0,381 | 0,001 | 0,337-0,424 | + | 0,113 |
| CW | H | 0,331 | 0,012 | (-0,321)-0,98 | = | 0,064 |
| | M | 0,361 | -0,001 | 0,274-0,448 | + | 0,094 |

(continuación Tabla 2)

Tabla 3. Alometría multivariada en *Arctocephalus tropicalis* (n=50 ♂, 10 ♀)

| Var. | Sex | Unbias | Bias | IC | Tend. | Desvío |
|-------------|-----|--------|--------|-------------------|-------|--------|
| CBL | H | 0,475 | -0,132 | 0,148-0,801 | = | 0,207 |
| | M | 0,227 | 0,000 | 0,212-0,241 | - | -0,041 |
| PL | H | 0,599 | -0,179 | 0,051-1,148 | = | 0,332 |
| | M | 0,291 | 0,000 | 0,259-0,324 | = | 0,024 |
| PW | H | 1,519 | -0,570 | (-0,002)-3,040 | = | 1,252 |
| | M | 0,352 | 0,000 | 0,299-0,406 | + | 0,085 |
| ZW | H | -0,090 | 0,061 | (-0,300)-0,120 | - | -0,358 |
| | M | 0,283 | 0,000 | 0,250-0,315 | = | 0,015 |
| UPCL | H | 0,441 | -0,138 | (-0,204)-1,086 | = | 0,174 |
| | M | 0,239 | 0,001 | 0,209-0,270 | = | -0,028 |
| OCPH | H | 0,258 | 0,000 | (-0,203)-0,718 | = | -0,009 |
| | M | 0,209 | -0,001 | 0,174-0,244 | - | -0,058 |
| BW | H | 0,131 | 0,011 | (-0,232)-0,493 | = | -0,137 |
| | M | 0,037 | -0,001 | 0,006-0,069 | - | -0,230 |
| RL | H | 0,401 | -0,134 | (-0,149)-0,951 | = | 0,134 |
| | M | 0,327 | 0,000 | 0,259-0,395 | = | 0,060 |
| LO | H | -0,401 | 0,255 | (-1,271)-0,470 | = | -0,668 |
| | M | 0,185 | 0,001 | 0,127-0,243 | - | -0,082 |
| RH | H | 0,867 | -0,299 | 0,309-1,424 | + | 0,599 |
| | M | 0,261 | -0,002 | 0,222-0,301 | = | -0,006 |
| MW | H | -0,408 | 0,206 | (-0,682)-(-0,134) | - | -0,675 |
| | M | 0,336 | 0,000 | 0,284-0,388 | + | 0,068 |



| | | | | | | |
|-----|---|-------|--------|----------------|---|--------|
| LAU | H | 0,605 | -0,185 | 0,019-1,190 | = | 0,337 |
| | M | 0,262 | -0,001 | 0,248-0,276 | = | -0,005 |
| RW | H | 1,384 | -0,477 | 0,255-2,512 | = | 1,116 |
| | M | 0,344 | -0,002 | 0,298-0,391 | + | 0,077 |
| CW | H | 0,115 | 0,214 | (-1,640)-1,869 | = | -0,152 |
| | M | 0,238 | -0,003 | 0,144-0,331 | = | -0,030 |

(continuación Tabla 3)

Tabla 4. Alometría multivariada en *Otaria flavescens* (n=66 ♀, 120 ♂)

| Var. | Sexo | Unbias | Bias | CI | Tend. | Desvío |
|------|------|--------|-----------|----------------|-------|--------|
| CBL | H | 0,261 | -1,20E-03 | 0,240-0,281 | = | -0,007 |
| | M | 0,225 | -4,79E-04 | 0,212-0,239 | - | -0,042 |
| PL | H | 0,353 | -1,33E-03 | 0,327-0,378 | + | 0,085 |
| | M | 0,301 | -4,17E-04 | 0,287-0,314 | + | 0,033 |
| PW | H | 0,277 | 9,18E-04 | 0,239-0,316 | = | 0,010 |
| | M | 0,309 | -1,84E-04 | 0,294-0,325 | + | 0,042 |
| ZW | H | 0,270 | 6,81E-04 | 0,241-0,299 | = | 0,003 |
| | M | 0,282 | 2,40E-04 | 0,265-0,298 | = | 0,014 |
| UPCL | H | 0,215 | -4,90E-04 | 0,180-0,249 | - | -0,053 |
| | M | 0,188 | 1,23E-05 | 0,171-0,205 | - | -0,079 |
| OCPH | H | 0,186 | 4,22E-04 | 0,157-0,215 | - | -0,081 |
| | M | 0,241 | 6,20E-04 | 0,223-0,259 | - | -0,026 |
| BW | H | 0,030 | 1,29E-03 | (-0,035)-0,096 | - | -0,237 |
| | M | 0,022 | 8,16E-05 | (-0,001)-0,045 | - | -0,245 |
| RL | H | 0,372 | -1,38E-03 | 0,342-0,401 | + | 0,105 |
| | M | 0,285 | -5,90E-04 | 0,266-0,303 | = | 0,017 |
| LO | H | 0,221 | -1,03E-03 | 0,186-0,257 | - | -0,046 |
| | M | 0,174 | -4,71E-04 | 0,153-0,196 | - | -0,093 |
| RH | H | 0,251 | 2,45E-03 | 0,186-0,315 | = | -0,016 |
| | M | 0,247 | 1,22E-04 | 0,232-0,262 | - | -0,020 |
| MW | H | 0,210 | 1,99E-05 | 0,186-0,233 | - | -0,058 |
| | M | 0,277 | 6,43E-04 | 0,259-0,295 | = | 0,010 |
| LAU | H | 0,323 | -1,26E-03 | 0,299-0,347 | + | 0,056 |
| | M | 0,277 | -3,94E-04 | 0,262-0,292 | = | 0,010 |
| RW | H | 0,311 | 2,33E-04 | 0,284-0,338 | + | 0,044 |
| | M | 0,356 | 1,13E-04 | 0,337-0,375 | + | 0,089 |
| CW | H | 0,296 | -2,97E-03 | 0,226-0,366 | = | 0,028 |
| | M | 0,372 | -4,02E-04 | 0,349-0,394 | + | 0,104 |



Tabla 5. Alometría multivariada en *Mirounga leonina* (n= 41 ♀, 32 ♂)

| Var. | Sexo | Unbias | Bias | IC | Tend. | Desvío |
|------|------|--------|-----------|-------------|-------|--------|
| CBL | H | 0,296 | -3,45E-04 | 0,278-0,314 | + | 0,029 |
| | M | 0,255 | -1,05E-04 | 0,245-0,264 | - | -0,013 |
| PL | H | 0,330 | -5,05E-04 | 0,304-0,356 | + | 0,063 |
| | M | 0,303 | -2,57E-04 | 0,287-0,319 | + | 0,036 |
| PW | H | 0,286 | -2,71E-04 | 0,246-0,327 | = | 0,019 |
| | M | 0,311 | -3,36E-05 | 0,292-0,330 | + | 0,044 |
| ZW | H | 0,252 | -3,40E-04 | 0,234-0,271 | = | -0,015 |
| | M | 0,248 | -1,13E-04 | 0,234-0,262 | - | -0,019 |
| UPCL | H | 0,221 | 2,06E-04 | 0,189-0,253 | - | -0,046 |
| | M | 0,202 | -9,08E-05 | 0,176-0,228 | - | -0,065 |
| OCPH | H | 0,192 | -4,43E-04 | 0,167-0,218 | - | -0,075 |
| | M | 0,178 | -1,51E-04 | 0,161-0,194 | - | -0,089 |
| BW | H | 0,146 | -1,63E-04 | 0,127-0,164 | - | -0,122 |
| | M | 0,096 | -7,64E-05 | 0,075-0,117 | - | -0,171 |
| RL | H | 0,335 | -7,42E-04 | 0,301-0,369 | + | 0,068 |
| | M | 0,308 | -1,43E-04 | 0,285-0,331 | + | 0,041 |
| LO | H | 0,235 | -5,20E-05 | 0,202-0,269 | = | -0,032 |
| | M | 0,206 | -1,56E-04 | 0,185-0,227 | - | -0,061 |
| RH | H | 0,307 | 9,56E-04 | 0,254-0,360 | = | 0,040 |
| | M | 0,305 | 1,22E-04 | 0,283-0,327 | + | 0,038 |
| MW | H | 0,187 | -4,49E-04 | 0,160-0,213 | - | -0,081 |
| | M | 0,184 | 9,90E-05 | 0,166-0,202 | - | -0,083 |
| LAU | H | 0,333 | -3,13E-04 | 0,307-0,359 | + | 0,066 |
| | M | 0,293 | -5,13E-05 | 0,280-0,306 | + | 0,026 |
| RW | H | 0,304 | -9,71E-04 | 0,275-0,333 | + | 0,037 |
| | M | 0,339 | -3,09E-05 | 0,323-0,356 | + | 0,072 |
| CW | H | 0,235 | -1,19E-03 | 0,160-0,308 | = | -0,033 |
| | M | 0,373 | -3,27E-04 | 0,341-0,405 | + | 0,105 |

Tabla 6. Alometría multivariada en *Hydrurga leptonyx* (n=40)

| Var. | Unbias | Bias | IC | Tend. | Desvío |
|------|--------|-----------|-------------|-------|--------|
| CBL | 0,295 | -2,26E-03 | 0,263-0,327 | = | 0,028 |
| PL | 0,302 | -8,30E-04 | 0,273-0,330 | + | 0,035 |
| PW | 0,265 | 2,53E-04 | 0,205-0,325 | = | -0,002 |
| ZW | 0,335 | -7,75E-04 | 0,305-0,364 | + | 0,067 |



| | | | | | |
|------|-------|-----------|-------------|---|--------|
| UPCL | 0,239 | -4,80E-03 | 0,148-0,329 | = | -0,029 |
| OCPH | 0,278 | -1,38E-03 | 0,242-0,315 | = | 0,011 |
| BW | 0,104 | -1,24E-03 | 0,071-0,137 | - | -0,163 |
| RL | 0,286 | -5,72E-04 | 0,233-0,338 | = | 0,018 |
| LO | 0,220 | 5,16E-04 | 0,139-0,299 | = | -0,048 |
| RH | 0,312 | 2,44E-03 | 0,210-0,414 | = | 0,045 |
| MW | 0,254 | -2,12E-03 | 0,223-0,286 | = | -0,013 |
| LAU | 0,326 | -3,03E-03 | 0,279-0,372 | + | 0,058 |
| RW | 0,297 | 1,16E-03 | 0,247-0,348 | = | 0,030 |
| CW | 0,154 | -3,85E-03 | 0,043-0,265 | - | -0,113 |

(continuación Tabla 6)

Tabla 7. Alometría multivariada en *Lobodon carcinophaga* (n=18)

| Var. | Unbias | Bias | IC | Tend. | Desvío |
|------|--------|-----------|----------------|-------|--------|
| CBL | 0,217 | -2,44E-03 | 0,174-0,260 | - | -0,050 |
| PL | 0,275 | -2,57E-03 | 0,188-0,362 | = | 0,008 |
| PW | 0,217 | -1,99E-02 | (-0,164)-0,598 | = | -0,050 |
| ZW | 0,283 | -2,09E-03 | 0,203-0,363 | = | 0,016 |
| UPCL | 0,235 | 7,85E-04 | 0,133-0,337 | = | -0,032 |
| OCPH | 0,095 | -2,36E-04 | 0,010-0,180 | - | -0,172 |
| BW | 0,073 | -7,56E-04 | 0,021-0,124 | - | -0,195 |
| RL | 0,356 | -2,95E-03 | 0,281-0,431 | + | 0,089 |
| LO | 0,193 | -3,58E-03 | 0,105-0,280 | = | -0,075 |
| RH | 0,315 | -4,08E-03 | 0,187-0,443 | = | 0,048 |
| MW | 0,158 | -3,61E-03 | 0,105-0,211 | - | -0,109 |
| LAU | 0,257 | -1,99E-03 | 0,193-0,321 | = | -0,010 |
| RW | 0,442 | -3,64E-03 | 0,338-0,546 | + | 0,174 |
| CW | 0,441 | -1,09E-02 | 0,269-0,613 | + | 0,174 |

Tabla 8. Alometría multivariada en *Leptonychotes weddellii* (n=21)

| Var. | Unbias | Bias | IC | Tend. | Desviación |
|------|--------|-----------|-------------|-------|------------|
| CBL | 0,314 | -7,44E-03 | 0,260-0,368 | = | 0,047 |
| PL | 0,309 | -7,90E-04 | 0,239-0,379 | = | 0,042 |
| PW | 0,216 | -1,87E-03 | 0,176-0,255 | - | -0,051 |
| ZW | 0,284 | -2,06E-03 | 0,258-0,309 | = | 0,016 |
| UPCL | 0,229 | 4,97E-03 | 0,145-0,313 | = | -0,038 |
| OCPH | 0,198 | 1,25E-03 | 0,145-0,251 | - | -0,069 |
| BW | 0,132 | 1,13E-04 | 0,102-0,162 | - | -0,135 |



| | | | | | |
|-----|-------|-----------|-------------|---|--------|
| RL | 0,303 | 4,64E-03 | 0,205-0,400 | = | 0,036 |
| LO | 0,265 | -2,49E-03 | 0,221-0,310 | = | -0,002 |
| RH | 0,255 | 1,74E-02 | 0,078-0,432 | = | -0,012 |
| MW | 0,250 | -7,46E-03 | 0,199-0,300 | = | -0,017 |
| LAU | 0,345 | -7,31E-03 | 0,234-0,455 | = | 0,078 |
| RW | 0,242 | -8,49E-04 | 0,163-0,320 | = | -0,026 |
| CW | 0,412 | -4,26E-02 | 0,029-0,794 | = | 0,145 |

(continuación Tabla 8)

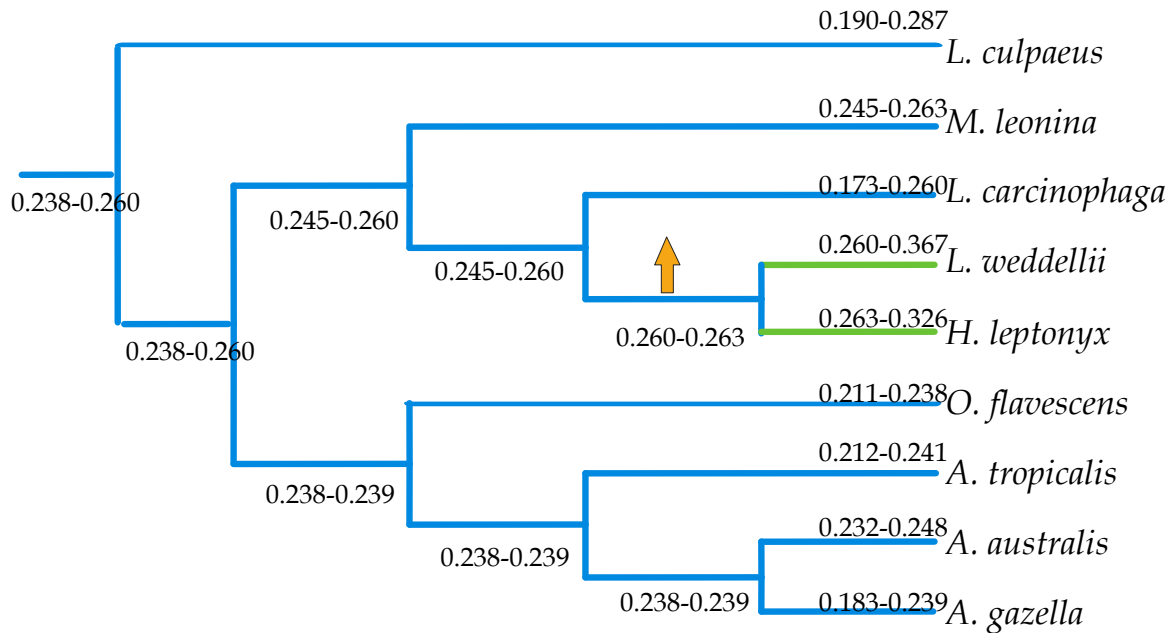
Tabla 9. Alometría multivariada en *Licalopex culpeus* (n=40)

| Var. | Unbias | Bias | IC | Tend. | Desviación |
|------|--------|---------|--------------|-------|------------|
| CBL | 0,239 | -0,002 | 0,190-0,287 | = | -0,028 |
| PL | 0,234 | -0,002 | 0,189-0,279 | = | -0,032 |
| PW | 0,054 | 0,0002 | -0,010-0,119 | - | -0,212 |
| ZW | 0,307 | -0,002 | 0,241-0,373 | = | 0,040 |
| UPCL | 0,237 | -0,003 | 0,168-0,306 | = | -0,029 |
| OCPH | 0,147 | -0,001 | 0,100-0,194 | - | -0,120 |
| BW | 0,073 | -0,0009 | 0,032-0,114 | - | -0,193 |
| RL | 0,280 | -0,004 | 0,183-0,377 | = | 0,0132 |
| LO | 0,133 | 0,0004 | 0,061-0,206 | - | -0,133 |
| RH | 0,206 | -0,0006 | 0,118-0,294 | = | -0,060 |
| MW | 0,138 | -0,001 | 0,101-0,176 | - | -0,128 |
| LAU | 0,240 | -0,002 | 0,187-0,292 | = | -0,027 |
| RW | 0,159 | -0,001 | 0,087-0,232 | - | -0,107 |
| CW | 0,695 | 0,0005 | 0,573-0,817 | + | 0,428 |

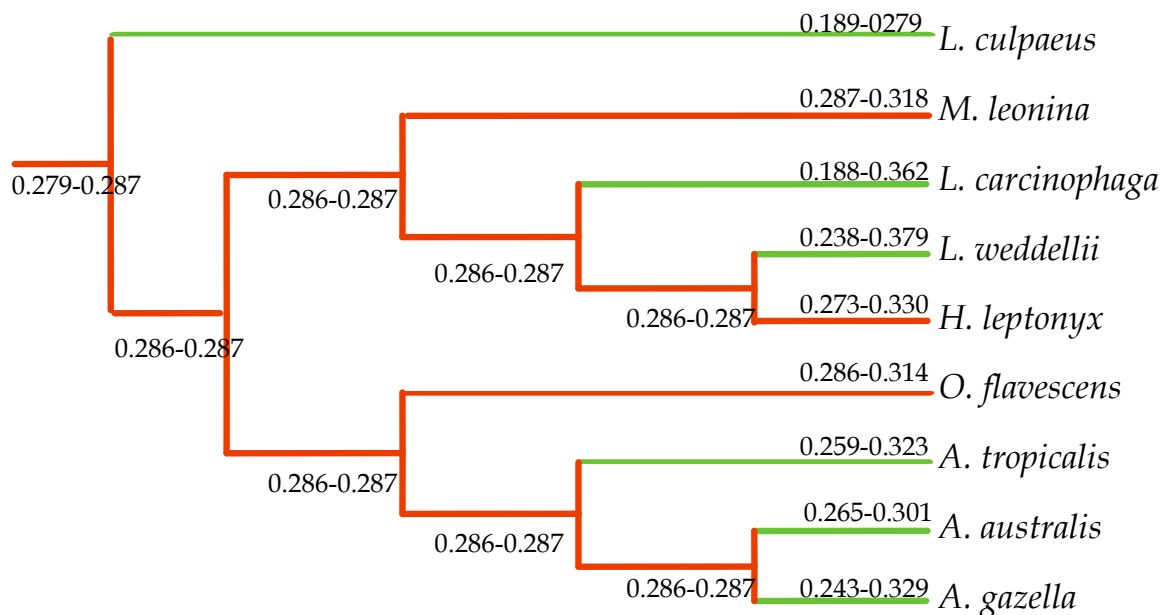


Apéndice IV. Las figuras muestran las optimizaciones de los intervalos de confianza para cada carácter craneano. Las flechas indican el aumento o disminución del intervalo de confianza. Colores: celeste, alométrico negativo; verde, isométrico; naranja, alométrico positivo.

“CBL” (0.025 pasos)

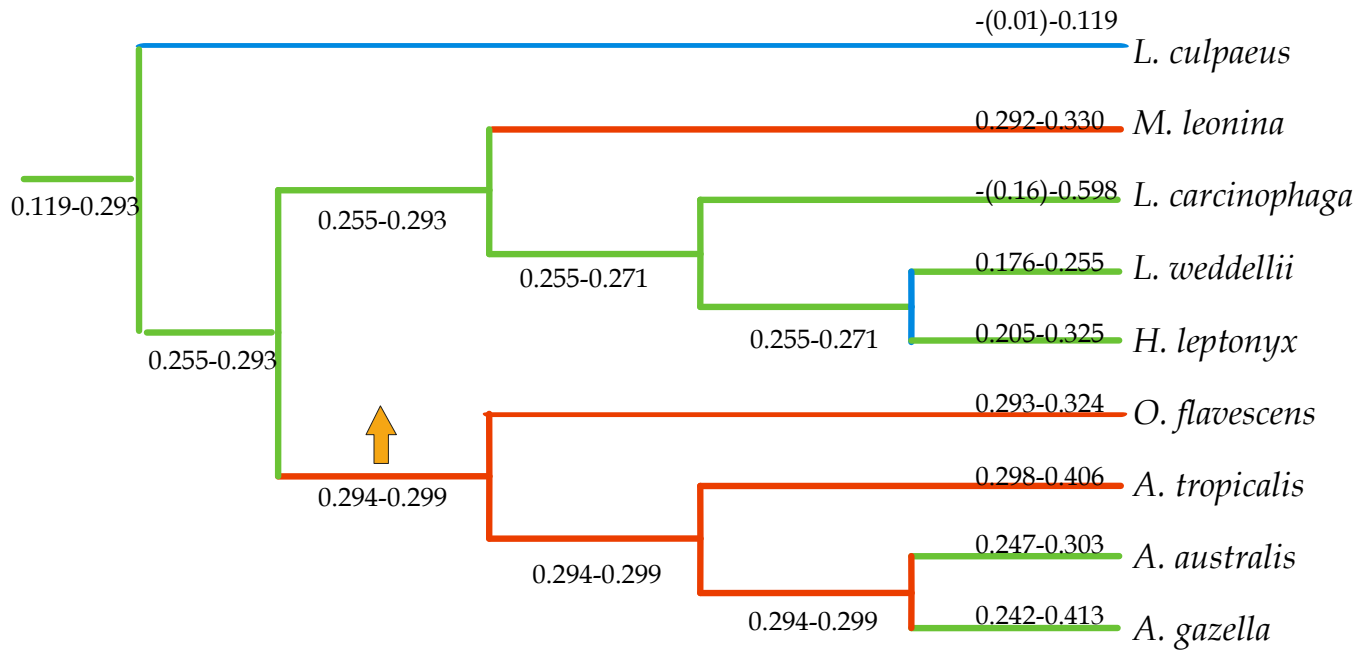


“PL” (0.008 pasos)

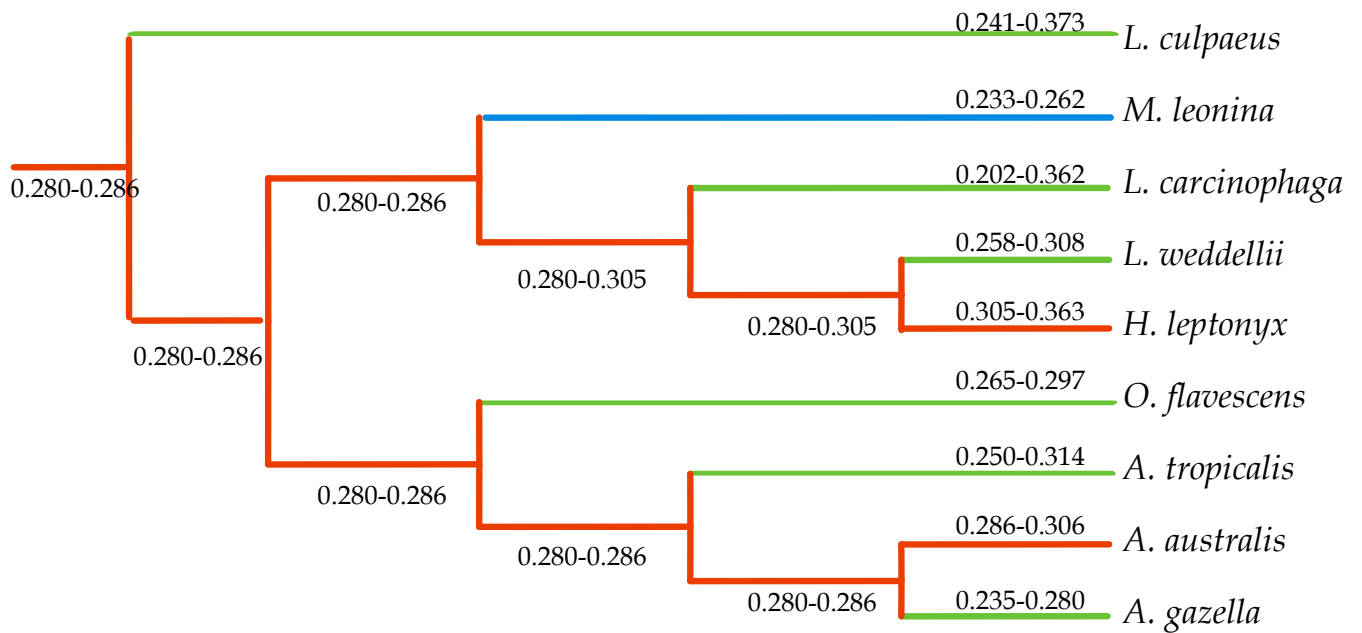




“PW” (0.218 pasos)

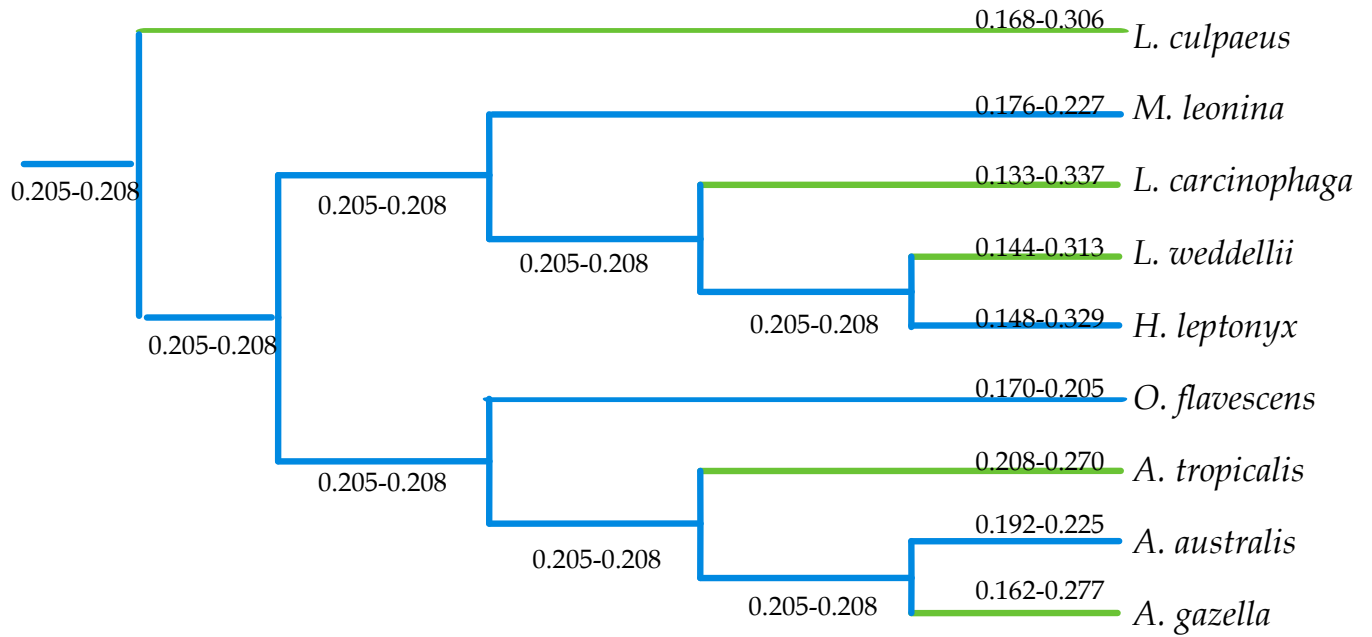


“ZW” (0.049 pasos)

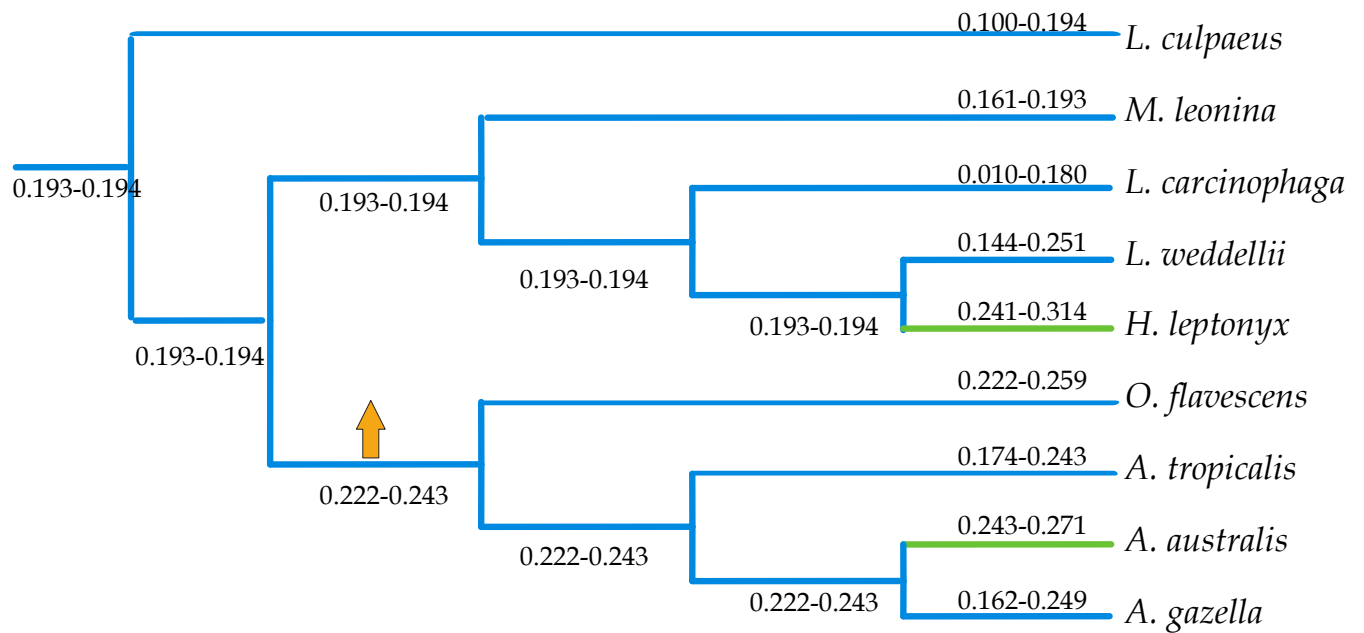




“UPCL” (0.003 pasos)

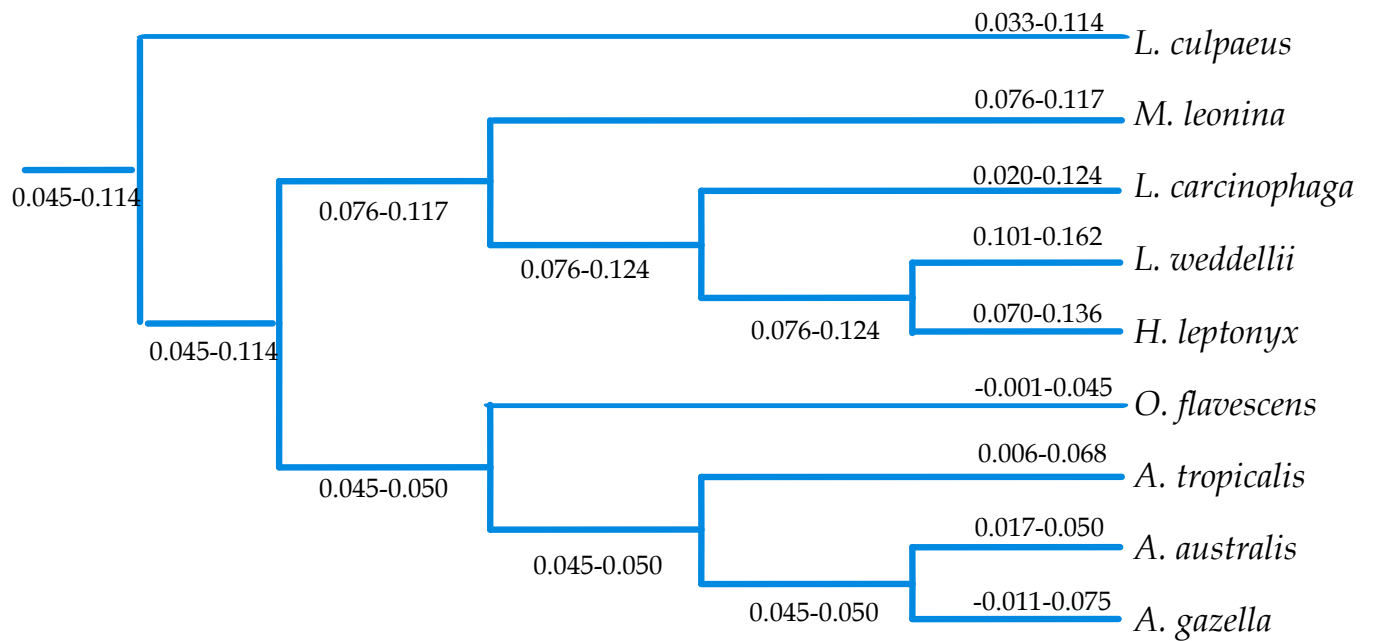


“OCPH” (0.111 pasos)

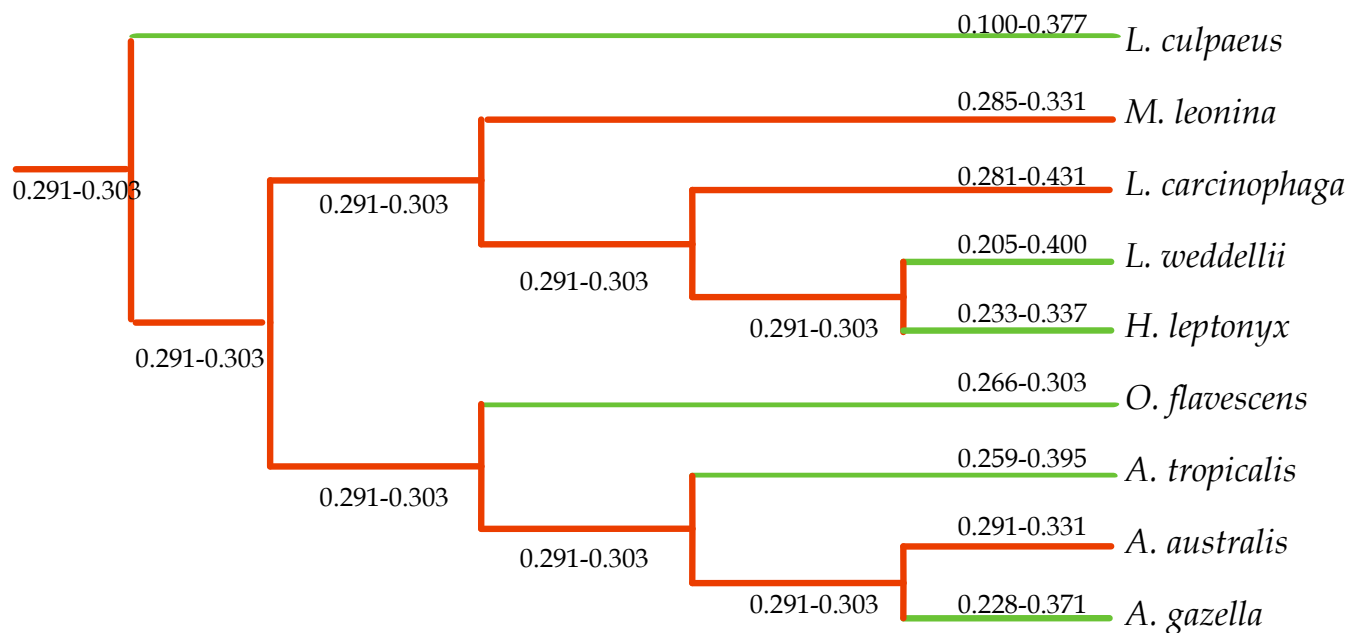




“BW” (0.099 pasos)

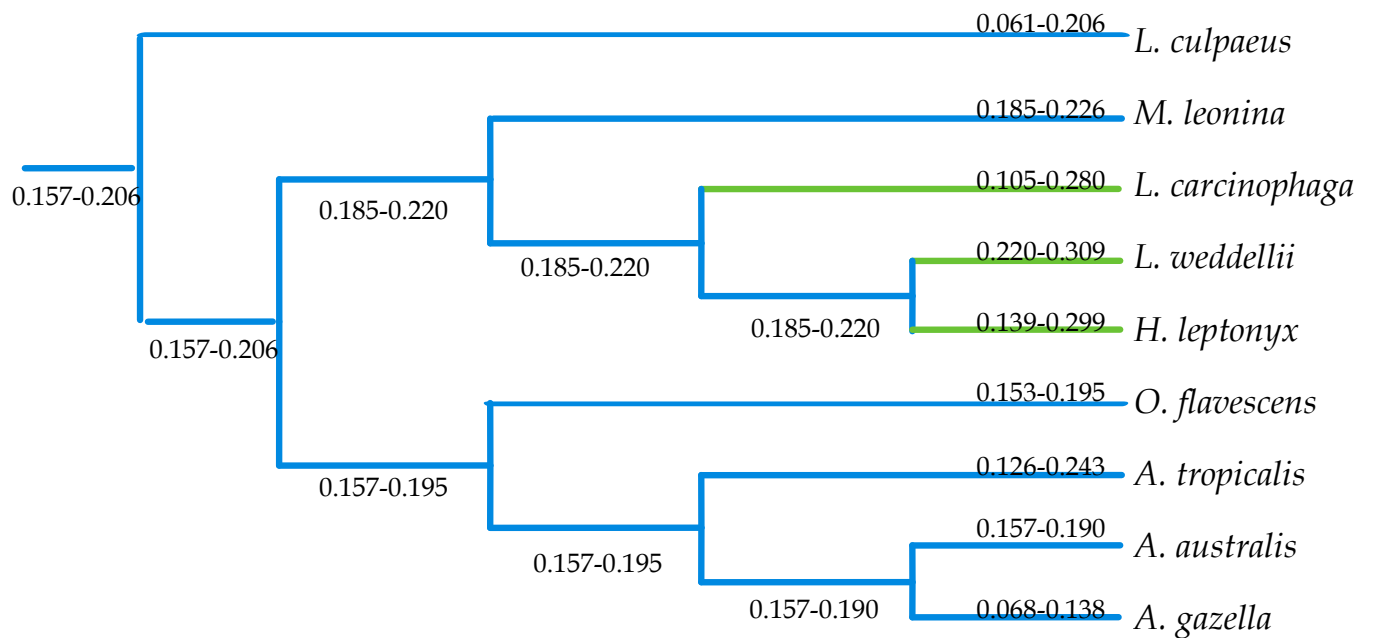


“RL” (0.000 pasos)

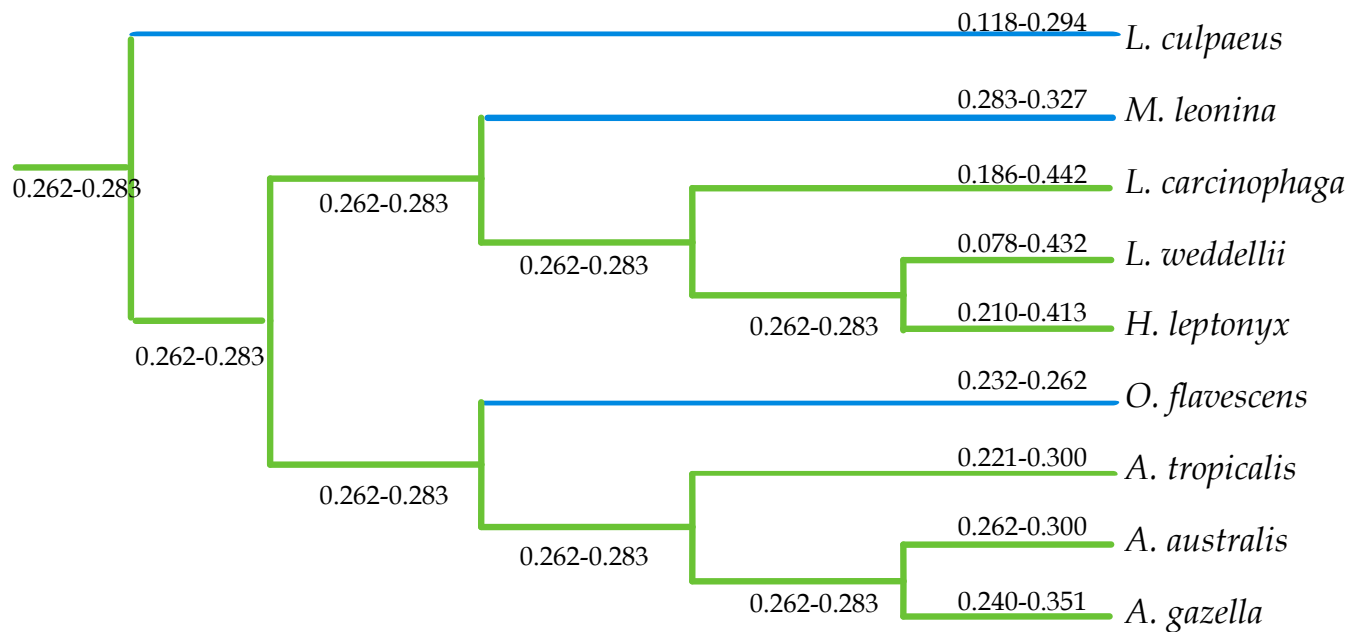




“LO” (0.082 pasos)

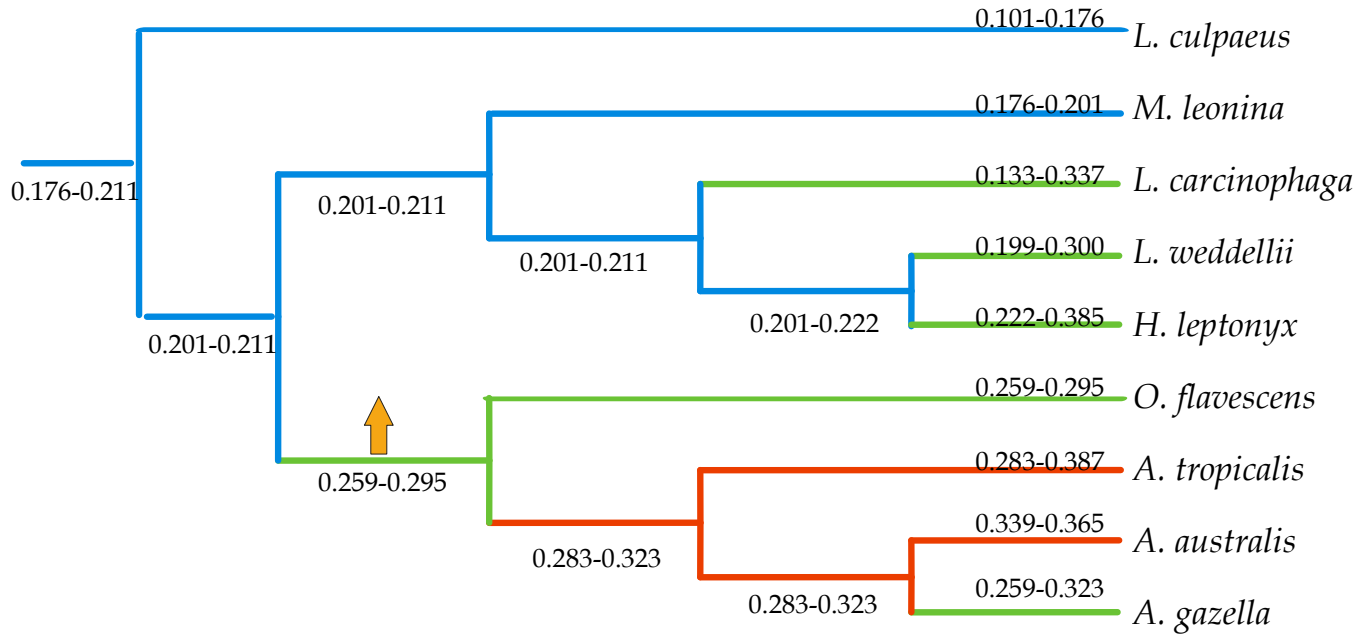


“RH” (0.021 pasos)

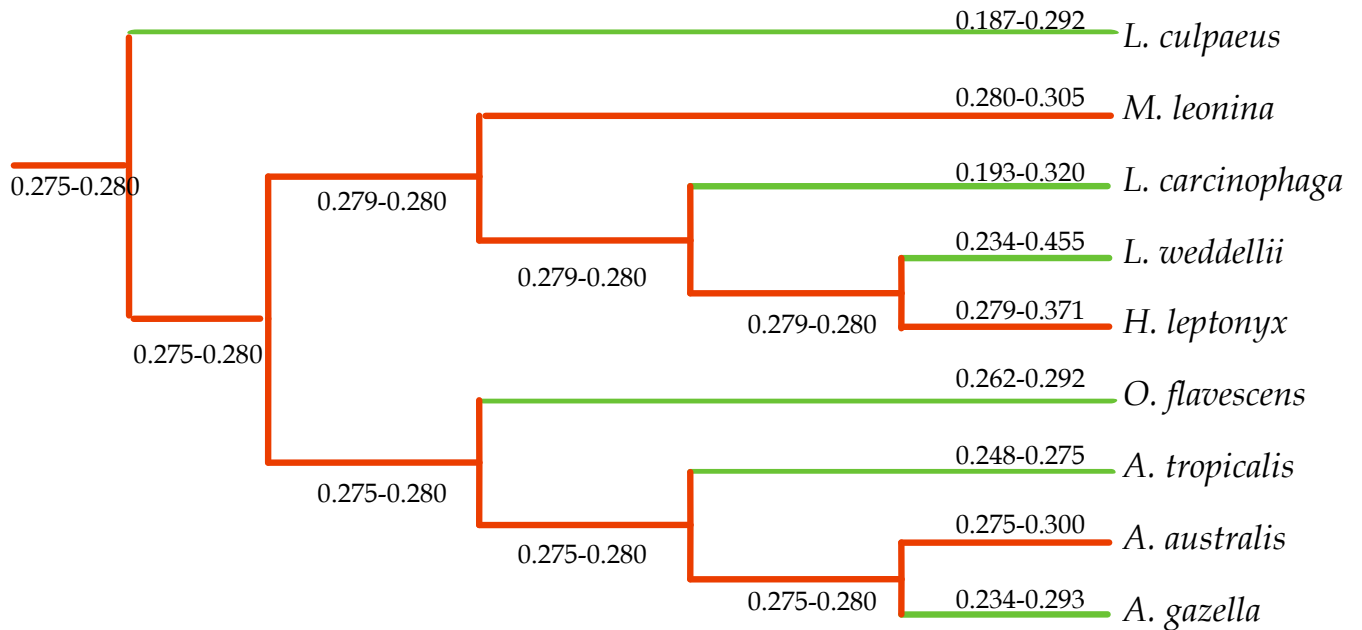




“MW” (0.184 pasos)

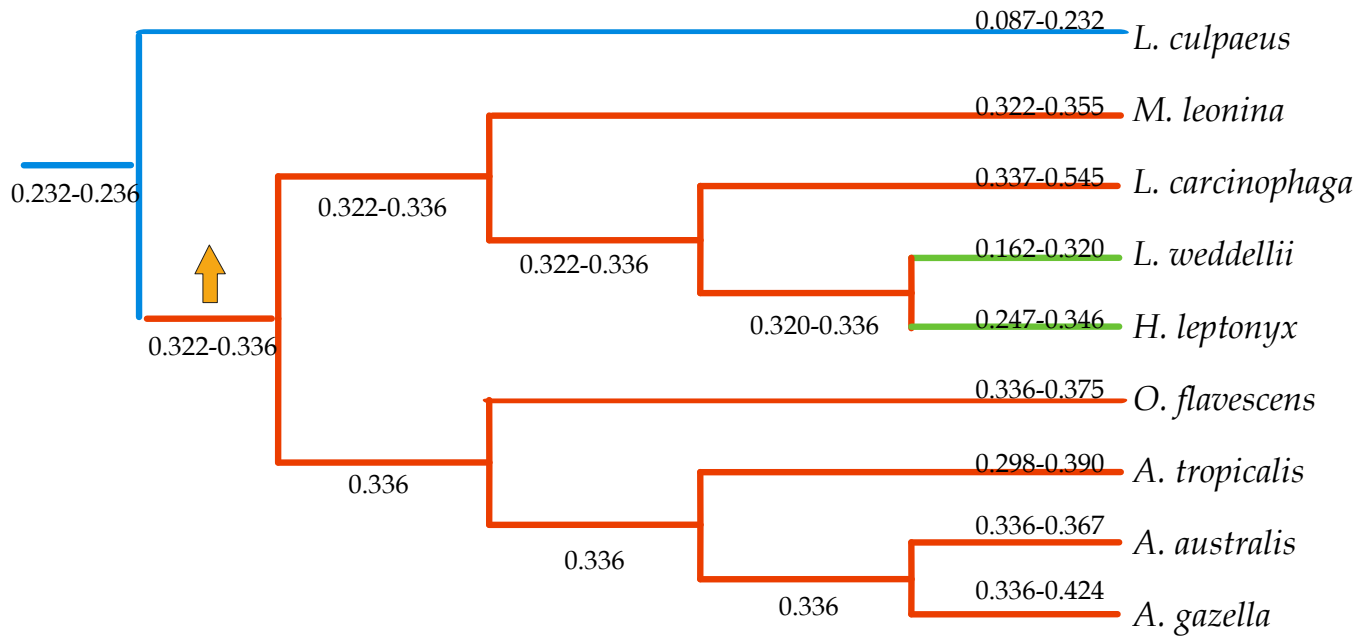


“LAU” (0.005 pasos)

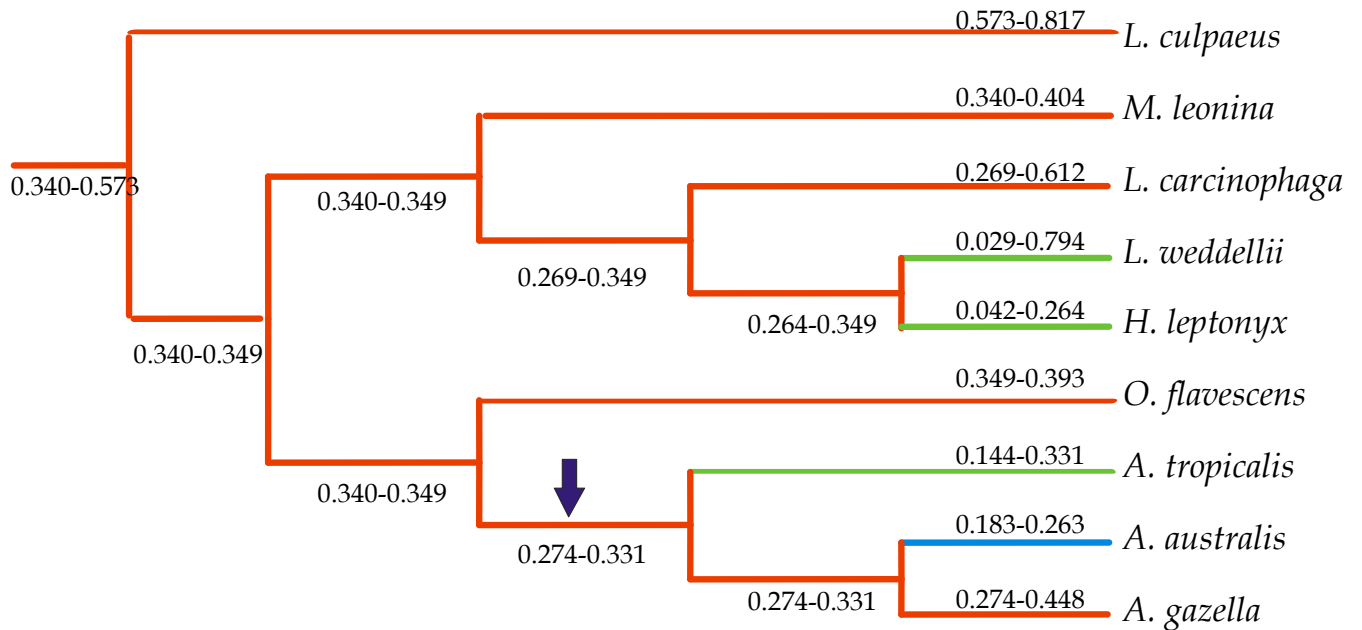




“RW” (0.121 pasos)



“CW” (0.395 pasos)



Ontogenia craneana del dimorfismo sexual mediante alometría bivariada: caso de estudio *Otaria flavescens* (Otariidae) y *Mirounga leonina* (Phocidae)

Capítulo 6.

Resumen:

El elefante marino del sur, *Mirounga leonina*, y el león marino sudamericano, *Otaria flavescens*, se encuentran entre las especies de mamíferos más dimórficas. Sin embargo, poco se conoce acerca del dimorfismo sexual (DS) en la ontogenia del cráneo. En este capítulo estudiamos la ontogenia del DS de las relaciones alométricas entre 20 variables morfométricas y su media geométrica. Nuestros resultados sugieren que la mayoría de las diferencias alométricas entre sexos se deben al DS en la forma (pendientes y ordenadas al origen), más que al DS en el tamaño (desplazamiento a lo largo de la trayectoria de crecimiento). En ambas especies, el DS fue asociado con una mayor capacidad de los machos para defender los territorios, el cual se vincula a su comportamiento poligínico. Este comportamiento podría ser considerado un mecanismo para el desarrollo de patrones similares de dimorfismo craneano, independiente de la trayectoria de crecimiento seguida por ambas especies. Sin embargo, las discrepancias entre los patrones ontogenéticos de ambas especies fueron asociadas con diferencias interespecíficas en sus ciclos de vida.



Introducción

El dimorfismo sexual (DS) se define como las diferencias entre machos y hembras de una misma especie en el tamaño y/o la forma (Lammers *et al.* 2001). En las especies dimórficas existen diferentes procesos de desarrollo que afectan el tamaño final del adulto. Por ejemplo, diferencias intersexuales en las tasas de crecimiento y en la duración del período de crecimiento conllevan a la adquisición de las diferencias en la morfología de los adultos (*e.g.*, Gould 1977; Shea 1985, 1986; Stamps 1990; Cheverud *et al.* 1992; Teather & Weatherhead 1994; Stamps & Krishnan 1997; Smith & Leigh 1998; Badyaev *et al.* 2001). Los machos pueden adquirir un mayor tamaño que las hembras extendiendo una trayectoria común de crecimiento y madurando más tarde que las hembras (bimaturismo *sensu* Leigh 1992) o creciendo más rápido que las hembras en un período de tiempo dado. De manera similar, el DS puede ser adquirido si las hembras maduran más temprano que los machos o crecen más lentamente (Plavcan 2001). Adicionalmente, Badyaev *et al.* (2001) afirmaron que los sexos pueden diferir en otros aspectos, como el tamaño al nacer, y las variaciones fenotípicas y genéticas en los patrones de crecimiento (relacionado a diferencias en la sensibilidad a las condiciones ambientales durante el crecimiento). Todos estos procesos interactúan durante la ontogenia para alcanzar aquella morfología adulta que maximice la competencia entre machos y la reproducción de las hembras (*e.g.* Tarnawski *et al.* 2014a), estando vinculados a la selección natural. Por lo tanto, sus contribuciones al DS de los adultos son informativas sobre la dirección y los patrones de la evolución del DS (Badyaev 2002).

Las trayectorias de crecimiento alométrico representan la sumatoria de todos los procesos moleculares y celulares subyacentes que contribuyen al crecimiento de un organismo. La alometría sirve como un marco para comparar las bases de desarrollo de las diferencias en las proporciones de hembras y machos (Sanger *et al.* 2013). Este capítulo está basado en trabajos propios publicados recientemente, donde estudiamos la alometría craneana postnatal de dos especies altamente dimórficas: *Otaria flavescens* (Tarnawski *et al.* 2014a), el león marino sudamericano, y *Mirounga leonina* (Tarnawski *et al.* 2014b), el



elefante marino del sur. El objetivo de este capítulo es detectar, cuantificar y comparar los patrones alométricos del DS durante el crecimiento. Para esto, se evaluaron los cambios morfológicos en series ontogenéticas de hembras y machos de ambas especies en un contexto funcional utilizando métodos bivariados. Las interacciones durante el desarrollo entre los componentes del neurocráneo y del esplacnocráneo causan modificaciones en la función del cráneo, principalmente vinculados a la transición desde estadios juveniles a adultos. Las comparaciones de los diversos aspectos de la morfología craneana tratando a cada sexo como una morfoespecie separada permiten comprender el significado ecomorfológico de los cambios detectados en cada sexo (Dayan & Simberloff 1994). Los análisis alométricos bivariados, a diferencia de los enfoques multivariados, permiten realizar un gran número de comparaciones entre las trayectorias ontogenéticas. Estos análisis permiten descubrir los diferentes tipos de cambios evolutivos (**Fig. 1**): escalamiento ontogenético (*i.e.*, superposición de trayectorias: los grupos comparten pendientes y ordenadas, pero difieren en su extensión), desplazamiento lateral (*i.e.*, trayectorias paralelas: pendientes comunes pero ordenadas diferentes, indicando un cambio en el inicio), y cambio direccional (*i.e.*, pendientes son diferentes, siendo indicativo de nuevos modos de crecimiento postnatal) (Weston 2003; Cardini & O'Higgins 2005; Marroig 2007). El escalamiento ontogenético entre sexos, a través de la modificación de la duración del crecimiento sistémico, conduce al DS en el tamaño de los adultos. Por otro lado, patrones similares de DS en la forma adulta (diferentes proporciones corporales) pueden surgir a través de una diferenciación (divergencia) temprana o tardía. La diferenciación temprana está vinculada a trayectorias de crecimiento paralelas (*i.e.*, desplazamiento lateral), lo que indica que las diferencias en las proporciones del cuerpo están presentes en estadios ontogenéticos tempranos y que las mismas se mantienen a lo largo de las trayectorias. 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 (*i.e.*, divergencia tardía en la forma debida a un cambio de dirección). En las especies que presentan divergencia continua, el DS en la forma es mayor cuando los ejemplares alcanzan su tamaño máximo.

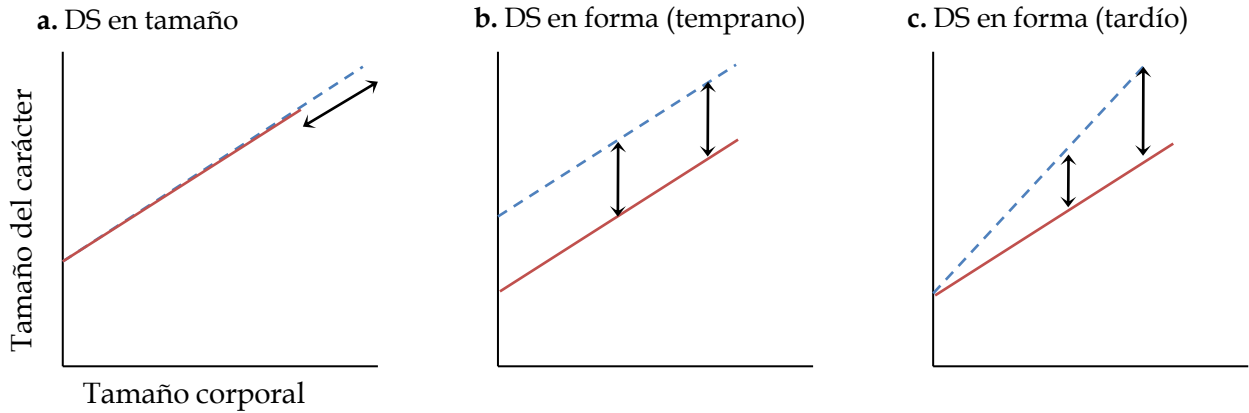


Fig. 1. Hipótesis de variaciones en la ontogenia del dimorfismo sexual (DS) por métodos bivariados. a) DS en el tamaño (escalamiento ontogenético; *i.e.*, diferente extensión); b) DS temprano en la forma (desplazamiento lateral; *i.e.*, diferente ordenada); c) DS tardío en la forma (desplazamiento direccional; *i.e.*, diferente pendiente). Machos (líneas continuas), hembras (líneas discontinuas). Adaptado de Sanger *et al.* (2013).

Numerosos estudios han proporcionado una descripción detallada del DS en el cráneo de los pinnípedos (*e.g.*, King 1972; Chiasson 1957; Crespo 1984; Drehmer & Ferigolo 1997; Brunner *et al.* 2004; Sanfelice & de Freitas 2008; Tarnawski *et al.* 2014a, b), aunque nuestra comprensión de la ontogenia del DS en términos de alometría sigue siendo incompleta. En los pinnípedos, los machos pueden crecer más rápido que las hembras desde estadios ontogenéticos tempranos, o los machos pueden mostrar tasas similares de crecimiento en estadios tempranos pero seguir creciendo a un ritmo lento en estadios adultos, mientras las hembras dejan de crecer (Isaac 2005). Los estudios previos de DS en cráneos de otáridos indicaron que la ontogenia craneana varía intersexualmente (*e.g.* Brunner *et al.* 2004; Sanfelice & de Freitas 2008; Jones & Goswami 2010; Tarnawski *et al.* 2014a, b). En todos los casos, las diferencias sexuales en las transformaciones craneanas llevaron a una morfología vinculada a la competencia entre machos, produciendo caracteres altamente asociados a la mordida y la lucha (*e.g.*, Brunner *et al.* 2004; Tarnawski *et al.* 2014a; Cullen *et al.* 2014). Sin embargo, el patrón ontogenético en un contexto alométrico como una causa de la divergencia morfológica en el DS de *O. flavescens* es aún desconocido en varios aspectos. Por ejemplo, solo recientemente, Tarnawski *et al.* (2014a)



describieron algunos cambios en el patrón alométrico craneal durante el período de crecimiento en los machos adultos (cuando la selección sexual se convierte en un factor importante en el éxito reproductivo), y compararon los patrones detectados en machos subadultos y en hembras. Por otra parte, los estudios ontogenéticos en fócidos son escasos. Aunque el DS no está ampliamente distribuido entre los fócidos (e.g. Lindenfors *et al.* 2002), *Mirounga leonina* es el mamífero con mayor grado de DS (e.g. Hindel & Perrin 2009). A pesar de los numerosos trabajos ecológicos y comportamentales vinculados al DS en esta especie, los estudios de desarrollo, particularmente en un contexto comparativo, son poco frecuentes, con excepción del reciente trabajo de Tarnawski *et al.* (2014b). Trabajos anteriores (e.g. King 1972; Briggs & Morejohn 1976) estudiaron el DS en adultos usando algunos caracteres craneanos con métodos univariados. Más recientemente, Jones & Goswami (2010) estudiaron patrones morfológicos en pinnípedos utilizando morfometría geométrica, aunque examinaron un bajo número de especímenes de *M. leonina*, indicando que esta especie es poco frecuente en las colecciones osteológicas. De esta manera, el presente reporte (recientemente publicado; Tarnawski *et al.* 2014b) contribuye de una manera novedosa y comparativa al creciente número de estudios de crecimiento y DS en pinnípedos. La comparación entre los patrones del DS en *O. flavescens* y *M. leonina* permitirá detectar diferencias (esperables debido a sus distintas historias evolutivas), así como también similitudes (debidas a la convergencia evolutiva, la cual posiblemente esté impuesta por los sistemas sociales altamente poligínicos).

Materiales y métodos

Se estudiaron 66 ejemplares de *M. leonina* (36 hembras, 30 machos) y 149 de *O. flavescens* (52 hembras, 97 machos) (**Apéndice I**). Teniendo en cuenta el extremo DS de ambas especies, se subdividió la muestra de machos en dos grupos: i) no-adultos, incluyendo crías, juveniles y subadultos, y ii) adultos. Esta subdivisión se realizó para comparar y detectar patrones divergentes de desarrollo alométrico antes y después del



segundo período de crecimiento (*sensu* Brunner *et al.* 2004). Todas las muestras pertenecen a las poblaciones del Atlántico sur, con el fin de evitar eventuales variaciones ecogeográficas.

De acuerdo a Klingenberg (1996), la alometría ontogenética (o alometría de crecimiento) trata la covariación entre caracteres durante el crecimiento. El tiempo es incorporado de manera implícita (tamaño) pero no es especificado para describir las modificaciones relativas a medida que el animal crece. Para describir y analizar la ontogenia craneana en *O. flavescens* y *M. leonina* se utilizaron 15 variables craneanas y cinco mandibulares (ver Capítulo “*Materiales y métodos*”: Fig. 2 y Tabla 2) que fueron analizadas con técnicas bivariadas (*i.e.*, regresiones). La relación de cada variable con el tamaño general fue examinada con la ecuación de alometría:

$$\log y = \log b_0 + b_1 \cdot \log x + \log e,$$

siendo y cada una de las 20 variables morfométricas, $\log b_0$ la ordenada al origen (y b_0 la constante de crecimiento de la función de crecimiento), b_1 la pendiente de la recta o el coeficiente alométrico, x la variable independiente, y e el error (Alexander 1985; Calder 1996; West & Brown 2005). Se utilizó como variable independiente a la media geométrica (*e.g.* Mosimann 1970; Meachen-Samuels & Van Valkenburgh 2009), dado que la longitud del cráneo no siempre es isométrica en pinnípedos (ver Brunner *et al.* 2004; Tarnawski *et al.* 2014a; ver también capítulos 4 y 5). Se utilizó la regresión por el método de ejes principales estandarizados (*i.e.*, *Standardized major axis*, SMA) dado que es más apropiada para estudios alométricos que el método de mínimos cuadrados (*i.e.*, *Ordinary least squares*, OLS) (Warton *et al.* 2006). La relación entre cada variable y la media geométrica fue isométrica cuando la pendiente fue igual a uno, es decir, un valor esperado bajo similitud geométrica entre dos variables con la misma dimensionalidad (Peters 1993). La significancia de los coeficientes de alometría (b_1) fue evaluada por un test de t a dos colas a un nivel de significancia de $p=0,01$. La significancia de las desviaciones respecto de la condición de isometría fue evaluada por medio del test de F ($H_0: b_1=1$), comparando el coeficiente de alometría de cada variable con aquel esperado bajo similitud geométrica (*i.e.*, 1; Alexander



1985). La alometría negativa fue detectada cuando b_1 fue significativamente <1 , mientras que si este valor fue significativamente >1 la alometría se consideró positiva (Emerson & Bramble 1993). Luego, para cada especie se testeó la presencia de un coeficiente alométrico (pendiente) común entre hembras y machos. Para ésto, se utilizó el test del cociente de verosimilitud (*likelihood ratio*) para una pendiente común, el cual fue comparado contra una distribución chi-cuadrado (λ^2 , Warton & Weber 2002; Warton *et al.* 2006). En el caso en que ambos sexos compartieran la misma pendiente, también se evaluó la significancia de un intercepto común usando la inferencia del estadístico Wald (Warton *et al.* 2006). La distribución de puntos de las trayectorias (pendientes) compartidas, fue graficada alrededor de una única recta sin diferencias en su ordenada al origen. Los test fueron realizados en el software R (R Development Core Team 2009) usando el paquete SMATR (Warton & Weber 2002). Si una variable exhibía una pendiente común entre los dos subgrupos de machos (*i.e.*, no adultos y adultos), entonces la muestra completa de machos era utilizada en la comparación entre sexos. Sin embargo, si los machos no adultos presentaban pendientes diferentes a los machos adultos, solo la sub-muestra de machos no adultos era empleada en el test entre sexos. Los coeficientes bivariados de alometría fueron interpretados como tasas de crecimiento para cada variable craneana, aunque en realidad representan tasas de incremento de tamaño (Simpson *et al.* 1960; Gould 1966; Nelson 1978; Cassini *et al.* 2012). Por lo tanto, se asumió que la alometría de tamaño reflejaba la verdadera alometría de crecimiento.

Resultados

1. *Mirounga leonina*

1.1. Machos

Los resultados de las comparaciones intrasexuales entre los dos subconjuntos de machos: no adultos ($n = 14$) y adultos ($n = 16$) se muestran en la **Tabla 1**. La mayoría de las variables exhibieron valores de correlación elevados, aunque el ancho mastoideo (MW), la



constricción postorbital (POC) y algunas variables mandibulares mostraron valores bajos de correlación ($R^2 < 0,4$). En 5 de 20 variables (*i.e.*, 25%) se detectaron diferencias significativas entre las pendientes de los dos subconjuntos de machos. De los cinco caracteres, el ancho del paladar (PW), el ancho alveolo del canino superior (CW), la altura del proceso coronoides (HC) y la altura de la rama horizontal del dentario (HD) mostraron pendientes más altas en los machos no adultos que en adultos, mientras que el ancho zigomático (ZW) mostró una pendiente mayor en los machos adultos que en los machos no adultos. En consecuencia, para estas cinco variables, se realizaron comparaciones intersexuales usando solo el subgrupo de machos no adultos (ver sección “*Dimorfismo Sexual*” más adelante). En las restantes 15 variables (*i.e.*, el 75% de las variables del cráneo) no se detectaron diferencias significativas entre las pendientes correspondientes a las trayectorias de los machos no adultos y adultos.

Tabla 1. Test de pendiente común entre machos no adultos ($n=14$) y adultos ($n=16$) de *Mirounga leonina*.

| Var. | Lr (df=1) | p-Lr | Pendiente Común | Tendencia |
|------|-----------------------|-------------------------|-----------------|----------------|
| CBL | 0,751 | 0,386 | 1,006 | = |
| PL | 1,281 | 0,258 | 1,483 | + |
| PW | 7,822 | 0,005* | NoAD>AD | NoAD: +; AD: = |
| ZW | 5,244 | 0,022* | AD>NoAD | = |
| UPCL | 0,406 | 0,524 | 1,250 | = |
| OCPH | 0,231 | 0,630 | 1,025 | = |
| BW | 0,056 | 0,812 | 0,810 | = |
| RL | 0,309 | 0,578 | 1,504 | + |
| LO | 2,903 | 0,088 | 1,298 | = |
| RH | 0,610 | 0,434 | 1,240 | = |
| MW | 7,76 e ⁻⁰³ | 0,930 | 0,758 | = |
| POC | 7,69 e ⁻⁰⁴ | 0,978 | 1,695 | + |
| LAU | 1,02 e ⁻⁰³ | 0,974 | 1,140 | = |
| RW | 0,751 | 0,386 | 1,518 | + |
| CW | 10,655 | 0,001* | NoAD>AD | + |
| LD | 0,554 | 0,456 | 1,060 | = |
| HC | 4,100 | 0,043* | NoAD>AD | + |
| LC | 0,836 | 0,360 | 2,690 | + |
| HD | 11,974 | 5,39 e ⁻⁰⁴ * | NoAD>AD | NoAD: +; AD: = |
| LPCL | 0,091 | 0,762 | 0,857 | = |



(continuación Tabla 1) Abreviatura de las variables como en **Cap. 2: “Materiales y métodos” (Fig. 2 y Tabla 2)**. Las filas de color gris indican diferencias significativas para los parámetros de pendiente común: Lr, likelihood ratio (Warton *et al.* 2006); p -Lr, valor de p del likelihood ratio (todas significativas excepto aquellas con asterisco); Tendencia, indica la tendencia de alométrica de cada variable, presentada con los símbolos: (=), isometría; (-), alometría negativa; (+), alometría positiva; AD adulto, NoAD no adulto. En blanco pendiente común ($p > 0,05$).

* Las diferencias son entre la pendiente observada para cada grupo de edad y la pendiente común: AD ($n=16$) y NoAD ($n=14$).

1.2. Dimorfismo Sexual

Todas las variables tuvieron valores de correlación altos. En la comparación de pendientes entre machos y hembras se detectaron nueve pendientes comunes para ambos sexos de *M. leonina* (**Tabla 2**). Las pendientes comunes detectadas para algunos caracteres asociados con el aparato de alimentación (*i.e.*, RL, RH, LC, RW) mostraron tendencias positivas de crecimiento alométrico. En contraste, la longitud de la hilera de postcaninos superior (UPCL), la altura de placa occipital (OCPH), y el ancho mastoideo (MW) mostraron tendencias alométricas negativas, mientras que las restantes dos variables (ZW y POC) fueron isométricas en ambos sexos. A pesar de la ausencia de DS en sus pendientes, para estos caracteres encontramos diferencias significativas entre las ordenadas al origen de ambos sexos (*i.e.*, desplazamiento lateral) o diferencias en la extensión de su trayectoria común (*i.e.*, escalamiento ontogenético). Por una parte, cuatro variables mostraron diferencias significativas en las ordenadas al origen de ambos sexos. Las mismas fueron mayores en hembras que en machos para RH, RL y UPCL. Del mismo modo, las intercepciones fueron mayores en machos que en hembras para RW (**Fig. 2a**). Por otro lado, ambos sexos compartieron pendientes y ordenadas comunes para OCPH, MW, POC y LC (**Fig. 2b**) mostrando, además, una extensión en las trayectorias de crecimiento de los machos. La variable ZW fue una excepción, ya que no mostró diferencias entre sexos (hembras y machos no adultos) en pendientes, intersecciones, o extensiones de sus líneas de regresión. Sin embargo, la detección de mayores tasas de crecimiento en los machos adultos que en machos no adultos podría también ser



interpretada como mayores tasas de crecimiento en los machos adultos que en las hembras (*i.e.*, cambio direccional).

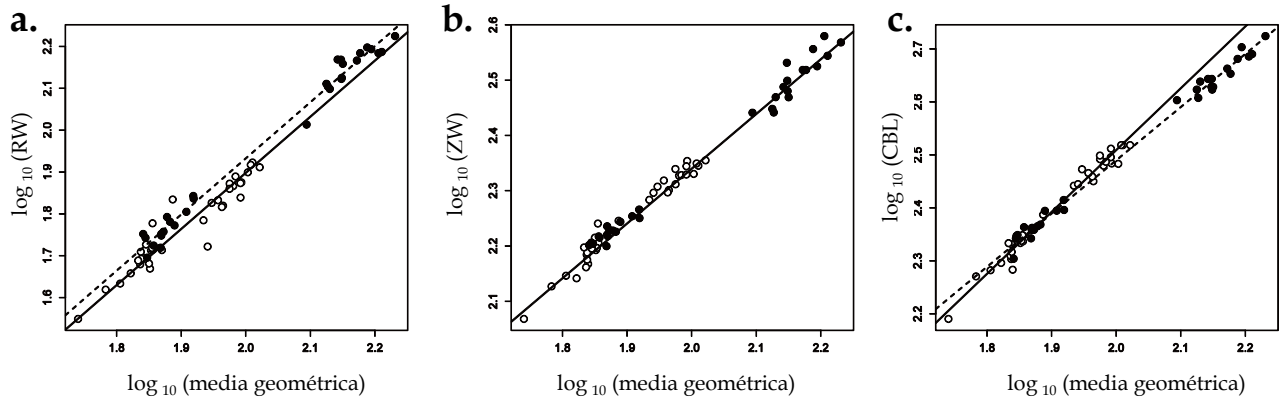


Fig.2. Regresiones bivariadas en hembras (círculos blancos, línea continua) y machos (círculos negros, línea discontinua) de *Mirounga leonina*. a) Pendiente común y ordenadas diferentes (desplazamiento lateral); b) Pendiente y ordenada común, con extensión de la trayectoria de los machos (escalamiento ontogenético); c) Pendientes diferentes entre machos y hembras (cambio direccional).

También encontramos diferencias estadísticas entre las pendientes de ambos sexos correspondientes a 11 variables craneanas (Tabla 2, Fig. 2c). Detectamos valores mayores en las pendientes de hembras que en machos para siete variables, incluyendo ancho de la caja craneana (BW) y otras seis variables asociados con longitudes de cráneo (*e.g.*, CBL, PL, LO, LAU, LD y LPCL). Además, algunas de estas variables mostraron diferencias en las tendencias de crecimiento alométrico en ambos sexos. Por ejemplo, la LO y LPCL fueron alométricos negativos en los machos pero isométricos en hembras (Tabla 2). Del mismo modo, CBL mostró isometría en los machos, pero alometría positiva en hembras (Fig. 2c). En contraste, encontramos pendientes más altas en los machos que en las hembras para PW y CW, así como para HC y HD. En general, las comparaciones de los resultados bivariados entre ambos sexos de *M. leonina*, indicaron que el DS de los adultos fue adquirido en el 20% de las variables del cráneo por las diferencias en las ordenadas al



origen, en un 60% de las variables por las diferencias en las tasas de crecimiento (*i.e.*, el 80% dimorfismo sexual en la forma), y en el 20% de las variables por las extensiones en las trayectorias ontogenéticas de los machos (*i.e.*, el DS de tamaño).

Tabla 2. Test de Pendiente común, Ordenada común, y Extensión (*shift*) para ambos sexos de *Mirounga leonina*.

| Var. | Pendiente Común | | | | Ordenada al origen común | | | Shift | |
|-------|-----------------|----------------------|-----------|------------|--------------------------|----------------------|-----------|------------|-----------------------|
| | Lr(b_1) | $P(b_1)$ | b_1 com | Tend. | $W(b_0)$ | $P(b_0)$ | b_0 com | $W(shift)$ | $P(shift)$ |
| CBL | 19,169 | 1,20 e ⁻⁵ | H > M | H: +; M: = | | | | | |
| PL | 6,217 | 0,013 | H > M | + | | | | | |
| PW(*) | 6,793 | 0,009 | M > H | + | | | | | |
| ZW(*) | 3,006 | 0,083 | 1,007 | = | 2,254 | 0,133 | 0,351 | 3,084 | 0,079 |
| UPCL | 3,835 | 0,050 | 0,888 | - | 7,266 | 0,007 | H > M | | |
| OCPH | 3,157 | 0,076 | 0,728 | - | 0,555 | 0,456 | 0,596 | 17,638 | 2,67 e ⁻⁵ |
| BW | 14,738 | 1,24 e ⁻⁴ | H > M | - | | | | | |
| RL | 3,670 | 0,055 | 1,275 | + | 4,986 | 0,026 | H > M | | |
| LO | 5,274 | 0,022 | H > M | H: =; M: - | | | | | |
| RH | 0,847 | 0,357 | 1,245 | + | 4,492 | 0,034 | H > M | | |
| MW | 0,450 | 0,502 | 0,751 | - | 2,206 | 0,137 | 0,776 | 18,065 | 2,14 e ⁻⁵ |
| POC | 2,997 | 0,083 | 1,076 | = | 2,870 | 0,090 | -0,380 | 14,099 | 1,73 e ⁻⁴ |
| LAU | 11,590 | 6,63 e ⁻⁴ | H > M | + | | | | | |
| RW | 1,389 | 0,239 | 1,339 | + | 25,906 | 3,59 e ⁻⁷ | M > H | | |
| CW(*) | 22,053 | 2,65 e ⁻⁶ | M > H | H: =; M: + | | | | | |
| LD | 13,385 | 2,54 e ⁻⁴ | H > M | + | | | | | |
| HC(*) | 7,896 | 0,005 | M > H | + | | | | | |
| LC | 0,153 | 0,696 | 1,420 | + | 0,433 | 0,510 | -1,310 | 12,030 | 5,236 e ⁻⁴ |
| HD(*) | 13,733 | 2,11 e ⁻⁴ | M > H | + | | | | | |
| LPCL | 7,440 | 0,006 | H > M | H: =; M: - | | | | | |

Las abreviaturas de las variables siguen la **Tabla 2** del Capítulo "*Materiales y métodos*". Las filas de color gris indican regresiones no significativas para pendiente común. Parámetros: b_1 com, pendiente común del SMA; b_0 com, intercepto común de SMA (valores en grisado); Lr, likelihood ratio (Warton *et al.* 2006); W , estadístico de Wald (Warton *et al.* 2006); $P(b_1)$, valor de p del parámetro Lr; $P(b_0)$, p -valor de probabilidad del parámetro $W(b_0)$; $P(shift)$, valor de p de W -shift; *Shift*, corrimiento sobre el eje de regresión. **Tend.**, indica la tendencia de alométrica de cada variable, presentada con los símbolos: (=), isometría; (-), alometría negativa; (+), alometría positiva. * Las diferencias son entre la pendiente observada para cada sexo y la pendiente común: H, hembras ($n=36$); M, machos ($n=30$, excepto para las variables marcadas con asterisco donde solo los machos no adultos fueron empleados y $n=14$).



2. *Otaria flavescens*

Las regresiones de *O. flavescens* mostraron altos valores de correlación en todas las variables dependientes, excepto en el ancho de la caja craneana (*i.e.*, BW; $R^2 = 0,05$ en los machos no adultos; 0,206 en machos adultos y de 0,01 en hembras) y en la constricción postorbital (*i.e.*, POC; $R^2 = 0,299$ en los machos no adultos y adultos, y 0,45 en hembras). Los machos adultos también mostraron bajos valores de correlación en la longitud de órbita y de la hilera superior de postcaninos (0,44 y 0,4, respectivamente).

Tabla 3. Test de Pendiente común para machos no adultos ($n=43$) y adultos ($n=54$) de *Otaria flavescens*.

| Var. | Lr (df=1) | p -Lr | Pendiente Común | Tendencia |
|------|-----------|-----------------------|-----------------|---------------------|
| CBL | 11,550 | 6,77 e ⁻⁰⁴ | NoAD > AD | NoAD: =; AD: - |
| PL | 14,575 | 1,34 e ⁻⁰⁴ | NoAD > AD | NoAD: +; AD: = |
| PW | 1,380 | 0,239 * | 1,228 | + |
| ZW | 17,995 | 2,21 e ⁻⁰⁵ | AD > NoAD | NoAD: -; AD: + |
| UPCL | 10,373 | 0,001 | AD > NoAD | NoAD: -; AD: = |
| OCPH | 20,492 | 5,99 e ⁻⁰⁶ | AD > NoAD | NoAD: -; AD: = |
| BW | 10,131 | 0,001 | AD > NoAD | NoAD: -; AD: = |
| RL | 6,970 | 0,008 | NoAD > AD | NoAD: +; AD: = |
| LO | 0,011 | 0,916 * | 0,832 | - |
| RH | 13,514 | 2,36 e ⁻⁰⁴ | AD > NoAD | NoAD: -; AD: + |
| MW | 32,106 | 1,46 e ⁻⁰⁸ | AD > NoAD | NoAD: -; AD: + |
| POC | 31,466 | 2,03 e ⁻⁰⁸ | AD > NoAD | NoAD: enant.; AD: + |
| LAU | 7,750 | 0,005 | NoAD > AD | NoAD: +; AD: = |
| RW | 3,597 | 0,057 * | 1,329 | + |
| CW | 0,007 | 0,932 * | 1,624 | + |
| LD | 17,610 | 2,71 e ⁻⁰⁵ | NoAD > AD | NoAD: +; AD: = |
| HC | 4,590 | 0,032 | AD > NoAD | NoAD: +; AD: + |
| LC | 1,403 | 0,236 * | 1,548 | + |
| HD | 38,632 | 5,12 e ⁻¹⁰ | AD > NoAD | NoAD: =; AD: + |
| LPCL | 18,421 | 1,77 e ⁻⁰⁵ | AD > NoAD | NoAD: -; AD: = |

Abreviatura de las variables como en **Tabla 2** del Capítulo "*Materiales y métodos*". Las filas en color gris indican regresiones significativas para los parámetros de pendiente común: Lr, likelihood ratio (Warton *et al.* 2006); p -Lr, valor de p del likelihood ratio (todas significativas excepto aquellas con asterisco); Tendencia, indica la tendencia de alométrica de cada variable, presentada con los símbolos: (=), isometría; (-), alometría negativa; (+), alometría positiva; (enant.), enantiometría. AD adulto, NoAD no adulto. * Las diferencias son



entre la pendiente observada para cada grupo de edad y la pendiente común: AD ($n=16$) and NoAD ($n=14$). (continuación Tabla 3).

2.1. Machos

El análisis de las trayectorias ontogenéticas de machos interpretadas como dos subconjuntos separados (**Tabla 3**), teniendo en cuenta estadios no adultos y adultos, indicó que la mayoría de las variables cambiaron sus tendencias alométricas cuando se alcanzó el estadio adulto (**Fig. 3 a-b**). En el análisis de SMA, sólo 5 de 20 variables mostraron pendientes comunes entre las trayectorias de machos de estadios no adultos y adultos (**Tabla 3, Fig. 3c**). En cuatro variables, la tendencia alométrica observada fue positiva en ambos grupos de edad: anchos del paladar, rostro y caninos (PW, RW y CW), así como para la longitud del proceso coronoides (LC). Para la variable restante, la longitud orbital (LO), ambos estadios de edad mostraron una tendencia negativa de crecimiento alométrico. Aunque la altura del proceso coronoides (HC) mostró la misma tendencia alométrica en los dos subconjuntos de machos, el coeficiente de alometría (pendiente) fue estadísticamente mayor en los adultos que en los no adultos (**Tabla 3**). En contraste, las pendientes del resto de las variables mostraron tendencias alométricas diferentes en función del estadio de edad. Sólo 5 de estas 15 variables mostraron mayores tendencias alométricas en los machos no adultos que en los adultos (**Fig. 3b**), siendo todas las mediciones longitudinales (CBL, PL, RL, LAU y LD). Por el contrario, en las restantes nueve variables (*i.e.*, ZW, UPCL, OCPH, BW, RH, MW, POC, HC, HD, LPCL), los coeficientes alométricos fueron mayores en los adultos que en los no adultos (**Fig. 3a**).

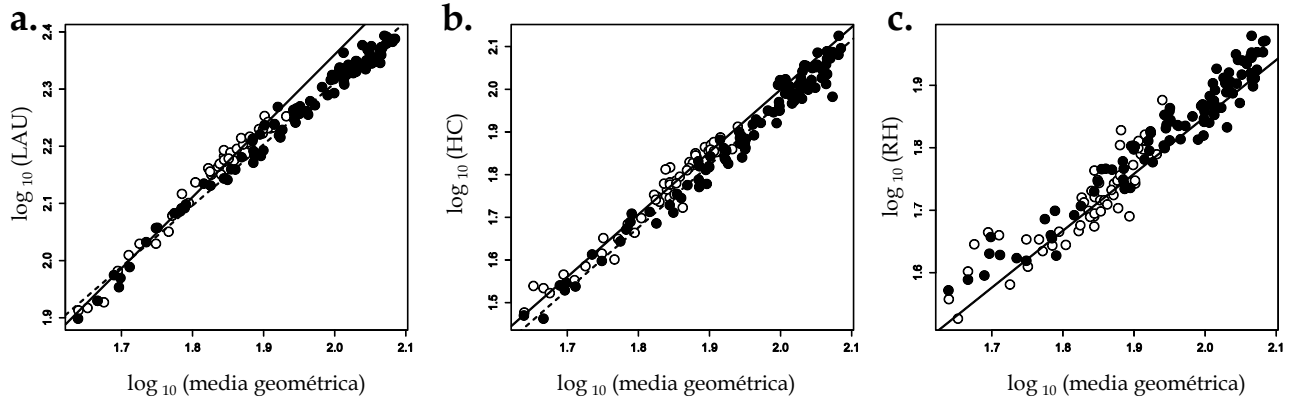


Fig. 3. Regresiones bivariadas en hembras (círculos blancos, línea continua) y machos (círculos negros, línea discontinua) de *Otaria flavescens*. a) Pendientes diferentes entre machos y hembras (cambio direccional); b) Pendiente común y ordenadas diferentes (desplazamiento lateral); c) Pendiente y ordenada común, con extensión de la trayectoria de los machos (escalamiento ontogenético).

Tabla 4. Test de Pendiente, Ordenada al origen y Extensión (“shift”) para ambos sexos de *Otaria flavescens*.

| Variable | Pendiente Común | | | | Ordenada común | | | Shift | |
|----------|---------------------|-----------------------|--------------------|------------|---------------------|-----------------------|--------------------|----------|----------|
| | Lr(b ₁) | P(b ₁) | b ₁ com | Tend. | W (b ₀) | P (b ₀) | b ₀ com | W -shift | P(shift) |
| CBL | 4,447 | 0,034 | H > M | H: =; M: = | | | | | |
| PL | 11,948 | 5,46 e ⁻⁰⁴ | H > M | H: +; M: + | | | | | |
| PW* | 2,815 | 0,093 | 1,114 | + | 12,241 | 4,67 e ⁻⁰⁷ | M > H | | |
| ZW | 0,786 | 0,375 | 0,954 | - | 25,610 | 4,18 e ⁻⁰⁷ | H > M | 0,517 | 0,471 |
| UPCL | 1,940 | 0,163 | 0,834 | - | 2,699 | 0,100 | 0,253 | 1,308 | 0,252 |
| OCPH | 0,802 | 0,370 | 0,675 | - | 0,582 | 0,445 | 0,678 | 6,292 | 0,012 |
| BW | 1,039 | 0,308 | 0,550 | - | 1,884 | 0,169 | 0,958 | 1,490 | 0,222 |
| RL | 1,190 | 0,275 | 1,322 | + | 2,940 | 0,086 | -0,659 | 0,517 | 0,471 |
| LO * | 26,933 | 2,11 e ⁻⁰⁷ | H > M | H: =; M: - | | | | | |
| RH | 0,539 | 0,462 | 0,913 | - | 3,283 | 0,070 | 0,032 | 1,961 | 0,161 |
| MW | 0,002 | 0,956 | 0,810 | - | 3,505 | 0,061 | 0,584 | 0,642 | 0,422 |
| POC | 4,570 | 0,032 | M > H | Enant. | | | | | |
| LAU | 7,984 | 0,004 | H > M | H: +; M: + | | | | | |
| RW* | 15,853 | 6,84 e ⁻⁰⁵ | M > H | H: +; M: + | | | | | |
| CW* | 13,537 | 2,33 e ⁻⁰⁴ | M > H | H: =; M: + | | | | | |
| LD | 2,617 | 0,105 | 1,269 | + | 25,625 | 4,14 e ⁻⁰⁷ | H > M | | |
| HC | 3,276 | 0,070 | 1,420 | + | 44,181 | 2,99 e ⁻¹¹ | H > M | | |
| LC | 8,180 | 0,004 | H > M | H: +; M: + | | | | | |
| HD | 5,395 | 0,020 | H > M | H: +; M: = | | | | | |
| LPCL | 2,060 | 0,151 | 0,733 | - | 1,114 | 0,291 | 0,326 | | |



(Continuación Tabla 4). Las abreviaturas de las variables siguen la Fig. 2 del Capítulo “Materiales y métodos”. Las filas de color gris indican regresiones no significativas para pendiente común. Parámetros: **b₁com**, pendiente común del SMA; **b₀ com**, logaritmo del intercepto común del SMA (valores grisados); **Lr**, likelihood ratio (Warton *et al.* 2006); **W**, estadístico de Wald (Warton *et al.* 2006); **P(b₁)**, valor de *p* del parámetro Lr; **P(b₀)**, *p*-valor de probabilidad del parámetro W(b₀); **P(shift)**, valor de *p* de W-shift; **Shift**, corrimiento sobre el eje de regresión. **Tend.**, es la tendencia de alométrica de cada variable, presentada con los símbolos: (=), isometría; (-), alometría negativa; (+), alometría positiva; (enant.), enantiometría. * Las diferencias son entre la pendiente observada para cada sexo y la pendiente común: H, hembras (*n*=52); M, machos (*n*=97, excepto para las variables marcadas con asterisco donde solo los machos no adultos fueron empleados y *n*=43).

2.2. Dimorfismo sexual

La comparación de ambos sexos (*i.e.*, serie completa de hembras y machos; **Tabla 4**) indicó que los machos no adultos compartieron más tendencias alométricas con las hembras que con los machos adultos. Por ejemplo, 11 de las 20 variables exhibieron la misma tendencia de crecimiento ontogénico en machos no adultos y hembras (**Tabla 4**), siendo siete variables alométricas negativas (ZW, UPCL, OCPH, BW, RH, MW y LPCL) y las restantes alométricas positivas (PW, RL, LD y HC). Además, siete de estas variables (UPCL, OCPH, BW, RL, RH, MW y LPCL) mostraron también ordenadas comunes entre las trayectorias descritas por ambos sexos. Sin embargo, BW (*i.e.*, 5%) mostró una extensión dentro de la trayectoria ontogénica de los machos (*i.e.*, escalamiento ontogénico). Por otro lado, cuatro variables (*i.e.*, 20%) mostraron diferencias significativas entre las intersecciones de ambos sexos (*i.e.*, desplazamiento lateral; **Tabla 4**).

Las diferencias entre los valores de las pendientes (*i.e.*, los coeficientes de alometría o las tasas de crecimiento de las variables; **Tabla 4**) indicaron que éstas fueron mayores en las hembras que en los machos para CBL, LO y algunos caracteres del rostro (como PL, RL, LAU, LC y HD). Por el contrario, los machos mostraron pendientes mayores para RW y CW. Finalmente, cabe destacar que el ancho de la constricción postorbitaria (POC) mostró enantiometría (*sensu* Huxley y Teissier 1936).



Discusión

1. Generalidades de la ontogenia craneana

Normalmente, en vertebrados el desarrollo del neurocráneo (*e.g.* caja encefálica, órbitas) muestra alometría negativa, haciéndose proporcionalmente más pequeño a medida que el animal aumenta de tamaño, mientras que el esplacnocráneo (*e.g.* rostro) crece con alometría positiva haciéndose proporcionalmente más grande a medida que el animal crece (*e.g.* Weston 2003). Nuestros resultados también indicaron que el patrón de crecimiento fue diferente en los componentes del neurocráneo y del esplacnocráneo, como también lo sugiere Brunner (1998) para otáridos. Las variables neurocraneales presentaron alometrías negativas en ambas especies (*e.g.* OCPH, BW, LO), mientras que las variables del esplacnocráneo fueron isométricas o alométricas positivas (*e.g.* PL, PW, RL, RW, LD). Estudios previos del crecimiento del cráneo en mamíferos (*e.g.*, Moore & Lavelle 1974; Emerson & Bramble 1993; Flores *et al.*, 2013) han demostrado que el crecimiento de la caja craneana, las cavidades orbitales y cápsulas óticas sigue un patrón similar a la del sistema nervioso, que se desarrolla principalmente durante la vida prenatal y etapas postnatales tempranas (Wilson 2011). Por lo tanto, este patrón refleja la importancia de las cápsulas sensoriales durante las primeras etapas de desarrollo así como también el crecimiento tardío de la mayoría de las variables relacionadas con funciones tróficas. Además, la detección en ambos sexos de *O. flavescens* de enantiometría (*i.e.*, reducción del tamaño absoluto durante crecimiento) en la contricción postorbitaria sugiere una forma compleja de crecimiento en las distintas regiones de la caja craneana. La condición de enantiometría no es comúnmente detectada en estudios morfométricos, aunque la misma también fue registrada en el crecimiento de la caja craneana de algunos primates (*e.g.*, Corner & Richtsmeier 1991). Este hecho, en conjunto con el crecimiento del ancho zigomático, podría estar asociado con la generación de un espacio adicional para acomodar la musculatura temporal en *O. flavescens*, entre el arco zigomático y la pared de la caja cerebral.



Por otra parte, si bien el tamaño absoluto de las órbitas fue mayor en machos que hembras adultas de ambas especies, en relación con el tamaño general del cráneo, éstas son proporcionalmente menores en los primeros que en las segundas. De hecho, en ambas especies las tendencias alométricas indicaron que las órbitas de las hembras crecen isométricamente respecto al tamaño total del cráneo, mientras que en los machos (no adultos y adultos) su crecimiento fue alométrico negativo. Berg y Pyenson (2008) han vinculado el tamaño de la órbita, un indicador de tamaño de los ojos, a la capacidad de buceo en pinnípedos, detectando un aumento del tamaño de la órbita con el aumento de tamaño del cráneo de las especies. Sin embargo, los autores también detectaron que, debido a la tendencia alométrica negativa, las especies de mayor tamaño poseen órbitas proporcionalmente más pequeñas. Estos resultados coinciden con nuestras comparaciones intraespecíficas en *O. flavescens* (Tabla 4), ya que los machos adultos bucean a mayores profundidades que las hembras (e.g., Campagna *et al.* 2001). Sin embargo, los estudios en *M. leonina* indican que los machos bucean generalmente en aguas poco profundas (e.g. Hindell *et al.* 1991; Campagna *et al.* 1999), mientras que las hembras se alimentan principalmente en aguas pelágicas y más profundas (e.g. Campagna *et al.* 1995; Bornemann *et al.* 2000). En este caso, probablemente la capacidad de buceo podría estar influenciada por otras variables.

El desarrollo de la hilera de postcaninos superiores se correspondió estrechamente con el desarrollo de la hilera inferior (*i.e.*, mismas tendencias ontogenéticas en UPCL y LPCL) en ambas especies. De acuerdo a Moore (1981) debe existir un alto grado de coordinación entre las tasas de crecimiento de los complejos de la parte superior e inferior para lograr y preservar las relaciones oclusales entre las hileras dentales. El análisis bivariado entre sexos indicó que en estas variables pertenecientes al esplanocráneo, en general, la tendencia ontogenética fue alométrica negativa. Sin embargo, esta característica podría relacionarse con la contribución de los postcaninos a la alimentación durante estadios ontogenéticos tempranos, ya que estos dientes están especializados para una dieta de peces, crustáceos y cefalópodos. En pinnípedos, hay un intervalo en el que la



alimentación de los juveniles se produce sin tener los caninos plenamente desarrollados, lo que refleja la importancia de los postcaninos en esta etapa (e.g., Brunner *et al.* 2004) y, a su vez, determina su rápido desarrollo en estadios tempranos.

Tabla 5. Comparación del dimorfismo sexual en *Otaria flavescens* y *Mirounga leonina*.

| Variable | <i>O. flavescens</i> | <i>M. leonina</i> |
|-----------------|-----------------------------|--------------------------|
| CBL | Pendiente | Pendiente |
| PL | Pendiente | Pendiente |
| PW | Ordenada | Pendiente |
| ZW | Ordenada | Pendiente (*) |
| UPCL | Pendiente(*) | Ordenada |
| OCPH | Sin Diferencia | Shift |
| BW | Shift | Pendiente |
| RL | Sin Diferencia | Ordenada |
| LO | Pendiente | Pendiente |
| RH | Pendiente(*) | Ordenada |
| MW | Pendiente (*) | Shift |
| POC | Pendiente | Shift |
| LAU | Pendiente | Pendiente |
| RW | Pendiente | Ordenada |
| CW | Pendiente | Pendiente |
| LD | Ordenada | Pendiente |
| HC | Ordenada | Pendiente |
| LC | Pendiente | Shift |
| HD | Pendiente | Pendiente |
| LPCL | Pendiente (*) | Pendiente |

Las abreviaturas de las variables siguen la **Fig. 2** del Capítulo “*Materiales y métodos*”. El dimorfismo sexual es expresado como las diferencias entre machos y hembras en sus pendientes, ordenada al origen y “*shift*” (i.e. extensión sobre las trayectorias ontogenéticas). Los asteriscos (*) indican diferencias en las pendientes entre hembras y machos adultos por inferencia (e.g., si la pendiente de machos no adultos y de las hembras fue igual, pero la de los machos adultos fue mayor a la de los no adultos, entonces la pendiente de los machos adultos sería mayor a la de las hembras). La ausencia de dimorfismos sexual entre la trayectoria entera de machos y hembras es expresada como “sin diferencia”. Las filas en coloreadas indican similitud entre especies.

2. Dimorfismo sexual en *Mirounga leonina*

Nuestros resultados sugieren que el fuerte DS observado en *Mirounga leonina* se alcanzó siguiendo un patrón en el que tanto machos como hembras comparten una gran



parte de sus tendencias ontogenéticas. Por ejemplo, el análisis de alometría bivariada mostró que ambos sexos comparten pendientes para el 40% de las variables craneales analizadas, mientras que la mitad de ellas (*i.e.*, cuatro de las ocho variables) también presentaron ordenadas al origen comunes a ambos sexos (**Tabla 5**). Sin embargo, en tales casos, los machos exhibieron una extensión de su trayectoria ontogenética común (*i.e.*, escalamiento ontogenético), el cual es esperable debido al gran tamaño de los machos. Esto indicó que el 20% del DS del cráneo de *M. leonina* se debe a diferencias de tamaño en el estadio adulto (*i.e.*, DS en el tamaño).

Alternativamente, el DS en la forma del cráneo de *M. leonina* fue alcanzado por las diferencias intersexuales en las ordenadas al origen (*i.e.*, desplazamiento lateral en 20% del total de variables) y en las pendientes (*i.e.*, cambio direccional en 57%). Las ordenadas al origen podrían interpretarse como diferencias en las proporciones iniciales del cráneo (*i.e.*, divergencia temprana de la forma), mientras que las diferencias de pendiente pueden interpretarse como variaciones en las tasas de crecimiento en relación con el tamaño del cráneo (*i.e.*, media geométrica; divergencia tardía de la forma). Por un lado, teniendo en cuenta las diferencias intersexuales en las ordenadas al origen, algunas variables relacionadas con el rostro (*i.e.*, RL, RH y NL) mostraron mayores dimensiones en hembras que en machos, al comparar cráneos de tamaños similares. Sin embargo, en machos el ancho del rostro (RW) fue proporcionalmente mayor que en las hembras. Por lo tanto, las diferencias detectadas en esta región anatómica podrían indicar que, en cráneos de *M. leonina*, el DS en la forma está presente aún en estadios ontogenéticos tempranos. Carrick *et al.* (1962) determinaron que, en neonatos y crías destetadas de elefantes marinos, el DS era casi indistinguible externamente (*e.g.*, masa, longitud total). Sobre la base de los resultados de los análisis bivariados de esta Tesis, probablemente sería de gran utilidad la utilización de índices rostrales para la determinación del sexo en cráneos de especímenes jóvenes siendo herramientas no invasivas al material osteológico, a diferencia de la extracción de los caninos.



Por otra parte, el DS en la forma se consigue también por las diferencias en las tasas de crecimiento. Las pendientes de las regresiones fueron mayores en hembras que en machos para siete variables (*i.e.*, CBL, PL, BW, LO, LAU, LD y LPCL), lo cual destaca el rápido desarrollo de algunos caracteres en las hembras, respecto a su desarrollo en los machos. Nuestros resultados son consistentes con los reportados previamente en elefantes marinos (*e.g.*, elefante marino del norte, *Mirounga angustirostris*: Reiter *et al.* 1978; *M. leonina*: McMahon *et al.* 1997), donde se concluyó que en las crías las hembras exhiben un destete y una erupción dentaria precoz. De hecho, Carrick *et al.* (1962) detectaron que las hembras de elefante marino de la isla Macquarie (Australia) tenían la capacidad de reproducirse a los 5,2 años \pm 1,8 años, mientras que los machos se reproducían a los 14 años de edad. Por lo tanto, se podría esperar que, desde estadios postnatales tempranos, las hembras se desarrollen más rápido que los machos. La maduración retardada de los machos también se podría asociar con una estrategia para evitar la competencia intrasexual entre los machos no adultos y los machos adultos reproductivos. Al retrasar su crecimiento, los machos mantienen caracteres juveniles o morfotipos de hembras durante el mayor tiempo posible, lo cual puede aliviar la competencia entre ellos durante la temporada reproductiva (Jarman 1983; Leigh 1992), algo también observado en otros grupos de mamíferos dimórficos y sociales (como en algunos primates). Por el contrario, se detectaron mayores tasas de crecimiento relativo en machos que en hembras en cuatro variables, incluyendo el ancho de los caninos (CW). Briggs & Morejohn (1975) encontraron que en *M. leonina*, el crecimiento de los caninos de los machos parecía ser la principal fuerza modeladora de la región rostral del cráneo. Los caninos superiores son importantes en los ejemplares adultos ya que son usados en las peleas entre machos durante la época reproductiva (véase Le Boeuf & Peterson 1969; Negrete 2011). En contraste con este énfasis continuo a lo largo de la mayor parte de la vida de los machos en el uso del aparato masticatorio y la musculatura del cuello en los conflictos sociales, las hembras utilizan principalmente estas regiones en roles no sociales, como la alimentación (*e.g.*, Laws 1953). En este sentido, el dimorfismo detectado en RW, y en otras variables relacionadas con la mordida, es una expresión morfológica de los diferentes roles sociales desempeñados por



los sexos en la madurez (véase también Morejohn & Briggs 1973). Las diferencias detectadas en las tasas de crecimiento para CW sugirieron que el DS en la forma de este carácter se logró por una divergencia tardía entre sexos, lo que podría asociarse con erupción tardía de los caninos en esta especie (*i.e.*, estadio adulto de la muestra utilizada en esta Tesis).

3. Dimorfismo sexual en *Otaria flavescens*

Este trabajo indicó que en *Otaria flavescens* el DS se relacionó, principalmente, a cambios ontogenéticos en la forma (*i.e.*, 94% de las variables dimórficas mostraron diferencias entre los sexos en intersecciones y pendientes). En un pequeño porcentaje (*i.e.*, 6% de las variables dimórficas) machos y hembras presentaron trayectorias ontogenéticas comunes. Sin embargo, en estos casos los machos mostraron un desplazamiento a lo largo de las mismas (*i.e.*, escalamiento ontogenético) adquiriendo, en consecuencia, un tamaño final mayor que las hembras. Por otra parte, el análisis alométrico bivariado entre machos indicó que en sólo 5 de las 20 variables analizadas los machos no adultos y adultos compartieron trayectorias de crecimiento (*i.e.*, mismas pendientes y ordenadas al origen), indicando que el cráneo de *O. flavescens* exhibe un patrón de crecimiento sexualmente diferenciado en el que los machos adultos no representan una versión a escala del morfotipo correspondiente al cráneo de los ejemplares no adultos. Esto sugiere que el DS en esta especie, si bien en parte es adquirido por una hiper morfosis lineal de los machos (*i.e.*, mayor tamaño), principalmente se debe a diferencias en la forma, tanto entre sexos como entre grupos etarios (en el caso de los machos).

Alternativamente, el DS en la forma del cráneo de *O. flavescens* en el 22% de las variables (*i.e.*, 4 variables) fue alcanzado tempranamente (*i.e.*, diferencias en las ordenadas al origen), mientras que en un 72% del total de variables dimórficas fue adquirido tardíamente (*i.e.*, diferencias en las pendientes). Por un lado, teniendo en cuenta las diferencias intersexuales en las ordenadas al origen, algunas variables (*e.g.*, ZW, LD, HC)



mostraron mayores dimensiones en hembras que en machos, sugiriendo que al comparar cráneos de tamaños similares (*i.e.* medias geométricas comparables) las hembras poseen tamaños proporcionalmente mayores en estas variables. Sin embargo, los machos presentaron paladares proporcionalmente más anchos que las hembras desde estadios ontogenéticos tempranos. A pesar de esto, como fue dicho anteriormente, las diferencias intersexuales en el cráneo se debieron principalmente al DS en la forma adquirida tardíamente (*i.e.*, diferencia en las tasas de crecimiento o pendientes). Por un lado, nuestro estudio también mostró que las tendencias alométricas de las hembras fueron diferentes en varios aspectos del patrón de crecimiento detectado en los machos. Por ejemplo, las variables relacionadas con la longitud del cráneo (*e.g.* CBL, PL, LO, LAU y LC) mostraron mayores tasas de crecimiento, en relación con el tamaño total del cráneo, que en los machos no adultos. Este patrón de crecimiento rápido indica que las hembras alcanzan un rendimiento óptimo antes que los machos del mismo tamaño, lo cual está en concordancia con la maduración más temprana de las hembras en comparación con los otáridos machos. Sin embargo, nuestros datos muestran que existe también un fuerte DS en aquellas variables relacionadas con el tamaño de los caninos (*i.e.*, la alometría positiva de RW y CW de los machos, en contraste con la isometría de las hembras). Tales diferencias sexuales están relacionadas con la erupción de los dientes caninos, un carácter fuertemente dimórfico en esta especie (*e.g.*, Crespo 1984). Por otro lado, el análisis bivariado entre machos de diferentes grupos etarios sugirió que, aunque el cráneo continúa creciendo en el estadio adulto, en general, las variables relacionadas con dimensiones longitudinales disminuyen su alometría (*e.g.* CBL, PL, RL, LAU y LD), mientras que las variables relacionadas con dimensiones verticales o con anchos (*e.g.* ZW, OCPH, BW, RH, MW, HC y HD) aumentan sus tasas de crecimiento en ejemplares adultos. Esto determina un patrón de crecimiento en los machos adultos donde, en relación al tamaño general del cráneo (*i.e.*, media geométrica), el crecimiento del ancho y la altura del cráneo es más más importante que el crecimiento longitudinal del mismo. En especies con DS, se cree que las diferencias sexuales en las estrategias de crecimiento han evolucionado como resultado del éxito reproductivo. El segundo pico ("*spurt*") de crecimiento de la masa corporal y del tamaño



en relación a la madurez sexual o social de los machos han sido ampliamente observado en varias especies de pinnípedos (e.g., Bryden 1968; Payne 1979; McLaren 1993; Clinton 1994). Bryden (1972) detectó en machos períodos de crecimiento acelerado, el cual era seguido por una marcada disminución o el cese del crecimiento. Este cese en el crecimiento estaba asociado a la madurez sexual o social, ya que los recursos energéticos utilizados anteriormente para el crecimiento se dirigen en esta etapa hacia el desarrollo reproductivo, la producción de las características sexuales secundarias (aparte del tamaño) y los comportamientos sexuales. En un amplio estudio, Brunner *et al.* (2004) identificaron un segundo periodo de crecimiento (*i.e.*, crecimiento bifásico) en ejemplares macho de otáridos, incluyendo *O. flavescens*. Los autores afirmaron que este segundo período de crecimiento acentúa las diferencias entre sexos en la etapa adulta. Los resultados del presente capítulo indicaron que los valores más altos de alometría en los machos fueron observados en las mediciones relacionadas a la mordida y los movimientos del cuello (e.g., MW, ZW, RW, OCPH, CW), los cuales son de gran importancia en las luchas durante la competencia intra-sexual.

4. Ontogenia del dimorfismo sexual en pinnípedos extremadamente dimórficos: comparación entre *O. flavescens* y *M. leonina*

El estudio comparativo de la ontogenia del DS en *Otaria flavescens* y *Mirounga leonina*, especies pertenecientes a dos familias de pinnípedos diferentes, es relevante ya que las diferencias en el dimorfismo del tamaño y la forma de los adultos podría ser el resultado de cambios en los procesos de desarrollo. Por lo tanto, estas diferencias podrían reflejar diferentes historias evolutivas (Badyaev *et al.* 2001). De acuerdo con Jefferson *et al.* (2008), ambas especies comparadas en este capítulo difieren en el tiempo en el que ocurren los principales eventos de sus historias de vida (ver Tabla 6), así como en el crecimiento del cuerpo. La comparación de los análisis bivariados de alometría (Tabla 5-6) brinda información interesante respecto a los procesos ontogenéticos que conducen a las diferencias intersexuales en las dos especies. Por ejemplo, en *O. flavescens* el 94% de las





variables dimórficas mostraron diferencias sexuales en sus intersecciones y pendientes (DS en la forma), mientras que los machos mostraron un desplazamiento a lo largo de la trayectoria ontogenética común a ambos sexos (DS en tamaño) solo en el 6% de las variables dimórficas (Tabla 6). Del mismo modo, en *M. leonina* el 80% de las diferencias entre machos y hembras fueron el resultado del DS en la forma, mientras que el 20% restante de las diferencias sexuales se debieron al DS en el tamaño (Tabla 6). Por lo tanto, se concluye que en ambas especies el DS se compone, principalmente, de diferencias en la forma. Por un lado, los datos morfométricos sugieren que el DS en la forma craneana de *O. flavescens* y *M. leonina* se alcanzó a través de diferencias en las tasas de crecimiento relativo de cada variable (*i.e.*, pendientes). Estas diferencias llevaron en ambas especies a tener órbitas y paladares proporcionalmente más largos en las hembras que en los machos, pero a un mayor ancho de los caninos en los machos que en las hembras. Del mismo modo, la longitud total del cráneo también mostró mayores tasas de crecimiento en las hembras que en machos de ambas especies. Este hecho podría reflejar un patrón relativamente conservador de diferencias en la forma del cráneo de los pinnípedos sexualmente dimórficos, lo cual se asociaría con el rápido desarrollo de las hembras con relación a los machos. Estas comparaciones interespecíficas e intraespecíficas están de acuerdo con estudios previos en especies de pinnípedos con sistemas poligínicos (*e.g.*, Lindenfors *et al.* 2002; Brunner *et al.* 2004), donde las hembras alcanzan la edad reproductiva mucho antes que los machos (Tabla 6), aunque invierten cantidades significativas de energía en su descendencia. Alternativamente, como los machos no proporcionan cuidados parentales, los mismos destinan más energía para el crecimiento y el desarrollo de los caracteres sexuales secundarios involucrados en las peleas. Como consecuencia, en los machos se favorece un mayor tamaño corporal y un mayor desarrollo de los caninos (Plavcan 2001).

En líneas generales, los resultados de este capítulo indicaron que en ambas especies de pinnípedos, la adquisición del DS en la forma presentó un patrón semejante, ya que estuvo dominado por diferencias intersexuales en las tasas de crecimiento (*i.e.*, pendientes; cambio direccional) por sobre las diferencias entre los tamaños relativos del cráneo de las



crías (*i.e.*, ordenadas al origen; desplazamiento lateral). Esto indicó que el DS en la forma se adquiere tardíamente y que, por lo tanto, se va acentuando con la edad de los ejemplares. De hecho, estudios de campo en crías de pinnípedos indican que prácticamente no existen diferencias entre sexos (*e.g.*, en el tamaño; Carrick *et al.* 1962). Sin embargo, Cappozzo *et al.* (1991) detectaron DS en largo total corporal en crías de *O. flavescens*.

Tabla 6. Comparación entre *Mirounga leonina* y *Otaria flavescens*, mostrando las edades promedio en los principales eventos biológicos y un resumen de la ontogenia del dimorfismo sexual (DS) en ambas especies.

| | Destete | Mad. Sexual | 1era. Reproducción | Dimorfismo Sexual (DS) |
|---|----------|--------------------------|--------------------------|--|
|  <i>M. leonina</i> | 23 días | ♀: 3 años ♂: 5-6 años | ♀: 5 años ♂: >10 años | <ul style="list-style-type: none"> • 60% pendientes (5% solo en adultos) • 20% ordenadas • 20% extensión } 80% DS en la forma 20% DS en tamaño |
|  <i>O. flavescens</i> | 10 meses | ♀: 4 años ♂: 5 años | ♀: 5 años ♂: 9 años | <ul style="list-style-type: none"> • 72% pendientes (22% solo en adultos) • 22% ordenadas • 6% extensión } 94% DS en la forma 6% DS en tamaño |

Eventos biológicos extraídos de la literatura (Carrick *et al.* 1962; Perrin *et al.* 2009; Grandi *et al.* 2010), indicando edades promedio al destete, madurez sexual y primera reproducción en machos y hembras de ambas especies. Se detallan los principales resultados alométricos en “Dimorfismo sexual” (DS). Los resultados están expresados como el porcentaje de variables con DS en la forma (*i.e.* sumatoria de SD en pendientes y ordenadas al origen), y DS en el tamaño (*i.e.*, extensiones en las trayectoria ontogenética de los machos) sobre el total de variables dimórficas.

El análisis bivariado también indicó que ambas especies mostraron diferencias en la adquisición del DS (*i.e.*, patrón general semejante pero en diferentes variables). En comparación con las hembras, los machos de *O. flavescens* exhibieron mayores tasas de crecimiento relativo para el ancho rostral y la constricción postorbitaria (*i.e.*, divergencia tardía en la forma para POC y RW), un tamaño inicial mayor para el ancho palatal (*i.e.*, divergencia temprana en la forma para PW), y una extensión del desarrollo del ancho de la caja craneana (*i.e.*, DS de tamaño para BW). Alternativamente, los machos de *M. leonina*, en



comparación con las hembras, mostraron tasas de crecimiento superiores para PW, HC y HD, un mayor tamaño relativo del ancho rostral desde estadios juveniles, y una extensión del desarrollo para anchos craneanos relacionados con inserciones musculares (*i.e.*, MW, POC, y LC). Es interesante observar que en *O. flavescens* el largo del rostro (RL) y la altura de la placa occipital (OCPH), en relación al tamaño general del cráneo, no mostraron diferencias entre las trayectorias ontogenéticas de hembras y de machos (**Tabla 5**), mientras que en *M. leonina* estas variables resultaron dimórficas. Por un lado, en esta especie se detectó DS en la forma debido a mayores proporciones de RL en hembras juveniles en relación a machos juveniles. Por otro lado, se detectó DS en el tamaño para OCPH, ya que los machos de *M. leonina* mostraron una extensión de su trayectoria ontogenética en comparación con las hembras (*i.e.*, bimaturo). En este caso, las diferencias entre las morfologías finales de los adultos (*i.e.* placa occipital más alta en machos de *M. leonina*) fue el resultado de un mayor tamaño del cráneo con respecto a las hembras, sin implicar por ello proporciones occipitales superiores.

A su vez, hay que destacar que cierto porcentaje del DS en la forma se restringió a los estadios adultos de ambas especies. *Otaria flavescens* exhibió DS en la forma como resultado de mayores tasas de crecimiento en los machos adultos que en las hembras en cuatro variables del cráneo (*i.e.*, 22% del DS total es atribuible al dimorfismo tardío en la forma; **Tabla 6**). Por el contrario, *M. leonina* mostró DS en la forma en estadios adultos sólo para una variable, el ancho zigomático (*i.e.*, el 5% del DS es causado por diferencias en la forma en estadios ontogenéticos tardíos; **Tabla 6**). Esto indicó que, aunque en ambas especies los mayores porcentajes de DS fueron atribuibles a la forma (**Tabla 6**), el análisis del DS en la forma permite destacar diferencias interespecíficas. Por un lado, casi todas las diferencias de forma entre machos y hembras de *M. leonina* son identificables en estadios no adultos (*i.e.*, 15 variables; 94% de DS en la forma). Por otro lado, en *O. flavescens* el 76% de las diferencias sexuales en la forma se presentaron en estadios ontogenéticos tempranos, mientras que el 24% restante del DS en la forma fue adquirido en etapas ontogenéticas más avanzadas. Por otro lado, a pesar que en ambas especies se detectó una



mayor contribución del DS en la forma, cabe destacar que se registró un mayor número de variables con DS en el tamaño en *M. leonina* ($n=4$) que en *O. flavescens* ($n=1$). Esto indicaría que, si bien se registraron porcentajes similares de DS adquirido únicamente en estadios ontogenéticos avanzados (*i.e.*, DS tardío en forma por pendientes de machos adultos, y DS tardío en tamaño por escalamiento ontogenético), los caminos ontogenéticos fueron diferentes en ambas especies. En *O. flavescens* el dimorfismo adquirido únicamente en el estadio adulto se debe, en mayor parte, a la forma del cráneo. Por otro lado, en *M. leonina* el dimorfismo adquirido en este estadio se debe principalmente a diferencias de tamaño. Las diferencias detectadas entre las especies podrían estar asociadas a variables ecológicas, como la edad en que las crías son destetadas. El DS en las proporciones del cráneo (*i.e.*, forma) podría estar relacionado con las diferencias entre las familias en sus correspondientes desarrollos, ya que los fócidos son más precoces que los otáridos (*e.g.*, Schulz & Bowen 2005). Por ejemplo, las crías de *M. leonina* son destetadas a los 23 días de edad (Carrick *et al.*, 1962; McCann 1980), mientras que las crías de *O. flavescens* son destetadas a aproximadamente 10 meses de edad (King 1983; Jefferson *et al.* 2008) (**Tabla 6**). El período de lactancia es un momento ideal para que los machos y hembras ganen una ventaja competitiva sobre sus miembros de su cohorte, ya que éste es el momento de crecimiento más rápido (Reiter *et al.* 1978; Clutton-Brock *et al.* 1981), por lo que dos estrategias diferentes fueron adquiridas en cada familia. Probablemente, y a modo de hipótesis de trabajo a ser testada, algunos caracteres sexualmente dimórficos sean notables en estadios intrauterinos en fócidos, mientras que en otáridos estas diferencias sexuales podrían alcanzarse durante su largo período de lactancia. Por ejemplo, en fócidos el ancho rostral (RW), una medida que está influenciada por la erupción de los caninos, refleja el rápido reemplazo dentario en juveniles, lo cual destaca la importancia de una dentición funcional en estadios ontogenéticos tempranos, donde la alimentación independiente se produce abruptamente y en etapas ontogenéticas tempranas, así como en los encuentros macho-macho de juveniles (*e.g.*, McMahon *et al.* 1997). Siguiendo Jones y Goswami (2010), era razonable esperar que las variables ecológicas (*e.g.*, DS en el tamaño,



gestación y tiempos de destete, variables ambientales) hubieran tenido una relativamente mayor influencia que la filogenia en la morfología craneal.

Finalmente, también se debe destacar que las diferencias interespecíficas en las que los machos exhibieron parámetros más altos que las hembras (*i.e.*, pendiente, ordenada al origen, extensión de la recta) estuvieron relacionadas con el comportamiento agonístico de los machos. Por ejemplo, algunos de los caracteres estuvieron vinculados al mayor desarrollo de la masa muscular en los machos de ambas especies (*i.e.*, MW, ZW, OCPH), o al aumento del tamaño de los caninos (reflejado en RW). Esto pone en relieve la importancia del desarrollo de los caninos en los machos, que son utilizados como armas durante combates entre machos. Como era de esperar, en los machos el DS estuvo principalmente asociado a una mayor capacidad para retener y defender los territorios (*i.e.*, los caracteres que aumentan la capacidad de la mordida y la fuerza estructural). Sin embargo, el DS en ambas especies se logró mediante diferentes mecanismos ontogenéticos (**Tabla 5**), como ya se ha reportado previamente entre especies de primates (*e.g.*, Plavcan 2001). Por ejemplo, el mayor tamaño relativo del ancho mastoideo en machos de *M. leonina* es debido a la extensión del crecimiento en la edad adulta (*i.e.*, tamaño), mientras que en *O. flavescens* se debe al DS en la forma entre los machos adultos. Del mismo modo, el mayor ancho zigomático de los cráneos de los machos de ambas especies se adquiere por mayores tasas de crecimiento (*i.e.*, pendientes; cambio direccional) en adultos de *M. leonina*, pero por mayores proporciones iniciales (*i.e.*, ordenadas al origen; desplazamiento lateral) en *O. flavescens* (**Tabla 5**). Según Badyaev (2002), se pueden lograr patrones similares de dimorfismo adulto a través de una variedad de vías ontogenéticas, y la variación entre estas vías puede reflejar diferencias fundamentales en la estructura social, los factores ecológicos o las relaciones filogenéticas. El comportamiento poligínico puede haber generado presiones similares en ambas especies, llevando a fenotipos adultos similares que podrían haberse alcanzado de manera convergente (*e.g.*, Jones *et al.* 2013). Una hipótesis es que el comportamiento poligínico conduciría a rasgos similares de DS en los pinnípedos adultos, mientras que el desarrollo de los cachorros conduciría a diferencias interespecíficas en las trayectorias ontogenéticas. De acuerdo con los análisis de DS



publicados en *M. leonina* y *O. flavescens* (Tarnawski *et al.* 2014 a,b), el comportamiento poligínico es un rasgo vinculado a patrones específicos de DS en el cráneo. Este comportamiento convergente (Jones *et al.* 2013) podría ser considerado un mecanismo para el desarrollo de patrones similares de dimorfismo craneano, independiente de la trayectoria de crecimiento seguida por ambas especies.



Apéndice

Apéndice I. Listado de ejemplares de utilizados

-*Mirounga leonina*: No adultos. ♀: IAA 01-14, LAMAMA ML024, MACN 22615 , IAA AA-7, IAA AA-2, IAA AA-8, IAA 10, LAMAMA ML001, IAA 02.23, IAA 02.24, IAA AA-11, IAA 02.29, IAA AA-9, IAA 02.20, IAA 02.25, IAA 02.28, CNP 037, MACN 49.52, LAMAMA ML015. ♂: IAA 02.14, IAA AA-n1, IAA 02.30, IAA AA-6, LAMAMA ML026, IAA 02.26, IAA 02.19, IAA 02.18, IAA AA-n2, IAA 02.21, LAMAMA ML016 M, IAA 02.16 M, MACN 26.222, LAMAMA ML021. **Adultos.** ♀: MACN 22611, IAA 00-9, IAA 96-1, MACN 22614, LAMAMA ML031, IAA 08/09, MACN 22613, ZOO-BA M-0016, CNP 111, LAMAMA ML025, MACN 22612, LAMAMA ML035, IAA 03.4, IAA 02.12, CFA ML01, MACN 20434, IAA 03.5. ♂: MACN 20608, MACN 24.92, MACN 24.91, MLP 1504, IAA 99-5, LAMAMA ML019, MLP 26.IV.00.13, LAMAMA ML017, CNP 04-1999, LAMAMA ML032, LAMAMA ML028, LAMAMA ML020, MLP 947, MACN 24.93, IAA 00-8, MACN 13.26.

-*Otaria flavescens*: No adultos. ♀: LAMAMA 141, LAMAMA 140, LAMAMA 331, MACN 23574, MACN 21740, MLP 26.IV.00.5, MACN 21739, LAMAMA 620, LAMAMA 484, LAMAMA 144, LAMAMA 556, LAMAMA 237, LAMAMA 686. ♂: LAMAMA 139, LAMAMA 142, LAMAMA 569, MACN 24731, MACN 30236, LAMAMA 115, LAMAMA 134, LAMAMA 329, LAMAMA 606, LAMAMA 053, MACN 21744, GEMARS 813, LAMAMA 371, MLP 26.IV.00.6, LAMAMA 427, LAMAMA 629, MLP 8.X.01.8, LAMAMA 031, MACN 50.52, MLP 26.IV.00.8, UFSC 1341, MACN 22608, LAMAMA 605, LAMAMA 487, MACN 21743, GEMARS 343, LAMAMA 270, MMPMa 4086, GEMARS 967, MLP 475, GEMARS 799, MLP 453, LAMAMA 105, GEMARS 196, LAMAMA 43, MACN 22609, GEMARS 822, GEMARS 229, GEMARS 812, LAMAMA 032, MACN 20420, MACN 22852, LAMAMA 419. **Adultos.** ♀: LAMAMA 623, LAMAMA 604, LAMAMA 417, LAMAMA 147, LAMAMA 505, RNP 2319, RNP 21737, LAMAMA 243, MLP 7.VII.50.1, LAMAMA 555, LAMAMA 033, LAMAMA 444, LAMAMA 127, MACN 21738, LAMAMA 253, LAMAMA 588, LAMAMA 024, MLP 1531, MACN 25138, MACN 20573, MLP 1060, LAMAMA 303, LAMAMA 61, LAMAMA 616, LAMAMA 590, LAMAMA 578, LAMAMA 026, LAMAMA 385, MACN 20578, GEMARS 565, LAMAMA 453, LAMAMA 029, MACN 22853, MLP 27.X.97.14, RNP 2364, MACN 13.11, RNP 2416, MLP 41, GEMARS 1323. ♂: LAMAMA 337 M AD 294.8 92.279, RNP 2068, RNP 2396, MLP 14.IV.48.9, GEMARS 659, GEMARS 434, LAMAMA 60, RNP 2477, LAMAMA 152, MLP 1532 M AD 314.9 98.629, LAMAMA 030 M AD 318.4 102.939, LAMAMA 151, LAMAMA 027, LAMAMA 213, LAMAMA 245, MMPMa 4013, LAMAMA 028, RNP 2371, LAMAMA 022, RNP 2683, MLP 1526, RNP 2464, RNP 2475, RNP 2457, LAMAMA 155, LAMAMA 244, LAMAMA 492, LAMAMA 479, MACN 22851, MACN 27.27, ZOO-BA-M-15, RNP 2072, RNP 2395, GEMARS 428, LAMAMA 490, MACN 21984, MACN 21994, GEMARS 171, RNP 2456, MACN 23.26, RNP 2633, RNP 2467, LAMAMA 025, LAMAMA 250, LAMAMA 353, MACN 25168, RNP 2468 M AD 355 116.355, RNP 2365, MLP 1330, MLP 26.IV.00.10, RNP 2635, MLP 26.XII.02.36, LAMAMA 199, MLP 1332.

Análisis de morfometría geométrica en la ontogenia del cráneo de pinnípedos

Capítulo 7

Resumen:

En este capítulo utilizamos 72 *landmarks* craneales y mandibulares en nueve especies de pinnípedos para reconstruir sus trayectorias ontogenéticas. El objetivo fue detectar similitudes y diferencias en la variación ontogenética del tamaño y la forma de otáridos y fócidos. Para esto se realizaron análisis de componentes principales, análisis de alometría, y de crecimiento. Primero, el cráneo presentó variaciones en la forma que estuvieron relacionadas a la filogenia (*i.e.*, separación en el morfoespacio de ambas familias) y, a su vez, su ontogenia mostró algunas semejanzas entre ambas familias (*i.e.*, alargamiento del cráneo y del rostro). Sin embargo, los otáridos mostraron cambios concentrados en la región rostral y palatal mientras que los fócidos manifestaron transformaciones que afectaron a toda la morfología craneana (*e.g.*, rostro, bullas, órbitas), lo cual fue vinculado a sus hábitos más acuáticos. Por otro lado, la forma mandibular no estuvo influenciada por la ontogenia ni la filogenia, encontrándose asociaciones morfológicas con factores ecológicos (*i.e.*, dieta, reproducción). Segundo, el análisis de alometría indicó una mayor proporción de la variación explicada por el tamaño en el cráneo que en las mandíbulas. 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 *A. australis*. Tercero, el análisis de crecimiento indicó patrones diferentes de estabilización del tamaño y la forma, aunque en algunas especies el tamaño se adquirió a la edad de madurez sexual.

Introducción



Un método cada vez más difundido para describir los cambios ontogenéticos en la morfología es la morfometría geométrica. Corti (1993) introdujo el término para denotar un campo de estudio que abarca el análisis de la forma basada en un conjunto bi- o tridimensional de coordenadas de puntos. La morfometría geométrica se distingue de la morfometría tradicional por su capacidad de mantener la información completa en referencia a la forma de los objetos digitalizados a través del análisis (Slice 2007). Por el contrario, la morfometría tradicional implica el uso de ángulos, medidas de distancia lineal (en general asociadas al tamaño; Cardini 2012), y/o proporciones de distancias lineales, que generalmente no pueden capturar plenamente la información de la forma de un objeto (Slice 2005). Además, ésta última produce resultados, como tablas de mediciones o coeficientes (*e.g.*, de regresiones), que no son fácilmente relacionados con las morfologías originales y, por lo tanto, hacen que la interpretación de los hallazgos más complicada (Cardini 2012). Por el contrario, la morfometría geométrica es más adecuada en lo que respecta a la visualización, ya que permite graficar las transformaciones morfológicas, ofreciendo una visualización inmediata de la forma y la localización espacial de su variación (Webster & Sheets 2010). Por estas razones, la morfometría geométrica representa un enfoque amplio para describir y analizar la forma biológica (tamaño + forma) en el espacio bi- o tridimensional de los organismos.

Los organismos muestran notables cambios en la morfología durante su vida, además de los observados por el crecimiento (*i.e.*, aumento en el tamaño corporal); pueden ser similares o distintos en la forma debido a la edad, el sexo, la ubicación geográfica, o las relaciones filogenéticas, entre otras. Sin embargo, la mayoría de los trabajos de disparidad morfológica, al estar basados en el muestreo de formas adultas, solo utilizan hipótesis sobre los factores externos, en tanto que potenciales explicaciones de desarrollo han recibido menos atención (Eble 2003; McNamara & McKinney 2005; Gerber *et al.* 2007). La disparidad morfológica puede ser analizada por medio de métodos de reducción de las dimensiones (*e.g.*, análisis de componentes principales, análisis de variables canónicas), colocando los puntos de datos en un espacio morfológico común (Foote 1997), que luego puede utilizarse para construir y comparar las trayectorias de desarrollo (*i.e.*, regresiones



basadas en variables de tamaño y forma; *e.g.* Mitteroecker *et al.* 2004). La morfometría geométrica puede identificar estas diferencias de forma asociadas con el crecimiento, ayudando a explorar las causas de la variación a nivel intra- e interindividual (Lawing & Polly 2009). Algunos estudios han examinado la relación entre la ontogenia y la filogenia, al incluir comparaciones de las trayectorias alométricas. En los casos donde existe una fuerte señal filogenética los taxones estrechamente relacionados son fenotípicamente más similares que los taxones que están filogenéticamente más remotos (Klingenberg & Gidaszewski 2010). Sin embargo, la mayoría de estos estudios hasta ahora se han limitado a la investigación sobre heterocronías en los primates (*e.g.*, Viarsdóttir *et al.* 2002; Mitteroecker *et al.* 2005).

En este capítulo, utilizamos métodos morfométricos geométricos en series ontogenéticas de cráneos de nueve especies de pinnípedos para construir sus trayectorias ontogenéticas y, así, complementar los análisis obtenidos por medio de métodos morfométricos clásicos (*i.e.*, capítulos 5 y 6). Este estudio se centra en los patrones intrafamiliares de la morfología craneal y mandibular dentro de las dos grandes familias de pinnípedos: otáridos y fócidos. Llevamos a cabo análisis morfométricos en tres dimensiones en forma conjunta, y separada, poniendo a prueba las siguientes hipótesis:

- (1) Los pinnípedos comparten ejes comunes de la variación de la forma del cráneo y la mandíbula debido a su hábitat acuático compartido;
- (2) La morfología del cráneo y la mandíbula está principalmente influenciada por la filogenia;
- (3) La morfología del cráneo y la mandíbula refleja diferencias ecológicas y de historia de vida entre otáridos y fócidos.

Materiales y métodos



1. La muestra

Se analizaron las series ontogenéticas identificados a partir de 335 cráneos de pinnípedos (**Apéndice I**). La muestra total de mandíbulas fue igual a 287 especímenes, dado que no todos los cráneos presentaban mandíbulas y algunas de éstas no estaban asociadas al resto del cráneo. Se utilizaron 48 *landmarks* craneales y 24 mandibulares para describir el cráneo como un todo (Tabla 3 y Fig. 3 del Capítulo 2: “Materiales y métodos”). Dado que los *landmarks* craneales fueron tomados de un solo lado, la configuración del hemi-cráneo fue reflejada en el plano de simetría definido por los *landmarks* sagitales para mejorar la visualización y evitar artefactos del alineamiento de Procrustes. Para esto se utilizó R-function AMP.r, siguiendo a Cassini & Vizcaíno (2012). Los semi-*landmarks* fueron relajados utilizando el programa “Resample” de NYCEP (Reddy *et al.* 2007). Para remover la información que no corresponde a la forma, se llevó a cabo un Análisis Generalizado de Procrustes (GPA: Goodall 1991; Rohlf 1999). Este procedimiento minimiza la suma de las distancias al cuadrado entre *landmarks* homólogos, trasladando, rotando y reescalando a la unidad (tamaño de centroide) estas configuraciones (Dryden & Mardia 1998). La forma, entonces, queda definida como las relaciones espaciales de los *landmarks* que no son alteradas cuando se aplica este análisis. Asimismo, se realizó un análisis de componentes principales (PCA) para el cráneo sin la mandíbula (cráneo en sentido estricto) y otro para la mandíbula en forma separada, para identificar los mayores componentes de variación en un análisis individual para cada una de las especies estudiadas, reuniendo a juveniles y adultos en el mismo análisis. Esto permite la visualización de los cambios de forma, que ocurren a lo largo del desarrollo ontogenético de cada especie, basados en la posición de los especímenes en el morfoespacio, a lo largo del componente principal que sea de interés. Posteriormente, se realizó el mismo análisis para cada Familia (*i.e.*, Otariidae y Phocidae) de manera independiente. Para todos estos análisis se utilizó el programa MorphoJ 1.05a (Klingenberg 2011).

2. Tamaño de centroide y distancia de Procrustes



El tamaño de centroide se utiliza como un estimador del tamaño y se calcula como la raíz cuadrada de la suma de las distancias al cuadrado, desde un conjunto de *landmarks* al centro geométrico (centroide) del objeto (Bookstein 1996; Zelditch *et al.* 2004). El tamaño de centroide para cada espécimen de cada especie se obtuvo a partir del programa MorphoJ. La distancia de Procrustes se usa como un índice de cambio de forma y se calcula como la raíz cuadrada de la suma de las distancias al cuadrado entre las configuraciones de *landmarks* de cada espécimen y el consenso de la categoría más joven (Zelditch *et al.* 2003; Tanner *et al.* 2010). Para obtener esta información se utilizó un *script* de R 2.9.2 (R Development Core Team 2004).

3. Variación alométrica de la forma

Para investigar cuánta variación en la forma está asociada con el tamaño, se realizaron regresiones multivariadas entre las coordenadas de Procrustes y el logaritmo del tamaño de centroide (Tanner *et al.* 2010). La significancia de la regresión fue testada con un test de permutaciones con 10000 remuestreos (Bookstein 1991; Mitteroecker *et al.* 2004). Este análisis fue realizado para cada especie de manera individual, integrando juveniles y adultos, con el software MorphoJ 1.05a (Klingenberg 2011). Se obtuvo un gráfico de esta regresión para cráneo y mandíbula de cada una de las especies. En los análisis de morfometría geométrica, la componente de tamaño en la escala geométrica se elimina durante el GPA, mientras que la componente alométrica no. En ausencia de alometría el tamaño de centroide no se correlaciona con la forma (Bookstein 1986; Kendall 1986). Varios autores han señalado que el tamaño del centroide sigue el mismo comportamiento que el tamaño corporal (*e.g.*, Ercoli & Prevosti 2011; Meloro & O'Higgins 2011; Cassini *et al.* 2012). Para evaluar el cambio de forma alométrico, se realizó una regresión de las coordenadas de *landmarks* alineadas para cada especie contra el logaritmo en base 10 del tamaño del centroide (como proxy de tamaño), mediante el programa MorphoJ (Klingenberg 2011).

La comparación entre las trayectorias ontogenéticas de ambas especies se realizó mediante la comparación angular de los vectores de transformación de forma (Drake &



Klingenberg 2008; Klingenberg & Marugán-Lobón 2013). En particular el valor del ángulo entre los dos vectores se comparó contra la hipótesis nula de ortogonalidad, es decir de 90° (Klingenberg & Marugán-Lobón 2013). Cuando ambos vectores de cambio morfológico son ortogonales se deduce que son independientes entre sí. Con el fin de detectar patrones comunes de cambio de forma a lo largo de la ontogenia se realizó un análisis de componentes principales utilizando el mismo programa. Este procedimiento permite identificar la componente de variación común en un análisis combinado de ambas especies. Además, se permite la visualización del cambio morfológico que diferencia ambas especies, de acuerdo a la posición de los especímenes en el morfoespacio a lo largo del componente principal de interés. Por último, se realizó la comparación angular entre los vectores de transformación de forma de todos los componentes contra los vectores de transformación de forma de las regresiones para cada especie. Este análisis permite detectar similitudes en el cambio morfológico entre los componentes y la regresión. Un valor de p menor que 0,05 indica una probabilidad menor al 5% de que la similitud entre los ángulos de los vectores se deba al azar y por lo tanto, se infiere similitud en la dirección de los cambios en forma entre las muestras.

4. Cambio de tamaño y de forma durante la ontogenia

Para todas las especies se realizaron *biplots* con el programa Microsoft Excel (2007), ilustrando la relación de los estimadores de tamaño (tamaño de centroide) o de forma (distancia de Procrustes) y la edad obtenida a partir del índice sutural (Sivertsen 1954) (excepto en *Mirounga leonina* donde se utilizó la edad obtenida a partir del conteo de bandas de dentina). Esta información fue utilizada para estimar en qué edad se obtiene el tamaño y la forma definitivas. La misma fue obtenida visualmente y confirmada por percentiles al 0,05. Este análisis fue realizado solo para el cráneo en sentido estricto (*e.g.*, sin el dentario o mandíbula), debido a la presencia de un alto número de mandíbulas sin datos de edad (*e.g.*, por la ausencia de dientes y/o por la ausencia del resto del cráneo).

Resultados



1. Análisis de Componentes Principales (PCA)

1.1. PCA Pinnipedia

1.1.1. Cráneo sin mandíbula

Los primeros 14 componentes principales presentaron un 85,3% de la varianza acumulada. El PC1 explicó el 31,03% de la varianza total, mientras que el PC2 explicó el 18,3% y el PC3 explicó el 11,24%. El morfoespacio formado por los dos primeros componentes principales (49,33%; **Fig. 1**) reflejó un buen ajuste con la filogenia, dado que las dos familias de pinnípedos se agruparon en áreas diferentes sin presentar solapamientos. Los fócidos se ubicaron en los valores positivos del PC2, mientras que los otáridos estuvieron en los valores negativos. En ambos grupos se visualiza que el eje de máxima variación ontogenética es el PC1, dado que los estadios juveniles se ubicaron en los valores negativos y los estadios adultos estuvieron en los valores positivos. Los juveniles se caracterizaron por presentar cráneos redondeados, con líneas temporales muy separadas (a la altura de arcos zigomáticos), bullas timpánicas expandidas, y rostros, nasales y paladares cortos (respecto al consenso). También presentaron caninos de menor tamaño, arcos zigomáticos cortos, fosa glenoidea, órbitas grandes y de posición más frontal, y procesos mastoideos pequeños, de posición más dorsal. Por otra parte, los adultos presentaron un cráneo más aplanado (bajo) y alargado, con líneas temporales desplazadas sobre el plano sagital. En comparación con los juveniles, los adultos presentaron un alargamiento en el rostro, los nasales, el paladar y los arcos zigomáticos. El rostro también presentó un ensanchamiento vinculado al crecimiento de los caninos, mientras que el paladar se hizo más cóncavo. También se observó la compresión de las bullas timpánicas, las cuales se acercaron al plano sagital, el crecimiento de los procesos mastoideos en sentido ventral, la lateralización de las órbitas, y el crecimiento de los cóndilos occipitales (los cuales convergen hacia la línea sagital). El PC2 representó las diferencias de forma entre fócidos y otáridos. Los cráneos de los fócidos se caracterizaron

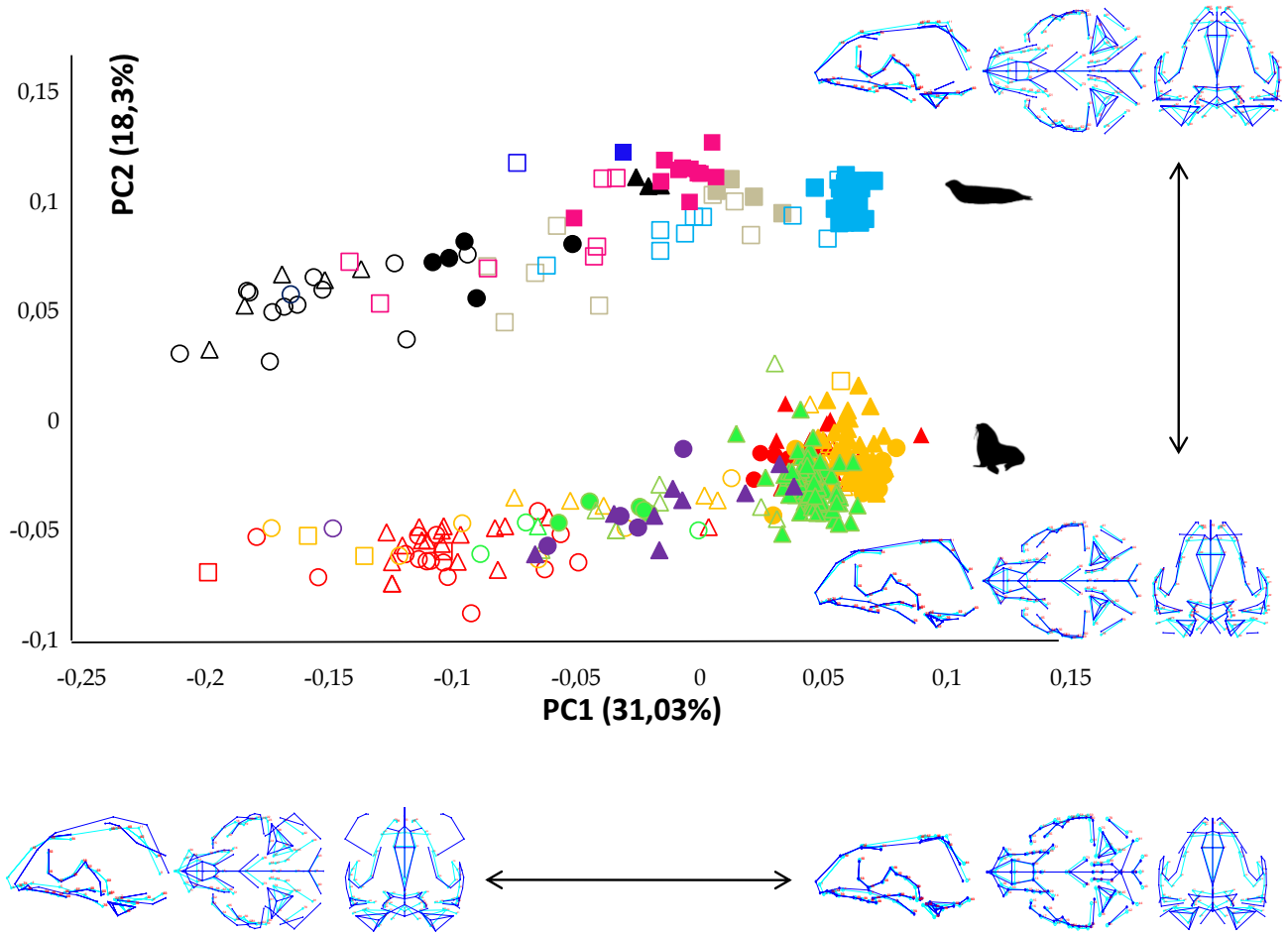


Fig. 1. Análisis de componentes principales en cráneos de pinnípedos, mostrando los dos primeros componentes. Los símbolos indican la especie, edad y sexo. *Arctocephalus australis* (rojo), *A. gazella* (verde), *A. tropicalis* (violeta), *Otaria flavescens* (naranja), *Mirounga leonina* (negro), *Lobodon carcinophaga* (verde claro), *Ommatophoca rossii* (azul), *Leptonychotes weddellii* (fucsia), *Hydrurga leptonyx* (celeste); adultos (símbolos rellenos), no adultos (símbolos no rellenos); hembras (círculos), machos (triángulos), indeterminado (cuadrado).

ser más achatados dorso-ventralmente, presentar bullas timpánicas expandidas en sentido latero-ventral (se extienden lateralmente hasta el ancho craneano máximo), rostros más angostos, nasales retraídos (por detrás de sutura incisivo-maxilar ventral) y afinados (ubicados entre los frontales), hileras dentarias más cortas y divergentes, paladares más anchos y cortos, procesos supraorbitarios menos desarrollados, procesos mastoideos de posición más dorsal (ubicados por encima de las bullas timpánicas), órbitas cuyo borde anterior está desplazado hacia atrás, foramen magnum expandido. En cambio, los cráneos de los otáridos presentaron cráneos más altos, con bullas timpánicas más pequeñas,



paladares más largos, procesos mastoideos más desarrollados ventralmente, nasales anchos que comienzan a la altura del margen anterior del canino superior, frontales ubicados entre los nasales, procesos supraorbitarios más desarrollados y dirigidos hacia atrás (en dirección al proceso frontal del zigomático), e hileras dentarias paralelas y alargadas.

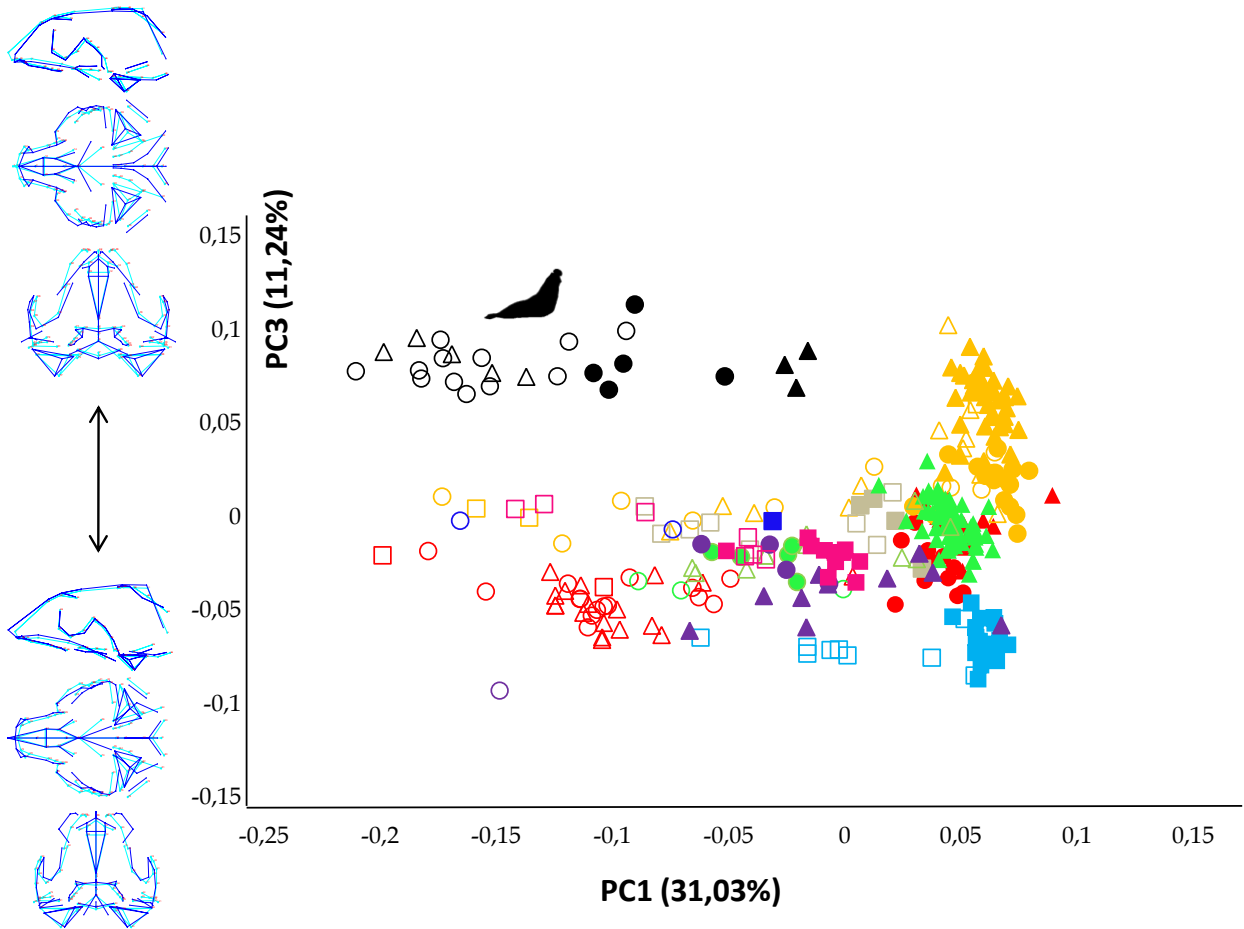


Fig. 2. Análisis de componentes principales en cráneos de pinnípedos, mostrando el primer y tercer componente. Símbolos como en Fig. 1.

El morfoespacio delimitado por los PC1-3 permitió distinguir a *Mirounga leonina* del resto de las especies, las cuales estuvieron principalmente ubicadas en los valores negativos del PC3 (Fig. 2). Los ejemplares de *Mirounga leonina* representaron el extremo positivo del PC3, con cráneos más globosos, con rostros más cortos y anchos, hileras



dentarias cortas, paladares largos (mayor espacio entre último PC y fin del paladar), nasales retraídos, bullas timpánicas expandidas ventralmente, paladar más largo y cóncavo, arcos zigomáticos más largos, anchos y robustos (debido al mayor desarrollo dorsal, que a su vez conlleva a órbitas más pequeñas). Los ejemplares adultos de *Otaria flavescens* también se ubicaron en los valores positivos del PC3. Por otra parte, los ejemplares de *Hydrurga leptonyx* representaron el extremo negativo del PC3, con cráneos más alargados y bajos, paladares más cortos y estrechos, con procesos pterigoideos largos. Presentan rostros más largos y estrechos, con nasales expandidos rostralmente (llegan hasta alvéolo del canino), arcos zigomáticos más gráciles, dando por resultado órbitas más grandes (mayor desarrollo de región ventral de la órbita por arco más fino), bullas timpánicas menos expandidas y procesos mastoideos más dorsales. El PC4 no fue informativo (*i.e.*, no discriminó grupos).

1.1.2. Mandíbulas

Los primeros 12 componentes principales reunieron el 85,51% de la variación total. En el morfoespacio formado por el PC1 (25,95%) y el PC2 (13,67%) se observa una distribución homogénea de los especímenes, la cual no permitió distinguir un eje común de variación ontogenética (**Fig. 3**). La mayoría de las especies se agruparon hacia los valores negativos de ambos componentes, aunque algunas especies abarcaron valores positivos (*e.g.*, *Hydrurga leptonyx* y *Leptonychotes weddellii* en el PC1; *Mirounga leonina* y *Lobodon carcinophaga* en el PC2). El extremo negativo del PC1 (*e.g.*, *Otaria flavescens*; **Fig. 3**) correspondió una configuración mandibular robusta, caracterizada por una rama mandibular alta, ancha y corta, con un proceso coronoides ancho y desplazado hacia adelante, quedando en cercanía a la hilera dentaria, con un proceso condilar amplio y ubicado por debajo del alvéolo del canino, y un proceso angular desarrollado. En el extremo positivo del PC1 (*e.g.* *L. weddellii*; **Fig. 3**), las mandíbulas mostraron cuerpos mandibulares gráciles (menor altura) y elongados anteriormente, cuyo último postcanino se encuentra alejado del proceso coronoides. En esta configuración, el proceso coronoides



se dirige hacia atrás (formando un ángulo obtuso respecto a la rama mandibular) y se encuentra en cercanía al proceso condilar, el cual está poco desarrollado, al igual que el proceso angular, y además se encuentra por encima de la hilera dentaria. La especie *H. leptonyx* mostró una configuración intermedia entre *L. weddellii* y los otáridos. Por otra parte, el extremo positivo del PC2 (e.g., *M. leonina*, *L. carcinophaga*) presentó mandíbulas con sínfisis mandibulares amplias (altas y dirigidas hacia atrás), con procesos coronoideos finos y dirigidos hacia atrás, y procesos condilares y angulares menos desarrollados. El extremo negativo del PC2 (e.g., resto de las especies) presentó la configuración contrapuesta (i.e., rama mandibular estrecha, sínfisis pequeña, procesos coronoideos amplio y dirigido hacia arriba, y procesos condilar y angular desarrollados).

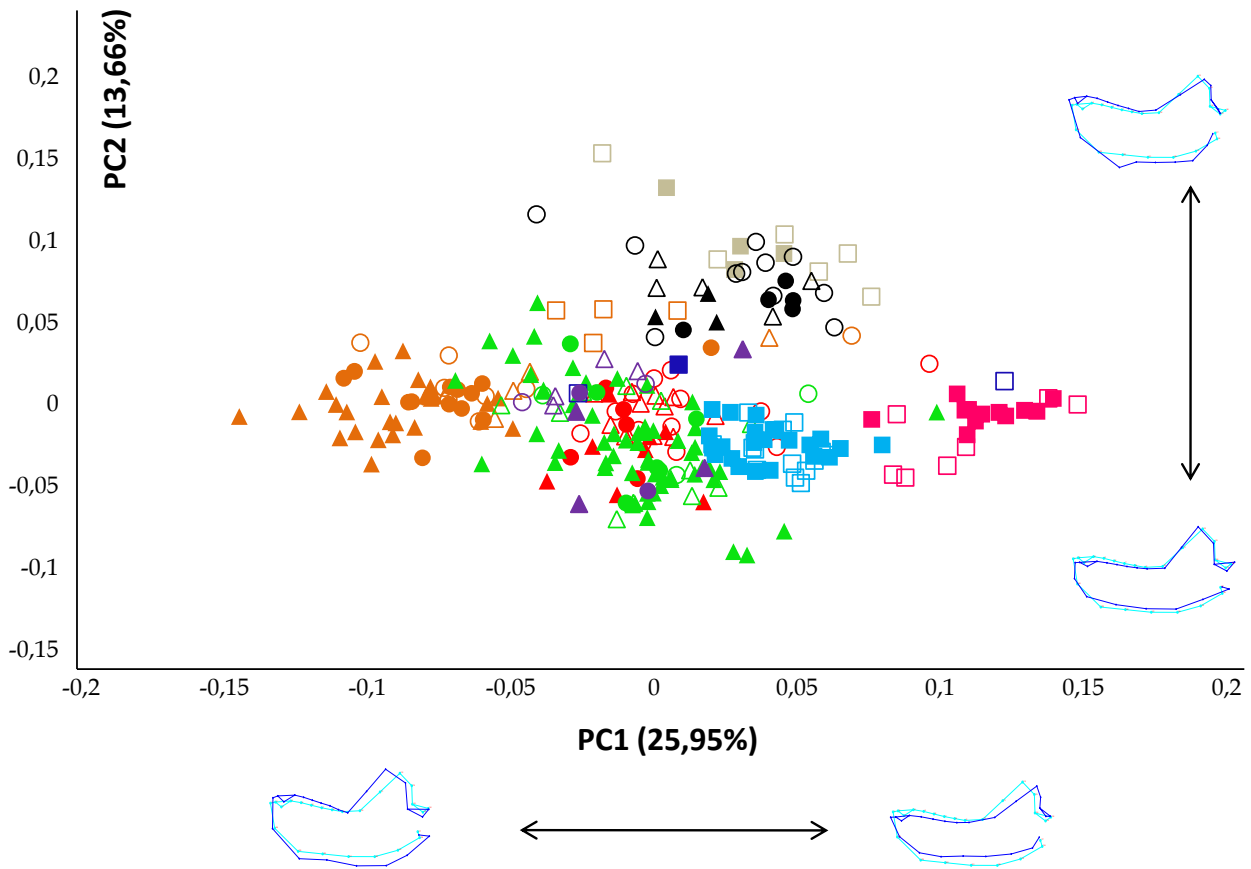


Fig. 3. Análisis de componentes principales en mandíbulas de pinnípedos, mostrando el primer y segundo componente. Símbolos como en Fig. 1.



El morfoespacio formado por el PC1 y el PC3 (12,04%; **Fig. 4**) también mostró una distribución homogénea de las especies, siendo similar a la descrita anteriormente. Sin embargo, presentó un mayor solapamiento espacial, y se diferenció de ella por la ubicación de *L. carcinophaga* en cercanía con el género *Arctocephalus* (en lugar de a *M. leonina*). Hacia el extremo positivo del PC3 (*i.e.*, *M. leonina*) la mandíbula presentó una rama horizontal corta y robusta, un proceso coronoides alto y muy desarrollado en contraposición con un proceso angular poco desarrollado, y un proceso condilar ubicado por encima de la hilera dentaria. También presentó un gran desarrollo del alvéolo del canino, cuyo margen anterior se extiende casi hasta el borde anterior de la mandíbula. Por otra parte, hacia el extremo negativo del PC3 (*i.e.*, *L. carcinophaga*, *Arctocephalus*), la mandíbula presentó una rama mandibular larga y estrecha, con un proceso coronoides bajo, ubicado a la altura de la hilera dentaria, y un proceso angular más desarrollado. En esta configuración el alvéolo del canino estuvo menos desarrollado, presentando una mayor distancia respecto al margen anterior de la mandíbula. Las restantes especies (*e.g.*, *O. flavescens*, *A. gazella*, *H. leptonyx*, *L. weddellii*) se distribuyeron en posiciones intermedias (**Fig. 4**), y si bien presentaron ciertos solapamientos espaciales, muestran una segregación a lo largo del PC1 (en ese orden de izquierda a derecha).

1.2. PCA Otariidae

1.2.1. Cráneo

Los primeros 17 PC reúnen un 85,4% de la variación total. El morfoespacio formado por los dos primeros componentes principales (**Fig. 5**) presentó el 54,09% de variación total. El PC1 (40,85%) está asociado a la ontogenia, dado que los juveniles se distribuyen en los valores negativos y los adultos en los positivos. Los juveniles presentaron cráneos más globosos, con líneas temporales lateralizadas (sin cresta sagital), rostros más cortos y caninos menos desarrollados (ver también **Apéndice II, Fig. 1**). También presentan paladares más cortos y rectos (no cóncavos), arcos zigomáticos gráciles, órbitas

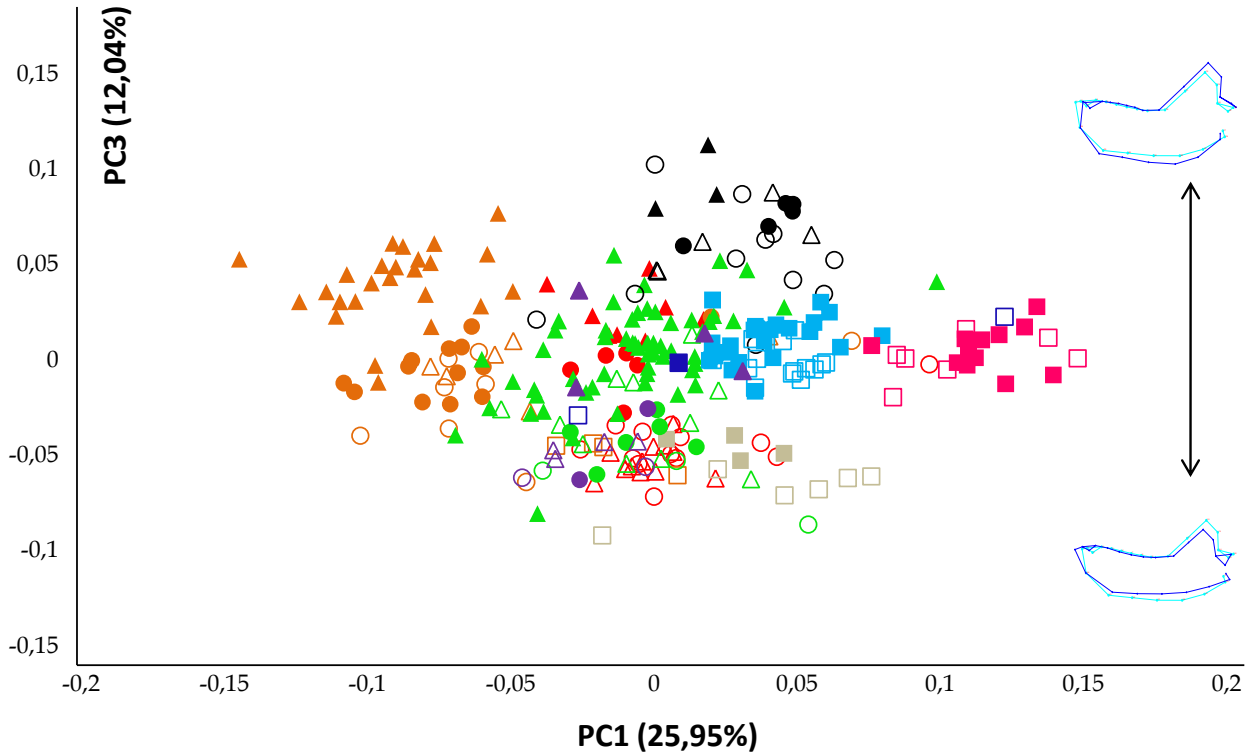


Fig 4. Análisis de componentes principales en mandíbulas de pinnípedos, mostrando el primer y tercer componente. Símbolos como en Fig. 1.

frontalizadas y proporcionalmente más grandes, y foramen magnum más alargado y desplazado hacia atrás. Por otra parte, los adultos presentaron un cráneo más bajo, líneas temporales sobre la línea sagital (*i.e.*, cresta sagital), rostros más anchos, mayor desarrollo de los caninos, paladares más largos y curvados (cóncavos), y arcos zigomáticos más robustos (ver también **Apéndice II, Fig. 1**). Si bien el PC1 fue el eje de mayor variación ontogenética, como puede observarse en la **Figura 5**, en los machos adultos de *Otaria flavescens* existe un cambio asociado al PC2 (hacia los valores negativos). A su vez, el PC2 (13,24%) permitió diferenciar al género *Arctocephalus* (en los valores positivos) del género *Otaria* (en los valores negativos). En su extremo negativo, representado por los adultos de *O. flavescens*, se registraron cráneos de rostros más anchos, hileras dentarias más cortas y separadas del plano sagital, nasales retraídos, mayor desarrollo de procesos supraorbitarios y cóndilos occipitales, paladares más largos y cóncavos, y procesos pterigoideos perpendiculares al plano sagital. El extremo positivo del PC2, representado

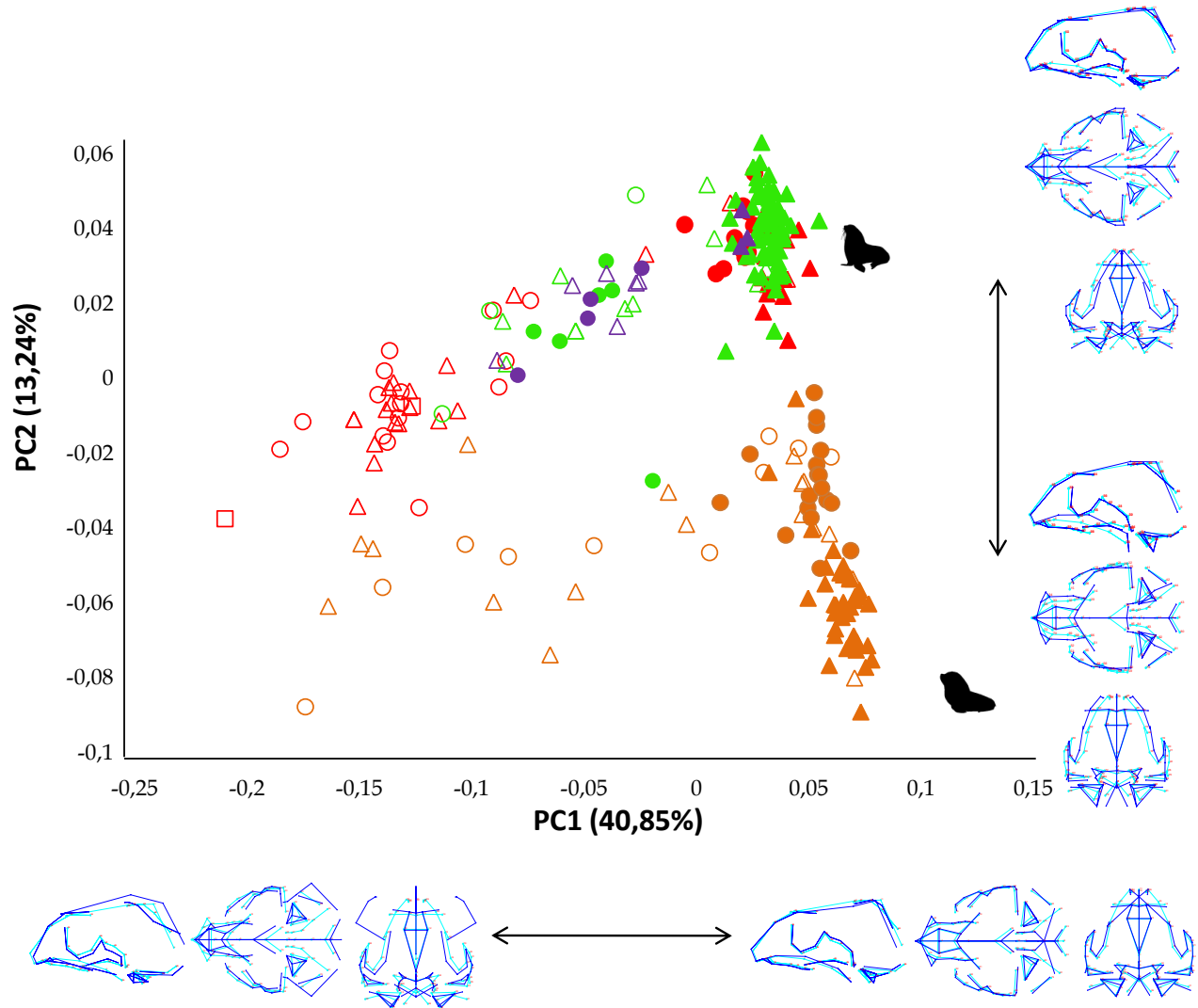


Fig. 5. Análisis de componentes principales en cráneos de otáridos, mostrando el primer y segundo componente. Símbolos: *Arctocephalus australis* (rojo), *A. gazella* (verde), *A. tropicalis* (violeta), *Otaria flavescens* (naranja); hembras (círculos), machos (triángulos); adultos (símbolos rellenos), no adultos (sin relleno).

por el género *Arctocephalus*, se caracteriza por paladares más cortos y estrechos, y pterigoides alargados (más alejados de la tabla ósea del paladar).

El PC 3 (4,62%) no fue informativo en el morfoespacio formado con el PC1 ni el PC2 (*i.e.*, no mostró una discriminación de grupos).



1.2.1. Mandíbula

Los primeros 13 componentes principales acumularon el 85,00% de la variación total. Los PCA para esta familia no permitieron distinguir un eje de variación ontogenética

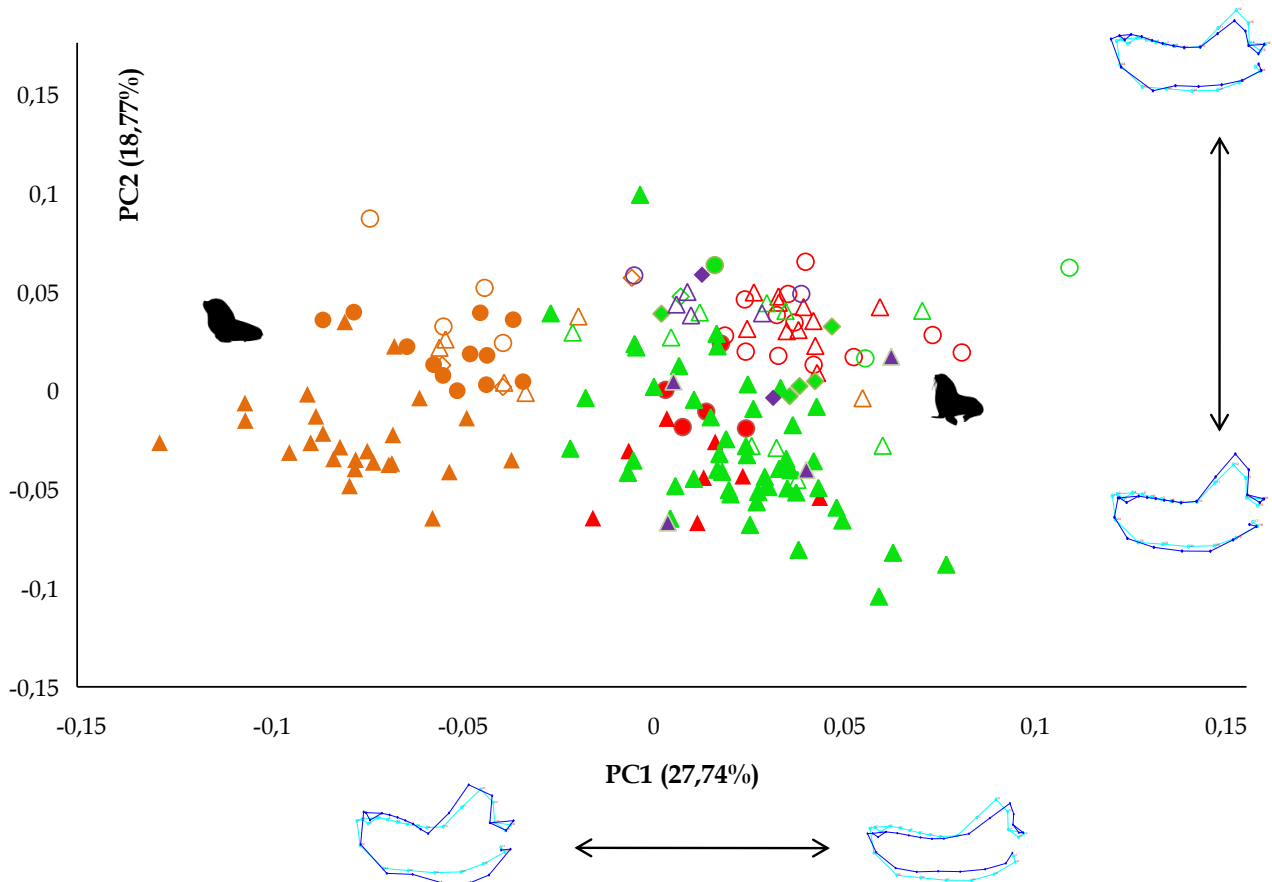


Fig. 6. Análisis de componentes principales en mandíbulas de otáridos, mostrando el primer y segundo componente. Símbolos como en Fig. 5.

y, además, mostraron superposiciones interespecíficas en el morfoespacio (Fig. 6 y 7). Sin embargo, en general *Otaria flavescens* se ubicó hacia el extremo negativo del PC1 (i.e., mandíbula robusta y alta, con caninos y procesos bien desarrollados, estando el coronoides dirigido hacia arriba, con su hilera dentaria cercana al inicio del ángulo mandibular, y sínfisis mandibular de posición más vertical) y las tres especies del género *Arctocephalus* lo hicieron hacia el extremo positivo (i.e., mandíbula más grácil, con rama mandibular



delgada, proceso coroides menos desarrollado y dirigido hacia atrás, sínfisis pequeña y mayor espacio entre la hilera dentaria y la rama ascendente, sínfisis dirigida hacia atrás). *Arctocephalus australis*, *A. gazella* y *A. tropicalis* mostraron una alta superposición en este morfoespacio (Fig. 6 y 7). El PC2 mostró cierta vinculación a la ontogenia ya que, si bien los grupos etarios no se discriminaron en el morfoespacio, los estadios no adultos (ambos sexos) y hembras adultas se distribuyeron hacia los valores positivos de este componente (*i.e.*, proceso coronoides bajo), mientras que los machos adultos se distribuyeron hacia los valores negativos del PC2 (*i.e.*, mandíbula con proceso coronoides alto, caninos más desarrollados, rama horizontal robusta y sínfisis de orientación más vertical). El morfoespacio delimitado por los PC2 y PC3 mostró una gran superposición entre todas las especies de otáridos.

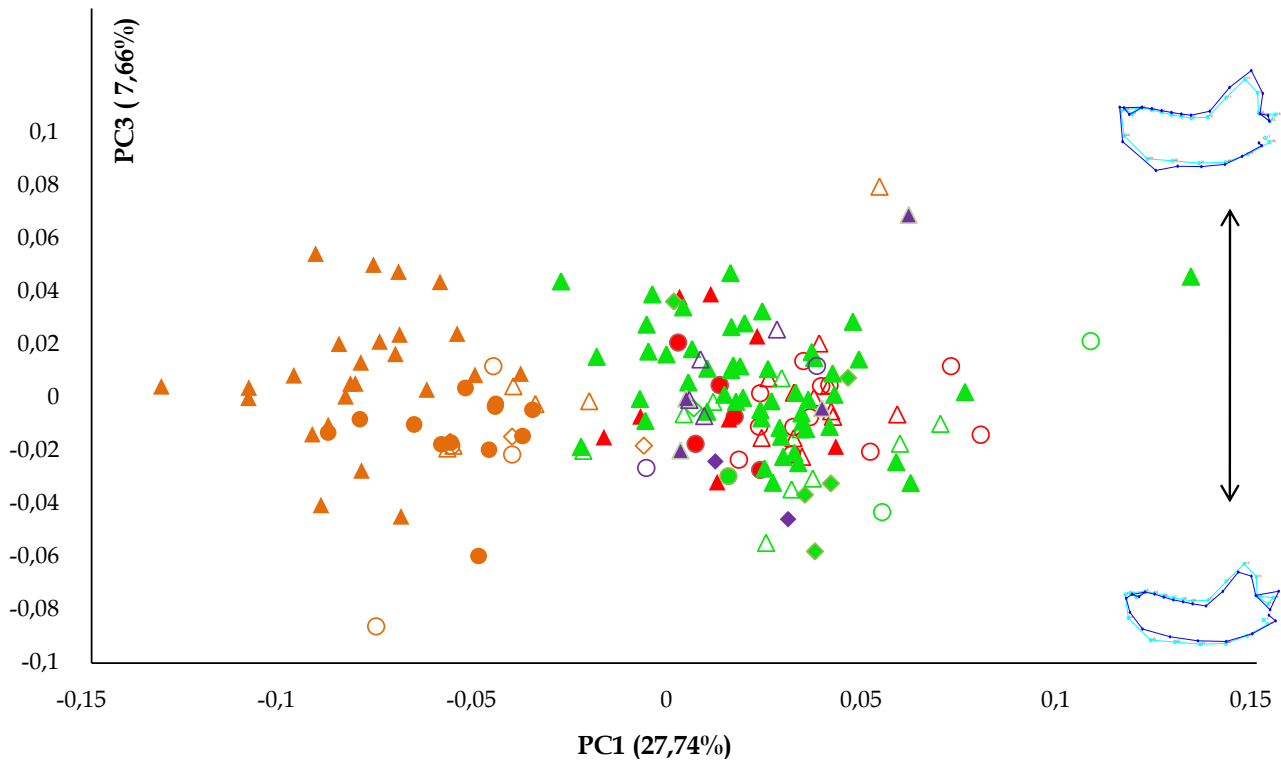


Fig. 7. Análisis de componentes principales en mandíbulas de otáridos, mostrando el primer y tercer componente. Símbolos como en Fig. 5.



1.3. PCA Phocidae

1.3.1. Cráneo

En el PCA de las especies analizadas de la Familia Phocidae, los siete primeros PC resumieron un 85,2% de la variación total. El morfoespacio formado por PC1 y 2 (64,54%; **Fig. 8**) discriminó a *Leptonychotes weddellii* (en valores positivos del PC2) del resto de las especies (en valores negativos del PC2). El PC1 (54,82%) fue el eje de mayor variación ontogenética, ya que los juveniles se distribuyeron en los valores negativos y los adultos en los valores positivos. Sin embargo, a lo largo de este PC también se observó un gradiente de especies (de izquierda a derecha: *Mirounga leonina*, *Ommatophoca rossii*, *Leptonychotes weddellii*, *Lobodon carcinophaga*, *Hydrurga leptonyx*). Los valores negativos del PC1 (*i.e.*, juveniles, *M. leonina*) representaron cráneos altos y cortos (globosos), con líneas temporales lateralizadas (sin cresta sagital), rostros y nasales cortos, arcos zigomáticos anchos y cortos, bullas timpánicas expandidas látero-ventralmente, paladares largos; foramen magnum expandido lateralmente (ver también **Apéndice II, Fig. 2**). Los valores positivos del PC1 (*i.e.*, adultos; *H. leptonyx*) representaron cráneos alargados, achatados y estrechos, con cresta sagital (líneas temporales en línea media), rostros y nasales alargados, con mayor tamaño de los caninos, bullas timpánicas menos globosas, órbitas expandidas ventralmente, arcos zigomáticos más largos, y foramen menos extendido (ver también **Apéndice II, Fig. 1**). El extremo positivo del PC2 (9,72%), representado por *Leptonychotes weddellii*, presentó cráneos con rostros más cortos y angostos, procesos pterigoideos más lateralizados, procesos zigomáticos más cortos, mayor separación entre las bullas timpánicas, procesos mastoideos más dorsales, foramen magnum mas grande, y órbitas más grandes y frontales. Por otra parte, el extremo negativo del PC2 agrupó a las restantes especies de fócidos, de cráneos con rostros anchos y alargados, arcos zigomáticos angostos con mayor desarrollo ventral, procesos pterigoideos más desarrollados y proyectados sobre el plano sagital (menos divergentes), procesos mastoideos menos desarrollados y ubicados por debajo de arcos zigomáticos, bullas timpánicas más juntas, foramen magnum más pequeño, cóndilos occipitales más desarrollados.

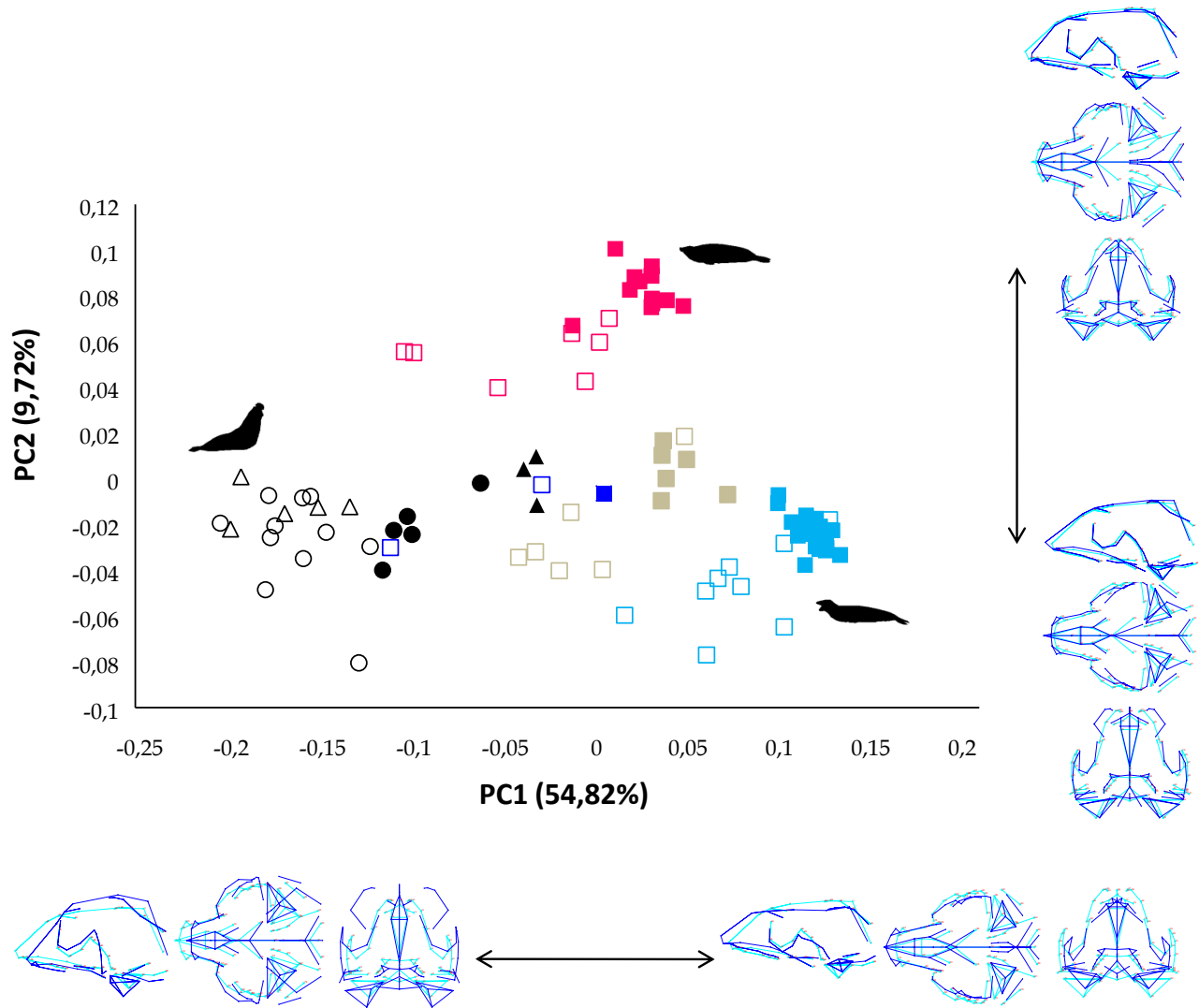


Fig. 8. Análisis de componentes principales en cráneos de fócidos, mostrando el primer y segundo componente. Símbolos: *Mirounga leonina* (negro), *Lobodon carcinophaga* (verde claro), *Ommatophoca rossii* (azul), *Leptonychotes weddellii* (fucsia), *Hydrurga leptonyx* (celeste); hembras (círculos), machos (triángulos), sexo indeterminado (cuadrado); adultos (símbolos rellenos), no adultos (sin relleno).

El morfoespacio delineado por los PC 1 y 3 (62,09%; **Fig. 9**) permitió distinguir dos grupos. Hacia los valores negativos del PC3 (7,27%), representado por *M. leonina*, con nasales más cortos rostralmente, arcos zigomáticos y caninos más anchos, paladar hundido (cóncavo con gran diferencia con hilera dentaria, que se expande ventralmente), hilera dentaria más corta, órbitas con menor desarrollo ventral, mayor desarrollo de arcos zigomáticos (más altos), bullas timpánicas expandidas lateralmente (con menor desarrollo



ventral), menor foramen magnum y cóndilos occipitales más grandes. Por otro lado, el extremo positivo del PC3 agrupó a las restantes especies, caracterizadas por presentar nasales más largos (extendidos rostralmente, aunque caudalmente sobrepasan el borde posterior del paladar), menor desarrollo de los caninos, hileras dentarias más largas, arcos zigomáticos más estrechos, mayor desarrollo del foramen magnum y los procesos mastoideos con mayor desarrollo lateral (sobrepasan en ancho a los arcos zigomáticos), paladares más cortos, procesos supraorbitales más rostrales, bullas timpánicas más desarrolladas ventralmente. El PC3 también mostró cierta vinculación con la ontogenia (*i.e.*, juveniles hacia el extremo positivo, con líneas temporales abiertas), aunque *L. weddellii* mostró un vector de cambio invertido en este PC.

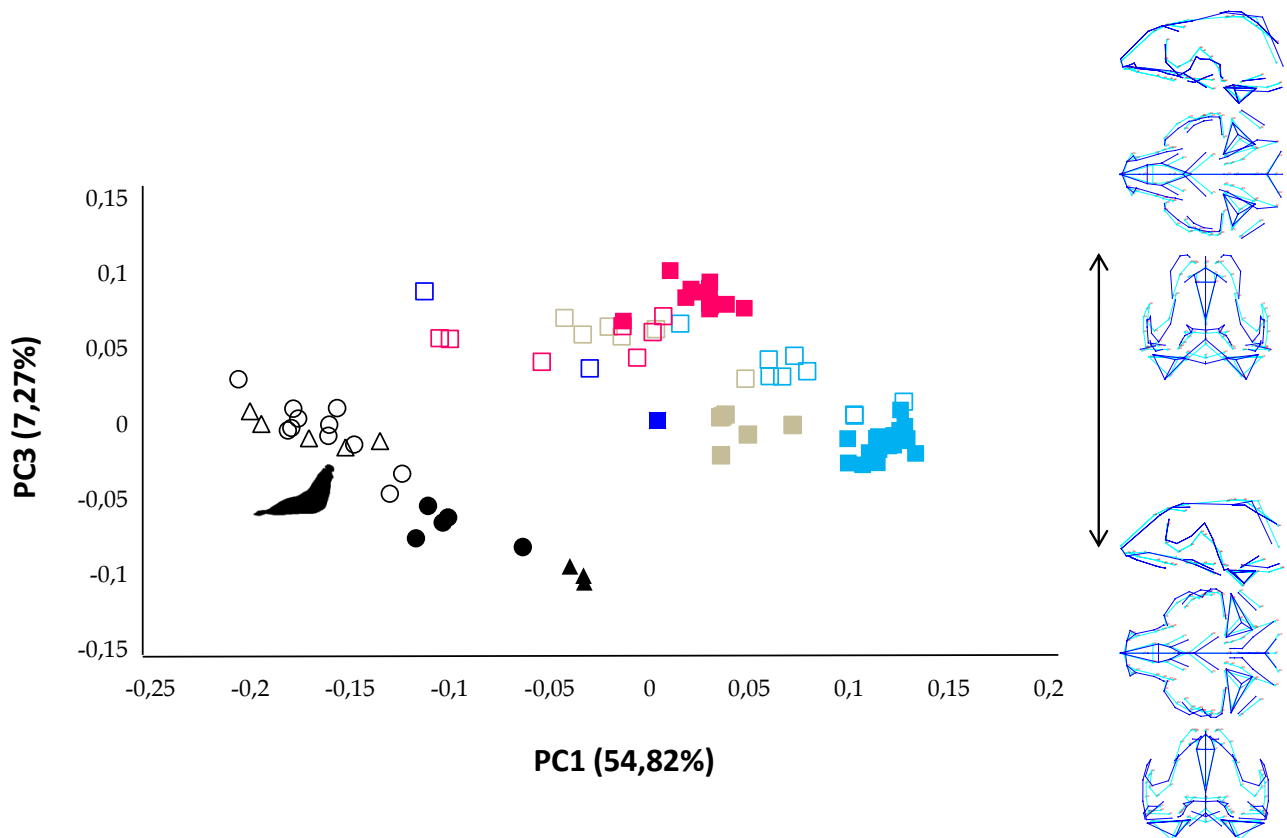


Fig. 9. Análisis de componentes principales en cráneos de fócidos, mostrando el primer y tercer componente. Símbolos como en Fig. 8.



1.3.2. Mandíbula

Los primeros 8 componentes tuvieron el 85,94% de la variación total. El morfoespacio delimitado por el PC1 (30,7%) y el PC2 (20,14%) permitió discriminar a las especies pero no mostró vinculación con la ontogenia (**Fig. 10**). El PC1 permitió agrupar a *Mirounga leonina* y *Lobodon carcinophaga* (valores positivos), mientras que las restantes especies se agruparon hacia los valores negativos de este PC. El extremo positivo del PC1 representó una configuración mandibular con una rama mandibular robusta y alta, con una sínfisis mandibular amplia y un proceso coronoides fino. El extremo negativo del PC1 (*i.e.*, *H. leptonyx*, *L. weddellii*) con una rama mandibular fina, una sínfisis mandibular corta y un proceso coronoides bajo. *Ommatophoca rossii* se ubicó en un morfoespacio intermedio (valores de PC cercanos a cero; **Fig. 10**). Por su parte, el PC2 permitió discriminar a *H. leptonyx* de *L. weddellii*. Hacia el extremo positivo del PC2 (*i.e.*, *H. leptonyx*) la configuración mandibular estuvo caracterizada por un proceso coronoides ancho, dirigido hacia adelante, con gran desarrollo de la fosa masetérica (mandíbula más desarrollada en sentido póstero-ventral), y proceso condilar alto (encima de hilera dentaria). Hacia el extremo negativo del PC2 (*i.e.*, *L. weddellii*), las mandíbulas presentaron ramas mandibulares más delgadas, con procesos coronoides finos y dirigidos hacia atrás, una menor fosa masetérica, y un proceso condilar bajo. El PC3 (17,75%) discriminó a *L. carcinophaga* de las demás especies estudiadas (**Fig. 11**). Esta especie se ubicó hacia el extremo negativo del PC3, y se caracterizó por presentar una mandíbula grácil (fina y alargada), cuya hilera dentaria es menos comprimida que en las demás especies, y con una sínfisis mandibular amplia y dirigida hacia atrás. Las demás especies (PC3 positivo) presentaron una configuración más robusta, con sínfisis de posición más vertical, hileras dentarias comprimidas (alvéolos más cercanos entre sí), proceso coronoides más robusto (ancho y alto), y mayor desarrollo posterior del proceso condiloideo.

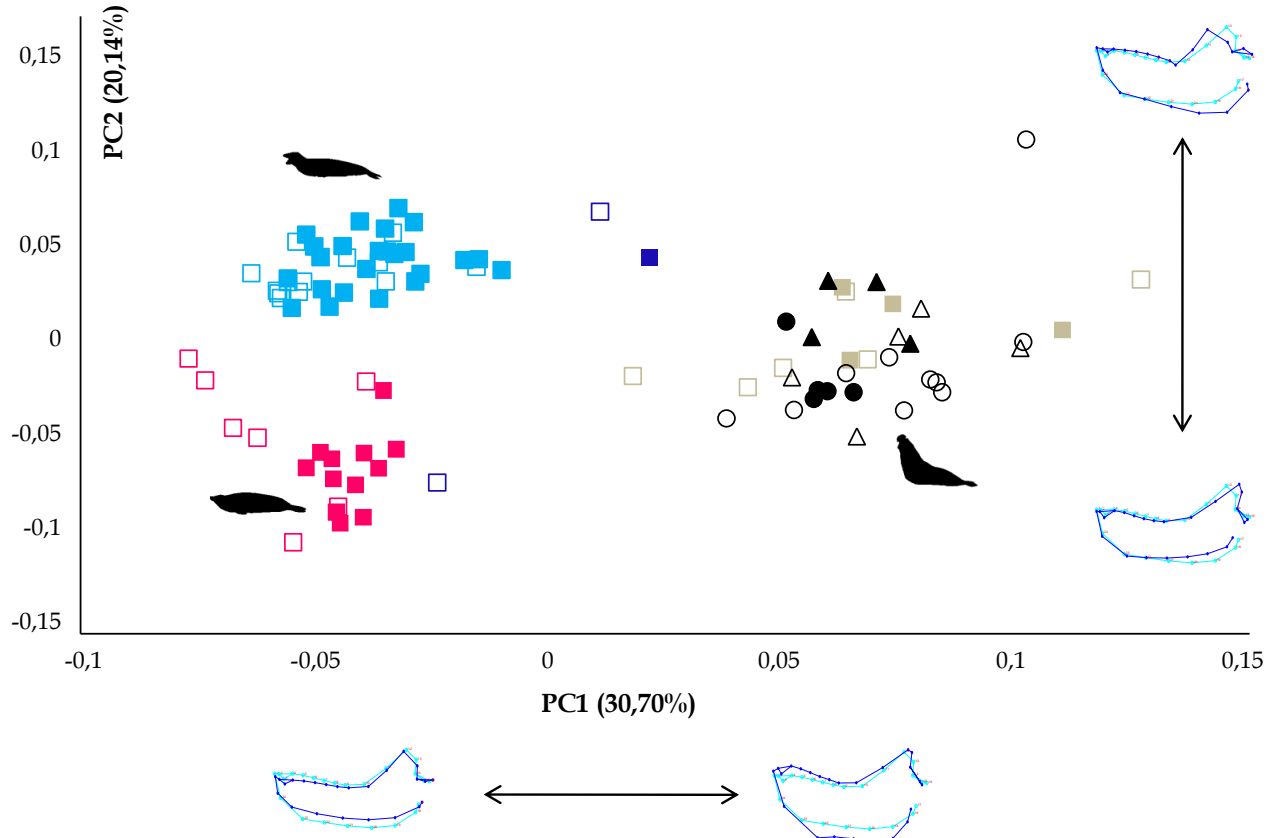


Fig. 10. Análisis de componentes principales en mandíbulas de fócidos, mostrando el primer y segundo componente. Símbolos como en Fig. 8.

2. Variación alométrica de la forma

Todas las regresiones resultaron significativas ($p < 0,0001$), excepto aquellas con bajo tamaño de la muestra (*i.e.*, *O. rossii*, *A. tropicalis*, y machos de *M. leonina*). La variación alométrica de la forma del cráneo varió entre 29,17% (*A. gazella*) y 79,77% (*O. rossii*), mientras que para la mandíbula estos valores variaron entre 7,43% (*A. tropicalis*) y 84,07% (*O. rossii*) (**Tabla 1**). En promedio, el tamaño del cráneo explicó un mayor porcentaje de la forma que el tamaño de la mandíbula (*i.e.*, el doble; **Tabla 1**). En ambos casos (*i.e.*, cráneo y mandíbula) los estadios ontogenéticos tempranos se ubicaron en los valores más bajos del tamaño de centroide, mientras que los ejemplares adultos tuvieron un mayor tamaño (**Fig. 12-15**). En general, los juveniles se caracterizaron por la presencia de líneas temporales abiertas, cráneos redondeados, rostros y arcos zigomáticos más cortos, y caninos de menor



tamaño (Fig. 12-13), mientras que los adultos presentaron cresta sagital, cráneos más bajos, arcos zigomáticos y procesos mastoideos más robustos, y rostros más largos y anchos (Fig. 12-13). Por otra parte, dado que el tamaño de las mandíbulas explicó un bajo porcentaje de la forma, no se observaron cambios morfológicos asociados al mismo.

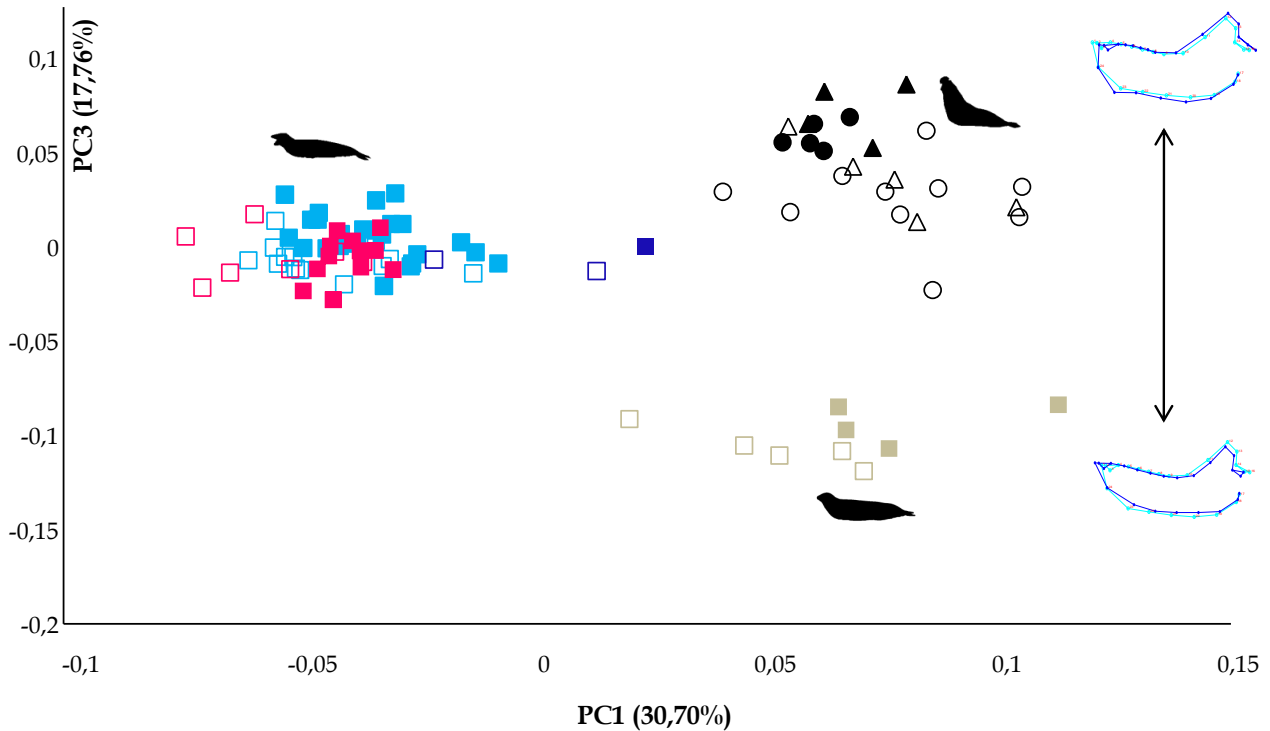


Fig. 11. Análisis de componentes principales en mandíbulas de fócidos, mostrando el primer y tercer componente. Símbolos como en Fig. 8.

3. Comparación angular

3.1. Dimorfismo sexual

Para el cráneo, los cambios alométricos de forma entre machos y hembras de *Arctocephalus australis*, *Otaria flavescens* y *Mirounga leonina* indicaron que sus trayectorias ontogenéticas no fueron ortogonales. El ángulo entre los vectores de cambio morfológico en el cráneo para las regresiones de ambos sexos fue igual a $17,83^\circ$ en *A. australis* ($p < 0,0001$), a $29,65^\circ$ en *M. leonina* ($p < 0,00001$) y a $46,83^\circ$ en *O. flavescens* ($p < 0,00001$). En



cambio, para las mandíbulas estos fueron iguales a 67,14° ($p=0,036$), 95,79° ($p=0,79$), y 87,30° ($p=0,353$), respectivamente.

Tabla 1. Regresión de Predicho vs. logaritmo del tamaño del centroide. Todos los valores fueron significativos ($p<0,05$), excepto aquellos con marcados con asterisco.

| Especie | Cráneo | | Mandíbula | |
|------------------------|----------|----------------------|-----------|----------------------|
| | <i>n</i> | % Predicho | <i>n</i> | Predicho |
| <i>A. australis</i> | 60 | 54,97% | 45 | 20,20% |
| -hembras | 24 | 57,87% | 21 | 15,21% |
| -machos | 36 | 66,12% | 23 | 27,48% |
| <i>A. tropicalis</i> | 12 | 34,98% | 14 | 7,43%* ² |
| <i>A. gazella</i> | 79 | 29,17% | 77 | 9,32% |
| <i>O. flavescens</i> | 78 | 30,15% | 58 | 30,94% |
| -hembras | 28 | 53,23% | 20 | 23,13% |
| -machos | 50 | 28,06% | 34 | 22,12% |
| <i>L. carcinophaga</i> | 11 | 44,10% | 12 | 9,71% |
| <i>H. leptonyx</i> | 29 | 33,88% | 37 | 16,58% |
| <i>L. weddellii</i> | 18 | 45,91% | 22 | 10,32% |
| <i>M. leonina</i> | 21 | 58,20% | 25 | 17,16% |
| -hembras | 13 | 51,18% | 16 | 18,32% |
| -machos | 8 | 75,57%* ¹ | 9 | 34,02% |
| <i>O. rossii</i> | 3 | 79,77%* ¹ | 3 | 84,07%* ³ |
| Promedio | | 49,54% | | 23,07% |

*¹ $p=0,168$; *² $p=0,39$; *³ $p=0,33$

Tabla 2. Ángulos resultantes de las comparaciones angulares entre especies para el cráneo. *Arctocephalus australis* (AUS), *A. gazella* (GAZ), *A. tropicalis* (TRO), *Otaria flavescens* (OTA), *Hydrurga leptonyx* (HYD), *Lobodon carcinophaga* (LOB), *Leptonychotes weddellii* (WED), *Mirounga leonina* (MIR), *Ommatophoca rossii* (ROS). En todos los casos $p<0,05$.

| | AUS | TRO | GAZ | OTA | HYD | LOB | WED | MIR | ROS |
|------------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-----|
| AUS | - | | | | | | | | |
| TRO | 30,47 | - | | | | | | | |
| GAZ | 24,79 | 27,61 | - | | | | | | |
| OTA | 34,00 | 43,80 | 41,88 | - | | | | | |
| HYD | 34,10 | 46,90 | 37,40 | 46,80 | - | | | | |
| LOB | 45,60 | 50,58 | 43,41 | 56,10 | 42,00 | - | | | |
| WED | 44,40 | 52,31 | 47,40 | 58,17 | 35,74 | 47,76 | - | | |
| MIR | 40,80 | 50,30 | 46,54 | 48,50 | 33,08 | 47,50 | 32,54 | - | |
| ROS | 38,29 | 50,60 | 49,92 | 45,13 | 43,23 | 57,90 | 44,44 | 36,30 | - |

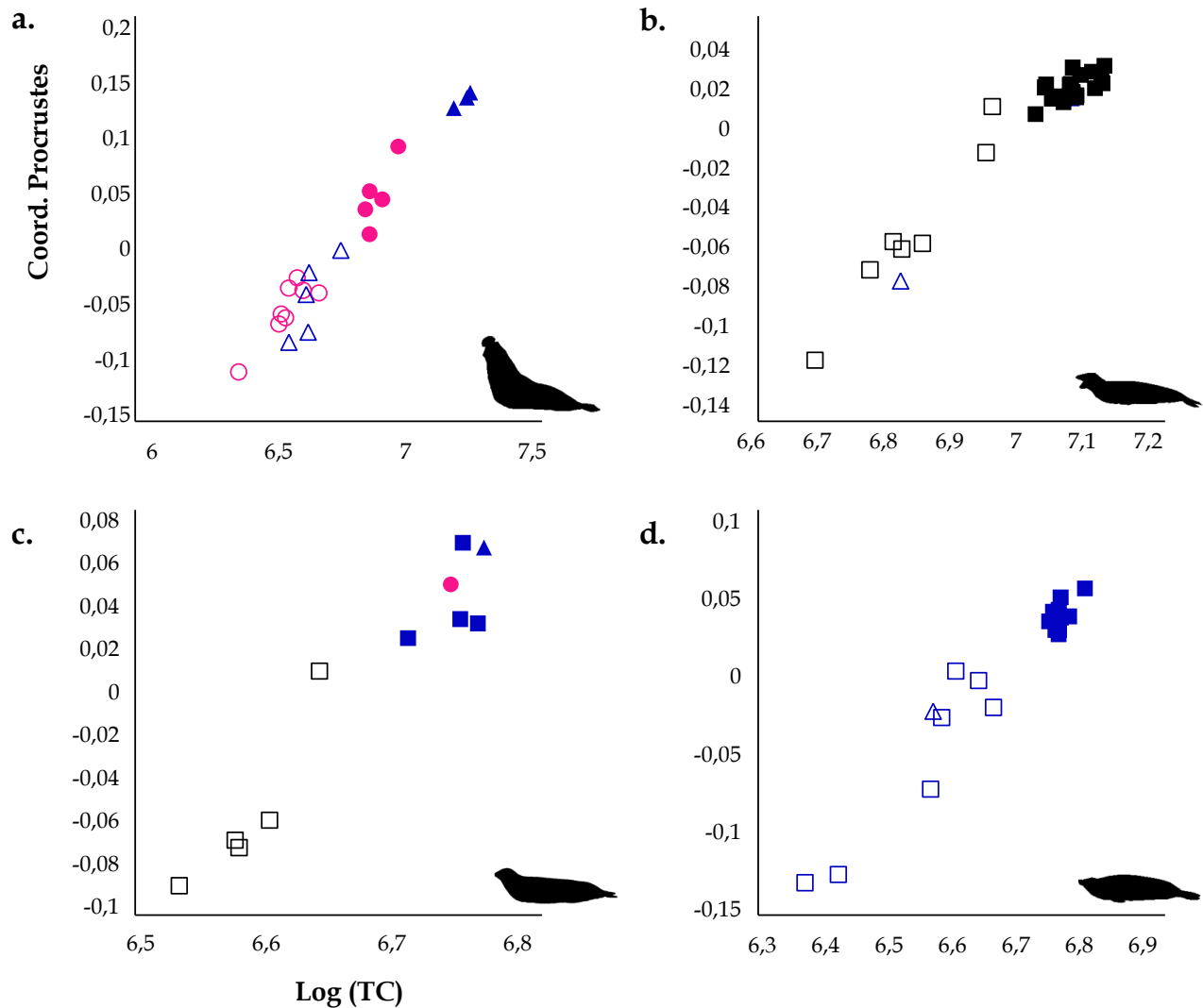


Fig. 12. Regresión coordenadas Procrustes del cráneo contra el logaritmo del tamaño del centroide (TC) para la Familia Phocidae. a) *Mirounga leonina*; b) *Hydrurga leptonyx*; c) *Lobodon carcinophaga*; d) *Leptonychotes weddellii* Símbolos: macho (triángulo), hembra (círculo), sexo indeterminado (cuadrado); adulto (símbolo relleno), no adulto (símbolo no relleno).

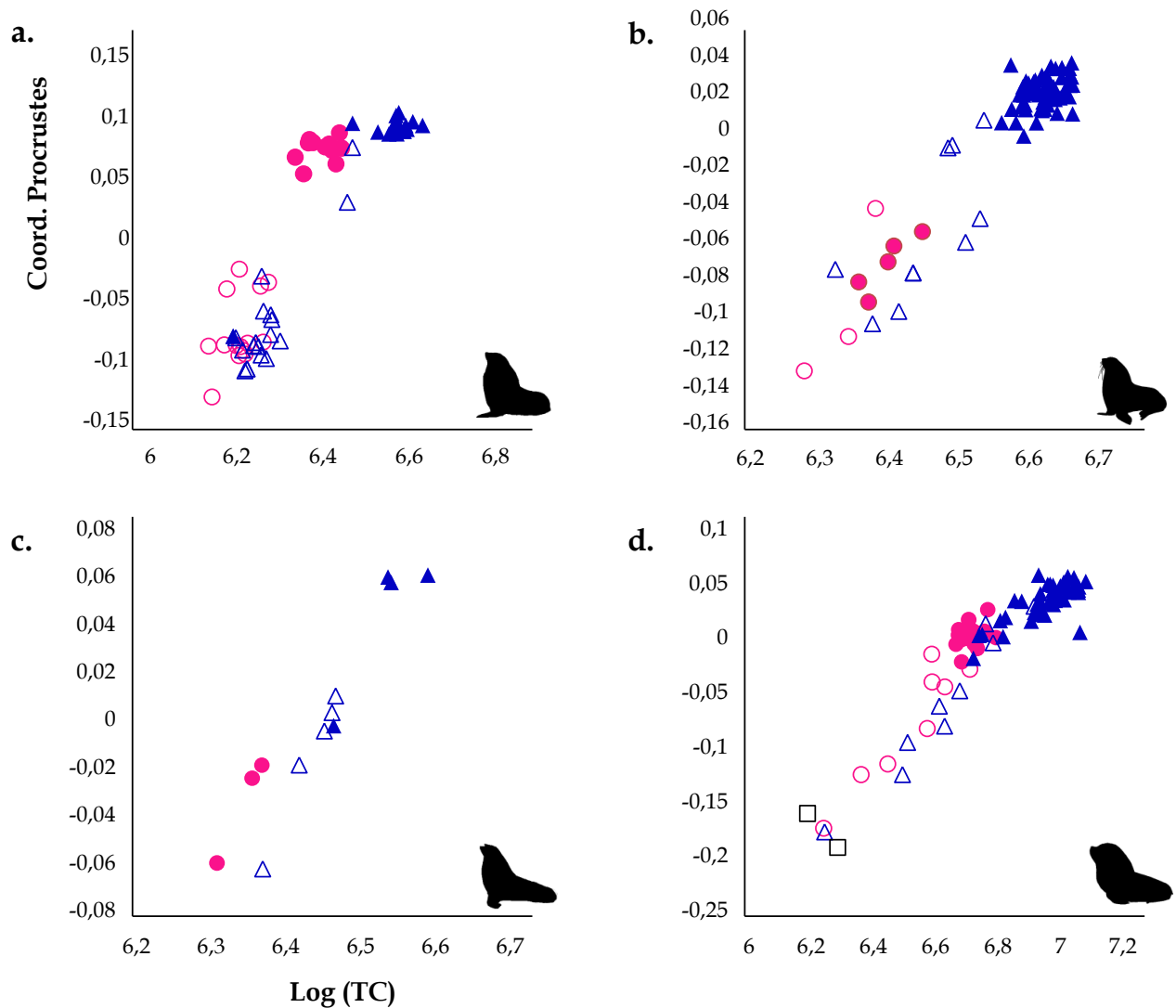


Fig. 13. Regresión coordenadas Procrustes del cráneo contra el logaritmo del tamaño del centroide (TC) para la Familia Otariidae. a) *Arctocephalus australis*; b) *A. gazella*; c) *A. tropicalis*; d) *Otaria flavescens*. Símbolos: macho (triángulo), hembra (círculo), sexo indeterminado (cuadrado); adulto (símbolo relleno), no adulto (símbolo no relleno).

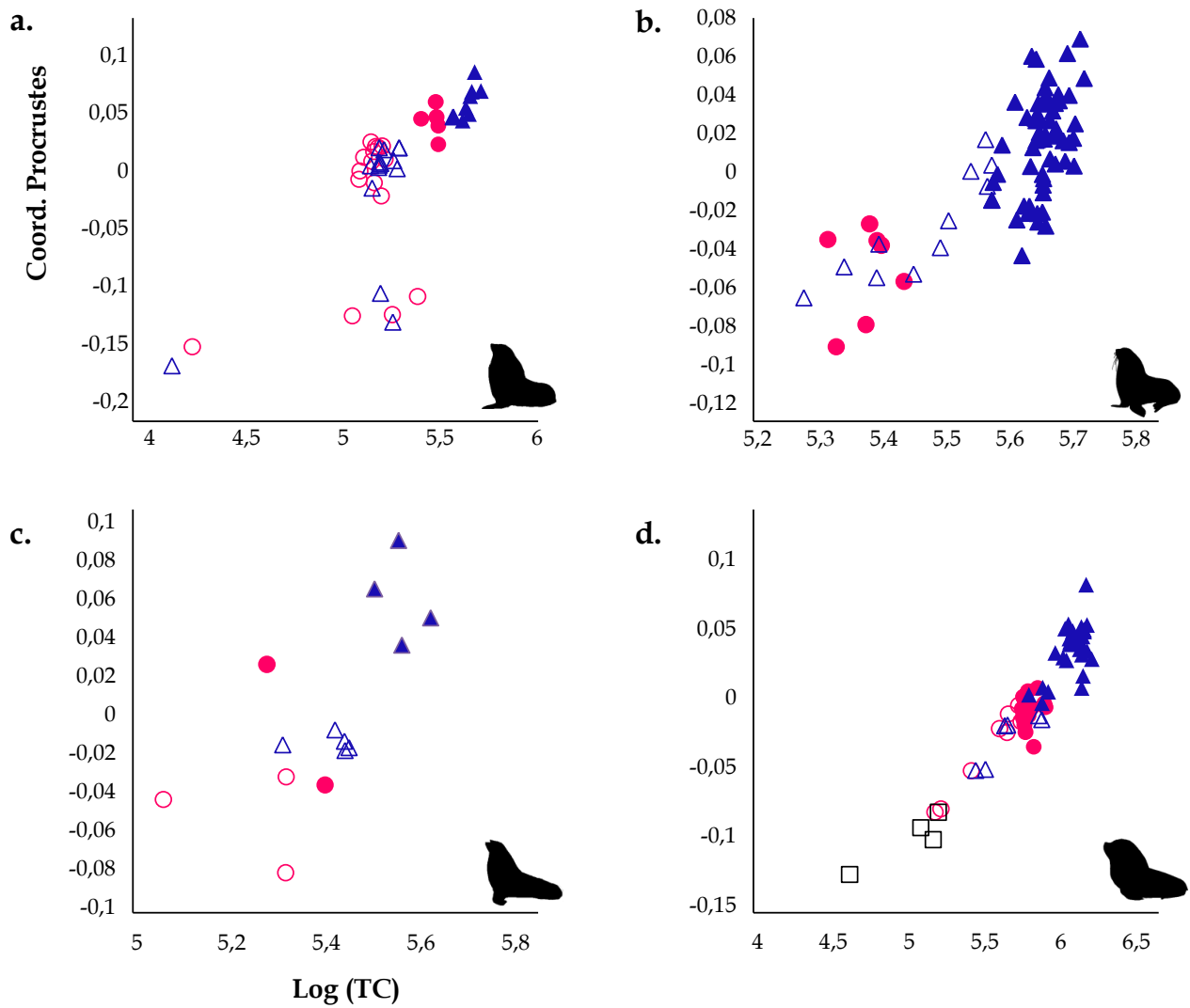


Fig. 14. Regresión coordenadas Procrustes de la mandíbula contra el logaritmo del tamaño del centroide (TC) para la Familia Otariidae. a) *Arctocephalus australis*; b) *A. gazella*; c) *A. tropicalis*; d) *Otaria flavescens*. Símbolos: macho (triángulo), hembra (círculo), sexo indeterminado (cuadrado), adulto (símbolo relleno), no adulto (símbolo no relleno).

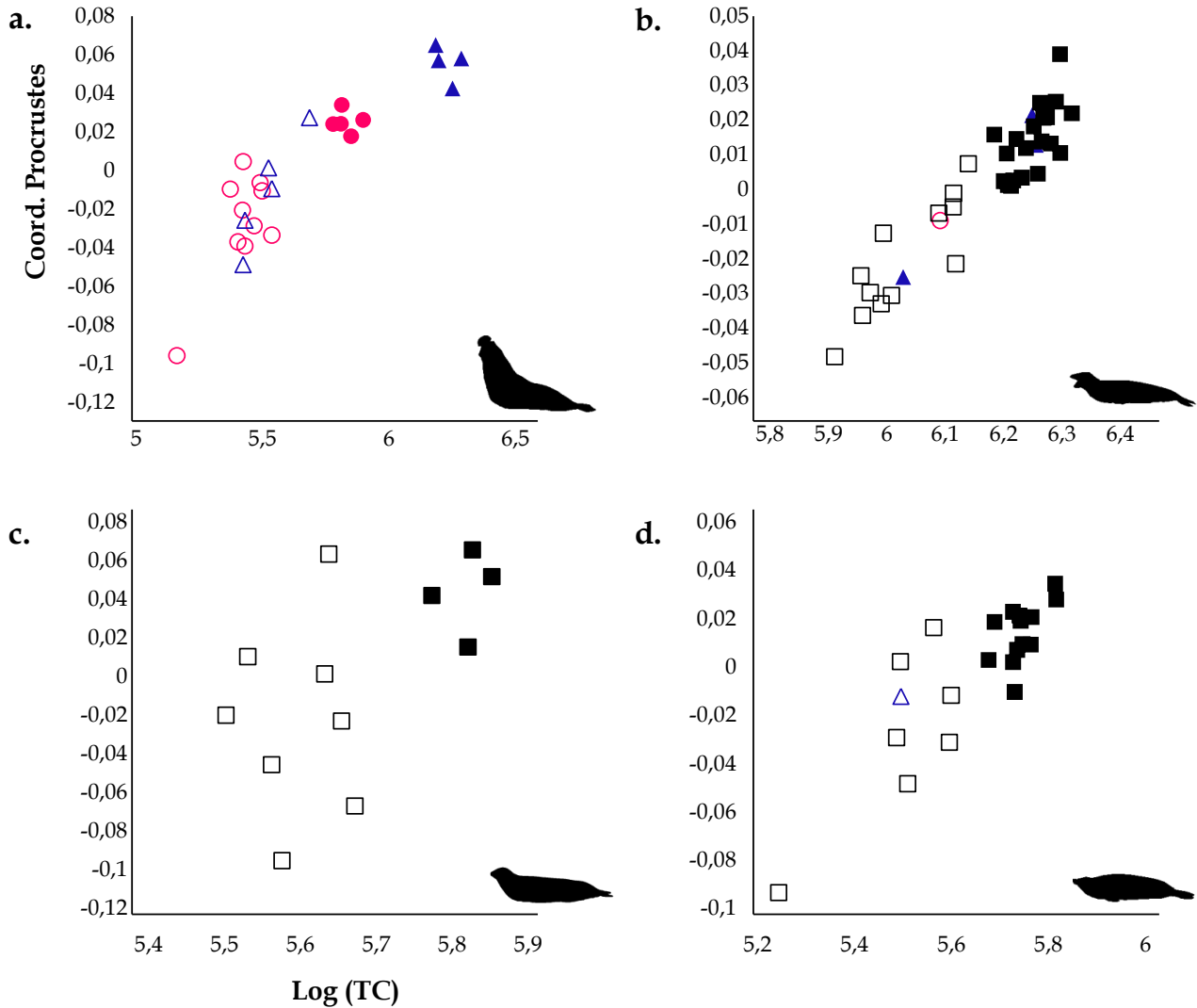


Fig. 15. Regresión coordenadas Procrustes de la mandíbula contra el logaritmo del tamaño del centroide (TC) para la Familia Phocidae. a) *Mirounga leonina*; b) *Hydrurga leptonyx*; c) *Lobodon carcinophaga*; d) *Leptonychotes weddellii*. Símbolos: macho (triángulo), hembra (círculo), sexo indeterminado (cuadrado), adulto (símbolo relleno), no adulto (símbolo no relleno).

3.2. Comparaciones interespecíficas

Los valores obtenidos de las comparaciones interespecíficas se encuentran en las **Tabla 2** y **Tabla 3**. Por un lado, para el cráneo todas las comparaciones fueron significativas y no ortogonales (*i.e.*, existe similitud morfológica). Las especies con trayectorias más semejantes (*i.e.*, ángulos más bajos) fueron las especies del género



Arctocephalus (**Tabla 2**), aunque *A. tropicalis* y *A. australis* presentaron valores levemente más altos. Los ángulos más altos/grandes fueron detectados para *Leptonychotes weddellii* y *Otaria flavescens* (58,1°), seguidos por *Lobodon carcinophaga* y *Ommatophoca rossii* (57,9°). Para las mandíbulas, la mayoría de las comparaciones indicaron la existencia de ortogonalidad entre las trayectorias de las especies (**Tabla 3**). Sin embargo, algunas especies mostraron trayectorias más similares (e.g., especies del género *Arctocephalus*; *A. australis* con *H. leptonyx*, *M. leonina* y *O. rossii*; *O. flavescens* con *L. carcinophaga* y *L. weddellii*; *H. leptonyx* con todos los fócidos excepto *L. carcinophaga*; *M. leonina* con todos excepto con *O. flavescens*, *L. carcinophaga* y *L. weddellii*; **Tabla 3**).

Tabla 3. Ángulos resultantes de las comparaciones angulares entre especies para la mandíbula. Los ángulos se expresan en grados. *Arctocephalus australis* (AUS), *A. gazella* (GAZ), *A. tropicalis* (TRO), *Otaria flavescens* (OTA), *Hydrurga leptonyx* (HYD), *Lobodon carcinophaga* (LOB), *Leptonychotes weddellii* (WED), *Mirounga leonina* (MIR), *Ommatophoca rossii* (ROS). En negrita se indican los valores significativos ($p < 0,05$; i.e., ausencia de ortogonalidad).

| | AUS | TRO | GAZ | OTA | HYD | LOB | WED | MIR | ROS |
|-----|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|-------|--------|--------------|-----|
| AUS | - | | | | | | | | |
| TRO | 73,94 | - | | | | | | | |
| GAZ | 66,84 | 36,98 | - | | | | | | |
| OTA | 90,94 | 98,43 | 88,91 | - | | | | | |
| HYD | 68,61 | 87,13 | 86,89 | 86,53 | - | | | | |
| LOB | 84,13 | 84,34 | 73,38 | 65,53 | 98,30 | - | | | |
| WED | 92,62 | 98,67 | 87,80 | 69,25 | 68,26 | 88,11 | - | | |
| MIR | 55,94 | 67,39 | 69,94 | 98,27 | 70,22 | 93,13 | 106,84 | - | |
| ROS | 67,73 | 105,34 | 111,06 | 89,90 | 64,09 | 98,98 | 93,21 | 75,48 | - |

4. Crecimiento del tamaño y la forma del cráneo

Los gráficos de crecimiento de tamaño (TC) y forma (*regression scores 1*) se muestran en las figuras del **Apéndice II**, mientras que la edad en la que se estabilizan (visualmente) ambas variables se encuentran en la **Tabla 4**. En algunas especies, el tamaño y la forma definitiva fueron adquiridos de manera sincrónica (e.g., machos de *Arctocephalus gazella* y *A. tropicalis*, hembras de *A. australis*, *Hydrurga leptonyx*). En cambio, en otras especies



tamaño y forma se adquirieron de manera asincrónica. Por ejemplo, en hembras de *Otaria flavescens* y *Mirounga leonina* se alcanzó primero el tamaño y luego la forma, mientras que en machos de *A. australis* y *O. flavescens* la forma se alcanzó con anterioridad al tamaño (Tabla 4). En *Lobodon carcinophaga* la estimación visual fue dificultosa debido a la escasez de estadios adultos jóvenes (*i.e.*, ausencia de ejemplares entre IS= 17 y 27), siendo solo posible estimar que tamaño y forma se alcanzarían durante este período.

Tabla 4. Edad en la que se adquiere la estabilización del tamaño y la forma. Edad: IS, índice sutural; GLG, edad absoluta.

| Sp. | Tamaño | Forma |
|------------|-----------------------|-------------------------|
| AUS | ♀: IS=17 ♂: IS=21 | ♀: IS=17 ♂: IS=18 |
| GAZ | ♂: IS=22 | ♂: IS=22 |
| TRO | ♂: IS>18 | ♂: IS=18 |
| OTA | ♀: IS=17 ♂: IS=24 | ♀: IS=18 ♂: IS=20-21 |
| MIR | ♀: >5 GLG ♂: 7 GLG | ♀: 4 GLG ♂: 7 GLG |
| LOB | 16>IS<27 | 16>IS<27 |
| WED | IS=22 | IS=20 |
| HYD | IS=19 | IS=19 |

Discusión

1. Variación de la forma

Los cambios ontogenéticos en la forma del cráneo en sentido estricto y la mandíbula de los pinnípedos reflejaron patrones diferentes. A diferencia de la mandíbula, el resto del cráneo estuvo altamente influenciado por la ontogenia y la filogenia. Si bien Jones *et al.* (2013) encontraron una alta influencia de esta última sobre la forma mandibular, los autores solo utilizaron ejemplares adultos. De todas formas, al igual que en este capítulo, los autores también encontraron una menor divergencia entre ambas familias para la mandíbula que para el cráneo. Probablemente, para la mandíbula los cambios



ontogenéticos vinculados a variaciones en la alimentación (*i.e.*, dieta, captura) sean más importantes que aquellos vinculados a la filogenia. Las diferencias en información brindada entre cráneo y mandíbula (*i.e.*, cambios más modestos en la mandíbula que en el cráneo) son esperables ya que la mandíbula tiene como principal función la alimentación, mientras que el cráneo es multifuncional; ya que hay otros factores que actúan, como la necesidad de proteger a los órganos de los sentidos y cerebro, aunque también está implicado en la alimentación (*e.g.*, Emerson & Bramble 1993). Esto produce, probablemente, mayor disparidad entre las distintas especies.

1.1. Forma craneana y ontogenia

En mamíferos, en general las crías presentan un cráneo corto y globoso, mientras que los adultos presentan cráneos más largos y achatados (*e.g.*, Segura *et al.* 2013). Como era de esperar, esto también fue detectado en nuestro análisis de forma para todas las especies de pinnípedos (**Fig. 1**). Sin embargo, detectamos cambios ontogenéticos que diferenciaron a los otáridos de los fócidos al evaluar cada familia en forma separada. Por un lado, en otáridos los principales cambios ontogenéticos estuvieron vinculados al ensanchamiento del rostro, los caninos y el paladar, al alargamiento, un aumento de la curvatura del paladar (*i.e.*, adquiere forma cóncava), y a una mayor robustez de los arcos zigomáticos (**Fig. 5**). Por otra parte, en fócidos estos cambios estuvieron asociados al alargamiento del rostro, nasales y arcos zigomáticos, la expansión ventral de las órbitas, y al menor desarrollo de las bullas timpánicas (**Fig. 8**). En comparación con los otáridos, que mostraron cambios básicamente concentrados en la región rostral y palatal (pero mantuvieron la morfología craneana en el resto de las estructuras), los fócidos manifestaron una transformación ontogenética que afectó a toda la morfología craneana (*e.g.*, rostro, bullas, órbitas). Resultados semejantes fueron encontrados por Jones & Goswami (2010) a pesar que incluyeron otros géneros de pinnípedos (*e.g.*, *Eumetopias*, *Neophoca*, *Zalophus*, *Cystophora*, *Erignathus*, *Pusa*, *Phoca*, *Monachus*). Los cambios morfológicos del rostro reportados para ambas familias podrían indicar que esta región anatómica es una región focal de adaptaciones morfológicas. Por otra parte, la mayor



importancia de la morfología de las bullas timpánicas y las órbitas podrían asociarse a los hábitos más acuáticos de los fócidos. El tamaño de las órbitas, un estimador del tamaño de los ojos, ha sido previamente vinculado a las capacidades de buceo de los pinnípedos (Berg & Pyenson 2008). El mayor desarrollo de las bullas timpánicas se explica en la sección “*Forma craneana y Filogenia*”.

Por otra parte, el análisis de forma que incluyó a todas las especies de pinnípedos, permitió notar que las especies de otáridos tienen trayectorias más extendidas en el morfoespacio que las especies de fócidos (**Fig. 1**). Esto sugiere que en otáridos existe un mayor cambio ontogenético desde los estadios juveniles hasta los adultos. Esto podría deberse a las diferencias interfamiliares en los tiempos de destete (*i.e.*, precoz en fócidos), lo cual produce que la muestra analizada de otáridos posea un mayor número de crías lactantes, para las que se espera una morfología diferente de la del adulto (*i.e.*, independencia trófica, dimorfismo sexual). De hecho, *A. gazella*, cuya muestra carece de crías lactantes, mostró una trayectoria ontogenética de extensión similar a la observada en las especies de fócidos. También es interesante notar que las trayectorias más cortas de los fócidos indican convergencias morfológicas con estadios ontogenéticos particulares de los otáridos. Por ejemplo, mientras el cráneo adulto de *Mirounga leonina* se asemejó al cráneo de un pinnípedo juvenil (valores negativos del PC1), el cráneo de *Hydrurga leptonyx* se asemeja más al cráneo de los otáridos adultos (valores positivos del PC1). Trabajos previos en elefantes marinos, como el de Briggs & Morejohn (1976), indicaron que el género *Mirounga* es pedomórfico al conservar rasgos juveniles (*i.e.* ausencia de fusión en las suturas craneanas, ausencia de cierre de las raíces de los caninos, etc.). Por otra parte, la convergencia morfológica de *H. leptonyx* con los otáridos también fue reportada previamente por Jones & Goswami (2010), siendo vinculada con la dieta. *Hydrurga leptonyx* es la única especie de pinnípedo especializada en presas homeotermas de gran tamaño (Reeves *et al.* 2002), presas que son incorporadas por varios otáridos como parte de su dieta. La presencia de un cráneo más robusto que el de los fócidos generalizados podría reflejar la necesidad de lidiar con las fuerzas impuestas por estas presas de gran tamaño



(Jones & Goswami 2010). La variabilidad anatómica expresada por los fócidos podría reflejar su mayor diversidad ecológica y sus especializaciones más extremas.

1.2. Forma craneana y filogenia

El segundo componente del análisis conjunto reflejó la filogenia al permitir la separación de ambas familias (**Fig. 1**). Incluso, algunas de las diferencias detectadas estuvieron asociadas a las sinapomorfías que las definen. En general, las diferencias se asociaron con los nasales, las bullas timpánicas, las hileras dentarias, y los procesos mastoideos y supraorbitales. En otáridos, los nasales se caracterizaron por ser más cortos y, además, porque entre éstos se extendieron los frontales, dando a la sutura fronto-nasal forma de “W”. Esta última es una sinapomorfía de la familia Otariidae (Berta *et al.* 2006). En cambio, los fócidos presentaron nasales más largos, extendiéndose caudalmente entre los frontales, a los que dividen a lo largo de la línea media. El gran desarrollo de los procesos supraorbitarios de los otáridos, particularmente en los machos, en contraste con la ausencia en los fócidos y odobénidos actuales, también es una sinapomorfía del clado Otariidae (Berta *et al.* 2006). Estos procesos, que forman parte del frontal y son dorsales a las órbitas, estaban presentes en pinnipedimorfos basales como pequeñas prominencias (Berta & Wyss 1994; Boessenecker & Churchill 2013). Las fibras del músculo temporal se unen al margen posterior de los procesos supraorbitales, por lo tanto éstos permiten que el músculo tenga un origen más anterior (Howell 1929; Jones *et al.* 2013). Este músculo ha sido vinculado a la capacidad de mordida en machos de otáridos durante la temporada reproductiva (Brunner *et al.* 2004; Tarnawski *et al.* 2014). Por otra parte, el gran desarrollo de las bullas timpánicas en los fócidos podría vincularse a una de las sinapomorfías de este grupo: la presencia de huesos entotimpánicos inflados (Berta *et al.* 2006). El gran tamaño de las bullas timpánicas, y por ende de las cavidades del oído medio, permiten una mejor audición de los sonidos de baja frecuencia (en aire) (Berta *et al.* 2006). Los huesecillos del oído medio de los fócidos son bulbosos y masivos (diez veces más grandes que en los mamíferos terrestres con un tamaño del cráneo similar), mientras que en los otáridos estos huesecillos son del mismo tamaño que en sus parientes carnívoros terrestres, lo cual indica



que el sistema auditivo de los fócidos es claramente más especializado para la audición en el medio acuático (e.g. Terhune & Ronald 1975; Hemilä *et al.* 2006). Si bien el aumento de la masa de estos huesecillos restringe el límite de audición de alta frecuencia en el aire, esto es ventajoso al mejorar la señal de la conducción ósea. Como resultado, fócidos y odobénidos han sacrificado parte de su audición de alta frecuencia en el aire con el fin de obtener una mejor audición en el agua (Perrin 2008). Esto es probablemente porque los fócidos suelen aparearse en el agua, donde realizan una gran variedad de sonidos vinculados a la interacción social/sexual. En contraste, los otáridos se aparean en tierra y forman grandes colonias durante la etapa reproductiva. Durante la lactancia, las madres de los otáridos regularmente abandonan a sus crías para alimentarse, llevando a una individual y estereotipado conjunto de señales vocales que facilitan la reunión cuando la madre regresa. Estas llamadas tienden a ser de baja frecuencia y alrededor de un segundo de duración. Contrariamente, en los fócidos las madres no se alejan de sus crías durante la lactancia, y sus llamadas no distintivas a nivel individual (Perrin *et al.* 2008). Los procesos mastoideos en fócidos se encuentran en una posición dorsal respecto a las bullas timpánicas (altura de arcos zigomáticos), mientras que en otáridos éstos tienen una posición lateral respecto a las bullas timpánicas y, a su vez, alcanzan un mayor desarrollo ventral. Estas apófisis están relacionadas a la inserción de músculos que mueven la cabeza (e.g., esterno-cleido-mastoideo) y la mandíbula (e.g., digástrico) (Evans & de Lahunta 2013). Por tanto, el alargamiento pronunciado del mastoideo ventralmente puede reflejar la capacidad de los otáridos para mantener la cabeza erguida en tierra, así como para maniobrarla en las luchas entre machos. Estos procesos también son utilizados para la conducción del sonido en otáridos y odobénidos (Perrin *et al.* 2008). A diferencia de los fócidos, que utilizan un canal graso, los otáridos y odobénidos poseen procesos mastoideos altamente expandidos que les permiten conducir el sonido en forma bilateral (modo deformacional *sensu* Reppening 1972). Otra diferencia hallada entre ambas familias de pinnípedos fue la orientación de las hileras dentarias. En fócidos las hileras dentarias son fuertemente divergentes, dando al paladar un aumento del ancho en su región posterior, mientras que en otáridos éstas son paralelas, otorgando al paladar una forma rectangular. La condición



primitiva entre los carnívoros y pinnipedimorfos es la divergencia pequeña de las hileras dentarias a nivel posterior, la cual fue asociada con la combinación de un rostro corto con molar carnicero (carnívoros terrestres y pinnipedimorfos), o con el gran desarrollo de las órbitas y arcos zigomáticos divergentes (desmatofócidos) (Boessenecker & Churchill 2013).

Dentro de la Familia Phocidae (subfamilia Monachinae), la división de tribus pudo ser visualizada en el tercer componente (**Fig. 9**). La tribu Miroungini (elefantes marinos) y Lobodontini (focas antárticas) se diferenciaron principalmente por el largo de los nasales e hileras dentarias y el ancho de los arcos zigomáticos. Si bien ambas tribus se diferencian por la estructura de las bullas timpánicas (ver Repenning & Ray 1977), estas diferencias podrían indicar otros caracteres taxonómicos a considerar, al menos al evaluar las especies actuales. Por ejemplo, el menor largo de los nasales en los elefantes marinos conduce a un aumento de la cavidad nasal (por retracción de la abertura nasal), la cual le otorga un espacio mayor para el desarrollo de la probóscide en los machos, y la inserción de los músculos que producen su movimiento (e.g. Nowak 1999). Esta estructura, que es distintiva del género *Mirounga*, es una extensión inflable de las narinas que es utilizada en repertorios, siendo también utilizada como cámara de resonancia principalmente para comportamientos agonísticos intraespecíficos, particularmente en la competencia sexual (Sanvito *et al.* 2007; Negrete 2011). A su vez, el menor largo de la hilera dentaria en *M. leonina* podría estar vinculado a que sus postcaninos son simples y prácticamente inútiles en el adulto (e.g., Laws 1953), presentando un número reducido de cúspides y raíces (e.g., Briggs & Morejohn 1976), y existiendo una tendencia hacia la pérdida de los postcaninos superiores. La mayor complejidad de esta dentición en las restantes especies (*i.e.*, corona multicuspada, raíz doble) podría ser responsable del mayor largo de la hilera dentaria. Incluso, otras evidencias también podrían explicar la menor longitud de la hilera dentaria en *M. leonina*. Por ejemplo, Briggs (1974) reportó la confluencia de los alvéolos de los postcaninos 3 y 4, mientras que de acuerdo con Hendey & Repenning (1972) los postcaninos de los elefantes marinos son proporcionalmente más cortos en sentido antero-posterior que los de las demás especies de focas pertenecientes a Monachinae, incluyendo



a la primitiva *Monachus monachus*. Finalmente, el mayor ancho zigomático de *M. leonina* podría vincularse al dimorfismo sexual de esta especie, dado que le otorga un mayor espacio para acomodar a la musculatura temporal, usada en los ataques entre machos durante el comportamiento agonístico (e.g. Tarnawski *et al.* 2014). Por otra parte, a diferencia de los otáridos, cuyas especies presentaron un alto grado de solapamiento en el morfoespacio (**Fig. 1; Fig. 5**), los fócidos mostraron una separación incluso a nivel de especies, a pesar de presentar cierto solapamiento espacial. Sin embargo, las mismas no se distribuyeron reflejando las hipótesis filogenéticas actuales (e.g. Fulton & Strobeck 2010). La semejanza fenética entre *O. rossii* y *L. weddellii*, así como entre *L. carcinophaga* y *H. leptonyx* (**Fig. 8 y 9**), rememora las filogenias morfológicas propuestas por Hendeley (1972) y De Miuzón & Hendeley (1980). Las primeras especies eran agrupadas por presentar cráneos con rostros cortos y reducción de los postcaninos, mientras que las segundas eran agrupadas por presentar con rostros largos y postcaninos altamente especializados con cúspides accesorias complejas. A su vez, *Leptonychotes weddellii* se diferenció del resto de los fócidos (**Fig. 8**), principalmente por la morfología del rostro. Esta especie se caracteriza por presentar un rostro corto, con caninos e incisivos procumbentes (Stirling 1971) que utiliza para mantener agujeros de respiración en el hielo (Perrin *et al.* 2009). En términos funcionales, un cráneo relativamente corto confiere una distancia reducida entre la unión tèmoro-mandibular y los puntos de mordida en la dentición, aumentando la fuerza de mordida. Otras características que definieron a esta especie fueron reportadas previamente en claves dicotómicas. La presencia de procesos/hamulus pterigoideos pequeños y evertidos, y un acortamiento del ángulo de la bulla timpánica en la cara ántero-interna (Stirling 1971).

Por otra parte, dentro de la Familia Otariidae se pudieron discriminar los dos géneros estudiados (*i.e.*, *Arctocephalus* y *Otaria*), de acuerdo al ancho del rostro y caninos, así como por rasgos del paladar (*i.e.*, orientación de hileras dentarias y curvatura del paladar) (**Fig. 5**). De acuerdo al estudio taxonómico de Brunner (2004), donde utiliza ejemplares adultos de otáridos, los cráneos de *O. flavescens* son los más robustos. La autora



describió al rostro de los machos como extremadamente ancho, particularmente a nivel de los caninos, siendo el ancho rostral un 30% del largo total del cráneo (y un 22% en hembras). Por otra parte, Berta & Deméré (1986) sugirieron que la orientación de las series alveolares de los postcaninos eran claramente diferentes entre lobos marinos (“*Arctocephalinae*”) y los leones marinos (“*Otariinae*”). En los primeros éstos tienen una leve divergencia mientras que en los segundos son más rectilíneas (Sanfelice & Drehmer 2013). Por último, la presencia de un paladar prolongado es una característica distintiva del género *Otaria* (King 1978; Rodríguez & Bastida 1993; Brunner 2004). De hecho, Brunner (2004) reportó que éste es más semejante al paladar de los odobénidos (morsas) que al de los otáridos, sugiriendo que esta convergencia sería una adaptación a la alimentación por succión (Adam & Berta 2002). Por el contrario, las tres especies del género *Arctocephalus* no pudieron distinguirse entre sí. Reportes previos han demostrado un alto grado de solapamiento en la morfometría craneana de las especies de este género (e.g., Sivertsen 1954; King 1969; Daneri *et al.* 2005; Tarnawski *et al.* 2014c).

1.3. Forma mandibular y ecología

Los cambios registrados mostraron una baja influencia de la ontogenia y la filogenia sobre la forma mandibular. Sin embargo, la morfología mandibular reflejó en gran parte variables ecológicas (e.g., dieta, reproducción). Con respecto a otros mamíferos, el complejo cráneo-mandibular de los pinnípedos ha asumido una mayor importancia en la adquisición de presas, en la reproducción, y en el desarrollo nuevas estrategias de alimentación, repertorios faciales y comportamientos combativos (Adam & Berta 2002; Jones & Goswami 2010). Al mismo tiempo, el papel de procesamiento oral de los alimentos ha disminuido, lo que lleva a la simplificación de la dentición y la pérdida de la masticación unilateral (Berta *et al.* 2006). Todos los pinnípedos son carnívoros y se alimentan de una amplia gama de animales (e.g. peces, invertebrados, aves, mamíferos), aunque presentan especialidades alimenticias (Koretzky *et al.* 2014). La mayoría de los pinnípedos atrapan a sus presas con sus dientes (alimentación por predación), mientras que otras especies (e.g., *Odobenus rosmarus*, *Erignathus barbatus*, *Mirounga spp.*) utilizan la



mecanismos de succión (Adam & Berta 2002) o de filtración (*e.g.*, *Lobodon carcinophaga*) (Berta & Sumich 1999; Croll *et al.* 2008; Jones *et al.* 2013).

La similitud morfológica entre las mandíbulas de *Mirounga leonina* y *Lobodon carcinophaga* (*i.e.*, sínfisis mandibulares altas y dirigidas hacia atrás, escaso desarrollo del proceso coronoides) podría estar vinculada a que ambas especies ingieren sus presas por un mecanismo de succión. Una sínfisis mandibular amplia es una morfología ventajosa ya que reduce el arrastre del agua incurrida y/o aumenta la tasa de aceleración de la parte anterior de la mandíbula (*e.g.*, Werth 2000; Walmsley *et al.* 2013). Sin embargo, la morfología mandibular de *L. carcinophaga* también presentó numerosas adaptaciones asociadas a alimentación por filtración, mecanismo que utiliza para inmovilizar las presas dentro la cavidad bucal y permitir que el agua salga hacia afuera (Werth 2000). Por ejemplo, esta especie presentó una mandíbula grácil, con una hilera dentaria de mayor extensión que en las demás especies de pinnípedos. Adicionalmente, *Lobodon carcinophaga* es conocida por su distintiva y compleja dentición postcanina multicuspidada, que al cerrarse la boca forma una red (Kooyman 1981; Nowak 1997). Una fila de dientes corta es un sinapomorfía de Pinnipedia y se ha relacionado con la falta de masticación en los dientes posteriores (Adam & Berta 2002). Por tanto, su alargamiento secundario en especies de hábitos filtradores, asociado a la gran complejidad dentaria, puede ser una adaptación para aumentar el área sobre la cual krill se puede filtrar (*e.g.* Jones *et al.* 2013). Esta morfología refleja también el menor desarrollo de la musculatura masticatoria (*i.e.*, menor área de inserción muscular). De hecho, se ha reportado previamente que esta especie, en relación a sus hábitos alimenticios, presenta una fosa masetérica de menor extensión que las demás especies (*e.g.*, Koretzky *et al.* 2014). Por el contrario, las especies que presentan hábitos raptorales (*i.e.*, las que cazan sus presas con mordiscos) presentaron la configuración contrapuesta (*i.e.*, sínfisis más pequeña, proceso coronoides amplio que se dirige hacia arriba, proceso condilar y angular desarrollados), indicativa de una musculatura masticatoria más desarrollada. Un proceso coronoides más alto está relacionado con una mejora de la palanca mecánica del músculo temporal (Sicuro 2011). Su carácter más amplio, junto a una posición más vertical brindan una mayor área para la



inserción y una mayor resistencia para este músculo masticatorio, el cual comprende más de la mitad del total de la masa aductora en carnívoros (Hildebrand 1995; Segura & Flores 2009). Estos cambios también tienden a aumentar la resistencia y el área de inserción del masetero que es un músculo más pequeño en carnívoros y sirve en parte para estabilizar la articulación de la mandíbula (Hildebrand 1995; Segura & Flores 2009). El mayor desarrollo del proceso angular también indica una mayor área de inserción para los músculos masetero y pterigoideo medio, que producen el cierre y la apertura de la mandíbula, respectivamente (*e.g.*, Sanchez-Villagra & Smith 1997).

Sin embargo, cabe destacar que entre las especies de hábitos depredadores también se detectaron algunas diferencias interesantes. Por ejemplo, *Otaria flavescens* presentó una configuración mandibular robusta y corta, con procesos (*e.g.*, coronoides, angular) bien desarrollados e hileras dentarias cercanas al inicio del proceso coronoides, la cual podría vincularse al extremo dimorfismo sexual y al comportamiento poligínico de esta especie. Esta morfología le conferiría un mayor brazo de palanca del músculo temporal para producir las grandes fuerzas de la mordedura (*e.g.*, Biknevičius & Leigh 1997), cuyo estrés mecánico puede ser absorbido por la altura del cuerpo mandibular (*e.g.* Meloro *et al.* 2008). Las mordidas entre machos son parte del repertorio agonístico durante la época reproductiva (*e.g.*, Vaz-Ferreira 1975; Campagna & LeBoeuf 1988). Por el contrario, *Leptonychotes weddellii* presentó mandíbulas con ramas mandibulares más delgadas, con procesos coronoides finos y dirigidos hacia atrás, una menor fosa masetérica, y un proceso condilar bajo. Por último, *H. leptonyx* se distinguió del resto de los fócidos por presentar una morfología mandibular relacionada a la importancia del músculo temporal (*i.e.*, gran área de inserción muscular debido al desarrollo del proceso coronoides y de la fosa masetérica), y la fuerza de mordida (*i.e.*, brazo de palanca corto debido al desplazamiento anterior del coronoides). Trabajos previos en esta especie indicaron que los músculos masticatorios (*i.e.*, digástrico, temporal, masetero) de *H. leptonyx* están más desarrollados que en otros fócidos antárticos (*e.g.*, Bryden & Felts 1974; Kienle 2014). A su vez, la ubicación de la articulación mandibular por encima de la línea dentaria, le confiere una



gran apertura bucal. Esta especie es conocida por sus hábitos predadores, en los que utiliza los incisivos y caninos para agarrar, matar y desgarrar (alimentación por “grip-and-tear” *sensu* Adam & Berta 2002) a presas homeotermas como pingüinos y otras focas (*e.g.*, Hamilton 1939; Hocking *et al.* 2013). Por tanto, la morfología mandibular le confiere adaptaciones que maximizan la efectividad de su mordida durante sus ataques a presas de gran tamaño. Sin embargo, al igual que *L. carcinophaga*, *H. leptonyx* también es capaz de alimentarse de presas pequeñas (*e.g.*, krill) por filtración utilizando su dentición posterior (Hocking *et al.* 2013). A pesar que esta especie también presenta una dentición postcanina con cúspides complejas para filtrar presas de tamaño pequeño (*e.g.* Weth 2000), en este capítulo no detectamos una morfología mandibular común a ambas especies. De hecho, Jones *et al.* (2013) tampoco detectaron adaptaciones morfológicas comunes. Esto podría vincularse a que las diversas presiones evolutivas (*i.e.*, múltiples estrategias de alimentación) han generado restricciones morfológicas que en la forma de la mandíbula de esta especie.

Cabe destacar también que *M. leonina* también presentó algunas semejanzas con las especies de hábitos predadores (*e.g.*, *O. flavescens*: **Fig. 3 y 4**; fócidos excepto *L. carcinophaga*: **Fig. 10**), diferenciándose de *L. carcinophaga* por la presencia una mandíbula más robusta, con procesos coronoides más desarrollados y procesos condilares más amplios y ubicados por encima de la hilera dentaria. Como fue mencionado anteriormente, esto está asociado a una musculatura masticatoria más desarrollada y a una mayor apertura bucal. Si bien *M. leonina* se alimenta de cefalópodos principalmente por un mecanismo de succión, esta convergencia morfológica con las especies de hábitos raptorales podría estar vinculada al marcado dimorfismo sexual de esta especie. La morfología descrita está principalmente asociada a una mayor capacidad para retener y defender los territorios (*i.e.*, los caracteres que aumentan la capacidad de la mordida y la fuerza estructural), dado durante la época reproductiva los machos utilizan los caninos como armas durante combates para defender los harenes (*e.g.* Tarnawski *et al.* 2014a,b).



2. Variación del tamaño

2.1. Alometría

Las regresiones realizadas entre las variables de forma consideradas y el logaritmo del centroide indicaron una mayor proporción de la varianza explicada por el cambio de forma alométrico en el cráneo en sentido estricto que en la mandíbula. Esto sugiere una diferencia en la trayectoria ontogenética de la mandíbula y del resto del cráneo. Por un lado, el cráneo en sentido estricto muestra cambios ontogenéticos importantes tanto en el tamaño como en la forma. Por otro lado, la mandíbula varía principalmente en el tamaño, siendo los cambios ontogenéticos en la forma menos pronunciados. Esto también se ha observado en otras especies de carnívoros (*e.g.*, La Croix *et al.* 2011). Esto podría sugerir que los ejemplares no adultos presentan una mandíbula funcional, lo cual podría asociarse al cambio temprano de la dieta (*i.e.*, de lactancia a la dieta definitiva). En cambio, la mayor variación ontogenética en la forma del cráneo podría estar asociada a las múltiples funciones ejercidas por el mismo (*e.g.*, cerebro, visión, audición, alimentación, etc.).

Por otra parte, en algunas especies también se detectó que la mayoría de los cambios ontogenéticos en la forma del cráneo en sentido estricto y de la mandíbula estaban asociados al tamaño (*e.g.*, *Mirounga leonina*, *Ommatophoca rossii*). Sin embargo, Foth *et al.* (2013) resaltaron que la proporción explicada disminuía al disminuir el rango de tamaño de las muestras analizadas. Como consecuencia, el porcentaje de varianza del cambio de forma alométrico está, en parte, sesgado por el rango de tamaños considerados en la muestra. En este caso, esto podría llegar a aplicarse a aquellas series ontogenéticas carentes de crías lactantes (*e.g.*, *A. gazella*). Contrariamente, las muestras de *O. rossii* y de machos de *M. leonina* presentaron un pequeño número de ejemplares ($n=3$ y $n=8$, respectivamente), aunque incluyeron los extremos de tamaño (*i.e.*, cría y adulto). Por lo tanto, los resultados hallados en estas especies podrían deberse a un sesgo de la muestra (*i.e.*, sobreestimación por enmascaramiento del efecto del tamaño sobre la forma). En ambos casos descriptos (*i.e.*, bajo rango de tamaño y bajo n), un análisis incluyendo a un mayor número de ejemplares de todas las clases etarias podría determinar si los resultados encontrados en este trabajo están (o no) sesgados por el rango de tamaño. Por otra parte, las restantes



especies (e.g., *A. australis*, *O. flavescens*) cuentan con buenas representaciones de todos los estadios etarios (i.e., rango de tamaño amplio y gran número de ejemplares), con lo cual la alta incidencia de la alometría de tamaño en la forma del cráneo reflejaría lo ocurrido durante la ontogenia.

2.1. Similitud morfológica

El análisis de dimorfismo sexual para el cráneo y la mandíbula sugirió la existencia de menores diferencias intraespecíficas en *Arctocephalus australis* que en *Otaria flavescens* y *Mirounga leonina* (i.e., menores diferencias en el morfoespacio de Fig. 2; ausencia de ortogonalidad entre las trayectorias ontogenéticas de machos y hembras). Por otra parte, *Otaria flavescens* y *Mirounga leonina* mostraron diferencias intersexuales en la ontogenia de la mandíbula (i.e., ortogonalidad). Y, si bien las trayectorias craneanas fueron similares entre machos y hembras de cada especie, los ángulos registrados fueron mayores que para *A. australis*. Estos resultados podrían estar vinculados al mayor grado de dimorfismo sexual presentado en *O. flavescens* y *M. leonina*, en comparación con *A. australis* (e.g., Cappozzo *et al.* 1991; Lindenfors *et al.* 2002). Del mismo modo, la comparación interespecífica también indicó la existencia de similitud morfológica a nivel interespecífico, especialmente entre las especies del género *Arctocephalus* (e.g. Tablas 2 y 3; Fig. 5 y 6). Probablemente esta similitud sea indicativa de patrones de cambio semejantes entre especies cercanamente emparentadas y, a su vez, de cierta señal filogenética. Sin embargo, contrariamente a lo esperado, *O. flavescens* presentó un patrón de cambio ontogenético que resultó divergente respecto de las restantes especies de otáridos (i.e., *Arctocephalus* spp.), siendo el ángulo entre estos aún mayor que el encontrado entre especies de distintas familias (e.g., *H. leptonyx* y *A. australis*; Tabla 2). La convergencia morfológica previamente reportada entre *H. leptonyx* y los otáridos (sección: “Forma del cráneo y Ontogenia”), así como entre *O. flavescens* y los odobénidos, podría explicar estos resultados.



3. Crecimiento y desarrollo: relación entre tamaño y forma

Los organismos crecen hasta que alcanzan su tamaño y forma característicos (Day & Lawrence 2000). Frecuentemente, el tamaño corporal influencia el éxito reproductivo (*e.g.*, Andersson 1994; Bennett & Hoffmann 1998; Witte & Ryan 1998, Kolliker *et al.* 1999) así como también a las interacciones entre el animal y el mundo físico y biológico (*e.g.*, Thompson & Russell 1998; Tracy 1999). El mismo se vincula a la selección sexual de los machos, a la predación, y a la regulación térmica, entre otras. Por lo tanto, el tamaño está sujeto a la selección evolutiva (Edgar 2006).

En este capítulo detectamos que en los pinnípedos los patrones de estabilización del tamaño y la forma del cráneo fueron variables. Por ejemplo, en algunas especies el tamaño y la forma definitiva del cráneo fueron adquiridos de manera sincrónica (*e.g.*, *Hydrurga leptonyx*, hembras de *Arctocephalus australis*, y machos de *A. gazella*). Esto sería indicativo de un desarrollo similar del tamaño y la forma, siendo ambos igualmente importantes en ejemplares maduros. Por el contrario, en otras especies se encontraron escenarios donde tamaño y forma fueron alcanzados de manera asincrónica. Este desfase sugiere de un desarrollo diferencial, lo cual podría indicar una posible ventaja al adquirir primero el tamaño o la forma. Por ejemplo, *Mirounga leonina* presentó un patrón en el que adquirió primero el tamaño definitivo y, luego, la forma final. Esto indicaría que el tamaño presenta una alta tasa de cambio en comparación con la forma (al menos inicialmente), mientras que la menor tasa de cambio de la forma craneana implicaría un período más largo de desarrollo. En las hembras de *M. leonina*, por ejemplo, esto indicaría que el tamaño se adquiere a la misma edad en la que se adquiere la madurez reproductiva (*i.e.*, 4 años; Desprez *et al.* 2014), siendo la forma final alcanzada luego de la madurez (*i.e.*, >5 años). Por el contrario, un patrón inverso fue detectado para los machos de *A. australis* y *Otaria flavescens*, ya que la forma se alcanzó con anterioridad al tamaño (**Tabla 4**). Es decir, que los procesos ontogenéticos que involucran el crecimiento se prolongaron por más tiempo que aquellos asociados al desarrollo, lo cual podría implicar un patrón de desarrollo que incluyera un crecimiento alométrico hasta el estadio adulto, seguido luego por uno



isométrico durante el estadio adulto. Por lo tanto, esto podría indicar un desacople de la alometría a partir de un momento de la ontogenia. A su vez, esto implicaría que los adultos jóvenes se diferencian de los adultos más viejos, principalmente, por el tamaño y no por la forma. Por ejemplo, los machos de *O. flavescens* adquieren la forma siendo sexualmente inmaduros (IS=20), mientras que el tamaño definitivo lo adquieren a la edad en que ocurre la madurez reproductiva (*i.e.*, 9 años, Grandi *et al.* 2010; *i.e.*, equivalente a IS=24 aprox.). Esto podría indicar que, si bien los machos adultos jóvenes (y sexualmente inmaduros) poseen una morfología biológicamente más eficiente (*e.g.*, presentan procesos, crestas y caninos, aunque no muy desarrollados), éstos carecen del tamaño suficiente para competir exitosamente con los machos más viejos (*e.g.* Modig 1996: a mayor tamaño, mayor éxito reproductivo). La competencia entre machos para acceder a las hembras conduce a un aumento del tamaño de los machos, dado que los machos de mayor tamaño pueden mantener mejor su status dominante (González-Suárez & Cassini 2013). De todas formas, e indistintamente de la relación entre la edad en que se adquiere el tamaño y la forma, en estas especies (*i.e.*, hembras *M. leonina*, otáridos) se detectó una coincidencia entre la edad de madurez sexual y la edad en que se adquiere el tamaño definitivo. Por lo tanto, el tamaño óptimo alcanzado para asegurar un éxito reproductivo (sobre todo en especies poligínicas), posiblemente esté influenciado por procesos hormonales que determinan la edad reproductiva de la especie. La independencia entre la forma del cráneo y los principales eventos biológicos, sumado a la existencia de patrones diferentes a nivel intraespecífico, podría sugerir adaptaciones en animales en crecimiento para balancear las demandas de sus necesidades biológicas (*e.g.*, alimentación, reproducción) hasta llegar a la forma adulta. Datos similares fueron encontrados en carnívoros terrestres (*e.g.*, Tanner 2010; La Croiz *et al.* 2011; Segura *et al.* 2013), suponiendo que esta variabilidad es común, al menos dentro de este grupo de mamíferos.

Finalmente, las especies donde se analizó el dimorfismo sexual también mostraron patrones asincrónicos entre tamaño y forma. En todos los casos, y como era de esperar, se detectaron diferencias de tamaño entre sexos, siendo los machos mayores que las hembras.



Sin embargo, si bien en *M. leonina* detectamos patrones de forma divergentes, en otáridos los cambios ontogenéticos en la forma fueron similares en ambos sexos. En todos los casos las hembras alcanzaron el tamaño y forma definitiva con anterioridad a los machos. Estos resultados eran esperables dado que las hembras alcanzan la madurez reproductiva con anterioridad a los machos, ya que invierten gran parte de su energía en la descendencia, limitando por tanto su crecimiento posterior (Lindenfors *et al.* 2001). Además, cabe destacar que en las hembras el tamaño y la forma del cráneo fueron alcanzados sincrónicamente (o adquirieron el tamaño levemente antes que la forma), mientras que en los machos estos procesos fueron asincrónicos (al menos entre los otáridos, ya que la muestra de *M. leonina* macho no permitió aseverar esto) siendo la forma adquirida con anterioridad al tamaño. Esto podría sugerir un patrón de desarrollo diferente, el cual posiblemente haya sido influenciado por las presiones de selección sexual en los machos.



Apéndices

Apéndice I. Listado ejemplares utilizados en este capítulo.

Lobodon carcinophaga: IAA 530, RNP 990, MLP 30.xii.02.11, MLP 474, RNP 534, RNP 608, RNP 184, RNP 1771, IAA 00.10, IAA aa-13, MACN 19.20, MLP 22.iii.99.10, CFA SNRO,

Mirounga leonina: Hembras: IAA 00.9, IAA 96.1, MACN 22613, MACN 22612, CFA 12-859, IAA 01.14, IAA aa-11, IAA aa-9, IAA AA-8, IAA aa7, IAA aa10, MACN 49.52, MACN 22615, MACN 22611, MACN 22614. Machos: IAA 99.5, MLP 1504, MLP 26.iv.00.13, IAA aa-2, IAA AA 6, IAA 2002-3, RNP 1227, MACN 26.222.

Hydrurga leptonyx: RNP 2391, RNP 2699, AC -36, AC -153, MACN 21.24, MACN 20435, MACN 49250, MACN 20396, MLP 24.ix.01.20, MLP 14.iv.48.11, MLP 691, MLP 1059, RNP CCB, RNP 999, RNP 1596, RNP 1637, RNP 890, RNP 425, RNP 2030, RNP 2237, RNP 2029, RNP 2788, MACN 13.17, RNP 1511, RNP 1681, MLP 26.iv.00.14, MLP 30.xii.02.48, RNP 2697, RNP 2654, RNP 911.

Ommatophoca rossii: MACN 48.259, MACN 48.260, RNP 249.

Leptonychotes weddellii: AC 35, CFA 10.017, MACN 19.19, MACN 49.251, MACN 13.27, MACN 20.626, MACN 49.252, MACN 4.234, MACN 4226, MACN 20.628, MLP 31.XII.02.23, MMPMa 4229, CFA WED01, CFA 10.018, IAA 02.15, IAA 08.3, MACN 22.854, RNP 2163, MLP 14.IV.48.12.

Arctocephalus australis: Hembras: CFA 10508, MACN 23297, MACN 21998, MACN 21861, RNP 2338, RNP 2792, RNP 2752, RNP 2689, MMPMa 4081, MMPMa 4080, MMPMa 4073, MACN 23848, MLP 1193, RNP 1337, RNP 1620, RNP 1993, RNP 2279, RNP 2580, MMPMa 4094, MMPMa 4098, MACN 25.192, MLP 12.xi.02.13, RNP 437, RNP 2696, RNP AUS1, MMPMa06/12/2009. Machos: CFA 12858, CFA 12982, MACN 29,769, MACN 20566, MACN 20568, MACN 21863, MACN 21862, MACN 24732, MLP 1061, MLP 1326, MLP 14.iv.48.14, RNP 914, RNP 731b, RNP 1365, RNP 1721, RNP 2520, RNP 1026b, MMPMa 4.014, MMPMa 4143, AC-4, AC -4, CFA 12981, CFA 12983, MLP 27.x.97.17, RNP 1581, RNP 1796, RNP 2271, RNP 2680, RNP 2508, RNP AUS2, MACN 28.261, MMPMa 4154, MACN 20569, MACN 20570, RNP 2455, RNP 2574, MMPMa 4084, MMPMa 4085, RNP 1524, AC AUS 1, AC AUS 2, MLP 1058.

Otaria flavescens: Hembras: MACN 21738, MACN 22608, MACN 22853, MACN 25.138, MACN 20572, MACN 20578, MACN 13.11, MACN 20596, MLP 475, MLP 1968, MLP 1886, MLP 26.iv.00.7, MLP 27.X.97.14, MLP 465, RNP 2416, RNP 948, RNP 2732, RNP 2806, RNP 2612, MACN 10.30, MACN 21740, MLP 26.iv.00.5, MACN 20579, MLP 26.iv.00.9, MACN 21742, MACN 20573, MACN 21737, MLP 7.vii.50.1, RNP 2319. Machos: CFA 11906, CFA 10,319, MACN 25168, MACN 22371, MACN 20583, MACN 22851, MACN 13.13, MACN 21994, MACN 27.27, MACN 41226, MACN 13.14, MACN 21984, MACN 24733, MLP 404, MLP 26,xii,02,36, MLP 26,xii,02,34, MLP 26,iv,00,3, MLP 26,iv,00,4, MLP 26,xii,02,35, MLP 26,iv,00,11, MLP 26,iv,00,2, MLP 49, MLP 14.iv.48.9, MLP 4.x.94.4, MLP 1332, MLP 1330, RNP 2475, RNP 2468, RNP 2072, RNP 2635, RNP 2683, RNP 2633, RNP 2477, RNP 2467, RNP 2456, MMPMa 4.013, MMPMA 4086, MMPMa 21-9-1999, MMPMa 4227, MACN 30236, MACN 21995, MACN 24635, MACN 21.744, MACN 20595, MACN 50.52, MACN 21743, MACN 22609, MACN 22852, MACN 20420, MLP 453, MLP 26.iv.00.8, MACN 25.45, MACN 23.26, MACN 21741, MACN 24731, MACN 23574.

Arctocephalus gazella: Hembras: RNP 2640, RNP 2639, RNP 2631, RNP 2645, RNP 2650, MMPMa 4083, RNP 2712, RNP 2166, MMPMa 4087. Machos: IAA 00-6, IAA 00-4, IAA 00-3, IAA 01,9, IAA 01,7, IAA 99,2, IAA 01,4, IAA 01,1, IAA 99,3, IAA 99,4, IAA 01,2, IAA 01,6, IAA 01,5, IAA 00,2, IAA 00,1, IAA 01,11, IAA 01,12, IAA 00,5, IAA 01,10, IAA aa-4, IAA 97-1, IAA aa-3, IAA 01-8, MACN 21760, MACN 21756, MACN 23666, MACN 21061, MACN 21996, MACN 21758, MACN 21754, MACN 21060, MACN 21062, MACN 21757, MACN 21858, MACN 16512, MACN 21755, MACN 21859, MACN 21349, MACN 21857, MACN 21761, MACN 21759, MACN 21860, MACN 21350, MACN 20436, MLP 1912, MLP 1911, MLP 25.vi.02.24, MLP 1911,



MLP 1912, MLP 25.vi.02.24, MLP 25.vi.02,9, MLP 25.iv.02,14, MLP 25.vi.02,11, MLP 25.vi.02,10, MLP 25.vi.02,8, MLP 25.vi.02,15, MLP_MLP 25.vi.02,13, MLP 25.vi.02.12, RNP 1744, RNP 2157, IAA 99.1, IAA 01.3, IAA AA-5, MACN 21353, IAA 00,7, MACN 16513, MLP 25.iv.02,23, RNP 2632, RNP 2641, RNP 2675, RNP 2771, RNP 2674, RNP 2674, MACN 21352, MACN 21354.

Arctocephalus tropicalis: Hembras: RNP 2278, RNP 2652, RNP 2687, MMPMA 4082. Machos: RNP 2753, RNP 2655, MMPMa 4142, RNP 2455, RNP 2715, RNP 2682, RNP 2642, RNP 2647, RNP 2686.

Apéndice II. Cambios en la forma del cráneo observados en la ontogenia de Otariidae (Fig. 1) y Phocidae (Fig. 2). Se observan *wireframes* de estadios juveniles (izquierda) y adultos (derecha), en vistas lateral (a,b), dorsal (c,d) y frontal (e,f). El color más claro corresponde al consenso de la muestra analizada.



Otárido Juvenil

Otárido Adulto

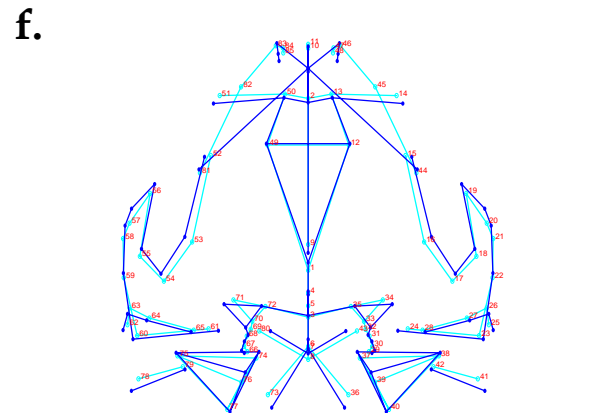
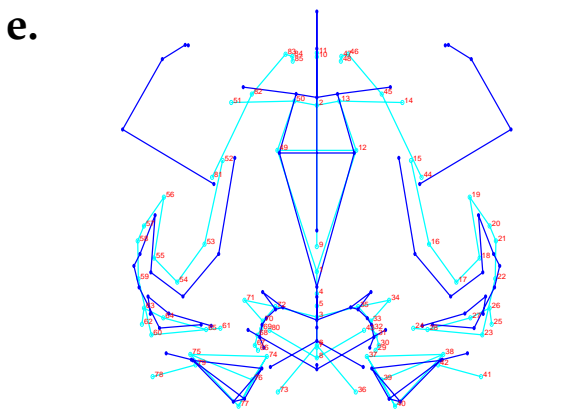
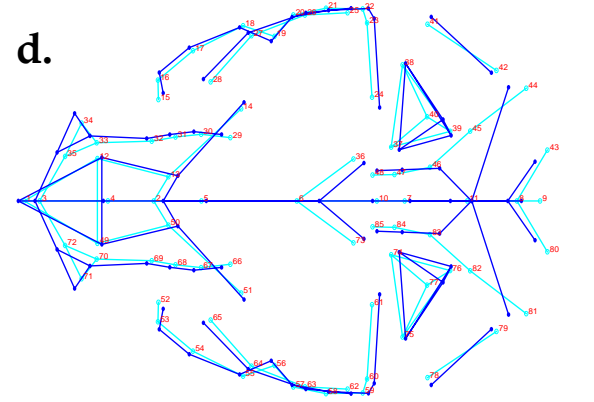
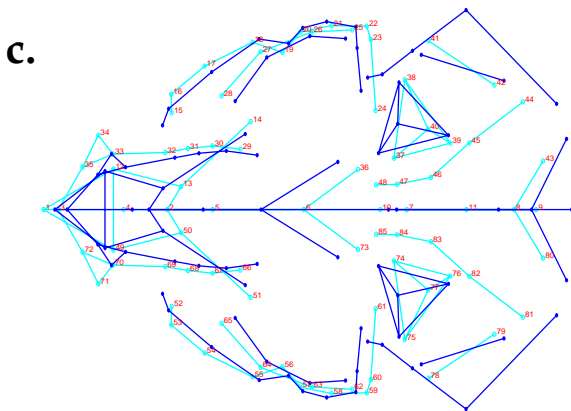
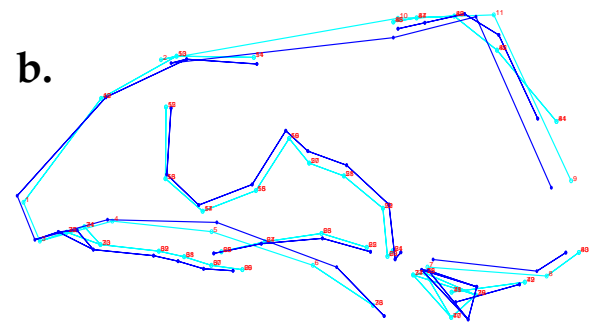
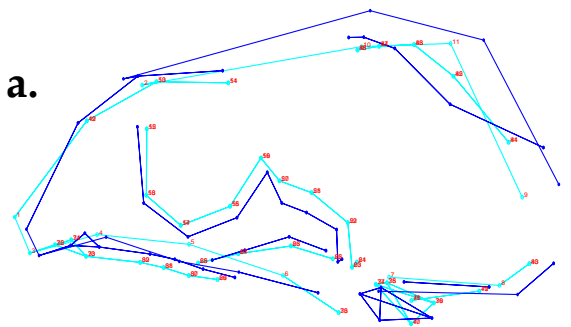


Fig. 1. Cambios de forma en Otariidae.



Fócido Juvenil

Fócido Adulto

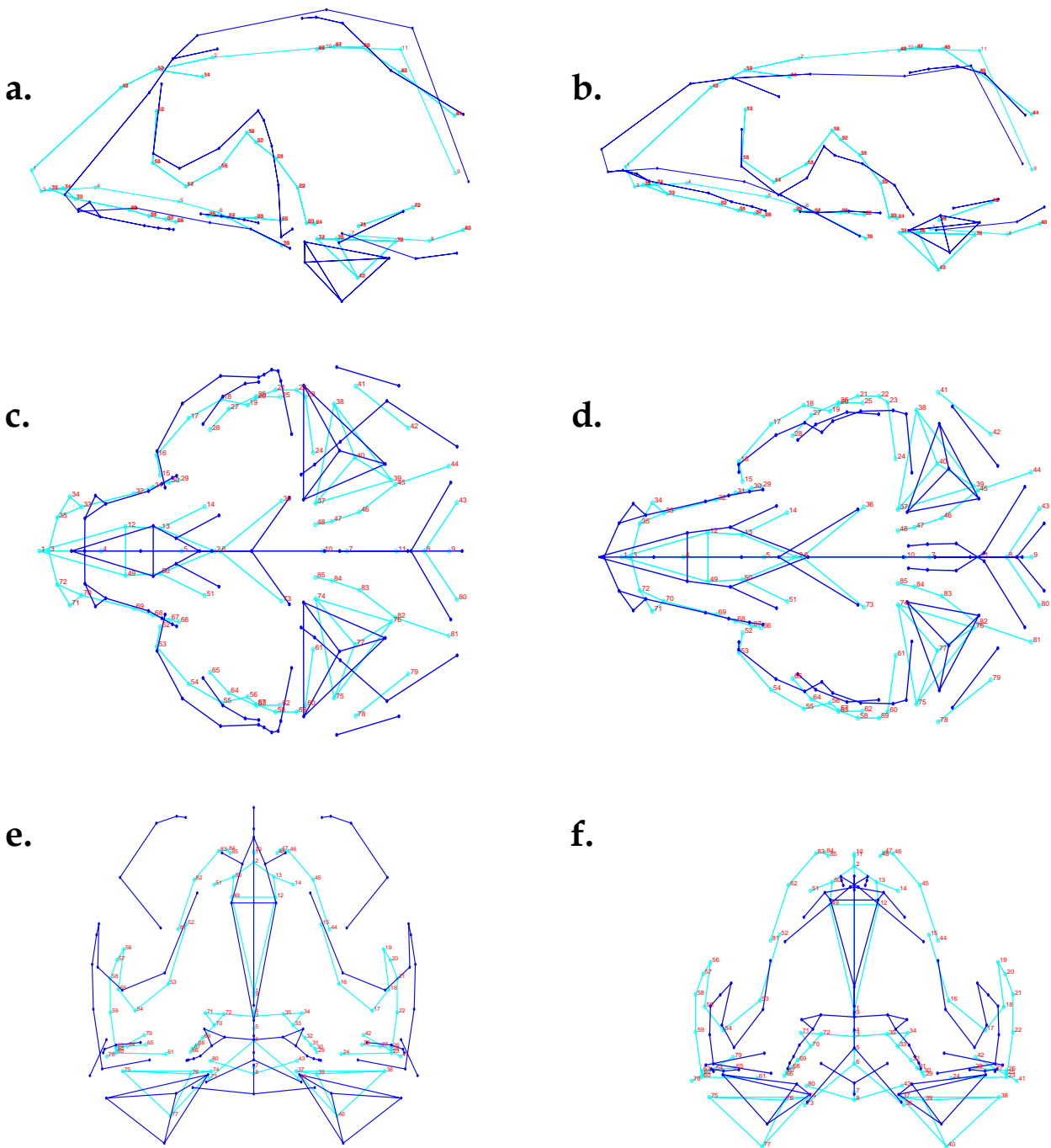


Fig. 2. Cambios de forma en Phocidae.



Apéndice III. Figuras crecimiento del tamaño (TC) y la forma del cráneo en función de la edad. La edad es el índice sutural (IS), excepto en *Mirounga leonina* donde se utilizó la edad absoluta (GLG). Símbolos: machos (triángulos), hembras (círculos), indeterminado (cuadrado).

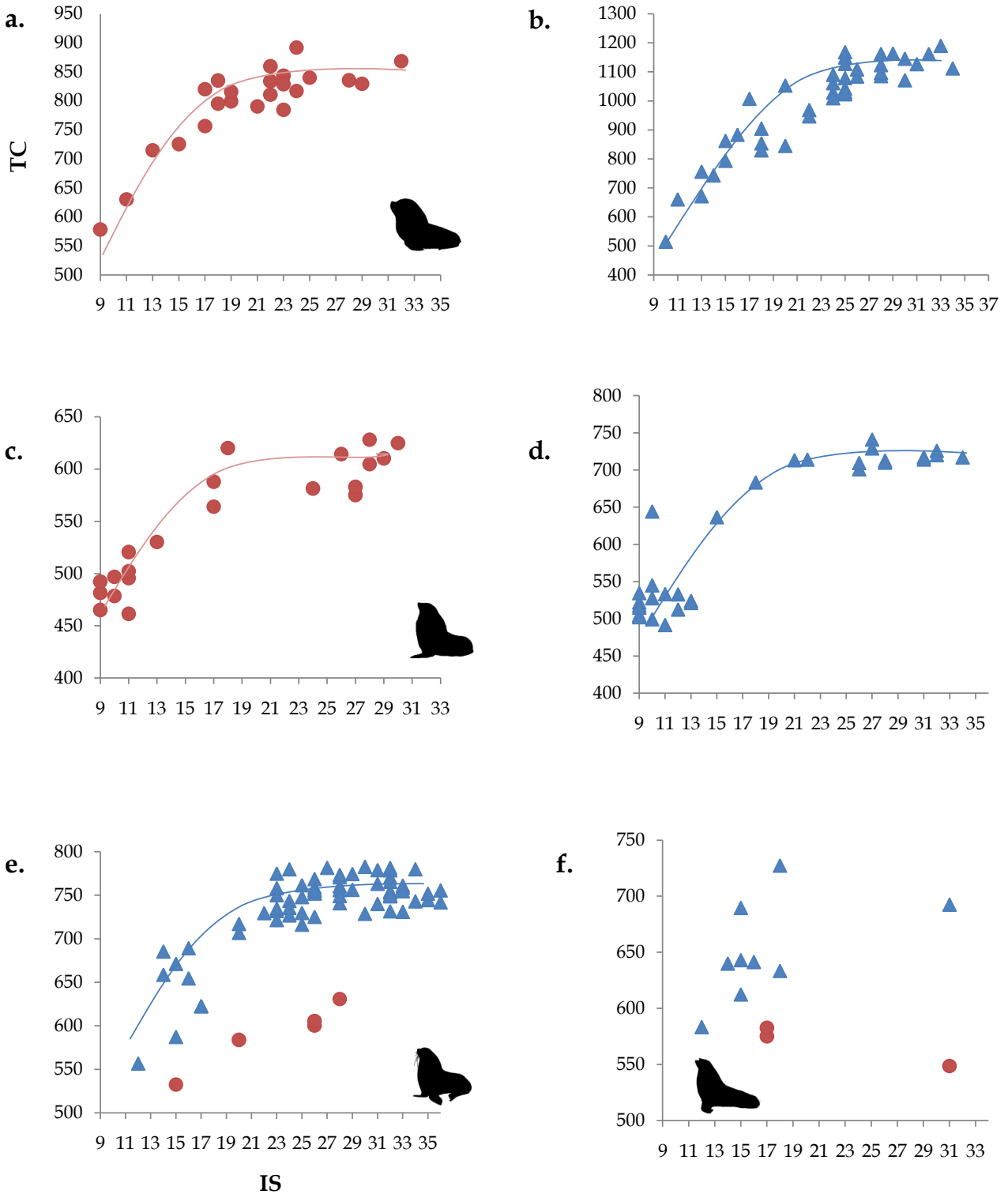


Fig. 1. Crecimiento del tamaño del cráneo (TC) en función de la edad (IS) en Otariidae. a. hembras *Otaria flavescens*; b. machos *O. flavescens*; c. hembras *Arctocephalus australis*; d. machos *A. australis*; d. machos y hembras de *A. gazella*; e. machos y hembras de *A. tropicalis*.

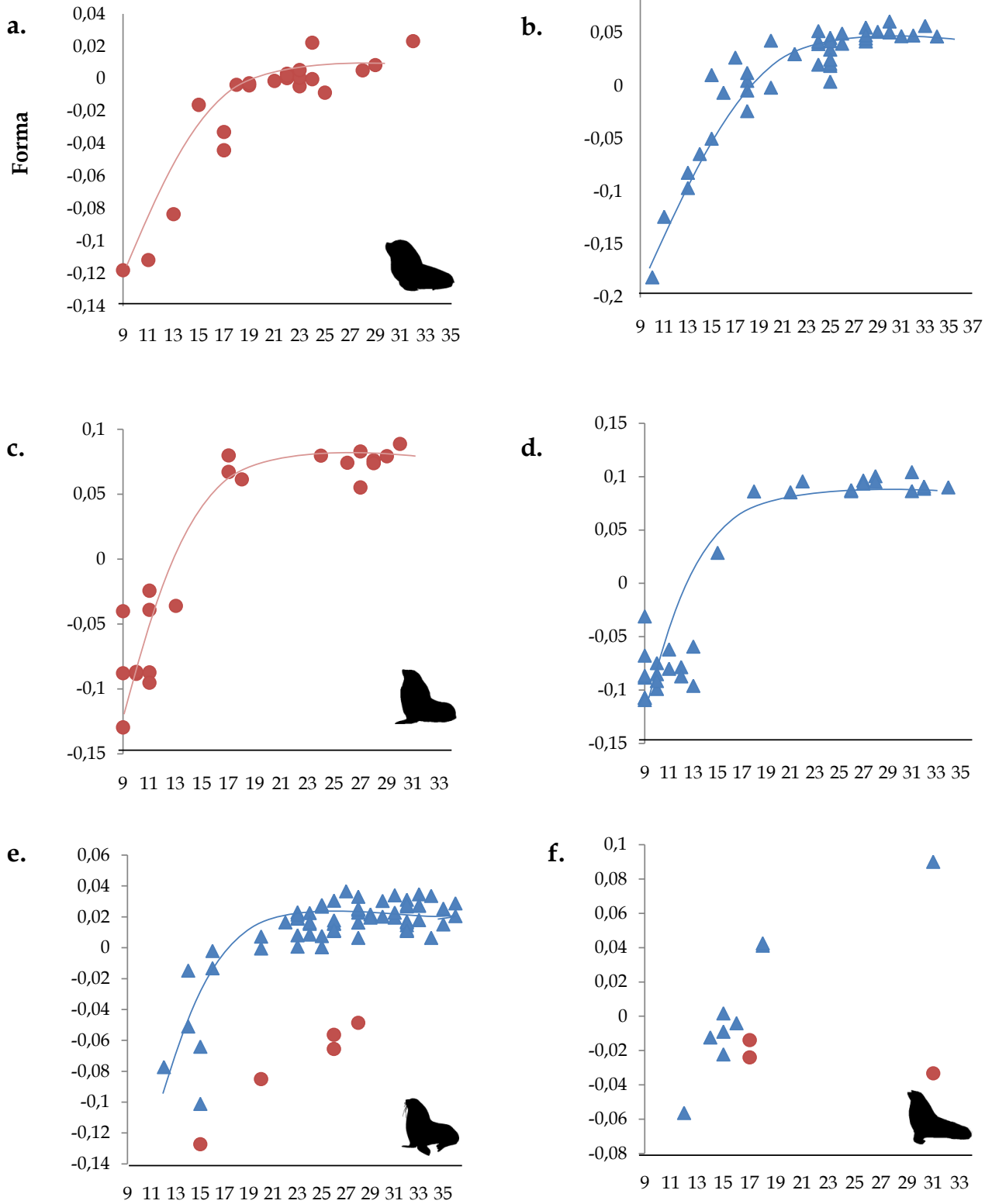


Fig. 2. Crecimiento de la forma del cráneo en función de la edad (IS) en Otariidae. a. hembras *Otaria flavescens*; b. machos *O. flavescens*; c. hembras *Arctocephalus australis*; d. machos y hembras de *A. gazella*; e. machos y hembras de *A. tropicalis*.

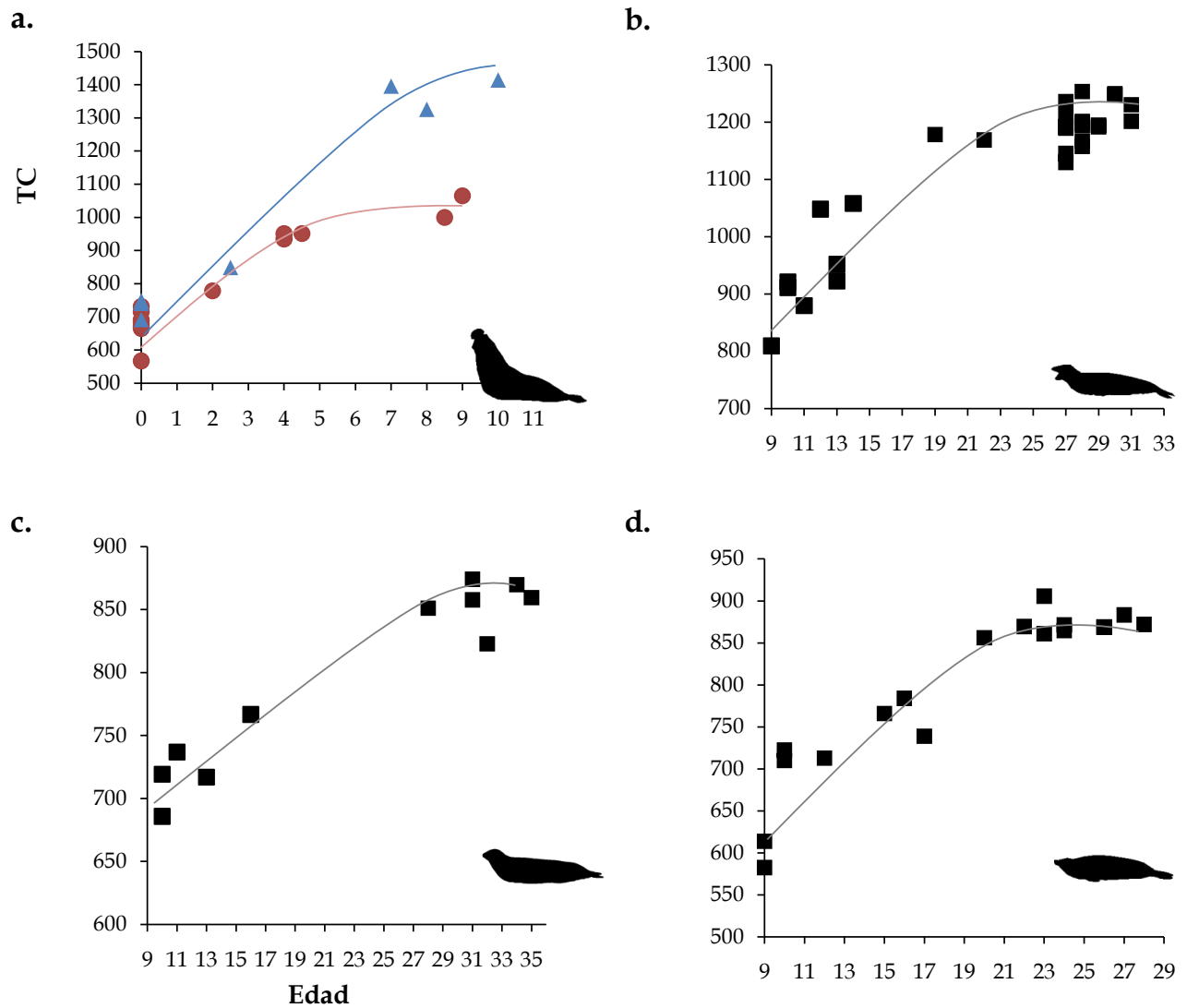


Fig. 3. Crecimiento del tamaño del cráneo (TC) en función de la edad en Phocidae. a. machos y hembras *Mirounga leonina*; b. *Hydrurga leptonyx*; c. *Lobodon carcinophaga*; d. *Leptonychotes weddellii*.

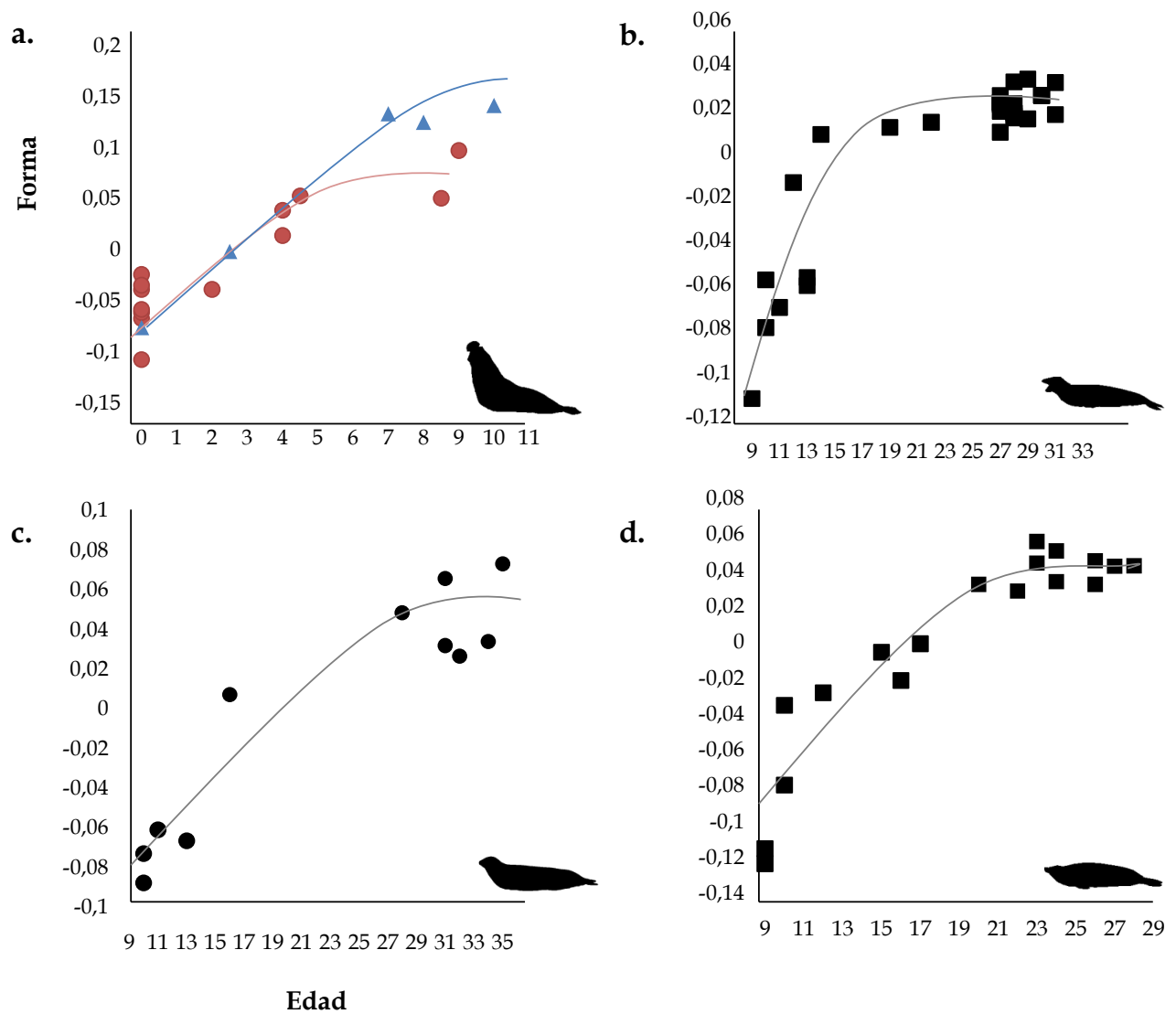


Fig. 4. Crecimiento de la forma del cráneo en función de la edad en Phocidae. a. machos y hembras *Mirounga leonina*; b. *Hydrurga leptonyx*; c. *Lobodon carcinophaga*; d. *Leptonychotes weddellii*.

8

CONCLUSIONES

“Piensa como piensan los sabios, más habla como habla la gente sencilla” (Aristóteles)



En esta tesis estudiamos la ontogenia craneana de nueve especies de pinnípedos, utilizando análisis cualitativos (Capítulo 3) y análisis cuantitativos. Estos últimos incluyeron el análisis de alometría de medidas lineales (Capítulos 5 y 6), análisis de crecimiento (Capítulo 4), y análisis de morfometría geométrica en tres dimensiones (Capítulo 7). Este enfoque es relevante para detectar patrones comunes y divergentes a nivel intraespecífico e interespecífico, dado que el estudio de la ontogenia craneana en este grupo es poco conocida. Los resultados de esta tesis fueron interpretados en un contexto morfofuncional, ecológico y filogenético, permitiendo poner a prueba diversas hipótesis de trabajo. A manera de conclusión se destaca que:

- ✓ Las metodologías utilizadas en los distintos capítulos arrojaron resultados comparables acerca de la ontogenia craneana en el grupo en estudio. Por ejemplo, aquellas regiones que presentaron un crecimiento pronunciado en los estadios adultos, también se caracterizaron por presentar alometrías positivas (*i.e.*, aumento de las proporciones de dicha región respecto al tamaño general del cráneo) así como también presentaron fusiones tardías de las suturas craneanas de esta región (*i.e.*, cese tardío del crecimiento) o no presentaron fusión alguna (*i.e.*, zona de crecimiento continuo).
- ✓ En este estudio analizamos dos variables temporales: la edad cronológica determinada a partir del conteo de bandas de crecimiento en dientes (*i.e.*, GLG) y la edad relativa estimada a partir del índice sutural (*i.e.*, IS). En ambos casos detectamos la existencia de una fuerte asociación positiva con el largo del cráneo (*i.e.*, CBL), por tanto, consideramos adecuada la utilización de ambas variables para modelar el crecimiento del cráneo, al menos en las especies analizadas (Capítulo 4). Por tanto, se sugiere la utilización del IS para estudiar el material depositado en las colecciones osteológicas ya que es una herramienta rápida y no invasiva. Sin



embargo, en aquellas especies con bajo grado de fusión de suturas craneanas, como *Mirounga leonina*, se deben buscar métodos alternativos al IS (e.g., GLG) ya que en estos casos este método es poco informativo (i.e., en *M. leonina* varía solo entre 9 y 10).

- ✓ Al igual que en otras especies de mamíferos, el cráneo de los pinnípedos presentó un crecimiento diferencial para los componentes del neurocráneo y del esplanocráneo. Los primeros presentaron un crecimiento rápido en los estadios ontogenéticos tempranos, indicando la importancia del cerebro y las cápsulas sensoriales. En general, las variables neurocraneanas alcanzaron su tamaño asintótico tempranamente (Capítulo 4), presentaron fusiones suturales en estadios tempranos (Capítulo 3) y registraron alometrías negativas (Capítulos 5 y 6). Sin embargo, contrariamente a lo esperado, el ancho de la constricción postorbitaria presentó una condición enantiométrica, presentando una disminución del tamaño con la edad (Capítulos 4, 5 y 6). Por otra parte, las variables asociadas al esplanocráneo presentaron un crecimiento más tardío, alcanzando su tamaño definitivo en estadios ontogenéticos más avanzados (Capítulo 4). Las mismas presentaron un crecimiento isométrico a alométrico positivo (Capítulos 5 y 6) y una fusión de las suturas en estadios adultos (Capítulo 3). El desarrollo de la región rostral en estadios adultos indica que es una región vinculada a grandes cambios durante la ontogenia, otorgando gran plasticidad fenotípica.

- ✓ Todas las especies alcanzaron el largo final del cráneo con anterioridad a la edad en la que se alcanzó el tamaño craneano (Capítulo 4). Esto sugiere un patrón de crecimiento común donde los ejemplares adultos, una vez alcanzado el largo final del cráneo ($CBL_{asintótica}$), continúan creciendo en otras dimensiones (e.g. anchos, altos, procesos, etc.) hasta alcanzar el tamaño final del mismo (i.e., $MG_{asintótica}$). Sin embargo, al igual que en carnívoros terrestres, los cambios en el tamaño y la forma



del cráneo no están relacionados a los principales eventos biológicos (*e.g.*, edad de madurez sexual), siendo esto variable a nivel específico (Capítulo 7). Esto podría sugerir adaptaciones en animales jóvenes para balancear las demandas de sus necesidades biológicas (*e.g.*, alimentación) hasta llegar a la forma adulta.

- ✓ A diferencia del resto del cráneo, la mandíbula presentó escasos cambios ontogenéticos asociados a su morfología. La forma mandibular no estuvo influenciada por la ontogenia ni la filogenia, aunque estuvo asociada con la ecología (*i.e.*, dieta, reproducción) (Capítulo 7). La menor incidencia de la forma en la ontogenia de la mandíbula podría deberse a que esta estructura está especializada en la alimentación, mientras que el cráneo presenta múltiples funciones (*e.g.*, respiración, olfato, visión, audición, alimentación, etc.).
- ✓ La morfología característica de los juveniles (*i.e.*, cráneo corto y globoso) y de los adultos (*i.e.*, cráneo largo y bajo) indicaría un patrón ontogenético conservado en mamíferos, el cual sería independiente del medio en el que vivan (*i.e.*, terrestre, acuático) (Capítulo 7). A su vez, los pinnípedos presentaron un patrón común caracterizado por el ensanchamiento del rostro y de los caninos, y por el alargamiento del paladar (Capítulos 5 y 7). Estos cambios resaltan la potencial importancia de estas estructuras asociadas a comportamientos o funciones específicas (*e.g.*, dieta, comportamiento agonístico). Sin embargo, *Hydrurga leptonyx* mostró algunas diferencias en su trayectoria ontogenética (*i.e.*, alargamiento del rostro y de la ventaja mecánica, y ensanchamiento de los arcos zigomáticos) que fueron atribuidas a los hábitos altamente depredadores de esta especie (Capítulo 5).
- ✓ A pesar de las similitudes nombradas, detectamos numerosas diferencias entre las dos familias de pinnípedos analizadas (Capítulos 3, 4 y 5), las cuales asociamos a factores ecológicos. Primero, los otáridos se caracterizaron por presentar cráneos con cajas craneanas más estrechas y una mayor longitud en las hileras de



postcaninos (vinculado a hábitos predadores), mientras que los fócidos presentaron la combinación contrapuesta (vinculado alimentación por succión o filtración) (Capítulo 5). Sin embargo, la convergencia morfológica de *Hydrurga leptonyx* con los otáridos adultos se asoció a sus hábitos depredadores (Capítulo 7). Segundo, en otáridos las especies de mayor tamaño presentaron mayores grados de fusión que las de menor tamaño (*e.g.* *Otaria* vs. *Arctocephalus*), mientras que en fócidos las especies de mayor tamaño presentaron menores grados de fusión que las de menor tamaño (*e.g.* *Mirounga* vs. *Lobodon*). Además, los otáridos presentaron un mayor número de suturas fusionadas que los fócidos, lo cual también se vio reflejado en los análisis cladísticos (Capítulo 3). Tercero, en comparación con los otáridos, que mostraron cambios básicamente concentrados en la región rostral y palatal, los fócidos manifestaron una transformación ontogenética que afectó a toda la morfología craneana (*e.g.*, rostro, bullas, órbitas) (Capítulo 7). Cuarto, el bajo grado de fusión así como la importancia de las bullas timpánicas y las órbitas en la ontogenia de los fócidos podrían asociarse a sus hábitos más acuáticos. Finalmente, los otáridos mostraron trayectorias ontogenéticas más extendidas en el primer eje del morfoespacio de forma que las especies de fócidos (Capítulo 7), sugiriendo que el mayor cambio ontogenético observado desde los estadios juveniles hasta los adultos podría deberse a las diferencias interfamiliares en los tiempos de destete (*i.e.*, mayor en otáridos que en fócidos). Las diferencias detectadas entre ambas familias fueron asociadas a factores ecológicos dado que no se detectó una buena asociación entre los datos craneanos y la filogenia (*i.e.*, historia evolutiva) empleada, indicando que las presiones de selección (*i.e.*, función) han modelado las trayectorias ontogenéticas, permitiendo que las especies posean diferentes ecomorfos (Capítulo 5). Por tanto, este estudio no necesariamente desacredita la eficacia de los caracteres ontogenéticos como caracteres filogenéticamente informativos (*e.g.*, Mabee & Trendler 1996; Smith 2001; Laurin & Germain 2011).



- ✓ Dentro de la Familia Otariidae encontramos más similitudes fenotípicas entre las especies filogenéticamente más cercanas (e.g. *Arctocephalus* spp.) (Capítulos 5 y 7). Probablemente esta similitud sea indicativa de patrones de cambio semejantes entre especies cercanamente emparentadas. Por otro lado, dentro de la Familia Phocidae la similitud morfológica entre especies se vinculó con su ecología (e.g. tipo de alimentación), la cual pareciera tener más relevancia en la ontogenia que la filogenia (Capítulo 5).

- ✓ En general, en todas las especies de pinnípedos analizadas, el modelo más adecuado para describir el crecimiento del cráneo en función de la edad fue el modelo logístico (Capítulo 4). Los modelos de crecimiento con la variable GLG obtuvieron valores mayores en las tasas de crecimiento que los modelos basados en el IS. Esto indicaría que para un mismo incremento de tamaño (i.e., mm) se requieren más unidades de GLG (años) que unidades de IS, sugiriendo que por cada año de edad hay varios incrementos en el grado de fusión de las suturas craneanas. Finalmente, los modelos de crecimiento aplicados en los pinnípedos analizados revelaron que estas especies, con excepción de los machos de *M. leonina*, crecieron más rápidamente en los estadios juveniles y subadultos, y que la mayor parte de la vida ocurre cerca de talla asintótica. Sin embargo, los machos de *M. leonina* se caracterizaron por un crecimiento continuo del cráneo. Esto último se vincula también a la ausencia de fusión de la mayoría de las suturas craneanas, las cuales pueden ser interpretadas como zonas de crecimiento continuo.

- ✓ En especies altamente dimórficas (i.e., otáridos y *Mirounga leonina*) los principales cambios se vinculan a diferencias en las tasas de crecimiento entre machos y hembras (Capítulos 5, 6 y 7). Los mismos apuntan al desarrollo de los caninos y la inserción de los músculos vinculados al movimiento de la cabeza, altamente importantes durante las peleas entre machos durante la época reproductiva. Por



tanto, los mismos se atribuyen a factores socio-ecológicos y no a la filogenia. Dado que los machos no proporcionan cuidados parentales, los mismos destinan más energía para el crecimiento y el desarrollo de los caracteres sexuales secundarios involucrados en las peleas. Como consecuencia, en los machos se favorece un mayor tamaño corporal y un mayor desarrollo de los caninos.

En general, las hembras presentaron mayores tasas de crecimiento que condujeron a una menor edad de madurez física en comparación con los machos (Capítulos 4, 6 y 7). Este retraso en la madurez evitaría la competencia entre los machos adultos y no adultos durante la temporada reproductiva. Por otra parte, los machos adquirieron un mayor tamaño final que las hembras, ya que éste beneficia a los machos más competitivos en términos de un mayor éxito reproductivo (Capítulos 4, 6 y 7). Sin embargo, esto se adquirió de diversas maneras. Por ejemplo, en *A. australis* esto se debió a que los machos presentaron un período de crecimiento más prolongado que las hembras, mientras que en *Otaria flavescens* y *Mirounga leonina* se debió a un mayor tamaño en machos desde estadios de cría. Además, el análisis alométrico de la ontogenia craneana en estas dos especies permitió poner de manifiesto diferencias intersexuales en las proporciones del cráneo (Capítulo 6). Por un lado, el DS estuvo más vinculado a la forma que al tamaño (Capítulo 6), presentando un patrón semejante en ambas especies, ya que estuvo dominado por diferencias intersexuales en las tasas de crecimiento relativo de cada variable (*i.e.*, pendientes; cambio direccional) por sobre las diferencias entre los tamaños relativos del cráneo de las crías (*i.e.*, ordenadas al origen; desplazamiento lateral). Si bien ambas especies adquieren el DS por vías ontogenéticas diferentes (asociadas a diferencias en los ciclos de vida), el DS condujo en ambas especies a hembras con órbitas y paladares proporcionalmente más largos, y a machos con caninos proporcionalmente más anchos. Esta convergencia se vincula al comportamiento poligínico, estando asociado a una mayor capacidad de los machos para defender territorios. Por lo tanto, este comportamiento podría ser considerado un mecanismo



para el desarrollo de patrones similares de dimorfismo craneano, independiente de la trayectoria de crecimiento seguida por ambas especies.

- ✓ El alto número de cambios heterocrónicos registrados en las ramas terminales del árbol (*i.e.*, autapomorfías) probablemente se vincule a la rápida evolución de los patrones de fusión que enmascaran los patrones ancestrales subyacentes dentro de cada clado (Capítulos 3 y 5). Los cambios heterocrónicos registrados para las suturas correspondieron en a la región rostral y palatal, indicando que en esta región ocurren la mayoría de los cambios adaptativos. Mientras que los cambios morfométricos permitieron establecer que los anchos craneanos, al igual que las órbitas y la placa occipital, han sido puntos focales en la evolución de los pinnípedos (Capítulo 5). Por otra parte, cabe destacar que el cráneo de *Mirounga leonina* se caracterizó por presentar numerosos rasgos juveniles en comparación con el cráneo de las restantes especies de pinnípedos. Su cráneo es similar al de un pinnípedo juvenil (Capítulo 7), y exhibió varios caracteres pedomórficos, incluyendo la ausencia de fusión de algunas suturas en estadios adultos (Capítulo 3).
- ✓ Por último, este trabajo muestra resultados interesantes para ser contrastados con futuros trabajos en otros grupos de pinnípedos (*e.g.* fócidos del Hemisferio Norte, *i.e.*, Phocinae, y morsas, *i.e.*, Odobenidae). La incorporación de un mayor número de especies permitirá un análisis más exhaustivo del grupo y, también, poner a prueba la validez de las optimizaciones generadas para el nodo basal del grupo Pinnipedia. A su vez, sería de gran interés contar con trayectorias ontogenéticas completas para *Ommatophoca rossii* para estudiar en detalle una especie con baja representatividad en la muestra analizada. Lo mismo sería aplicable a hembras de *Arctocephalus tropicalis* y *A. gazella*. Por último, sería interesante contar con datos correspondientes al sexo de los ejemplares en especies poco dimórficas (*e.g.* fócidos lobodontinos) para efectuar en las mismas los análisis de DS. Los resultados publicados en esta tesis son comparables con los realizados en otros grupos de mamíferos por tanto



sería interesante realizar un análisis filogenético de la ontogenia craneana a nivel macroevolutivo.

BIBLIOGRAFÍA

“Lean por placer y tengan una sospecha profunda” (Álvaro Mutis)

- Abdala, F. & N.P. Giannini (2000). Gomphodont cynodonts of the Chañares Formation: the analysis of an ontogenetic sequence. *J. Vertebr. Paleontology*, 20 (3): 501-506.
- Adam, P.J. & A. Berta (2002). Evolution of prey capture strategies and diet in the Pinnipedimorpha (Mammalia, Carnivora). *Oryctos*, 4: 83-107.
- Alberch, P., S.J. Gould, G.F. Oster & D.B. Wake (1979). Size and shape in ontogeny and phylogeny. *Paleobiol.*, 5: 296-317.
- Alexander, R.M. (1985). Body support, scaling and allometry, pp. 27-37. *En: Functional vertebrate morphology* (M. Hildebrand and D.B. Wake, eds.). Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- Arnason, U., A. Gullberg, A. Janke, M. Kullberg, N. Lehman, E.A. Petrov & R. Vainola (2006). Pinniped phylogeny and a new hypothesis for their origin and dispersal. *Mol. Phylogenet. Evol.*, 41 (2): 345-354.
- Atchley, W.R. (1987). Developmental quantitative genetics and the evolution of ontogenies. *Evolution*, 41: 316-330.
- Badyaev A.V., G.E. Hill & L.A. Whittingham (2001). The evolution of sexual size dimorphism in the house finch: IV. Population divergence in ontogeny of dimorphism. *Evolution*, 55: 2534-2549.
- Badyaev, A.V. (2002). Growing apart: an ontogenetic perspective on the evolution of sexual size dimorphism. *Trends Ecol. Evol.* 17: 369- 378.
- Bärmann, E.V. & M.R. Sánchez-Villagra (2012). A Phylogenetic Study of Late Growth Events in a Mammalian Evolutionary Radiation – The Cranial Sutures of Terrestrial Artiodactyl Mammals. *J. Mamm. Evol.*, 19 (1): 43-56.
- Barnes, L.G. (1989). A new Enaliarctine pinniped from the Astoria Formation, Oregon, and a classification of the Otariidae (Mammalia: Carnivora). *Contributions in Science*, Los Angeles, 403: 1-28.
- Bartholomew, G.A. (1970). A model for the evolution in pinniped polygyny. *Evolution*, 2: 544-559.
- Bastida, R. & D. Rodriguez (2006). Orden Carnivora (Familias Otariidae y Phocidae) *Mamíferos de Argentina: Sistemática y Distribución. Sociedad Argentina para el Estudio de los Mamíferos*. Buenos Aires: Sociedad Argentina para el Estudio de los Mamíferos (SAREM), pp. 107-113.
- Bastir, M. & Rosas A.A. (2004). Facial heights: Evolutionary relevance of postnatal ontogeny for facial orientation and skull morphology in humans and chimpanzees. *Journal of Human Evolution*, 47: 359-381.
- Batallés, M., O. Pin, & M. Lima (1990). Estudio del crecimiento del lobo fino sudamericano (*Arctocephalus australis*) en Isla de Lobos, Uruguay. *Frente Marítimo (Uruguay)*, 7: 69-73.
- Baum, D.A. & A. Larson (1991). Adaptation reviewed a phylogenetic methodology for studying character macroevolution. *Syst. Zool.*, 40: 1-18.
- Bechshøft, T.O., C. Sonne, F.F. Rigét, Ø. Wiig & R. Dietz (2008). Differences in growth, size and sexual dimorphism in skulls of East Greenland and Svalbard polar bears (*Ursus maritimus*). *Polar Biology*, 31 (8): 945-958..

- Bell, C.M., H.R. Burton & M.A. Hindell (1997). Growth of southern elephant seals, *Mirounga leonina*, during their first foraging trip. *Australian Journal of Zoology*, 45: 447-458.
- Bengtson, J.L., & R.M. Laws (1985). Trends in crabeater seal age at maturity: an insight into Antarctic marine interactions, pp. 669-675. *En: Antarctic nutrient cycles and food webs*. Springer Berlin Heidelberg.
- Bennett, D. M., & A.A. Hoffmann (1998). Effects of size and fluctuating asymmetry on field fitness of the parasitoid *Trichogramma carverae* (Hymenoptera: Trichogrammatidae). *Journal of Animal Ecology*: 580-591.
- Berdnikovs, S. (2005). Evolution of sexual dimorphism in mustelids. Tesis Doctoral. University of Cincinnati.
- Berg, L.M & N.D. Pyenson (2008). Osteological correlates and phylogenetic analysis of deep diving in living and extinct pinnipeds: what good are big eyeballs? *J. Vertebr. Paleontol.*, 28 (Suppl.), 51A.
- Berta, A. & M. Churchill (2012). Pinniped taxonomy: review of currently recognized species and subspecies, and evidence used for their description. *Mammal Rev.*, 42: 207-234.
- Berta, A. & T.A. Dreméré (1986). *Callorhinus gilmorei* n. sp. (Carnivora:Otariidae) from the San Diego Formation (Blancan) and its implications for otariid phylogeny. *Transactions of the San Diego Society of Natural History*, 21: 111-126.
- Berta, A. & Wyss (1994). Pinniped Phylogeny. *En: Contributions in Marine Mammals Paleontology Honoring Frank C. Whitmore, Jr. (A. Berta & T.A. Deméré eds.)*. *Proceedings of San Diego Natural History*, 29: 33-56.
- Berta, A. (2009a). Pinniped evolution, pp. 861-868. *En: Encyclopedia of Marine Mammals (W.F. Perrin, B. Wursig, and J.G.M. Thewissen, eds.)*, 2nd ed., Academic Press, San Diego, CA.
- Berta, A. (2009b). Pinnipedia, Overview, pp. 878-885. *En: Encyclopedia of Marine Mammals (W.F. Perrin, B. Wursig, and J.G.M. Thewissen, eds.)*, 2nd ed., Academic Press, San Diego, CA.
- Berta, A. (2009c). Systematics, pp. 1148-1152. *En: Encyclopedia of Marine Mammals (W.F. Perrin, B. Wursig, and J.G.M. Thewissen, eds.)*, 2nd ed., Academic Press, San Diego, CA.
- Berta, A. & J.L. Sumich (1999). Cetacean evolution and systematics, pp. 49-85. *En: Encyclopedia of Marine Mammals (W.F. Perrin, B. Wursig, and J.G.M. Thewissen, eds.)*, San Diego, CA.
- Berta, A., J.L. Sumich, and K.M. Kovacs (2006). *Marine Mammals: Evolutionary Biology*, 2nd ed. Elsevier, San Diego, CA.
- Bester, M. & G. Kerley (1983). Rearing of twin pups to weaning by sub-Antarctic fur-seal *Arctocephalus tropicalis* female. *South African Journal of Wildlife Research*, 13: 86-87.
- Bester, M. (1990). Reproduction in the male sub-Antarctic fur seal *Arctocephalus tropicalis*. *Journal of Zoology, London*, 222: 177-185.
- Biknevicius, A. R., & S.R. Leigh (1997). Patterns of growth of the mandibular corpus in spotted hyenas (*Crocuta crocuta*) and cougars (*Puma concolor*). *Zool. J. Linn. Soc.*, 120 (2): 139-161.
- Binder W.J. & B. Van Valkenburgh (2000). Development of bite strength and feeding behaviour in juvenile spotted hyenas (*Crocuta crocuta*). *J. Zool.*, 252: 273-283.
- Bininda-Emonds, O.R.P. & A.P. Russell (1996). A morphological perspective on the phylogenetic relationships of the extant phocid seals (Mammalia: Carnivora: Phocidae). *Bonner Zool. Monogr.*, 41: 1 - 256.

- Bininda-Emonds, O.R.P., J.E. Jeffery, M.I. Coates & M.K. Richardson (2002). From Haeckel to event-pairing: the evolution of developmental sequences. *Theory Biosci.* 121: 297–320.
- Bininda-Emonds, O.R.P., J.L. Gittleman & A. Purvis (1999). Building large trees by combining phylogenetic information: a complete phylogeny of the extant Carnivora (Mammalia). *Biol. Rev.*, 74: 143-175.
- Birch, C.P. (1999). A new generalized logistic sigmoid growth equation compared with the Richards growth equation. *Annals of Botany*, 83 (6): 713-723.
- Blomberg, S.P., T. Garland Jr & A.R. Ives (2003). Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. *Evolution*, 57: 717–745.
- Boessenecker, R. W. & M. Churchill (2013). A reevaluation of the morphology, paleoecology, and phylogenetic relationships of the enigmatic walrus *Pelagiarctos*. *PLoS one*, 8 (1): e54311.
- Boness, D.J. (1991). Determinants of mating systems in the Otariidae (Pinnipedia), pp. 1-44. *En: The behaviour of pinnipeds*. Springer Netherlands.
- Bonner, W.N. (1990). *The Natural History of Seals*. Facts on File, New York, NY.
- Bookstein, F.L. (1986). Size and shape spaces for landmark data in two dimensions. *Stat. Sci.*, 1: 181-242.
- Bookstein, F.L. (1991). *Morphometric tools for landmark data: geometry and biology*. Cambridge, MA: Cambridge University Press; Nueva York.
- Bornemann, H., M. Kreysher, S. Ramdohr, T. Martin, A.R. Carlini, L. Sellmann & J. Plotz (2000). Southern elephant seal movements and Antarctic sea ice. *Antarctic Sci.*, 12: 3–15.
- Braga, J. & P. Rivas (2003). Macroevolución, pp. 323-353. *En: Evolución, la base de la biología*. Granada: Proyecto Sur de Ediciones.
- Braga, J. (1998). Chimpanzee variation facilitates the interpretation of the incisive suture closure in South African Plio-Pleistocene hominids. *Am. J. Phys Anthropol.*, 105 (2): 121-135.
- Briggs, K.T. & G.V. Morejohn (1975). Sexual dimorphism in the mandibles and canine teeth of the northern elephant seal. *J. Mammal.* 56: 224–231.
- Briggs, K.T. & G.V. Morejohn (1976). Dentition, cranial morphology and evolution in elephant seals. *Mammalia*, 40 (2): 199–222.
- Briggs, K.T. (1974). Dentition of the northern elephant seal. *J. Mamm.*, 158-171.
- Briggs, K.T. & G.V. Morejohn (1976). Dentition, cranial morphology and evolution in elephant seals. *Mammalia*, 40 (2): 199–222.
- Brooks, D.R. & D.A. McLennan (1991). *Phylogeny, ecology, and behavior: a research program in comparative biology*. Chicago: University of Chicago Press.
- Brown, R.F. & D.G. Mayer (1988). Representing cumulative germination. 2. The use of the Weibull function and other empirically derived curves. *Annals of Botany*, 61 (2): 127-138.

- Brunner, S. (1998a). Skull development and growth in the southern fur seals *Arctocephalus forsteri* and *A. pillosus* (Carnivora: Otariidae). *Australian Journal of Zoology*, 46: 43-66.
- Brunner, S. (1998b). Cranial morphometrics of the southern fur seals *Arctocephalus forsteri* and *A. pillosus* (Carnivora: Otariidae). *Australian Journal of Zoology*, 46: 67-108.
- Brunner, S. (2000). Cranial morphometric of fur seal and sea lions (Otariidae): systematics, geography variation and growth. Tesis Doctoral, University of Sidney, Australia.
- Brunner, S. (2004). Fur seals and sea lions (Otariidae): identification of species and taxonomic review. *Syst. Biodivers.*, 1 (3): 339-439.
- Brunner, S., M. Bryden & P.D. Shaughnessy (2004). Cranial ontogeny of otariid seals. *Syst. Biodivers.* 2 (1): 83-110.
- Bryden, M.M. (1968). Control of growth in two populations of elephant seals. *Nature (Lond)* 217:1106-1108.
- Bryden, M.M. (1972). Growth and development of marine mammals, pp. 1-79. *En: Functional anatomy of marine mammals* (RJ Harrison ed.). Academic press, London.
- Burnham, K.P., & Anderson, D.R. (2002). *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach*. Springer.
- Calder, W.A. (1996). *Size, function, and life history*. Dover, Mineola, N.Y.
- Campagna, C. & B.J. Le Boeuf (1988). Reproductive behaviour of southern sea lions. *Behav.*, 233-261.
- Campagna, C., B.J. Le Boeuf, S.B. Blackwell, D.E. Crocker & F. Quintana (1995). Diving behaviour and foraging location of female southern elephant seals from Patagonia. *J. Zool. (London)*, 236: 55-71.
- Campagna, C., M. Fedak & B.J. McConnell (1999). Post-breeding distribution and diving behavior of adult male southern elephant seals from Patagonia. *J. Mamm.*, 80: 1341-1352.
- Campagna, C. (2008). "*Arctocephalus australis*" (On-line). IUCN Red List. <http://www.iucnredlist.org/details/2055/0>.
- Campione, N.E. & D.C. Evans (2011). Cranial growth and variation in edmontosaurs (Dinosauria: Hadrosauridae): implications for latest Cretaceous megaherbivore diversity in North America. *PLoS One*, 6: e25186.
- Cappozzo, H.L., C. Campagna & J. Monserrat (1991). Sexual dimorphism in newborn southern sea lions. *Mar. Mammal Sci.*, 7(4): 385-394.
- 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.
- Cardini, A. & S. Elton. (2008). Does the skull carry a phylogenetic signal? Evolution and modularity in the guenons. *Biol. J. Linn. Soc.*, 93: 813-834
- Carlini, A.R. (2010). Uso de nutrientes y energía del elefante marino *Mirounga leonina* (Mammalia, Phocidae) en la Isla 25 de Mayo, Antártida. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata.

- Carrick, R. & S.E. Ingham (1962). Studies on the southern elephant seal, *Mirounga leonina* (L.). I. Introduction to the series. *C.S.I.R.O. Wildl. Res.* 7: 89–101.
- Carrick, R., S.E. Csordas & S.E. Ingham (1962). Studies on the southern elephant seal, *Mirounga leonina* (L.). IV. Breeding and development. *C.S.I.R.O. Wildl. Res.* 7: 161–197.
- Cassini G.H., S.F. Vizcaíno & M.S. Bargo (2012) Body mass estimation in Early Miocene native South American ungulates: a predictive equation based on 3D landmarks. *J. Zool.*, 287: 53–64.
- Cassini, G.H., D.A. Flores & S.F. Vizcaíno (2012). Postnatal ontogenetic scaling of Nesodontine (Notoungulata, Toxodontidae) cranial morphology. *Acta Zool.*, 93 (3): 249–259.
- Cheverud, J.M., P. Wilson & W.P.J Dittus (1992). Primate population studies at Polonnaruwa. III. Somatometric growth in a natural population of toque macaques (*Macaca sinica*). *J. Hum. Evol.* 23: 51–77.
- Chiasson, R.B. (1957). The dentition of the Alaskan fur seal. *J. Mammal.*, 38: 310–319.
- Chopra, S.R.K. (1957). Cranial suture closure in monkeys. *Proc. Zool. Soc. London*, 128: 67–112.
- Clinton, W.L. (1994). Sexual selection and growth in male northern elephant seals, pp 154–168. *En: Elephant seals: population ecology, behaviour, and physiology* (B.J. Le Boeuf & R.M. Laws RM eds.). University of California Press, London.
- Clutton-Brock, T.H. (1989). Mammalian mating systems. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 236: 339–372.
- Clutton-Brock, T.H. (1991). *The evolution of parental care*. Princeton University Press.
- Clutton-Brock, T.H., S.D. Albon & F.E. Guinness (1981). Parental investment in male and female offspring in polygynous mammals. *Nature*, 289: 487–489.
- Cock, A.G. (1966). Genetical aspects of metrical growth and form in animals. *Quarterly Review of Biology*, 41: 131–190.
- Coddington, J.A. (1988). Cladistic tests of adaptational hypotheses. *Cladistics* 4: 3–22.
- Cohen, M.M. (2002). Malformations of the craniofacial region: evolutionary, embryonic, genetic, and clinical perspectives. *Am. J. Med. Gen.*, 115 (4): 245–268.
- Collard, M. & B. Wood (2000). How reliable are human phylogenetic hypotheses? *Proc. Nat. Accad. Sc. U.S.A.*, 97: 5003–5006.
- Corner, B.D., J.T. Richtsmeier (1991). Morphometric analysis of craniofacial growth in *Cebus apella*. *Am J. Phys. Anthropol.*, 84: 323–342.
- Corti, M. (1993). Geometric morphometrics: an extension of the revolution. *Trends in ecology & evolution*, 8 (8): 302–303.
- Cray J., G.M. Cooper, M.P. Mooney & M.I. Siegel. (2011). Timing of ectocranial suture activity in *Gorilla gorilla* as related to cranial volume and dental eruption. *J. Anat.*, 218: 471–479.

- Cray, J.J., R.S. Meindl, C.C. Sherwood & C.O. Lovejoy (2008). Ectocranial suture closure in *Pan troglodytes* and *Gorilla gorilla*: pattern and phylogeny. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 136: 394–399.
- Crespo, E.A. (1984). Dimorfismo sexual en los dientes caninos y en los cráneos del lobo marino del sur, *Otaria flavescens* (Shaw) (Pinnipedia, Otariidae). *Rev. Mus. Argent. Cienc. Nat. Bernardino Rivadavia*, 25 (8): 245–254.
- 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.
- Dabin, W., G. Beauplet, E. Crespo, C. Guinet. (2004). Age structure, growth, and demographic parameters in breeding-age female Subantarctic fur seals, *Arctocephalus tropicalis*. *Can. J. Zool.*, 82 (7): 1043–1050.
- Daneri, G. A., C.M.G. Esponda, L.J. De Santis & L. Pla (2005). Skull morphometrics of adult male Antarctic fur seal, *Arctocephalus gazella*, and South American fur seal *A. australis*. *Iheringia. Série Zoologia*, 95(3): 261–267.
- Dasmahapatra, K.K., J.I. Hoffman & W. Amos (2009). Pinniped phylogenetic relationships inferred using AFLP markers. *Heredity*, 103: 168–177.
- Davis, C.S., I. Deslisle, I. Stirling, D.B. Siniff & C. Strobeck (2004). A phylogeny of the extant Phocidae inferred from complete mitochondrial DNA coding regions. *Mol. Phylogenet. Evol.*, 33 (2): 363–377.
- Day, S.J. & P.A. Lawrence (2000). Measuring dimensions: the regulation of size and shape. *Development*, 127 (14): 2977–2987.
- Dayan, T. & D. Simberloff (1994). Character displacement, sexual size dimorphism and morphological variation among British and Irish mustelids. *Ecology*, 75: 1063–1073.
- de Magalhaes, J., J. Costa. (2009). A database of vertebrate longevity records and their relation to other life history traits. *J. Evol. Biol.*, 22 (8): 1770–1774.
- Deméré T.A, A. Berta & P.J. Adam (2003). Pinnipedimorph Evolutionary Biogeography. *Bull. Am. Mus. Nat. Histor.*, 279: 32–76.
- Deméré, T.A. & A. Berta (2002) The Miocene pinniped *Desmatophoca oregonensis* Condon, 1906 (Mammalia: Carnivora) from the Astoria Formation, Oregon. *En: Cenozoic Mammals of Land and Sea: Tributes to the Career of Clayton E. Ray* (Emry, R.J. ed.). *Smithsonian Contributions to Paleobiology*, 93: 113–147.
- Depew, M.J., C. Compagnucci & J. Griffin (2008). Suture neontology and paleontology: the bases for where, when and how boundaries between bones have been established and have evolved, pp. 57–78. *En: Craniofacial sutures: Development, Disease and Treatment* (D. Rice D. eds.). Basel: KargerPress.
- Derocher, A.E. & I. Stirling (1998). Geographic variation in growth of polar bears (*Ursus maritimus*). *J. Zool.*, 245 (1): 65–72.
- Desprez, M., R. Harcourt, M.A. Hindell, S. Cubaynes, O. Gimenez, & C.R. McMahon (2014). Age-specific cost of first reproduction in female southern elephant seals. *Biol. letters*, 10 (5): 20140264.
- Dolan, K.J. (1971). Cranial suture closure in two species of South American monkeys. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 35: 109–118.
- Donoghue, M.J. (1989). Phylogenies and the analysis of evolutionary sequences, with examples from seed plants. *Evolution*, 43: 1137–1156.

- Doutt, K.J. (1942). A review of the genus *Phoca*. *Ann. Carnegie Mus.*, 29: 61-125.
- Drago, M., Cardona, L., Crespo, E.A., Grandi, M.F., & Aguilar, A. (2010). Reduction of skull size in South American sea lions reveals density-dependent growth during population recovery. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 420: 253-261.
- Drake, A.G. & C.P. Klingenberg (2008). The pace of morphological change: historical transformation of skull shape in St Bernard dogs. *Proc. R. Soc. B.*, 275: 71-76.
- Drehmer, C.J. & J. Ferigolo (1997). Osteologia craniana comparada entre *Arctocephalus australis* e *Arctocephalus tropicalis* (Pinnipedia, Otariidae). *Iheringia, Série Zoologia* 83: 137-149.
- Drehmer, C.J. & L.R. Oliveira (2000). Syncranial osteology of *Arctocephalus gazella* (Pinnipedia, Otariidae) from Rio Grande do Sul, Brazil. *Iheringia, Série Zoologia*, 88: 51-59.
- Drehmer, C.J. (1994). Estudio de sincraneo e odontología de *Arctocephalus Australis* (Zimmerman, 1783) (Pinnipedia, Otariidae). Porto Alegre. Tesis Doctoral, PUCRS.
- Eble, G.J. (2003). Developmental morphospaces and evolution, pp. 33-63. *En: Evolutionary dynamics: exploring the interplay of selection, accident, neutrality, and function.*
- Edgar, B. A. (2006). How flies get their size: genetics meets physiology. *Nature Reviews Genetics*, 7(12): 907-916.
- Efron, B. & C. Stein (1981). The Jackknife Estimate of Variance. *The Annals of Statistics*, 9 (3): 586-596.
- Emerson, S.B. & D.M. Bramble (1993). Scaling, allometry and skull design, pp. 384-416. *En: The skull* (J. Hanken and B.K. Hall, eds.). Vol.3. The University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- Ercoli M.D. & F.J. Prevosti (2012). Estimación de masa de las especies de Sparassodonta (Metatheria, Mammalia) de la edad Santacruceña (Mioceno Temprano) a partir de tamaños de centroide de elementos apendiculares: inferencias paleoecológicas. *Ameghiniana*, 48: 462-479.
- Evans, H.E. & A. de Lahunta (2013). *Miller's anatomy of the dog*. 4ta edición. Elsevier.
- Fairbairn, D., W. Blanckenhorn & T. Székely (2007). *Sex, size, and gender roles: evolutionary studies of sexual size dimorphism*. Oxford University Press, 266pp.
- Falk D., L. Königsberg, R.C. Helmkamp, J. Cheverud, M. Vannier & C. Hildebolt. (1989). Endocranial suture closure in rhesus macaques (*Macaca mulatta*). *Am. J. Phys. Anthropol.*, 80: 417-428.
- Farris, J.S. (1970). Methods of computing Wagner trees. *Syst. Zool.*, 19: 83-92.
- Fiero, B.C. & B.J. Verts (1986). Comparison of techniques for estimating age in raccoons. *J. Mamm.*, 67: 392-395.
- Fiorello, C.V. & R.Z. German (1997) Heterocrony within species: craniofacial growth in giant, standard and dwarf rabbits. *Evolution*, 51: 250-261.
- Fiscus, C.H. (1961). Growth in the Steller sea lion. *J.Mamm.*, 42: 218-223.
- Flores, D. & A. Casinos (2011) Cranial ontogeny and sexual dimorphism in two new world monkeys: *Alouatta caraya* (Atelidae) and *Cebus apella* (Cebidae). *J. Morphol.*, 272: 744-757.

- Flores, D.A. & L. Barone (2011). Cranio-facial sutures of the black-capped squirrel monkey *Saimiri boliviensis* (Primates: Cebidae): gross morphology and postnatal ontogeny. *Mammalia*, 76: 91-98.
- Flores, D.A., F. Abdala & N. Giannini (2010). Cranial ontogeny of *Caluromys philander* (Didelphidae: Caluromyinae): a qualitative and quantitative approach. *J. Mamm.*, 91 (3): 539-550.
- Flower, W.H. (1869). On the value of the characters of the base of the cranium in the classification of the Order Carnivora and the systematic position of *Bassaris* and other disputed forms. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, 4-37.
- Foote, M. (1997). The evolution of morphological diversity. *Annual Rev. Ecol. Syst.*, 129-152.
- Fulton, T.L. & C. Strobeck (2010). Multiple fossil calibrations, nuclear loci and mitochondrial genomes provide new insight into biogeography and divergence timing for true seals (Phocidae, Pinnipedia). *J. Biogeogr.*, 277 (1684): 1065-1070.
- Galatius, A. (2010). Paedomorphosis in two small species of toothed whales (Odontoceti): how and why? *Biol. J. Linn. Soc.*, 99: 278-295.
- Galatius, A., A. Berta, M. Schou Frandsen & R.N.P. Goodall. (2011). Interspecific variation of ontogeny and skull shape among porpoises (Phocoenidae). *J. Morph.*, 272: 136-148.
- García-Perea, R. (1996). Patterns of postnatal development in skull of lynxes, Genus *Lynx* (Mammalia: Carnivora). *J. Morph.*, 229: 241-254.
- Gay, S.W. & T.L. Best (1996). Age-related variation in skulls of the puma (*Puma concolor*). *J. Mamm.*, 77: 191-198.
- Gentry, R.L. (2009). Eared seals: Otariidae, pp. 340-342. *En: Encyclopedia of Marine Mammals* (W.F. Perrin, B. Wursig, and G.M. Thewissen eds.). Elsevier, London.
- Gerber, S., P. Neige & G.J. Eble (2007). Combining ontogenetic and evolutionary scales of morphological disparity: a study of early Jurassic ammonites. *Evolution & development*, 9 (5): 472-482.
- Giannini, N., J.R. Wible, & N.B. Simmons (2006). On the cranial osteology of Chiroptera. I. *Pteropus* (Megachiroptera: Pteropodidae). *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 295: 1-134.
- Giannini, N.P., V. Segura, M.I. Giannini & D.A. Flores (2010). A quantitative approach to the cranial ontogeny of the puma. *Mamm. Biol.* 75(6): 547-554.
- Godfrey, L.R. & M.R. Sutherland (1995). Flawed inference: why size-based tests of heterochrony processes do not work. *J. Theor. Biol.*, 172:43-61.
- Godfrey, L.R. & M.R. Sutherland (1995). What's growth got to do with it? Process and product in the evolution of ontogeny. *J. Hum. Evol.*, 29 (5): 405-431.
- Godfrey, L.R. & M.R. Sutherland (1996). Paradox of peramorphic paedomorphosis: heterochrony and human evolution. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 99: 17-42.
- Goloboff P., J.S. Farris & K. Nixon (2008). T.N.T. Tree Analysis Using New Technology. Version 1.1. Program and documentation. Disponible en: www.zmuc.dk/public/phylogeny.
- Gompertz, B. (1825). On the nature of the function expressive of the law of human mortality, and on a new mode of determining the value of life contingencies. *Phil. Trans. Roy. Soc. Lond.*, 513-583.

- Goswami, A. (2006). Morphological integration in the Carnivoran skull. *Evolution* 60: 169-183.
- Gould, S.J. (1966). Allometry and size in ontogeny and phylogeny. *Biol. Rev.* 41: 587-640.
- Gould, S.J. (1977). Ontogeny and phylogeny. Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- Grandi, M.F, S.L. Dans, N.A. García & E.A. Crespo (2010). Growth and age at sexual maturity of South American sea lions. *Mammal. Biol.* 75: 427-427.
- Grzimek, B. (1990). *Grzimek's Encyclopedia of Mammals*. New York: McGraw-Hill Publishing Company.
- Hamilton, J.E. (1934). The southern sea lion *Otaria byronia* (de Blainville). *Discovery Repts.*, 19: 121-164
- Hamilton, J.E. (1939). The leopard seal *Hydrurga leptonyx* (de Blainville). *Discovery Repts.*, 18: 239-264.
- Hattori K., A.M. Burdin, M. Suzuki & N. Ohtaishi (2003). Age-related change and allometry of skull and canine of sea otters, *Enhydra lutris*. *J. Vet. Med. Sc.*, 65: 439-447.
- Hemilä, S., S. Nummela, A. Berta & T. Reuter (2006). High-frequency hearing in phocid and otariid pinnipeds: An interpretation based on inertial and cochlear constraints. *J. Acoust. Soc. Am.*, 120 (6): 3463-3466.
- Herring, S.W. & S. Teng (2000). Strain in the braincase and its sutures during function. *American J. Phys. Anthrop.*, 112: 575-593.
- Herring, S.W. (1972). Sutures - a tool in functional cranial analysis. *Acta Anat.*, 83: 222-247.
- Herring, S.W. (1974). A biometric study of suture fusion and skull growth in peccaries. *Anat. Embryol.*, 146: 167-180.
- Herring, S.W. (1993). Formation of the vertebrate face: Epigenetic and functional influences. *American Zoologist* 33: 472-483.
- Hershkovitz, I., B. Latimer, O. Dutour, L.M. Jellema, S. Wish-Baratz, C. Rothschild & B.M. Rothschild (1997). Why do we fail in aging the skull from the sagittal suture? *Am. J. Phys. Anthropol.*, 103: 393-399.
- Higdon J.W., O.R.P. Bininda-Emonds, R.M.D. Beck & S.H. Ferguson (2007). Phylogeny and divergence of the pinnipeds (Carnivora: Mammalia) assessed using a mutigene dataset. *BMC Evol. Biol.*, 7: 216.
- Hindell, M.A. & W.F. Perrin (2009). Elephant seals (*Mirounga angustirostris* and *M. leonina*), pp. 364-368. *En: Encyclopedia of marine mammals*, 2nd ed. (W.F. Perrin, B. Wursig, and J.G.M. Thewissen eds.). Elsevier, London.
- Hindell, M.A., D.J. Slip & H.R. Burton, H.R. 1991. The diving behaviour of adult male and female southern elephant seals, *Mirounga leonina* (Pinnipedia: Phocidae). *Australian Journal of Zoology*, 39: 595-619.
- Hocking D.P., A.R. Evans & E.M.G. Fitzgerald (2013). Leopard seals (*Hydrurga leptonyx*) use suction and filter feeding when hunting small prey under water. *Polar Biol.*, 36: 211-222.
- Hoffman, J.I., I.L. Boyd, & W. Amos (2003). Male reproductive strategy and the importance of maternal status in the Antarctic fur seal *Arctocephalus gazella*. *Evolution*, 57 (8): 1917-1930.

- Hofmeyr, G., K. Kovacs. (2011). "*Arctocephalus tropicalis*" (On-line). IUCN Red List of Threatened Species, <http://www.iucnredlist.org/apps/redlist/details/2062/0>.
- Huxley, J. S. (1932). *Problems of relative growth*. London: John Hopkins Univ. Press, Methuen.
- Huxley, J.S. & G. Teissier (1936). Terminology of relative growth. *Nature*, 137: 780-781.
- InfoStat. (2004). InfoStat versión 2004.
- Isaac, J.L. (2005). Potential causes and life-history consequences of sexual size dimorphism in mammals. *Mammal. Rev.*, 35: 101-115.
- Jarman P. (1983). Mating system and sexual dimorphism in large terrestrial, mammalian herbivores. *Biol. Rev.* 58: 485-520.
- Jaslow, C.R. (1990). Mechanical properties of cranial sutures. *Journal of Biomechanics*, 23: 313-321.
- Jefferson, T.A., M.A. Webber & R.L. Pitman (2008). *Marine mammals of the world: a comprehensive guide to their identification*. Academic Press, San Diego, Calif.
- Jeffery, J.E., O.R.P. Bininda-Emonds, M.I. Coates & M.K. Richardson (2005). A new technique for identifying sequence heterochrony. *Syst. Biol.*, 54: 230-240.
- Jeffery, N. & F. Spoor (2002). Brain size and the human cranial base: A prenatal perspective. *American J. Phy. Anthropol.*, 118: 324-340.
- Jolicoeur, P. (1963). The multivariate generalization of the allometry equation. *Biometrics*, 19: 497-499.
- Jones, K.E. & A. Goswami (2010). Quantitative analysis of the influences of phylogeny and ecology on phocid and otariid pinniped (Mammalia; Carnivora) cranial morphology. *J. Zool. (Lond.)*, 280: 297-308.
- Jones, K.E., C.B. Ruff & A. Goswami (2013). Morphology and biomechanics of the pinniped jaw: mandibular evolution without mastication. *Anat. Rec.*, 296(7): 1049-1063.
- Jonsgard, A. (1969). Age determination of marine mammals, pp. 1-30. *En: The biology of marine mammals*. Andersen, H.T.
- Kastelein, R.A. & N.M. Gerrits (1990). The anatomy of the walrus head (*Odobenus rosmarus*). Part I: The skull. *Aquatic Mammals*, 16 (3): 101-119.
- Kendall, D.G. (1986). Size and shape spaces for landmark data in two dimensions: comment. *Stat. Sci.*, 1: 222-226.
- King, J.E. (1966). Relationships of the Hooded and Elephant seals (genera *Cystophora* and *Mirounga*). *J. Zool.*, 148: 385-398.
- King, J.E. (1969). Some aspects of the anatomy of the Ross seal *Ommatophoca rossii* (Pinnipedia: Phocidae). *Br. Antarct. Surv. Sci. Rep.*, 63: 1-54.
- King, J.E. (1972). Observations on phocid skulls, pp. 81-115. *En: Functional anatomy of marine Mammals* (R.J. Harrison Ed.). Academic Press, London.

- King, J.E. (1976). The monk seal genus *Monachus*. *Bull. Br. Nat. Hist. (Zool.)*, 3: 203–256.
- King, J.E. (1983). *Seals of the world*. Oxford University Press, Oxford.
- Kitching I.J., P.L. Forey, C.J. Humphries & D.M. Williams (1998). *Cladistics. The theory and practice of Parsimony analysis*. Oxford University Press, Nueva York.
- Klingenberg C.P. (1998). Heterochrony and allometry: The analysis of evolutionary change in ontogeny. *Biol. Rev.*, 73: 79-123.
- Klingenberg CP (1996) Multivariate allometry, pp. 23-48. *En: Advances in morphometrics* (Marcus L.F., Corti M., Loy A., Slice D., Naylor G. eds). Plenum Press, New York.
- Klingenberg, C.P. & J. Marugán-Lobón (2013). Evolutionary covariation in geometric morphometric data: analyzing integration, modularity, and allometry in a phylogenetic context. *Syst. Biol.*, 62: 591–610.
- Klingenberg, C.P. & N.A. Gidaszewski (2010). Testing and quantifying phylogenetic signals and homoplasy in morphometric data. *Syst. Biol.*, 59 (3): 245-261.
- Klingenberg, C.P. & W. Ekau (1996). A combined morphometric and phylogenetic analysis of an ecomorphological trend: pelagization in Antarctic fishes (Perciformes: Nototheniidae). *Biol. Jour. Linn. Soc.* (1996), 59: 143-177.
- Klingenberg, C.P. (1996). Multivariate allometry, pp. 23-49. *En: Advances in morphometrics* (L.F. Marcus, M. eds.). Springer US.
- Klingenberg, C. P. (2010). Evolution and development of shape: integrating quantitative approaches. *Nature Reviews Genetics*, 11: 623–635
- Klingenberg, C.P. (2011). MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. *Mol. Ecol. Resour.* 11: 353–357.
- Koepfli K-P, Jenks SM, Eizirik E, Zahirpour T, Van Valkenburgh B, Wayne RK. 2006. Molecular systematic of the Hyaenidae: relationships of a relictual lineage resolved by a molecular supermatrix. *Mol. Phyl. Evol.* 38: 603–620.
- Kölliker, M., P. Heeb, I. Werner, A.C. Mateman, C.M. Lessells, & H. Richner, H. (1999). Offspring sex ratio is related to male body size in the great tit (*Parus major*). *Behavioral Ecology*, 10 (1): 68-72.
- Kooyman, G.L. (1981). Leopard seal *Hydrurga leptonyx* Blainville, 1820. *Handbook of marine mammals*, 2: 261-274.
- Kováč, V. (2002). Synchrony and heterochrony in ontogeny. *J. Theor. Bio.* 217: 499-507.
- Krogman, W.M. (1930). Studies in growth changes in the skull and face of anthropoids: ectocranial and endocranial suture closure in anthropoids and Old World apes. *Am. J. Phys. Anthropol.* 46: 315–353.
- La Croix, S., M.L. Zelditch, J. Shivik, B. Lundrigan & K.E. Holekamp (2011). Ontogeny of feeding performance and biomechanics in coyotes. *J. Zool.*, 285 (4): 301-315.
- Lammers, A.R., H.A. Dziech & R.Z. German (2001). Ontogeny of sexual dimorphism in *Chinchilla lanigera* (Rodentia: Chinchillidae). *J. Mamm.*, 82: 179–189.

- Larson, P.M. (2005). Ontogeny, phylogeny, and morphology in anuran larvae: morphometric analysis of cranial development and evolution in *Rana* tadpoles (Anura: Ranidae). *J. Morphol.* 264: 34–52.
- Larter, N.C., J.A. Nagy & T.M. Bartareau (2012). Growth in Skull Length and Width of the Arctic Wolf: Comparison of Models and Ontogeny of Sexual Size Dimorphism. *Arctic*, 207-213.
- Laundré J.W., L. Hernandez, D. Streubel, K. Altendorf & C.L. Gonzalez (2000). Aging mountain lions using gum-line recession. *Wild. Soc. Bull.*, 28: 963-966.
- Laurin, M. & D. Germain (2011). Developmental characters in phylogenetic inference and their absolute timing information. *Syst. Biol.* 60: 630–644.
- Laurin, M. (2004). The evolution of body size, Cope's rule and the origin of Amniotes. *Syst. Biol.*, 53: 594-622.
- Lawing, A.M. & P.D. Polly (2010). Geometric morphometrics: recent applications to the study of evolution and development. *J. Zool.*, 280 (1): 1-7.
- Laws, R. M., A. Baird & M.M. Bryden (2003). Size and growth of the crabeater seal *Lobodon carcinophagus* (Mammalia: Carnivora). *J. Zool.*, 259 (1): 103-108.
- Laws, R.M. (1953). *A new method of age determination in mammals with special reference to the elephant seal (Mirounga leonina, Linn.)* (No. 2). HM Stationery Off.
- Laws, R.M. (1953). The elephant seal (*Mirounga leonina* Linn.) I. Growth and age. Falkland Islands Dependencies Survey, *Sc. Repts.*, 8: 1–62.
- Laws, R.M. (1958, March). Growth rates and ages of crabeater seals, *Lobodon carcinophagus* Jacquinot & Pucheran, pp. 275-288. *En: Proceedings of the Zoological Society of London* (Vol. 130, No. 2). Blackwell Publishing Ltd.
- Laws, R.M. (1962). *Age determination of pinnipeds with special reference to growth layers in the teeth.*
- Laws, R.M., A. Baird & M.M. Bryden (2002). Age estimation in crabeater seals (*Lobodon carcinophagus*). *J. Zool. (Lond.)* 258: 197–204.
- Le Boeuf, B.J. & R.S. Peterson (1969). Social status and mating activity in elephant seals. *Science*, 163: 91–93.
- Leach, W. J. (1961). *Functional Anatomy, Mammalian and Comparative*. Third Edition. McGraw-Hill, New York.
- Leigh, S.R. (1992). Patterns of variation in the ontogeny of primate body size dimorphism. *J. Hum. Evol.*, 23: 50.
- Lima, M., & E. Páez (1997). Demography and population dynamics of South American fur seals. *J. Mamm.*, 914-920.
- Lindfors P., B.S. Tullberg & M. Biuw (2002). Phylogenetic analyses of sexual selection and sexual size dimorphism in pinnipeds. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 52: 188–193.
- Losos J.B. & D.B. Miles. (1994). Adaptation, constraint, and the comparative method: phylogenetic issues and methods, pp. 60-98. *En: Ecological morphology: integral organismal biology* (Wainwright P.C.& Redly S.M., eds). Chicago: University of Chicago Press.
- MacDonald, D. (1985). *The Encyclopedia of Mammals*. New York: Facts on File Publications.

- Madsen O., Scally M., Douady C.J., Kao D.J., DeBry R.W., Adkins R., Amrine H.M., M.J. Stanhope, W. de Jong, W. Wilfried & M.S. Springer (2001). Parallel adaptive radiations in two major clades of placental mammals. *Nature*, 409: 610– 614.
- Magwene, P.M. (2001). Comparing ontogenetic trajectories using growth process data. *Syst. Biol.*, 50 (5): 640-656.
- Manly, B.F.J. (1997). *Randomization, bootstrap, and Monte Carlo methods in biology*. Chapman & Hall, Nueva York.
- Mann, J. (2009). Parental Behavior, pp. 830-831. *En: Encyclopedia of Marine Mammals* (W.F. Perrin, B. Wursig, & G.M. Thewissen eds.). Elsevier, San Diego, CA.
- Mao, J.J. (2002). Mechanobiology of craniofacial sutures. *J. Dent. Res.*, 81: 810-816.
- Marroig, G. (2007). When size makes a difference: allometry, life-history and morphological evolution of capuchins (*Cebus*) and squirrels (*Saimiri*) monkeys (Cebinae, Platyrrhini). *BMC Evol. Biol.*, 7: 20.
- Maunz, M. & R.Z. German. (1996). Craniofacial heterochrony and sexual dimorphism in the short-tailed opossum (*Monodelphis domestica*). *J. Mamm.*, 77: 992-1005.
- Maynard Smith J., Burian R., Kauffman S., Alberch P., Campbell J., Goodwin B. *et. al.* (1985). Developmental constraints and evolution. *Q. Rev. Biol.*, 60:265–287.
- McCann, T.S. (1980). Population structure and social organization of southern elephant seals, *Mirounga leonina* (L.). *Biol. J. Linn. Soc.*, 14: 133–150.
- McHenry (2013). Why the long face? The mechanics of mandibular symphysis proportions in crocodiles. *PloS one*, 8 (1), e53873.
- McKinney, M.L. & K.J. McNamara (1991). *Heterochrony. The Evolution of Ontogeny*. 437pp. New York, London: Plenum Press.
- McKenzie, J., B. Page, M. Hindell (2007). Age and reproductive maturity of New Zealand fur seals (*Arctocephalus forsteri*) in Southern Australia. *J. Mamm.*, 88 (3): 639-648.
- McLaren, I.A.N. (1993). Growth in pinnipeds. *Biol. Rev.*, 68 (1): 1-79.
- McMahon, C.R., J. Hoff, H.R. Burton & P.D. Davis (1997). Evidence of precocious development in female pups of the southern elephant seal, *Mirounga leonina*, at Macquarie Island, pp. 92–96. *En: Marine mammal research in the southern hemisphere* (M. Hindell and C. Kemper Eds.). Surrey Beatty and Sons, Chipping Norton, N.S.W.
- McNamara, K.J. & M.L. McKinney (2005). Heterochrony, disparity, and macroevolution. *Paleobiology*, 31 (sp5): 17-26.
- McNamara, K.J. (1995). *Evolutionary change and heterochrony*. Wiley, Chichester and New York.
- Meachen-Samuels, J. & B. Van Valkenburgh (2009). Craniodental indicators of prey size preference in the Felidae. *Biol. J. Linn. Soc.*, 96: 784–799.
- Mellor, L., L.N. Cooper, J. Torre & R.L. Brownell Jr. (2009). Paedomorphic ossification in porpoises with an emphasis on the vaquita (*Phocoena sinus*). *Aquat. Mamm.*, 35: 193–202.

- Meloro, C. & P. O'Higgins (2011). Ecological Adaptations of Mandibular Form in Fissiped Carnivora. *J. Mammal. Evol.*, 18: 185-200.
- Milinkovitch M.C., J. Thewissen (1997). Even-toed fingerprints on whale ancestry. *Nature*, 388: 622–624.
- Mitchell, E.D (1968). The Mio-Pliocene Pinniped *Imagotaria*. *Journal Fisheries Research Board of Canada*, 25: 1843-1968.
- Mitteroecker, P. & F.L. Bookstein (2009). Examining modularity via partial correlations: A rejoinder to a comment by Paul Magwene. *Syst. Biol.*, syp040.
- Miyazaki, S., H. Howikawa, N. Kohno, *et al.* (1994) Summary of the fossil record of pinniped of Japan and comparisons with that from the eastern North Pacific. *Island Arc.*, 3: 361-372.
- Molina-Schiller, D. & M.C. Pinedo (2004). Growth layer patterns in *Arctocephalus australis* canine teeth: evaluation of techniques for age determination. *Latin American Journal of Aquatic Mammals*, 3 (2): 107-118.
- Molina-Schiller, D., & Pinedo, M.C. (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. & C.V. Lavelle (1974). *Growth of the facial skeleton in the hominoidea*. Academic Press, London.
- Moore W.J. (1981). *The mammalian skull*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Morris, P. (1972). A review of mammalian age determination methods. *Mammal review*, 2 (3): 69-104.
- Mosimann, J.E. (1970). Size allometry: size and shape variables with characterizations of the lognormal and generalized gamma distributions. *J. Am. Stat. Assoc.* 65: 930–945.
- Moss, M.L. & L. Salentijn (1969). The primary role of functional matrices in facial growth. *Am. J. Orthod.*, 55: 566–567.
- Moss, M.L. (1957). Experimental alteration of sutural area morphology. *Anat. Rec.*, 127: 569-590.
- Münkemüller T., Lavergne S., Bzeznik B., Dray S., Jombart T., Schiffers K. & Thuiller W. (2012). How to measure and test phylogenetic signal. *Methods in Ecology and Evolution*, 3: 743-756.
- Nakanishi N., F. Ichinose, G. Higa & M. Izawa (2009). Age determination of the Iriomote cat by using cementum annuli. *J. Zool.*, 279: 338-348.
- Negrete, J. (2011). Estructura, dinámica, mediaciones y consecuencias de la interacción agonística entre machos de elefante marino del sur (*Mirounga leonina*) en la Isla 25 de Mayo, Antártida. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata.
- Nelder, J.A. & R. Mead (1965). A simplex method for function minimization. *The computer journal*, 7 (4): 308-313.
- Nelson, G. (1978). Ontogeny, phylogeny, paleontology, and the biogenetic law. *Syst. Zool.*, 27: 324–345.

- Nicolay, C.W. & M.J. Vaders (2006). Cranial suture complexity in white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*). *J. Morph.*, 267: 841-849.
- Nowak, R. & E. Walker (2003). *Arctocephalus gazella*, pp. 77-78. *En: Walker's Marine Mammals of the World*, Vol. 6, 6ta Ed., The Johns Hopkins University Press.
- Nowak, R.M. (1999). *Walker's Mammals of the World*, 6th Ed. JHU Press, II, 1919 pp.
- Nyakatura, K. & O.R.P. Bininda-Emonds. (2012). Updating the evolutionary history of Carnivora (Mammalia): a new species-level supertree complete with divergence time estimates. *BMC Biology*, 10:12.
- Ohdachi, S., T. Aoi, Mano & T. Tsubota (1992). Growth, Sexual Dimorphism, and Geographical Variation of Skull Dimensions of the Brown Bear *Ursus arctos* in Hokkaido. *J. Mamm. Soc. Japan*, 17 (1): 27-47.
- Oliveira, L.R., L.R. Malabarba & P. Majluf (1999). Variação geográfica em crânios do lobo-marinho sul-americano *Arctocephalus australis* (Zimmermann, 1783) das populações do Brasil e Peru.
- Opperman, L.A. (2000). Cranial sutures as intramembranous bone growth sites. *Develop. Dyn.*, 219: 472-485.
- Oritsland, T. (1970). Biology and Population Dynamics of Antarctic Seals, pp. 361-366. *En: M Holdgate, ed. Antarctic Ecology*, Vol. I. London: Academic Press.
- Orr, R.T., J. Schonewald & K.W. Kenyon (1970). The California sea lion: skull growth and a comparison with two populations. *Proceedings of the California Academy of Sciences*, 37: 381-394.
- Payne, M. R. (1978). Population size and age determination in the Antarctic fur seal *Arctocephalus gazella*. *Mamm. Rev.*, 8 (1-2): 67-73.
- Payne, M.R. (1979). Growth in the Antarctic fur seal *Arctocephalus gazella*. *J. Zool. (Lond.)*, 187: 1-20.
- Perizonius, W.R.K. (1984). Closing and non-closing sutures in 256 crania of known age and sex from Amsterdam (A.D. 1883-1909). *J. Hum. Evol.*, 13: 201-216.
- Perrin, W.F, B. Wursig & K.G.M Thewissen (2009). *Encyclopedia of Marine Mammals*, 1358 pp. Academic Press, London.
- Perrin, W.F. (1975). Distribution and differentiation of populations of dolphins of the genus *Stenella* in the eastern tropical Pacific. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 32: 1059-1067.
- Persson, M. A. U. R. I. T. S. (1983). The role of movements in the development of sutural and diarthrodial joints tested by long-term paralysis of chick embryos. *J. Anat.*, 137(3): 591.
- Peters, T.A. (1993). The history and development of transaction log analysis. *Library Hi Tech*, 11 (2): 41-66.
- Piérard, J., & A. Bisailon (1979). Osteology of the Ross Seal *Ommatophoca rossii* Gray, 1844. *American Geophysical Union*: 1-24.
- Pierce, S.E., Angielczyk, K.D. & Rayfield, E.J. 2008. Patterns of morphospace occupation and mechanical performance in extant crocodylian skulls: a combined geometric morphometric and finite element modeling approach. *J. Morphol.* 269: 840-864.
- Pigliucci M. (2008). Is evolvability evolvable? *Nature Reviews Genetics*, 9: 75-82

- Pimentel, R.A. (1979). *Morphometrics: The multivariate analysis of biological data*. Kendall/Hunt: Dubuque, Iowa.
- Piras, P., P. Colangelo, D.C. Adams, A. Buscalioni, J. Cubo & T. Kotsakis (2010). The *Gavialis-Tomistoma* debate: the contribution of skull ontogenetic allometry and growth trajectories to the study of crocodylian relationships. *Evol. Dev.* 12: 568-579.
- Plavcan, J.M. (2001). Sexual dimorphism in primate evolution. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 116 (S33): 25-53.
- Pontier, D., J.M. Gaillard, D. Allainé, J. Trouvilliez, I. Gordon & P. Duncan (1989). Postnatal growth rate and adult body weight in mammals: a new approach. *Oecologia*, 80 (3): 390-394.
- Prestrud, P. & K. Nilssen (1995). Growth, size, and sexual dimorphism in Arctic foxes. *J. Mamm.* 76: 522-530.
- Prevosti, F.J., G.F. Turazzini & M.A. Chemisquy (2010). Morfología craneana en tigres dientes de sable: alometría, función y filogenia. *Ameghiniana*, 47: 239-256.
- R Development Core Team (2009). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria.
- Rafferty, K.L. & S.W. Herring (1999). Craniofacial sutures: Morphology, growth, and in vivo masticatory strains. *J. Morph.*, 242: 167-179.
- Rager, L., L. Hautier, A. Forasiepi, A. Goswami & M.R. Sánchez-Villagra (2014). Timing of cranial suture closure in placental mammals: Phylogenetic patterns, intraspecific variation, and comparison with marsupials. *J. Morph.*, 275 (2): 125-140.
- Rand, R.W. 1956. The Cape fur seal *Arctocephalus pusillus* (Schreber). 1. Its general characteristics and moult. Investigational Report, *Division of Fisheries, Union of South Africa* 21, 1-56.
- Ratkowsky, D.A., R.K. Lowry, T.A. McMeekin, A.N. Stokes & R.E. Chandler (1983). Model for bacterial culture growth rate throughout the entire biokinetic temperature range. *J. bacteriology*, 154 (3): 1222-1226.
- Reeve, E.C.R. & J.S. Huxley (1945). Some problems in the study of allometric growth, pp. 121-156. *En: Essays on growth and form* (Clark, W. E., & Medawar, P. B. eds.). Oxford: Clarendon Press.
- Reiter, J., N.L. Stinson & B.J. Le Boeuf (1978). Northern elephant seal development: the transition from weaning to nutritional independence. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 3: 337-367.
- Repenning, C.A. & C.E. Ray (1977). The origin of the Hawaiian monk seal. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 89 (58): 667-688.
- Repenning, C.A. & R.H. Tedford (1977). Otaroid seals of the Neogene. *U.S Geological Survey Professional Paper* 992: 1-93.
- Revell, L.J., L. Harmon & D.C. Collar (2008). Phylogenetic signal, evolutionary process, and rate. *Syst. Biol.*, 57: 591-601.
- Reynolds, J.E, D.K. Odell & S.A. Rommel (1999). Marine mammals of the world, pp. 1-14. *En: Biology of Marine Mammals* (J.E. Reynolds & S.A. Rommel eds.). Melbourne University Press, Melbourne.

- Rice, D.W. (1998). *Marine Mammals of the World: Systematics and Distribution*. Society for Marine Mammalogy: Lawrence, KS.
- Richards, F.J. (1959). A flexible growth function for empirical use. *Journal of experimental Botany*, 10 (2): 290-301.
- Riedman, M. (1990). *The Pinnipeds: Seals, Sea Lions, and Walruses*. University of California Press. Berkeley, Los Angeles, Oxford.
- Rodriguez, D.H. & R.O. Bastida (1993). The southern sea lion, *Otaria byronia* or *Otaria flavescens*? *Mar. Mamm. Sci.*, 9 (4): 372-381.
- Rogers, T.L. (2002). Leopard seal: *Hydrurga leptonyx*. *Encyclopedia of marine mammals*, 692-693.
- Rohlf, F.J. (1990b). Rotational fit (Procrustes) Methods, pp. 227-236. *En: Proceedings of the Michigan Morphometrics Workshop*, Rohlf F.J. & Bookstein F.L. (eds.) University of Michigan Museum of Zoology, Michigan, USA.
- Rosas F.C.W., M. Haimovici & M.C. Pinedo (1993). Age and growth of the South American sea lion, *Otaria flavescens* (Shaw, 1800), in Southern Brazil. *J. Mammal.*, 74 (1): 141-147.
- Rybczynski, N., M.R Dawson & R.H Tedfort (2009). A semi-aquatic Arctic mammalian carnivore from the Miocene epoch and origin of Pinnipedia. *Nature*, 458: 1021-1024.
- Sánchez-Villagra, M.R. & K.K. Smith (1997). Diversity and evolution of the marsupial mandibular angular process. *J. Mamm. Evol.*, 4 (2): 119-144.
- Sanfelice, D. & C.J. Drehmer (2013). Interpretation of anatomical characters in phylogenetic analysis of Pinnipedia, with emphasis on Otariidae (Mammalia, Carnivora). *Revista Biotemas*, 26: 2.
- Sanfelice, D. & J. Ferigolo (2008). Estudo comparativo entre os sínclanos de *Otaria byronia* e *Arctocephalus australis* (Pinnipedia, Otariidae). *Iheringia, Sér. Zool.*, 98(1): 5-16.
- Sanfelice, D. & T.R.O. de Freitas (2008). A comparative description of dimorphism in skull ontogeny of *Arctocephalus australis*, *Callorhinus ursinus* and *Otaria byronia*. *J. Mammal.*, 89 (2): 336-346.
- Sanfelice, D. (2004). Ontogenia craniana comparada de *Arctocephalus australis*, *Callorhinus ursinus* e *Otaria byronia*. Tesis Doctoral. Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Brazil.
- Sanger, T.J., E. Sherrat, J.W. McGlothlin, E.D.III Brodie, B. Jonathan, J.B. Losos & A. Abzhanov (2013). Convergent evolution of sexual dimorphism in skull shape using distinct developmental strategies. *Evolution*, 67 (8): 2180-2193.
- Santymire, RA, S.M. Wisely, T.M. Livieri, J. Howard (2012). Using canine width to determine age in the black-footed ferret *Mustela nigripes*. *Small carnivore conservation*, 46: 17-21.
- Sanvito, S., F. Galimberti & E.H. Miller (2007). Vocal signalling of male southern elephant seals is honest but imprecise. *Animal Behaviour*, 73 (2): 287-299.
- Sato, J.J., M. Wolsan, H. Suzuki, T. Hosoda, Y. Yamaguchi, K. Hiyama, M. Kobayashi & S. Minami (2006). Evidence from nuclear DNA sequences sheds light on the phylogenetic relationships of pinnipedia: single origin with affinity to musteloidea. *Zool. Sci.*, 23: 125-146.
- Scheffer, V.B. & F. Wilke (1953). Relative growth in the northern fur seal. *Growth*, 17: 129-145.

- Scheffer, V.B. (1950). Growth layers on the teeth of Pinnipedia as an indication of age. *Science*, 112 (2907): 309-311.
- Schultz, A.H. (1940). Growth and development of the chimpanzee. *Contr. Embryol. Carneg. Inst.* 170: 1-63.
- Schulz, T.M. & W.D. Bowen (2005). The evolution of lactation strategies in pinnipeds: a phylogenetic analysis. *Ecol. Monogr.*, 75: 159-177.
- Schwartz, G.T., E.R. Miller & G.F. Gunnell (2005). Developmental processes and canine dimorphism in primate evolution. *J. Hum. Evol.*, 48 (1): 97-103.
- Schweiker, F.P. (1930). Ectocranial suture closure in the hyaena. *Am. J. Anat.*, 45: 443-460.
- Segura, V. & D. Flores (2009). *Puma concolor* (Felidae). *Mastozoología neotropical*, 16(1), 169-182.
- Segura, V. & F. Prevosti (2012). A quantitative approach to the cranial ontogeny of *Lycalopex culpaeus* (Carnivora: Canidae). *Zoomorph.*, 131: 79-92.
- Segura, V. (2013). Skull ontogeny of *Lycalopex culpaeus* (Carnivora: Canidae): Description of cranial traits and craniofacial sutures. *Mammalia*, 77: 205-214.
- Segura, V. (2014). Ontogenia craneana postnatal en cánidos y félidos neotropicales: funcionalidad y patrones evolutivos. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de La Plata, La Plata, Buenos Aires, Argentina.
- Segura, V., F. Prevosti & G. Cassini (2013). Cranial ontogeny in the Puma lineage, *Puma concolor*, *Herpailurus yagouaroundi*, and *Acinonyx jubatus* (Carnivora: Felidae): a three dimensional geometric morphometric approach. *Zool. J. Linn. Soc.* 169: 235-250.
- Setchell, J.M., P.C. Lee, E.J. Wickings, & A.F. Dixson (2001). Growth and ontogeny of sexual size dimorphism in the mandrill (*Mandrillus sphinx*). *Am. J. Phys. Anthrop.*, 115 (4): 349-360.
- Shaughnessy, P.D. & K.R. Kerry (1989). Crabeater seals *Lobodon carcinophagus* during the breeding season: observations on five groups near Enderby Land, Antarctica. *Mar. Mamm. Sc.*, 5 (1): 68-77.
- Shaw, H.G., P. Beier, M. Culver & M. Grigione (2007). *Puma field guide*. The Cougar Network.
- Shea, B.T. (1985). The ontogeny of sexual dimorphism in the African apes. *Am. J. Primatol.*, 8: 183-188.
- Shvets, V. & B. Zeide (1996). Investigating parameters of growth equations. *Canadian journal of forest research*, 26 (11): 1980-1990.
- Sicuro, F. L., L.F. Neves & L.F.B. Oliveira (2011). Sex-and age-related morphofunctional differences in skulls of *Tayassu pecari* and *Pecari tajacu* (Artiodactyla: Tayassuidae). *J. Mammal.*, 92(4), 828-839.
- Simpson, G.G., A. Roe & R.C. Lewontin (1960). *Quantitative zoology*. Revised ed. Harcourt, Brace, and Co., New York.
- Sivertsen, E. (1954). A survey of the eared seals (family Otariidae) with remarks on the Antarctic seals collected by M/K "Norvegia" in 1928-1929. *Det Norske Videnskaps-Akademi*, 36: 1-76.

- Slater G.J. & B. Van Valkenburgh (2009). Allometry and performance: The evolution of skull form and function in felids. *J. Evol. Biol.*, 22: 2278-2287.
- Slice, D.E. (2007). Geometric morphometrics. *Annu. Rev. Anthropol.*, 36: 261-281. Slice, D.E. (Ed.). (2005). *Modern morphometrics in physical anthropology* (Vol. 6). Springer.
- Smith, K.K. (1997). Comparative patterns of craniofacial development in eutherian and metatherian mammals. *Evolution*, 51: 1663-1678.
- Smith, K.K. (2002). Sequence heterochrony and the evolution of development. *J. Morphol.*, 252: 82-97.
- Smith, R.J. & S.R. Leigh (1998). Sexual dimorphism in primate neonatal body mass. *J. Hum. Evol.*, 34: 173-201.
- Stamps, J.A. & V.V. Krishnan (1997). Sexual bimaturation and sexual size dimorphism in animals with asymptotic growth after maturity. *Evol. Ecol.*, 11: 21-39.
- Stamps, J.A. (1990). When should avian parents differentially provision sons and daughters? *Am. Nat.*, 135: 671-685.
- Stearns, S.C. & J.C. Koella (1986). The evolution of phenotypic plasticity in the life-history traits: prediction of reaction norms for age and size at maturity. *Evolution*, 40: 893-913.
- Stewardson, C.L., Prvan, T., Meyer, M.A., & Ritchie, R.J. (2009). Age determination and growth in the male South African fur seal *Arctocephalus pusillus pusillus* (Pinnipedia: Otariidae) using external body measurements. *En: Proceedings of the Linnean Society of New South Wales* (Vol. 130, p. 219). Linnean Society of New South Wales.
- Stewardson, C.L., T. Prvan M.A. Meyer & R.J. Ritchie (2008). Age Determination and Growth in the Male South African Fur Seal *Arctocephalus pusillus pusillus* (Pinnipedia: Otariidae) Based upon Skull Material. *Proceedings of the Linnean Society of New South Wales*, 129: 207-252.
- Stewardson, C.L., T. Prvan, M. Meyer & S. Swanson (2001). Suture age as an indicator of physiological age in male Cape fur seal, *Arctocephalus pusillus pusillus* (Pinnipedia: Otariidae). *En: Stewardson, Tesis Doctoral, The Australian National University.*
- Stirling, I (1975). Factors affecting the evolution on social behaviour in the Pinnipedia. *Rapp. Cons. Int. Explor. Mer.*, 16: 206-212.
- Stirling, I. (1971). *Population dynamics of the Weddell seal (Leptonychotes weddelli) in McMurdo Sound, Antarctica, 1966-1968* (pp. 141-161). American Geophysical Union.
- Stirling, I. (1971). Variation in sex ratio of newborn Weddell seals during the pupping season. *J. Mamm.*, 842-844.
- Strahan, R. (1995). *Mammals of Australia*. Washington DC: Smithsonian Institution Press.
- Suzuki, S., M. Abe & M. Motokawa (2011). Allometric comparison of skulls from two closely related weasels, *Mustela itatsi* and *M. sibirica*. *Zool. Sci.*, 28(9): 676-88.
- Tanner J.B., M.L. Zelditch, B.L. Lundrigan & K.E. Holekamp (2010). Ontogenetic change in skull morphology and mechanical advantage in the spotted hyena (*Crocuta crocuta*). *J. Morph.*, 271: 353-365.

- Tarnawski, B. A., G.H. Cassini & D.A. Flores (2014a). Allometry of the postnatal cranial ontogeny and sexual dimorphism in *Otaria byronia* (Otariidae). *Acta Theriol.*, 59 (1): 81-97.
- Tarnawski, B. A., G.H. Cassini & D.A. Flores (2014b). Skull allometry and sexual dimorphism in the ontogeny of the southern elephant seal (*Mirounga leonina*). *Can. J. Zool.*, 92(1): 19-31.
- Tarnawski, B., G.H. Cassini, D.A. Flores & H.L. Cappelletti (2014c). Allometric Comparison of Skulls from Three Closely Related Fur seals (Otariidae: *Arctocephalus*). *Zool. J. Linn. Soc.* doi: 10.1111/zoj.12197.
- Teather, K.L. & P.J. Weatherhead (1994). Allometry, adaptation, and the growth and development of sexually dimorphic birds. *Oikos*, 71: 515-525.
- Tedford, R.H. (1976). Relationships of pinnipeds to other carnivores (Mammalia). *Systematic Zoology*, 25: 363-374.
- Terhune, J.M. & K. Ronald (1975). Underwater hearing sensitivity of two ringed seals (*Pusa hispida*). *Canadian journal of zoology*, 53 (3): 227-231.
- Thornley, J.H. & Johnson, I.R. (1990). *Plant and crop modelling*. Oxford, Clarendon.
- Todd, T.W. & D. Lyon (1924). Endocranial cranial suture closure: its progress and age relationship I. Adult males of white stock. *Am J Phys Anthropol.*, 7: 325-384.
- Trillmich, F. (1996). Parental investment in pinnipeds. *Advances in the Study of Behavior*, 25: 533-577.
- Trivers, R.L. (1972). Parental investment and sexual selection, PP. 136-179. *En: Campbell, B. (ed.), Sexual selection and the descent of man 1871-1971*. Aldine Pub. Co., Chicago, Estados Unidos.
- Tukey, J.W. (1956). Bias and confidence in not quite large samples. *Annals of Mathematics and Statistics*, 23:614.
- Van Horn R.C., T.L. McElhinny & K.E. Holekamp (2003). Age estimation and dispersal in the spotted hyena (*Crocuta crocuta*). *J. Mam.*, 84: 1019-1030.
- Vaz-Ferreira, R. (1975). Behaviour of the Southern sea lion, *Otaria flavescens*, in the uruguayan islands. *Rapports et Précés, Conseil International pour exploitation de la mer*, 169: 219-227.
- Velhagen, W.A. (1997). Analyzing developmental sequences using sequence units. *Syst. Biol.*, 46: 204-210.
- Von Bertalanffy, L. (1957). Quantitative laws in metabolism and growth. *Quarterly Rev.Biol.*, 217- 231.
- Wagemans, P. A. H. M., J.P. Van de Velde & A.M. Kuijpers-Jagtman (1988). Sutures and forces: A review. *American Journal of Orthodontics and Dentofacial Orthopedics*, 94: 129-141.
- Walker, E.P. *et al.* (1964). *Mammals of the world*. Vol.2. Baltimore, John Hopkins, 647-1500pp.
- Wang, Q., D.S. Strait & P.C. Dechow (2006). Fusion patterns of craniofacial sutures in rhesus monkey skulls of known age and sex from Cayo Santiago. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 131(4): 469-485.
- Warton, D.I. & N.C. Weber (2002). Common slope tests for bivariate errors-invariables models. *Biomet. J.*, 44: 161-174.

- Warton, D.I., I.J. Wright, D.S. Falster & M. Westoby (2006). Bivariate linefitting methods for allometry. *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.*, 81: 259–291.
- Watanabe, A. & D.E. Slice (2014). The utility of cranial ontogeny for phylogenetic inference: a case study in crocodylians using geometric morphometrics. *J. Evol. Biol.*, 27: 1078–1092.
- Webster, M.A.R.K. & H.D. Sheets (2010). A practical introduction to landmark-based geometric morphometrics. *Quantitative Methods in Paleobiology Paleontological Society Papers*, 16: 163–188.
- Weckerly, F.W. (1998). Sexual-size dimorphism: influence of mass and mating systems in the most dimorphic mammals. *J. Mamm.*: 33–52.
- Werker, A.R., & K.W. Jaggard (1997). Modelling asymmetrical growth curves that rise and then fall: applications to foliage dynamics of sugar beet (*Beta vulgaris* L.). *Annals of Botany*, 79(6): 657–665.
- West, G.B. & J.H. Brown (2005). The origin of allometric scaling laws in biology from genomes to ecosystems: towards a quantitative unifying theory of biological structure and organization. *J. Exp. Biol.*, 208: 1575–1592.
- Weston, E.M. (2003) Evolution of ontogeny in the hippopotamus skull: using allometry to dissect developmental change. *Biol. J. Linn. Soc.* 80: 625–638.
- Wiens, J.J., R.M. Bonett, & P.T. Chippindale. (2005). Ontogeny discombobulates phylogeny: paedomorphosis and higher-level salamander phylogeny. *Systematic Biology* 54: 91–110.
- Wiley E.O., D. Siegel-Causey, D.R. Brooks & V.A. Funk (1991). *The complete Cladistic. A Primer of Phylogenetic procedures*. The University of Kansas, Museum of Natural History.
- Wilson L.A.B. & M.R. Sánchez-Villagra (2009). Heterochrony and patterns of cranial suture closure in hystricognath rodents. *J. Anat.*, 214: 339–35.
- Wilson, L.A.B. & M.R. Sánchez-Villagra (2010). Diversity trends and their ontogenetic basis: an exploration of allometric disparity in rodents. *Proc. Biol. Sci.*, 277: 1227–1234.
- Wilson, L.A.B. (2010). The evolution of morphological diversity in rodents: patterns of cranial ontogeny. Tesis doctoral, University of Zurich.
- Wilson, L.A.B. (2011). Comparison of prenatal and postnatal ontogeny: cranial allometry in the African striped mouse (*Rhabdomys pumilio*). *J. Mammal.*, 92 (2): 407–420.
- Wilson, L.A. (2013). The contribution of developmental paleontology to extensions of evolutionary theory. *Acta Zool.*, 94 (3): 254–260.
- Winterbottom R, D.A. McLennan (1993). Cladogram versatility: evolution and biogeography of acanthuroid fishes. *Evolution*, 47: 1557–1571.
- Wlig, Ø. (1985). Morphometric variation in the Hooded seal (*Cystophora cristata*). *Journal of Zoology*, 206: 497–508.
- Wroe, S. (2010). Cranial mechanics of mammalian carnivores: recent advances using a finite element approach, pp. 466–485. *En: Carnivoran evolution: New views on phylogeny, form, and function*, (A. Goswami & A. Friscia, eds.). Cambridge University Press, Cambridge.

- Wynen L.P., S.D. Goldsworthy, S.J. Insley, M. Adams, J.W. Bickham, J. Francis, *et al.* (2001). Phylogenetic relationships within the eared seals (Otariidae: Carnivora): implications for the historical biogeography of the family. *Mol. Phylogenet. Evol.*, 21: 270-284.
- Wyss, A.R. (1988). On retrogression in the evolution of the Phocinae and phylogenetic affinities of the monk seals. *Am. Mus. Novit.*, 2924: 1-38.
- Yonezawa T., Kohno N. & Hasegawa M. (2009) The monophyletic origin of sea lions and fur seals (Carnivora; Otariidae) in the Southern Hemisphere. *Gene*, 441: 89-99.
- Young, R.W. (1959). The influence of cranial contents on postnatal growth of the skull in the rat. *Am. J. Anat.*, 105: 385-415.
- Zaballos, J.P, J. A. Díaz & A. García Moreno (2009). Modelos adaptativos en Zoología: Tamaño, forma y alometría. *Reduca (Biología), Serie Zoología*, 2 (2): 20-30.
- Zeide, B. (1993). Analysis of growth equations. *Forest Sci.*, 39 (3): 594-616.
- Zelditch M.L., B.L. Lundrigan & T. Garland (2004). Developmental regulation of skull morphology. I. Ontogenetic dynamics of variance. *Evol. Dev.*, 6: 194-206.
- Zelditch, ML, D.L. Swiderski, H.D. Sheets & W.L. Fink (2004). *Geometric morphometrics for biologists: a primer*. London: Elsevier Academic Press.
- Zeller, U.A. (1986). Ontogeny and cranial morphology of the tympanic region of the Tupaiidae, with special reference to *Ptilocercus*. *Folia Primatologica*, 47: 61-80.
- Zullinger, E.M., R.E. Ricklefs, K.H. Redford & G.M. Mace (1984). Fitting sigmoidal equations to mammalian growth curves. *J. Mamm.*, 607-636.