

UNIVERSIDAD CENTRAL DE VENEZUELA

FACULTAD DE CIENCIAS
ESCUELA DE BIOLOGÍA
DEPARTAMENTO DE ECOLOGÍA



**Evaluación del dimorfismo sexual en cráneos de báquiros de
Venezuela (*Tayassu pecari* y *Pecari tajacu*)**

Realizado por:

Br. Rubén D. Ramírez R.

C.I. 16.114.983

Tutor: Dr. Roberto Cipriani

Cotutor: Dr. Cesar Molina

Caracas, mayo 201



ACTA

Quienes suscribimos, miembros del jurado evaluador designado por el Consejo de la Escuela de Biología de la Facultad de Ciencias de la Universidad Central de Venezuela para examinar el Trabajo Especial de Grado del Br. Rubén Ramírez, C.I: 16.114.983, titulado “**Evaluación del dimorfismo sexual en cráneos de báquiros de Venezuela (*Tayassu pecari* y *Pecari tajacu*)**”, para optar al título de Licenciado (a) en Biología, considerando que dicho trabajo cumple con los requisitos exigidos en los reglamentos respectivos lo consideramos **APROBADO**.

Para dar fe de ello se levanta la presente acta en Caracas, a los 30 días del mes de mayo del año 2.011, dejando constar que la Prof. Cesar Molina actuó como coordinador del jurado examinador.

Prof. Mercedes Salazar

Prof. Hector Lopez

Prof. Cesar Molina
(Tutor)

DEDICATORIA:

A mis padres, mi fuerza e inspiración.

A la UCV, la casa que vence las Sombras!!!

A la memoria de mi Nonna, mi ángel guardián.

A cada una de las personas que hicieron posible este proyecto.

AGRADECIMIENTOS

A Dios, por guiarme y favorecerme en los momentos difíciles, su intervención fue primordial en mi camino hacia la culminación de este proyecto. Aunque muchos científicos no creen en un dios, ya Albert Einstein lo dijo alguna vez: “la ciencia sin religión está incompleta, la religión sin ciencia esta ciega”.

A mis padres Doris y Luis Horacio, fuente infinita de apoyo, cariño y sobre todo paciencia. Gracias por forjar quien soy y llevarme por el camino que hoy me trae hasta acá. Son sin duda, mi fuente de inspiración y los que me alentaron a continuar cuando mis fuerzas flaquearon.

A la Universidad Central de Venezuela, la casa que vence las sombras, mi hogar, donde pase la mayor parte de mis días y donde crecí, adquiriendo conocimientos y formación tanto académica como personal, permitiéndome vivir buenos y duros momentos en mi vida.

A mis tutores Roberto y César, por ser no sólo tutores académicos sino tutores de la vida, por ser en muchas oportunidades como padres para mí, que me apoyaron y comprendieron siempre, por enseñarme tanto de este mundo llamado biología por el que apenas empiezo a caminar.

A la Universidad Simón Bolívar, donde pase el último año y medio de mi vida y donde conocí personas espectaculares y que, de una u otra forma, dejaron una huella en mí, especialmente al Laboratorio de Evolución, que más que un Laboratorio fue un segundo hogar donde Mario, Miguel, Pedro, Marcos, Daniel y Claudia, más que compañeros de trabajo, han sido una familia con la cual he contado incondicionalmente.

A Astrid, sé que pensaste que te olvidé en la parte de arriba, pero cómo olvidarme de la persona que hace el laboratorio lo que es, mil gracias por estar pendiente de cada uno de nosotros. Sin ti el laboratorio no sería lo mismo.

A Ramón Hernández, sin tu ayuda jamás hubiese terminado mi caja para las fotos. Le dedicaste parte de tu tiempo y esfuerzo para que saliera perfecta y se cuán preocupado has estado por mi tesis, sabes que eres parte de nuestra familia.

A Daniel Llaneras, hermano, sin tu cámara y tu trípode jamás hubiese podido terminar este proyecto. Te lo agradezco muchísimo, mas sabiendo lo delicado que eres con tus cámaras. Gracias por la confianza que tienes en mí.

A la familia González, en especial a Noris, quienes en estos últimos años han sido ángeles que se cruzaron en nuestro camino, creo que no tendré suficiente vida para agradecerles todo lo que han hecho por mí y mi familia.

A Jackdin, sé que no esperabas estar acá, pero durante casi 3 años de mi carrera fuiste mi escudero y por el resto de la carrera fuiste una gran amiga con la cual conté en los mejores y peores momentos de mi vida.

A Giannina, mi incondicional, la que soportó mis rabias, mis necesidades, mis locuras. Eres una gran amiga, siempre he podido contar contigo. A Sandra, aunque en los últimos tiempos hemos estado bastante separados, nunca olvidaré tu capacidad para sacarme sonrisas en los peores momentos, y por supuesto a Esther, siempre estuviste pendiente de mí y nunca me cansaré de decirlo, parte de esta meta te la debo a ti.

A mis hermanos del alma Miguel, Felaco, Antonio y David, gracias por estar en los mejores y peores momentos, son mil y un historias que podremos contar a nuestros hijos y nietos.

Al grupo en general, por ser tan espectaculares. Cada uno de ustedes ha aportado algo a mi persona, desde Eduardo con sus locuras, hasta la flaca, Vanessita, Giselle, Maryant, Ricardo, Francisco y todos los demás que me han brindado su amistad durante estos 5 años.

A mis viejos amigos, que aún cuento con ellos y con los cuales he compartido muchísimos momentos memorables. Gracias Gabriel, Freddy, Efraín, Johan, Jay, David, y todos los que no nombro pero saben les agradezco de corazón. Por petición de todos gracias a la Blizzard.

A cada una de esas personas que de una u otra forma tuvieron que ver con esta meta, sobre todo a aquellas que como luceros alumbraron mi camino en las horas más negras, que son esa estrella en el cielo que me marcaron y marcarán el camino.

Por último quiero terminar con una frase que ronda mi cabeza desde hace un tiempo y es lo que siento al terminar de escribir esto “Nadie sabe lo difícil que es para el salmón nadar siempre en contra de la corriente, pero tampoco saben lo gratificante que es para él llegar al final”.

Gracias...

TABLA DE CONTENIDO

DEDICATORIA	iii
AGRADECIMIENTOS	iv
TABLA DE CONTENIDOS	vii
INDICE DE FIGURAS	ix
INDICE DE TABLAS	xiii
RESUMEN.....	xiv
INTRODUCCION.....	1
El Dimorfismo sexual	1
Hipótesis de la selección sexual	2
Hipótesis de la Gran Madre	2
Hipótesis basadas en procesos ecológicos	3
Hipótesis de sabotaje femenino	4
La Familia Tayassuidae	5
ANTECEDENTES	10
HIPOTESIS	14
OBJETIVOS DE LA TESIS	16
Objetivo General	16
Objetivos Específicos	16
MATERIALES Y METODOS	17
Muestras	17
Obtención de proyecciones 2D	17
Hitos morfológicos.....	19
Alineación y proyección de las configuraciones en el espacio euclideo	22
Análisis de sobreposición 2D	23
Warps y deformaciones	24
RESULTADOS	26
TAYASSU PECARI	26
Vista dorsal del cráneo	27
Vista lateral del cráneo	34

Vista ventral del cráneo	41
PECARI TAJACU	48
Vista dorsal del cráneo	49
Vista lateral del cráneo	56
Vista ventral del cráneo	63
DISCUSION	70
CONCLUSIONES	74
RECOMENDACIONES	75
BIBLIOGRAFIA	76
ANEXOS	80

INDICE DE FIGURAS

Figura 1: Báquiro del Chaco (<i>Catagonus wagneri</i>)	6
Figura 2: Individuo recién capturado de Báquiro Gigante (<i>Tayassu maximus</i>)	7
Figura 3: Báquiro de Cachete Blanco (<i>Tayassu pecari</i>)	7
Figura 4: Báquiro de Collar (<i>Pecari tajacu</i>)	8
Figura 5: Distribución geográfica de la especie <i>Tayassu pecari</i>	8
Figura 6: Distribución geográfica de la especie <i>Pecari tajacu</i>	9
Figura 7: Fotografía de la superficie dorsal y lateral del cráneo de <i>Tayassu sp.</i>	18
Figura 8: Fotografía de la superficie ventral del cráneo de <i>Tayassu sp.</i>	18
Figura 9: Hitos colocados sobre la proyección lateral del cráneo de <i>Tayassu sp.</i>	20
Figura 10: Hitos de la proyección dorsal del cráneo de <i>Tayassu sp.</i>	21
Figura 11: Hitos de la proyección ventral del cráneo de <i>Tayassu sp.</i>	22
Figura 12: Configuraciones alineadas de machos y hembras de la vista dorsal del cráneo de <i>Tayassu pecari</i>	27
Figura 13: Componentes lineales de la vista dorsal de <i>Tayassu pecari</i>	28
Figura 14: Warps parciales de la vista dorsal del cráneo de <i>Tayassu pecari</i>	29
Figura 15: Warps relativos 1 y 2 de la vista dorsal del cráneo de <i>Tayassu pecari</i> . Matriz de energía de plegamiento es elevada a una potencia = 0	30
Figura 16: Warps relativos 2 y 3 de la vista dorsal del cráneo de <i>Tayassu pecari</i> . Matriz de energía de plegamiento es elevada a una potencia = 0	30
Figura 17: Warps relativos 1 y 2 de la vista dorsal del cráneo de <i>Tayassu pecari</i> . Matriz de energía de plegamiento es elevada a una potencia = -1	31
Figura 18: Warps relativos 2 y 3 de la vista dorsal del cráneo de <i>Tayassu pecari</i> . Matriz de energía de plegamiento es elevada a una potencia = -1	31
Figura 19: Warps relativos 1 y 2 de la vista dorsal del cráneo de <i>Tayassu pecari</i> . Matriz de energía de plegamiento es elevada a una potencia = 1	32
Figura 20: Warps relativos 2 y 3 de la vista dorsal del cráneo de <i>Tayassu pecari</i> . Matriz de energía de plegamiento es elevada a una potencia = 1	32
Figura 21: Configuraciones alineadas de machos y hembras de la vista dorsal del cráneo de <i>Tayassu pecari</i>	34

Figura 22: Componentes lineales de la vista lateral de <i>Tayassu pecari</i>	35
Figura 23: Warps parciales de la vista lateral del cráneo de <i>Tayassu pecari</i>	36
Figura 24: Warps relativos 1 y 2 de la vista lateral del cráneo de <i>Tayassu pecari</i> . Matriz de energía de plegamiento es elevada a una potencia = 0.....	37
Figura 25: Warps relativos 2 y 3 de la vista lateral del cráneo de <i>Tayassu pecari</i> . Matriz de energía de plegamiento es elevada a una potencia = 0	37
Figura 26: Warps relativos 1 y 2 de la vista lateral del cráneo de <i>Tayassu pecari</i> . Matriz de energía de plegamiento es elevada a una potencia = -1.....	38
Figura 27: Warps relativos 2 y 3 de la vista lateral del cráneo de <i>Tayassu pecari</i> . Matriz de energía de plegamiento es elevada a una potencia = -1.....	38
Figura 28: -. Warps relativos 1 y 2 de la vista lateral del cráneo de <i>Tayassu pecari</i> . Matriz de energía de plegamiento es elevada a una potencia = 1	39
Figura 29: Warps relativos 2 y 3 de la vista lateral del cráneo de <i>Tayassu pecari</i> . Matriz de energía de plegamiento es elevada a una potencia = 1	39
Figura 30: Configuraciones alineadas de machos y hembras de la vista ventral del cráneo de <i>Tayassu pecari</i>	41
Figura 31: Componentes lineales de la vista ventral de <i>Tayassu pecari</i>	42
Figura 32: Warps parciales de la vista ventral del cráneo de <i>Tayassu pecari</i>	43
Figura 33: Warps relativos 1 y 2 de la vista ventral del cráneo de <i>Tayassu pecari</i> . Matriz de energía de plegamiento es elevada a una potencia = 0	44
Figura 34: Warps relativos 2 y 3 de la vista ventral del cráneo de <i>Tayassu pecari</i> . Matriz de energía de plegamiento es elevada a una potencia = 0	44
Figura 35: Warps relativos 1 y 2 de la vista ventral del cráneo de <i>Tayassu pecari</i> . Matriz de energía de plegamiento es elevada a una potencia = -1	45
Figura 36: Warps relativos 2 y 3 de la vista ventral del cráneo de <i>Tayassu pecari</i> . Matriz de energía de plegamiento es elevada a una potencia = -1	45
Figura 37: Warps relativos 1 y 2 de la vista ventral del cráneo de <i>Tayassu pecari</i> . Matriz de energía de plegamiento es elevada a una potencia = 1.....	46
Figura 38: Warps relativos 2 y 3 de la vista ventral del cráneo de <i>Tayassu pecari</i> . Matriz de energía de plegamiento es elevada a una potencia = 1	46

Figura 39: Configuraciones alineadas de machos y hembras de la vista dorsal del cráneo de <i>Pecari tajacu</i>	49
Figura 40: Componentes lineales de la vista dorsal de <i>Pecari tajacu</i>	50
Figura 41: Warps parciales de la vista dorsal del cráneo de <i>Pecari tajacu</i>	51
Figura 42: Warps relativos 1 y 2 de la vista dorsal del cráneo de <i>Pecari tajacu</i> . Matriz de energía de plegamiento es elevada a una potencia = 0	52
Figura 43: Warps relativos 2 y 3 de la vista dorsal del cráneo de <i>Pecari tajacu</i> . Matriz de energía de plegamiento es elevada a una potencia = 0	52
Figura 44: Warps relativos 1 y 2 de la vista dorsal del cráneo de <i>Pecari tajacu</i> . Matriz de energía de plegamiento es elevada a una potencia = -1	53
Figura 45: Warps relativos 2 y 3 de la vista dorsal del cráneo de <i>Pecari tajacu</i> . Matriz de energía de plegamiento es elevada a una potencia = -1	53
Figura 46: Warps relativos 1 y 2 de la vista dorsal del cráneo de <i>Pecari tajacu</i> . Matriz de energía de plegamiento es elevada a una potencia = 1	54
Figura 47: Warps relativos 2 y 3 de la vista dorsal del cráneo de <i>Pecari tajacu</i> . Matriz de energía de plegamiento es elevada a una potencia = 1	54
Figura 48: Configuraciones alineadas de machos y hembras de la vista lateral del cráneo de <i>Pecari tajacu</i>	56
Figura 49: Componentes lineales de la vista lateral de <i>Pecari tajacu</i>	57
Figura 50: Warps parciales de la vista lateral del cráneo de <i>Pecari tajacu</i>	58
Figura 51: Warps relativos 1 y 2 de la vista lateral del cráneo de <i>Pecari tajacu</i> . Matriz de energía de plegamiento es elevada a una potencia = 0	59
Figura 52: Warps relativos 2 y 3 de la vista lateral del cráneo de <i>Pecari tajacu</i> . Matriz de energía de plegamiento es elevada a una potencia = 0	59
Figura 53: Warps relativos 1 y 2 de la vista lateral del cráneo de <i>Pecari tajacu</i> . Matriz de energía de plegamiento es elevada a una potencia = -1	60
Figura 54: Warps relativos 2 y 3 de la vista lateral del cráneo de <i>Pecari tajacu</i> . Matriz de energía de plegamiento es elevada a una potencia = -1	60
Figura 55: Warps relativos 1 y 2 de la vista lateral del cráneo de <i>Pecari tajacu</i> . Matriz de energía de plegamiento es elevada a una potencia = 1	61

Figura 56: Warps relativos 2 y 3 de la vista lateral del cráneo de <i>Pecari tajacu</i> .	
Matriz de energía de plegamiento es elevada a una potencia = 1	61
Figura 57: Configuraciones alineadas de machos y hembras de la vista ventral del cráneo de <i>Pecari tajacu</i>	63
Figura 58: Componentes lineales de la vista ventral de <i>Pecari tajacu</i>	64
Figura 59: Warps parciales de la vista ventral del cráneo de <i>Pecari tajacu</i>	65
Figura 60: Warps relativos 1 y 2 de la vista ventral del cráneo de <i>Pecari tajacu</i> .	
Matriz de energía de plegamiento es elevada a una potencia = 0	66
Figura 61: Warps relativos 2 y 3 de la vista ventral del cráneo de <i>Pecari tajacu</i> .	
Matriz de energía de plegamiento es elevada a una potencia = 0	66
Figura 62: Warps relativos 1 y 2 de la vista ventral del cráneo de <i>Pecari tajacu</i> .	
Matriz de energía de plegamiento es elevada a una potencia = -1	67
Figura 63: Warps relativos 2 y 3 de la vista ventral del cráneo de <i>Pecari tajacu</i> .	
Matriz de energía de plegamiento es elevada a una potencia = -1	67
Figura 64: Warps relativos 1 y 2 de la vista ventral del cráneo de <i>Pecari tajacu</i> .	
Matriz de energía de plegamiento es elevada a una potencia = 1	68
Figura 65: Warps relativos 2 y 3 de la vista lateral del cráneo de <i>Pecari tajacu</i> .	
Matriz de energía de plegamiento es elevada a una potencia = 1	68

INDICE DE TABLAS

Tabla 1: Hitos morfológicos en la proyección lateral de <i>Tayassu</i>	19
Tabla 2: Hitos morfológicos en la proyección dorsal de <i>Tayassu</i>	20
Tabla 3: Hitos morfológicos en la proyección ventral de <i>Tayassu</i>	21
Tabla 4: Comparación entre distancias de Procrustes y distancias Euclídeas entre todas las configuraciones de <i>T. pecari</i>	26
Tabla 5: Comparación entre distancias de Procrustes y distancias Euclídeas entre todas las configuraciones de <i>P. tajacu</i>	48

RESUMEN

El dimorfismo sexual, diferencias en tamaño y forma entre individuos de diferentes sexos, es común en prácticamente todo el reino animal. Actualmente, entendemos que el dimorfismo sexual es el resultado de la selección sexual, la divergencia y la competencia por nichos entre sexos (Slatkin, 1984; Shine, 1989; Moore, 1990; Isaac, 2005). Poco se conoce sobre la sistemática, la ecología, y la biología reproductiva en la naturaleza de las especies de la familia Tayassuidae, báquiros o pecaríes, como se les conoce popularmente. Diferentes autores han argumentado sobre la existencia de dimorfismo sexual en las especies de esta familia y los resultados de los pocos trabajos disponibles parecen ser contradictorios a este respecto. En este estudio, se analizó la forma de los cráneos (vistas dorsal, lateral y ventral) en muestras de las especies *Tayassu pecari* y *Pecari tajacu* utilizando técnicas de morfometría geométrica en 2D. Se analizaron un total de 41 craneos de *T. pecari* (21 machos y 21 hembras) y 46 cráneos de *P. tajacu* (23 hembras y 23 machos). Nuestros resultados demuestran que, si bien existe una variabilidad en la forma de los arcos zigomáticos, crestas sagitales, cóndilos occipitales, posición de los colmillos y del diastema post-canino, no se encontraron diferencias significativas de tamaño (talla del centroide) y de forma en ninguna de las vistas entre grupos pertenecientes a diferentes sexos, dentro de cada especie. Se especula que la ausencia de dimorfismo sexual en estas dos especies podría ser el resultado de un sistema de apareamiento promiscuo. Resultados publicados previamente sugieren que las especies de Tayassuidae han ido perdiendo el dimorfismo sexual gradualmente a lo largo de su evolución. Esta afirmación constituye la hipótesis alternativa de este estudio y por lo tanto, deberá ser sometida a prueba en futuros estudios. Para ellos, se recomienda considerar un tamaño muestral mayor al utilizado por

nosotros, incluir la variabilidad ontogenética, e identificar y analizar por separados grupos de diferentes regiones geográficas.

INTRODUCCIÓN

El dimorfismo sexual

El dimorfismo sexual, principalmente diferencias en tamaño, color y forma entre individuos de diferentes sexos, es común en prácticamente todo el reino animal. Se han señalado diferencias de tamaño en animales como *Panthera leo* (león asiático) y *Argiope aurantia* (la araña escritora), diferencias en color en *Bufo periclenes* (sapo dorado) y en *Pavo cristatus* (pavo real) y de forma en *Strategus aloeus* (escarabajo buey) y en *Xiphophorus helleri* (pez cola de espada).

Charles Darwin (1871), en su libro “La descendencia del hombre y la selección en relación al sexo” propone con su hipótesis de selección natural que el dimorfismo sexual evoluciona cuando un carácter otorga una ventaja en la competición por pareja en uno de los sexos. También señala que en especies estrechamente relacionadas, los caracteres sexuales secundarios de los machos son más disímiles entre sí que los de las hembras y juveniles. Los caracteres sexuales secundarios son rasgos que no están asociados directamente a la reproducción, pero tienen un papel importante en la elección de parejas y por lo tanto, en la adecuación de cada individuo. Además, Darwin se percató que estos caracteres son poco llamativos en las hembras pero muy conspicuos en los machos, diferencias que denominó transferencia de caracteres entre sexos, dado que él suponía que los caracteres secundarios se fijaban en los machos pero se perdían concomitantemente en las hembras por vía de la selección sexual (Darwin,1871).

Actualmente, entendemos que el dimorfismo sexual es el resultado de la selección sexual, la divergencia y competencia por nichos entre sexos (Slatkin, 1984; Shine, 1989; Moore, 1990; Isaac, 2005). Más concretamente, por lo menos cuatro hipótesis generales, las cuales son las de mayor aceptación, se han propuesto para explicar la aparición y mantenimiento del dimorfismo sexual: 1) selección sexual, 2) “la gran madre”, 3) procesos ecológicos (i.e., nicho dimórfico, nicho bimodal y desplazamiento competitivo) y 4) sabotaje femenino.

Hipótesis de la selección sexual. La selección sexual es el conjunto de procesos selectivos que actúan diferencialmente sobre cada sexo y permiten que se fijen estrategias reproductivas particulares en cada uno (Hedrick y Temeles, 1989). En la mayoría de los mamíferos, los sistemas de apareamiento son poligámicos, donde un macho se aparea con varias hembras o una hembra se aparea con muy pocos machos (Maier, 2001). En estos sistemas, una alta tasa de crecimiento y un mayor tamaño caracterizan a los machos, mientras que un crecimiento más lento y una alta inversión de energía en la reproducción, a las hembras (Reeve y Fairbairn, 1999). Bajo condiciones de selección sexual, el dimorfismo sexual se asocia entonces al grado de la poligamia, dado la competencia entre machos (i.e., competencia intrasexual) determina el éxito reproductivo (Shine, 1989; Isaac, 2005). En los casos en que las hembras poseen tallas mayores que las de los machos, se asume que la agilidad en estos últimos es selectivamente ventajosa en la competencia intrasexual (Hedrick y Temeles, 1989; Blanckehorn, y col., 1995).

Hipótesis de la “Gran madre”. Esta hipótesis propone una explicación a la existencia de hembras con mayor tamaño tanto para invertebrados (Abouheif y Fairbairn, 1997) como en algunos mamíferos como los lagomorfos del género *Sylvilagus* (Davis y Roth, 2008). Se asume que la

población está sujeta a un proceso selectivo en el que las hembras con camadas más grandes poseen una mayor adecuación reproductiva y suelen producir una mayor cantidad de crías que hembras más pequeñas. Durante este proceso no interviene la selección sexual (Ralls, 1976).

Hipótesis basadas en procesos ecológicos. Para poder mantenerse en el tiempo, el dimorfismo sexual debe ser una estrategia evolutivamente estable (Slatkin, 1984). Si los promedios de los caracteres morfológicos involucrado en la definición de la forma final de los individuos de cada sexo no son alterados por la selección natural y estos caracteres están codificados por los mismos genes (i.e., en los mismos loci), se han propuesto tres hipótesis para explicar el dimorfismo sexual: a) selección diferencial entre machos y hembras (hipótesis del nicho dimórfico), b) selección hacia dos o más estados óptimos para ambos sexos (hipótesis del nicho bimodal), y c) competencia entre machos y hembras por un recurso compartido limitado (hipótesis del desplazamiento competitivo) (Slatkin, 1984).

La hipótesis del nicho dimórfico, selección diferencial entre machos y hembras, plantea que para una reproducción exitosa se requieren necesidades energéticas distintas entre machos y hembras (e.g., grupos donde existen claros roles sociales y diferentes para cada sexo) y se asume que la adecuación se distribuye de forma Gaussiana en cada sexo, donde el óptimo es diferente en cada uno (Slatkin, 1964) y donde los caracteres no están correlacionados entre sí (Lande, 1980). Por ejemplo, las tasas de alimentación o tipos de alimento consumido a lo largo de su ontogenia (Shine, 1989; Badyaev, 2002) pueden ser diferentes en machos y hembras, debido a requerimientos nutricionales relacionados a la reproducción, o porque individuos de diferentes sexos no comparten el mismo hábitat (Shine, 1989).

La hipótesis del nicho bimodal (Schoener, 1969) utiliza un modelo de costo-beneficio para determinar el tamaño o forma óptima de los individuos de cada sexo vistos por un depredador hipotético. La depredación funciona como un proceso de selección intersexual, y puede explicar tanto la evolución del dimorfismo sexual como la ausencia de diferencias entre la forma y el tamaño de individuos de sexos diferentes. Los críticos a esta hipótesis argumentan que los caracteres morfológicos pueden ser muy plásticos, es decir con una gran variabilidad morfológica (Slatkin, 1989).

La hipótesis del desplazamiento competitivo propone que el dimorfismo sexual evoluciona como resultado de la competencia intersexual por un recurso limitado. Este planteamiento es similar al de la teoría del desplazamiento ecológico de Brown y Wilson (1956). La hipótesis asume que los procesos ecológicos que promueven la competencia entre individuos de diferentes sexos son los mismos que promueven la competencia entre dos especies. La gran diferencia entre ambas es que en la primera se asume que las proporciones de machos y hembras no son independientes y que la proporción sexual de la próxima generación depende de la adecuación media de las hembras. Los críticos de esta hipótesis argumentan que la competencia entre individuos de una misma especie puede llegar a reducir el desplazamiento hasta el punto de que éste no ocurra por completo (Slatkin, 1989).

Hipótesis del sabotaje femenino. Esta hipótesis propone que las hembras de los mamíferos poligámicos, cuyos machos realizan combates como mecanismo de despliegue, reducen la competencia intersexual apareándose con aquellos más fuertes (e.g., vencedores de más batallas, más combativos) y ornamentados. Los combates incrementan la mortalidad de los machos, por lo que esta selección rinde beneficios a largo plazo para las hembras y los juveniles. Como las

hembras son un recurso limitante, el aumento de su número incrementa la adecuación media de la población (Abraham, 1998).

La familia Tayassuidae

La familia Tayassuidae (Palmer 1897), perteneciente al Orden Artiodactyla, está representada por cuatro especies de distribución americana: *Catagonus wagneri* (Rusconi, 1930) (Figura 1), *Tayassu maximus* (Van Roosmalen y col., 2007) (Figura 2), *T. pecari* (Link, 1795) (Figura 3) y *P. tajacu* (Linnaeus, 1758) (Figura 4).

En Venezuela, solo están presentes las especies *T. pecari* y *P. tajacu*. El límite meridional de la distribución de estas dos especies es el sur de Brasil y norte de Argentina. *T. pecari* se distribuye hasta el norte de México (Figura 5), mientras que *P. tajacu* hasta el sur de los Estados Unidos (Figura 6).

T. pecari (báquiro cachete blanco) se caracteriza por el color blanquecino de los pelos del cachete del animal. Varios autores entre los que se encuentran Mayer y Wetzel (1987) y Nowak (1991), aseguran que hay pocas diferencias morfológicas entre machos y hembras de esta especie. Las mediciones reportadas son muy parecidas, con una longitud corporal entre 90 y 140 centímetros, con una altura entre 60 y 90 centímetros y un peso corporal entre 25 y 40 kilogramos (Schmidt, 1990). Se distribuye al sur del Orinoco, en el estado Zulia, en los Llanos Orientales y en parte de la Cordillera de la Costa (Linares, 1998). Además, se tienen registros en los museos nacionales de los llanos centrales del país en estados como Guárico. Esta especie normalmente prefiere los bosques densos tropicales húmedos, con crecimiento primario, y evita regiones más áridas, como sabanas y bosques tropicales secos (Schmidt, 1990) con altitudes entre 25 - 1800 metros .

P. tajacu (báquiro de collar) se caracteriza por una banda de color blanca alrededor de su cuello. Las mediciones reportadas para esta especie nos indica que es la de menor tamaño de las dos especies presentes en nuestro país, teniendo una longitud entre 80 y 105 centímetros, una altura entre 30 y 50 centímetros y un peso corporal entre 14 y 31 kilogramos (Schmidt, 1990). Se distribuyen por todo el territorio nacional a altitudes entre 10 y 850 metros. Habitando en todo tipo de ambientes, desde bosques hasta zonas áridas, como sabanas, llanos y semi-desiertos (Schmidt, 1990; de Marzo, 1993).

Ambas especies son nómadas y viven en manadas de 40 a 300 individuos, de todas las edades y de ambos sexos que pueden dividirse en sub-manadas que tienen una alta frecuencia de intercambio de individuos. Las dos especies son omnívoras, consumen hojas, raíces, hongos, gusanos, insectos, ranas, lagartos, tortugas, huevos de aves y carroña (Schmidt, 1990), pero prefieren semillas y frutas (i.e., 61% de su dieta) (Kiltie, 1981).



Figura 1. Báquiro del Chaco (*Catagonus wagneri*). Foto tomada de en.cademic.ru el 4 de abril de 2010.



Figura 2. Individuo recién capturado de Báquiro Gigante (*T. maximus*). Foto tomada de foxnews.com el 4 de abril de 2010.

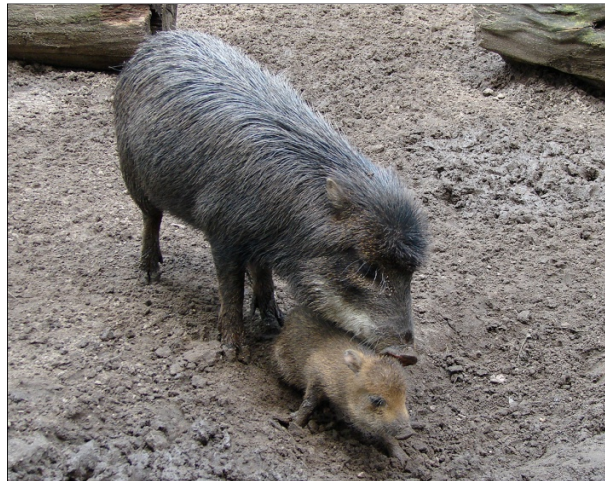


Figura 3. Báquiro de Cachete Blanco (*T. pecari*) con su cría. Foto tomada de en.academic.ru el 4 de abril de 2010.



Figura 4. Báquiro de Collar (*P. tajacu*). Foto tomada de ilovemycamera.com el 4 de abril de 2010.



Figura 5.- Distribución geográfica de la especie *T. pecari*, desde el sur de México hasta el sur de Brasil y el norte de Argentina.

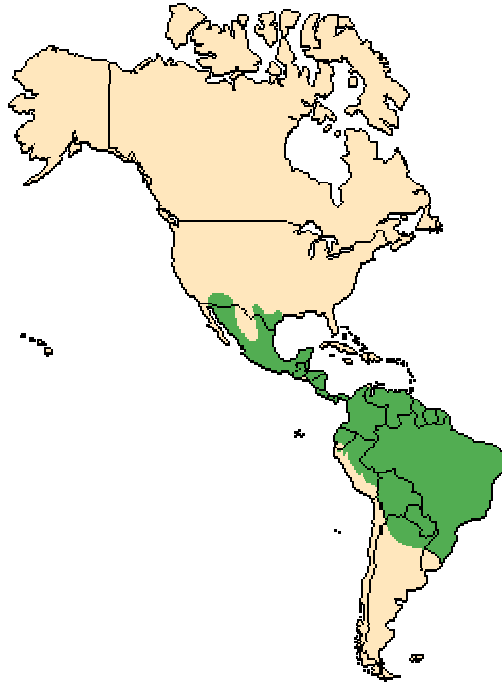


Figura 6.- Distribución geográfica de la especie *P. tajacu* desde el sur de Estados Unidos Hasta el sur de Brasil y norte de Argentina.

Packard y col. (1991) reportan luchas entre machos cautivos de *P. tajacu* pertenecientes a una misma manada, y entre machos cautivos de la misma especie pertenecientes a manadas diferentes.

Por otro lado, observaciones realizadas en individuos de vida libre de especies de *T. pecari* y *P. tajacu*, demuestran que las interacciones entre machos son pacíficas y de cooperación (Byer y Bekoff, 1981). Estos autores soportan sus conclusiones con el hecho de que los individuos en las manadas suelen estar emparentados.

En este proyecto, utilizo técnicas de sobreposición de morfometría geométrica en dos dimensiones (2D) para estudiar el posible dimorfismo entre los cráneos de individuos de diferentes sexos en las especies *T. pecari* y *P. tajacu* de Venezuela.

ANTECEDENTES

No se tienen reportes de trabajos realizados en báquiros sobre la presencia de dimorfismo sexual en Venezuela. En efecto, el estudio de Bisbal y Jiménez (1995) es el único que evalúa la sistemática de estas dos especies y utiliza un análisis multivariado de distancias lineales tomadas de sus cráneos para compararlos. Los resultados indican la existencia de dos posibles subespecies de *P.tajacu*, aisladas por el río Orinoco. Barreto y Hernández (1988) estudiaron los aspectos bioecológicos de estas dos especies en el estado Cojedes, y no encontraron diferencias significativas en el uso del hábitat, alimentación y comportamiento entre ellas.

Miller (1970), encontró diferencias significativas en las longitudes de varios caracteres craneales (longitud, ancho y ángulo del cráneo) tomadas de diferentes sexos en *T. tajacu* y Wright (1993), utilizando métodos de morfometría multivariada en especies recientes y fósiles, demostró que la forma del arco cigomático y el diámetro del canino de todas las especies de Tayassuidae son ligeramente dimórficos entre sexos. En principio, todos estos caracteres, y los caracteres sexuales externos, como el escroto, conforman los rasgos sexuales reconocibles como dimórficos en los pecaríes. Sin embargo, no todos los autores coinciden, apartando los caracteres sexuales, proponen que los pecaríes no son sexualmente dimórficos (e.g., Mayer y Brandt, 1982; Sowls, 1997). No se encontraron en esta revisión trabajos realizados sobre el dimorfismo sexual en báquiros que utilicen técnicas de morfometría geométrica con hitos morfológicos que identifican estructuras homólogas o hipotéticamente comparables.

La literatura sobre la aplicación de métodos de morfometría geométrica a la solución de problemas de dimorfismo sexual no es muy abundante, y la mayoría aborda problemas con reptiles y humanos. Rosas y Bastir (2002), analizaron la alometría y dimorfismo sexual en el

complejo craneofacial humano, utilizando las técnicas Thine Plate Spline (TPS) y de contornos. En esta última los hitos morfológicos definen el contorno del cráneo, en 52 cráneos de ejemplares machos y hembras de edades conocidas (se utilizó total de 29 hitos en cada cráneo) y describen detalladamente el dimorfismo sexual en sus muestras. Cardini y Tongiorgi (2003) estudiaron el crecimiento, alometría y dimorfismo sexual en mandíbulas de la marmota *Marmota flaviventris* utilizando tanto técnicas de morfometría clásica como de morfometría geométrica. Utilizaron 75 individuos y un total de 10 hitos en cada cráneo. Sus resultados demostraron que los cambios en la forma de las mandíbulas ocurren antes de la madurez sexual, las cuales se tornan más robustas y apenas se diferencian entre sexos. Aún así, estos autores propusieron que las diferencias encontradas en tamaño están relacionadas a procesos de selección sexual.

Vidal y col. (2005) estudiaron la variación intraespecífica y dimorfismo sexual en el lagarto *Liolaemus tenuis* (Tropiduridae), utilizando técnicas de morfometría clásica y de morfometría geométrica. Utilizaron 204 cráneos (104 machos y 100 hembras) colocando 11 hitos en cada uno. Sus resultados demuestran que la especie es dimórfica, siendo la órbita de los machos más extendida que la de las hembras.

Franklin y col. (2006) analizaron el dimorfismo sexual en cráneos de indígenas Suraffricanos, utilizando técnicas de morfometría geométrica con 332 cráneos, 182 de hombres y 150 de mujeres colocando 96 hitos de 3 dimensiones en cada uno. Sus resultados demostraron que, al igual que los estudios previos sobre dimorfismo sexual en humanos, existe una variación entre los cráneos de hombres y mujeres que se caracteriza por una orbita ocular mayor para los machos y un ensanchamiento del cráneo de los mismos.

Kaliontzopoulou y col. (2008), estudiaron el dimorfismo sexual en lagartos del género *Podarcis*, utilizando técnicas tanto de morfometría clásica como de morfometría geométrica. Utilizaron 505 cráneos de dos especies de *Podarcis*, 246 y 256 respectivamente, colocando 16 hitos en la vista lateral y 30 en la vista dorsal de cada cráneo. Sus resultados demostraron que el dimorfismo sexual entre los adultos es el resultado tanto de cambios morfológicos ocurridos en la fase inmadura como en la de mayor crecimiento de los machos.

El uso de hitos morfológicos, permiten descomponer las diferencias de forma en varias escalas espaciales y son sensibles tanto a los cambios en la posición relativa de sólo dos estructuras como a los producidos por el desplazamiento relativo de todas las estructuras, simultáneamente. Este grado de sensibilidad es mayor al que se puede obtener utilizando técnicas de morfometría basado en análisis multivariados de distancias.

El conjunto de hitos que caracteriza a una estructura u organismo recibe el nombre de configuración. Antes de compararlas entre sí, las configuraciones se alinean, es decir sus centroides (las coordenadas promedio de cada configuración), se sobreponen. Luego, las configuraciones se escalan a un mismo tamaño y se rotan rígidamente hasta minimizar la suma de los cuadrados de las distancias entre los hitos correspondientes. Las diferencias restantes entre hitos correspondientes son las diferencias entre la forma de estas configuraciones. Ahora, estas diferencias de forma pueden descomponerse en lineales y no lineales. Las primeras pueden reducirse cizallando una configuración con respecto a la otra. Las segundas, sólo pueden corregirse deformando arbitrariamente una de las rejillas con respecto a la otra, hasta que los hitos correspondientes se sobreponen por completo. Las diferencias no lineales se miden a través de una métrica llamada energía de plegamiento y se describen utilizando autovalores y autovectores. Estos últimos son conocidos con el nombre de *warps*. Una de las técnicas más

utilizadas para describir las diferencias entre configuraciones es la denominada TPS (Thin Plate Splines, por sus siglas en inglés). En ésta se asume que la configuración a comparar se encuentra sobre una lámina infinitamente fina de metal que se deforma primero de manera lineal y luego, de manera no lineal (siguiendo las pautas recién descritas) hasta que los hitos correspondientes de ella con aquellos de la configuración objetivo, se sobreponen por completo (Bookstein, 1991).

HIPOTESIS

En este trabajo se argumenta que es posible que el dimorfismo sexual en los cráneos de las dos especies de Tayassuidos presentes en Venezuela (*T. pecari* y *P. tajacu*) no haya podido ser determinado claramente en estudios previos, utilizando técnicas de morfometría tradicional, dado que éstas sólo permiten cuantificar diferencias generales de forma y los cráneos de estas especies son muy variables entre individuos. Esta variabilidad podría estar cubriendo diferencias entre la forma de los cráneos de individuos de distintos sexo a diferentes escalas espaciales. Las técnicas de morfometría geométrica son las únicas que permiten analizar las diferencias de forma a múltiples escalas, es decir, permiten detectar cambios de forma en sub-conjuntos de estructuras craneales.

Poner a prueba la existencia de diferencias morfológicas entre los cráneos de individuos pertenecientes a sexos diferentes no permite seleccionar claramente una de las cuatro hipótesis generales que explican la evolución y el mantenimiento del dimorfismo sexual: selección sexual, “la gran madre”, procesos ecológicos y sabotaje femenino. Sin embargo, si existe dimorfismo sexual en estas especies, al considerar su biología y ecología se podría argumentar a qué tipo de procesos el dimorfismo podría estar asociado. Así, por ejemplo, diferencias entre sexos en la maxilar superior y mandíbula, arco zigomático, así como en la posición relativa de los dientes, podrían apuntar hacia una hipótesis de tipo ecológico (e.g., nichos dimórficos) mientras que diferencias relacionadas a crestas, estructuras craneales de adorno, o al mayor tamaño en los machos, podrían apuntar hacia una hipótesis de selección sexual. Asimismo, la existencia de hembras muy fecundas y más grandes que los machos, podría estar apuntando hacia una hipótesis de “la gran madre”, y la presencia de estructuras craneales relacionadas con peleas con otros

machos, como grandes colmillos, huesos craneanos engrosados, podría señalar como más probable la hipótesis del sabotaje femenino.

Por otro lado, la ausencia de dimorfismo sexual en estas especies podría ser el resultado de un sistema de apareamiento más promiscuo y menos estructurado. Este argumento constituye la hipótesis alternativa de este estudio.

OBJETIVOS DE LA TESIS

Objetivo General

- Evaluar el dimorfismo sexual en cráneos de las dos especies de báquiros presentes en Venezuela, *T. pecari* y *P. tajacu*, utilizando técnicas de morfometría geométrica en 2 dimensiones (2D).

Objetivo Especifico

- Cuantificar las diferencias de forma entre los cráneos de machos y hembras de *P. tajacu* y *T. pecari*, utilizando técnicas de sobreposición de morfometría geométrica en 2 dimensiones (2D).

MATERIALES Y METODOS

Muestras

Se utilizaron muestras de las especies de báquiro presentes en Venezuela: *T. pecari* (báquiro cachete blanco) y *P. tajacu* (báquiro de collar). Se analizaron un total de 87 cráneos, 41 craneos de *T. pecari* (21 machos y 20 hembras) y 46 craneos de *P. tajacu* (23 machos y 23 hembras), provenientes del Museo de la Estación Biológica de Rancho Grande (EBRG), Museo de Historia Natural La Salle (MHNLS) y Museo de Biología de la Universidad Central de Venezuela (MBUCV). Todos los cráneos pertenecen a individuos en edad adulta, con series dentales completas. (Anexos tabla a y b)

Obtención de proyecciones 2D

Las imágenes de los cráneos fueron tomadas con una cámara CANON EOS Rebel XS EF-S 18-55 IS, montada en un trípode. Los cráneos fueron colocados en una superficie vertical milimetrada con unas dimensiones de 30 x 45 cm. Dos espejos laterales de 50 cm x 45 cm permitieron obtener imágenes en 2 dimensiones de la parte dorsal y lateral del cráneo simultáneamente con cada una de las fotografías (Figura 7). Fotos individuales adicionales fueron tomadas de la vista ventral del cráneo (Figura 8). Se siguieron los lineamientos generales de toma de imágenes descritos en Bookstein (1991) y Valhagen y Roth (1997) con algunas modificaciones.

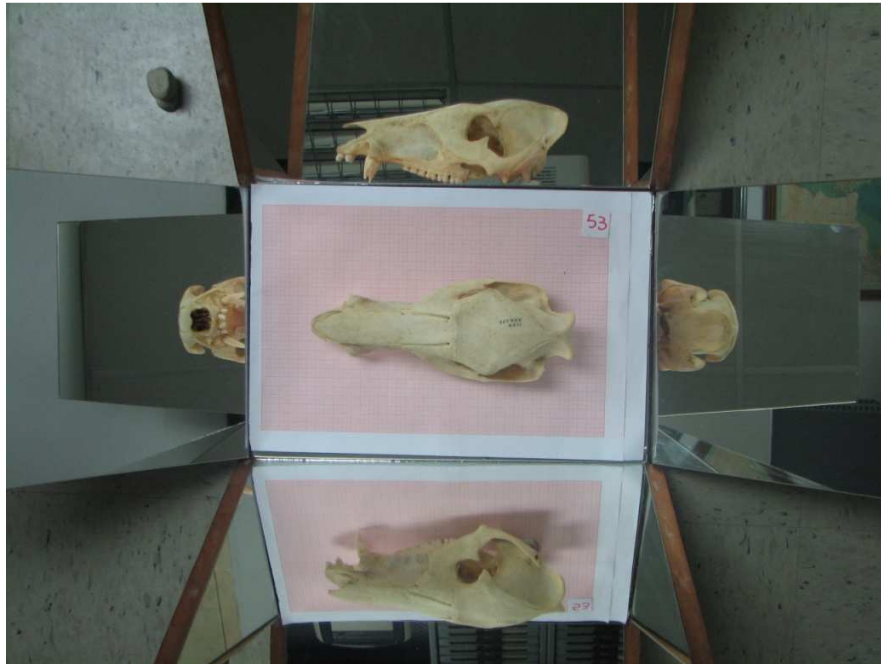


Figura 7. Fotografía de la superficie dorsal y lateral del cráneo de *Tayassu spp.*

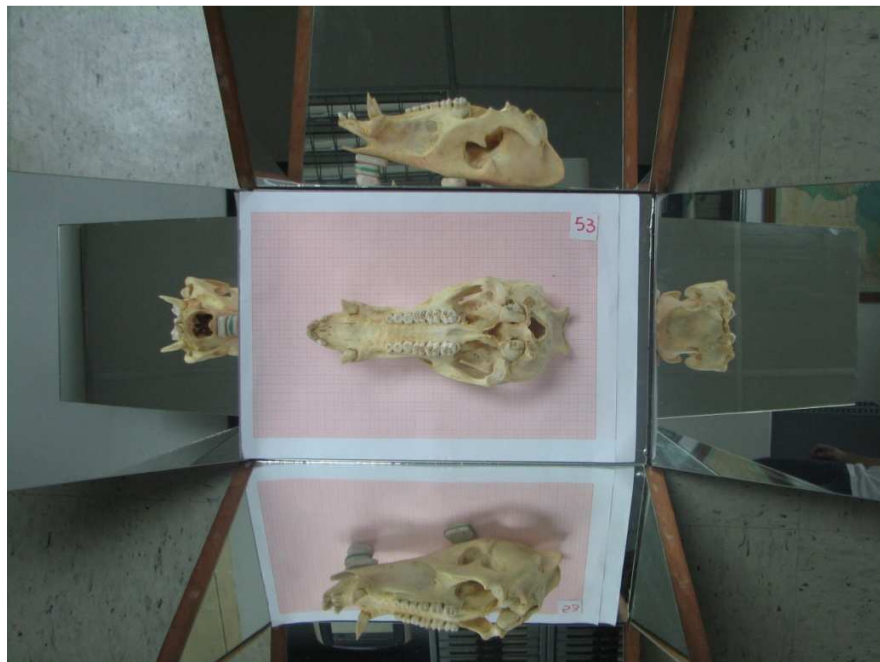


Figura 8. Fotografía de la superficie ventral del cráneo de *Tayassu spp.*

Hitos morfológicos

Un total de 54 hitos morfológicos, coordinadas en 2D que definen las configuraciones, fueron distribuidos en los cráneos de *Tayassu sp*: 18 hitos morfológicos sobre la proyección lateral del cráneo (Tabla 1, Figura 9), 19 hitos sobre la proyección ventral (Tabla 2, Figura 10) y 17 hitos sobre la proyección dorsal (Tabla 3, Figura 11).

Tabla 1.- Hitos morfológicos en la proyección lateral de *Tayassu spp*.

Nº de Hito	Nombre del hito
1	Extremo proximal del hueso nasal
2	Extremo lateral distal del hueso nasal
3	Unión del alveolo del incisivo con la maxila superior
4	Alveolo interno del canino
5	Diastema post-canino
6	Alveolo molar posterior lateral
7	Extremo del cóndilo occipital
8	Proceso condilar izquierdo
9	Final del proceso zigomático del hueso temporal
10	Hendidura del hueso temporal
11	Unión del hueso occipital inferior con el final de la cresta sagital
12	Extremo de la barra post-orbital incompleta inferior
13	Extremo de la barra post-orbital incompleta superior
14	Extremo proximal de la orbita ocular
15	Unión del arco zigomático con la maxila
16	Unión del alveolo maxilar con el arco zigomático
17	Unión del arco zigomático con el hueso frontal
18	Unión entre el arco zigomático y el proceso zigomático

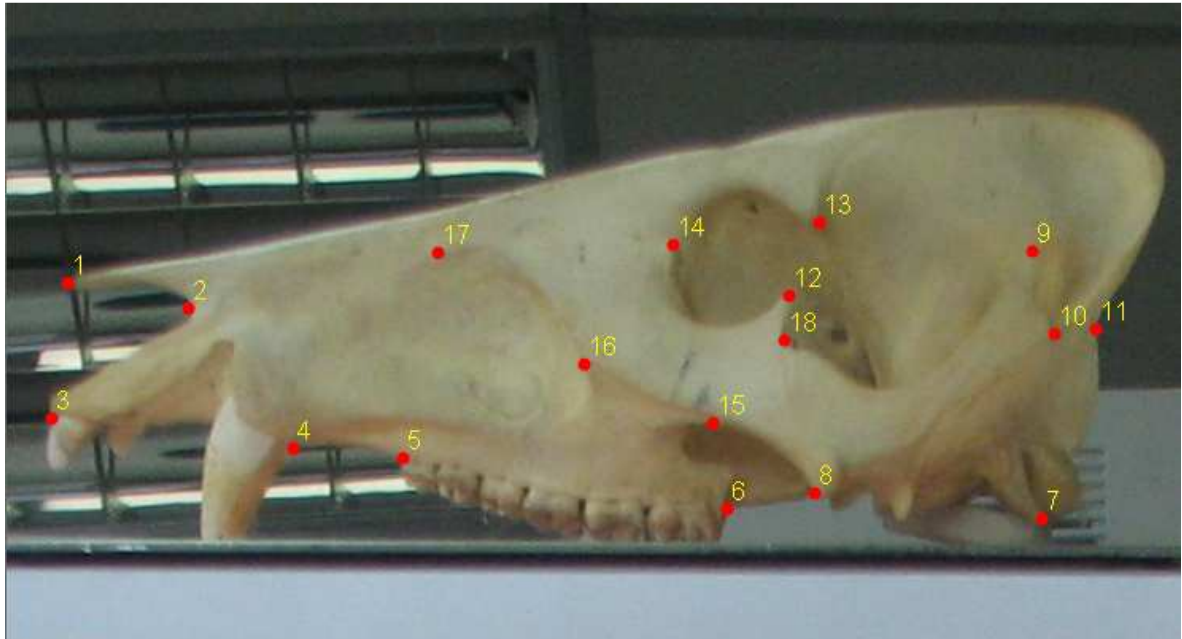


Figura 9. Hitos (en color rojo) colocados sobre la proyección lateral del cráneo de *Tayassu spp.*

Tabla 2.- Hitos morfológicos en la proyección dorsal de *Tayassu spp.*

N° de Hito	Nombre del hito
1	Extremo proximal del hueso nasal
2	Unión de la inserción del colmillo derecho con el hueso nasal
3	Unión de la inserción del colmillo izquierdo con el hueso nasal
4	Inicio de la inserción del musculo zigomático derecho
5	Inicio de la inserción del musculo zigomático izquierdo
6	Final de la inserción del músculo zigomático derecho
7	Final de la inserción del musculo zigomático izquierdo
8	Unión entre el arco zigomático y el proceso zigomático derecho
9	Extremo de la barra post-orbital incompleta superior derecho
10	Unión entre el arco zigomático y el proceso zigomático izquierdo
11	Extremo de la barra post-orbital incompleta superior izquierdo
12	Extremo del proceso zigomático del hueso temporal derecho
13	Extremo del proceso zigomático del hueso temporal izquierdo
14	Tope de la cresta sagital
15	Extremo de la cresta sagital central
16	Extremo de la cresta sagital derecha
17	Extremo de la cresta sagital izquierdo

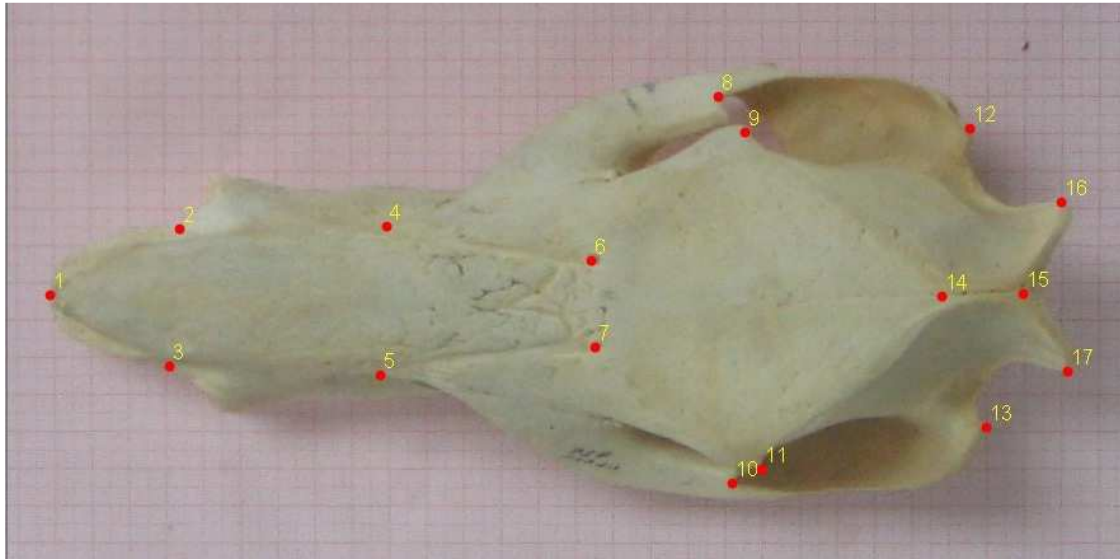


Figura 10. Hitos (en color rojo) de la proyección dorsal del cráneo de *Tayassu spp.*

Tabla 3.- Hitos morfológicos en la proyección ventral de *Tayassu spp.*

N° de Hito	Nombre del hito
1	Extremo proximal de la maxilar inferior
2	Extremo interno del alveolo del canino derecho
3	Extremo interno del alveolo del canino izquierdo
4	Diastema post-canino derecho
5	Diastema post-canino izquierdo
6	Extremo interno del molar posterior izquierdo
7	Extremo interno del molar posterior derecho
8	Unión entre el arco zigomático y el proceso zigomático derecho
9	Unión entre el arco zigomático y el proceso zigomático izquierdo
10	Palatino-maxila sutura ventral derecho
11	Palatino-maxila sutura ventral izquierdo
12	Proceso condilar izquierdo
13	Proceso condilar derecho
14	Extremo del canal condilar izquierdo
15	Extremo del canal condilar derecho
16	Extremo del cóndilo occipital derecho
17	Extremo del cóndilo occipital izquierdo
18	Extremo de la cresta sagital derecha
19	Extremo de la cresta sagital izquierda

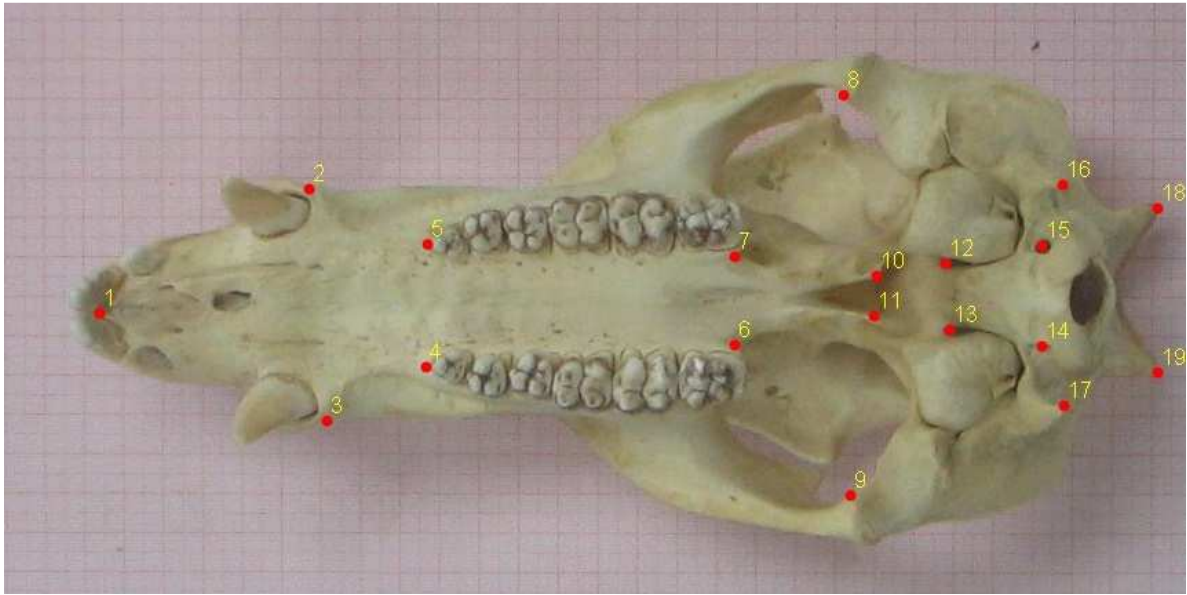


Figura 11. Hitos (en color rojo) de la proyección ventral del cráneo de *Tayassu spp.*

Todas las estructuras óseas fueron identificadas directamente a través de las imágenes y los hitos fueron colocados sobre éstas utilizando el programa TPSDig2 (Rohlf, 2001).

La talla de cada configuración fue estimada utilizando la Talla del Centroide (Bookstein, 1991). Tallas entre machos y hembras fueron comparadas utilizando una prueba t de Student, previa comparación de la homogeneidad de las varianzas correspondientes (prueba F).

Alineación y proyección de las configuraciones en el espacio Euclídeo tangente

Las configuraciones resultantes de cada una de las vistas fueron alineadas utilizando un Análisis Generalizado de Procrustes. Este análisis permite alinear a cada configuración con respecto a las demás por medio de la traslación y sobreposición de sus centroides, la escala al mismo tamaño y la rotación (alrededor del centroide y minimizando el cuadrado de la distancia entre hitos correspondientes). El resultado final es la transformación de los hitos en coordenadas de forma.

Las configuraciones, una vez alineadas, existen en un espacio no lineal llamado espacio de formas de Kendall. Al ser no lineal, la métrica de este espacio no se presta para la aplicación de análisis estadísticos convencionales. Por ello, las configuraciones en este espacio no lineal se proyectan ortogonalmente sobre un espacio Euclídeo, tangente a la posición de la configuración consenso. La proyección puede llevarse a cabo siempre y cuando la curvatura del espacio no sea grande, de forma que las Distancias de Procrustes entre configuraciones en el espacio de Kendall, sean muy similares a las distancias Euclídeas entre ellas en el espacio tangente. Para comparar estas distancias, se grafican los valores de una contra los valores de la otra. A los puntos resultantes se les ajusta una línea de regresión que pasa por el origen del eje de coordenadas. Regresiones con un alto valor de R^2 y una pendiente cercana o igual a 1 son las adecuadas. En caso de que exista una discrepancia elevada entre ambas distancias, los análisis de sobreposición no pueden llevarse a cabo.

Análisis de sobreposición 2D

Al sobreponer dos configuraciones, las diferencias entre ellas pueden ser descompuestas en una parte lineal (affine o uniforme) y una parte no lineal (no affine, no uniforme). Las diferencias entre una configuración y otra se expresan a través de un campo vectorial, que a su vez puede ser representado por una lámina fina deformada (siguiendo las trayectorias de sus vectores). Los componentes lineales no requieren energía de plegamiento. Si imaginamos que cada configuración descansa sobre una lámina infinitamente fina de metal que contiene una rejilla ortogonal en su superficie, al tratar de hacer coincidir una rejilla con la de otra configuración, las transformaciones lineales se logran cizallando la lámina, minimizando la distancia ente hitos correspondientes. Es decir, cambiando la forma de la lámina de tal manera que las líneas paralelas de sus rejillas siempre permanecen paralelas entre sí. Una vez que una de las

configuraciones se cizalla sobre la otra y se minimizan las distancias entre los hitos correspondientes, las diferencias restantes entre ellos se corrigen deformando la lámina en múltiples direcciones, de manera arbitraria, como si ésta fuese construida de un material maleable. Estos dos tipos de deformaciones se logran con la técnica Thine Plate Spline (TPS), implementada en el paquete TPSSpline (Rohlf, 2001). Las diferencias lineales entre cada par de configuraciones pueden descomponerse en dos coordenadas, X y Y, dado que éste es un análisis en dos dimensiones. Éstas a su vez, pueden ser utilizadas en un gráfico para comparar sobre él la posición relativa de cada configuración (i.e., individuo). Las diferencias no lineales son cuantificadas utilizando los warps (i.e., deformaciones, ver abajo).

La significancia de las diferencias entre los promedios de dos grupos de configuraciones alineadas se pone a prueba utilizando el test T^2 de Hotteling. Esto es la versión multivariada de una prueba T de Student para comparar dos medias, y su estadístico está ponderado por la matriz de varianza-covarianza de los datos.

Warps o deformaciones

Los warps usados en este estudio pueden ser: parciales y relativos. Los warps parciales son autovectores que describen las diferencias no lineales entre dos configuraciones alineadas (Rohlf, 1993). Los warps relativos son los ejes de mayor variabilidad (i.e., los autovectores de la matriz de varianza-covarianza) de todas las configuraciones proyectadas en el espacio tangente, ponderados por la matriz de energía de plegamiento. Ésta es una matriz de referencia que describe la energía necesaria para deformar una configuración en relación a otra. A diferencia de lo que ocurre con los warps parciales, los relativos describen las diferencias lineales y no lineales entre un conjunto de configuraciones. Los warps son la pieza clave de las técnicas de

morfometría geométrica de sobreposición, dado que a través de ellos se descomponen las diferencias de forma en varias escalas espaciales o varios sub-conjuntos de hitos dentro de una misma configuración. En general, aquellas diferencias entre dos configuraciones que involucran a todos o casi todos los hitos reciben el nombre de diferencias globales, mientras que aquellas que involucran sub conjuntos de hitos, reciben el nombre de diferencias locales. Todos los warps parciales resultantes de un análisis contienen información sobre las escalas espaciales de las diferencias entre dos configuraciones, según sea su autovalor correspondiente. Así, para describir bien todas las diferencias no lineales entre dos configuraciones, todos los warps parciales deben ser considerados. En los warps relativos, la globalidad o localización de las diferencias viene dada por la manera en cómo se pondera la matriz de covarianza en la matriz de energía de plegamiento. Así, sólo los dos o tres primeros warps relativos (i.e., los que poseen mayor autovalores en la descomposición matricial) son suficientes para describir estas diferencias entre múltiples configuraciones. Las diferencias lineales y no lineales de forma entre configuraciones serán analizadas utilizando los warps relativos de las configuraciones, a través del paquete TPSRewl (Rohlf, 2001).

RESULTADOS

Tayassu pecari

T. pecari es la especie con individuos de mayor tamaño y cuenta con un tamaño muestral de 41 individuos, de los cuales 21 son machos y 20 son hembras. Los resultados son agrupados según las vistas de los cráneos: dorsal, lateral y ventral.

No se encontraron diferencias significativas de las tallas del centroide entre sexos en ninguna de las tres vistas analizadas. Las muestras de la vista ventral resultaron ser además heterocedásticas (F , p -valor ≤ 0.04). Una prueba no paramétrica de Mann-Witney de comparación de medias demostró que estos dos grupos tampoco diferían en tamaño. Todas las distancias de Procrustes entre configuraciones son prácticamente idénticas a las distancias Euclídeas correspondientes en todos los sexos y vistas de los cráneos estudiados (Tabla 4).

Tabla 4.- Comparación entre distancias de Procrustes y distancias Euclídeas entre todas las configuraciones de *T. pecari* utilizando una regresión lineal. La proyección utilizada en el plano tangente es ortogonal. Leyenda: VD = vista dorsal del cráneo; VL= vista lateral del cráneo; VV = vista ventral del cráneo.

	VD	VL	VV
Intercepto	0	0	0
Pendiente	0.99	0.99	0.99
Correlación	1	1	1

Con los resultados obtenidos en la tabla 4 se puede observar que en las tres vistas de nuestro estudio la correlación es igual a uno (1) teniendo el punto de corte con el eje Y (Intercepto) igual a cero (0) y una pendiente bastante cercana a uno (1), las tres, condiciones indispensables para realizar nuestro estudio.

Vista dorsal del cráneo

Un total de 17 hitos fueron colocados en las vistas dorsales de los cráneos de *T. pecari*. Las distribuciones de los hitos alrededor de sus correspondientes centroides es, a primera vista, isotrópica (i.e., de la misma forma) en todos los hitos, menos en el 14 y 15. En estos dos hitos, a diferencia de los anteriores, la nube de coordenadas es alargada, revelando un número de grados de libertad espacial menor en estas estructuras (Figura 12). El patrón de varianza-covarianza de las distribuciones de hitos es variable, siendo pequeña en los hitos localizados en el hocico (1, 2 y 3), grande (en una sola dimensión) en los hitos 14 y 15, e intermedia en los hitos restantes.

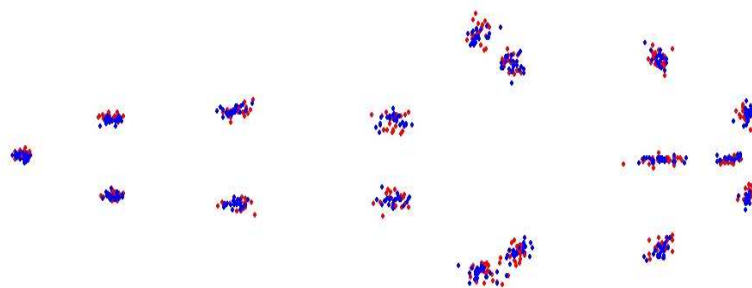
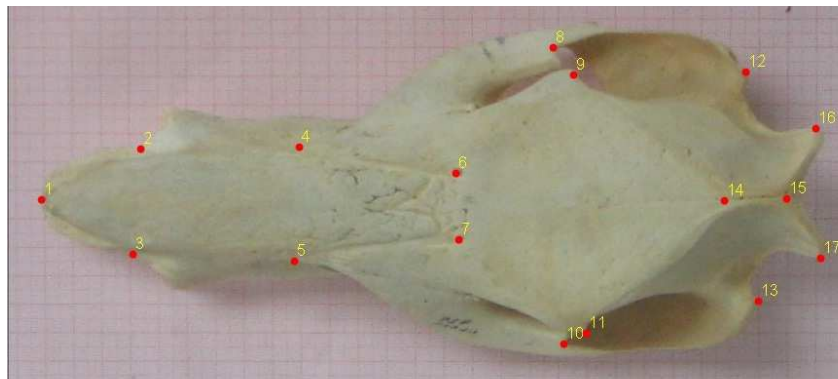


Figura 12.- Configuraciones alineadas de machos (coordenadas rojas) y hembras (coordenadas azules) de la vista dorsal del cráneo de *T. pecari*. Cada configuración posee 17 hitos.

Las diferencias entre las configuraciones de la vista dorsal de los cráneos de machos y hembras de *T. pecari* no fueron significativas (T^2 Hotelling, p -valor ≤ 0.15). El solapamiento que se infiere en los cráneos de los individuos de los dos sexos puede observarse claramente en los componentes lineales (Figura 13), en los warps parciales (Figura 14) y en los warps relativos (Figuras 15 a 20).

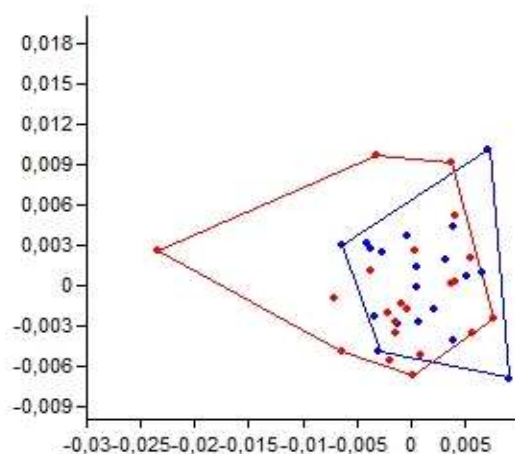


Figura 13.- Componentes lineales de la vista dorsal de *T. pecari*. Leyenda: machos (coordenadas rojas) y hembras (coordenadas azules).

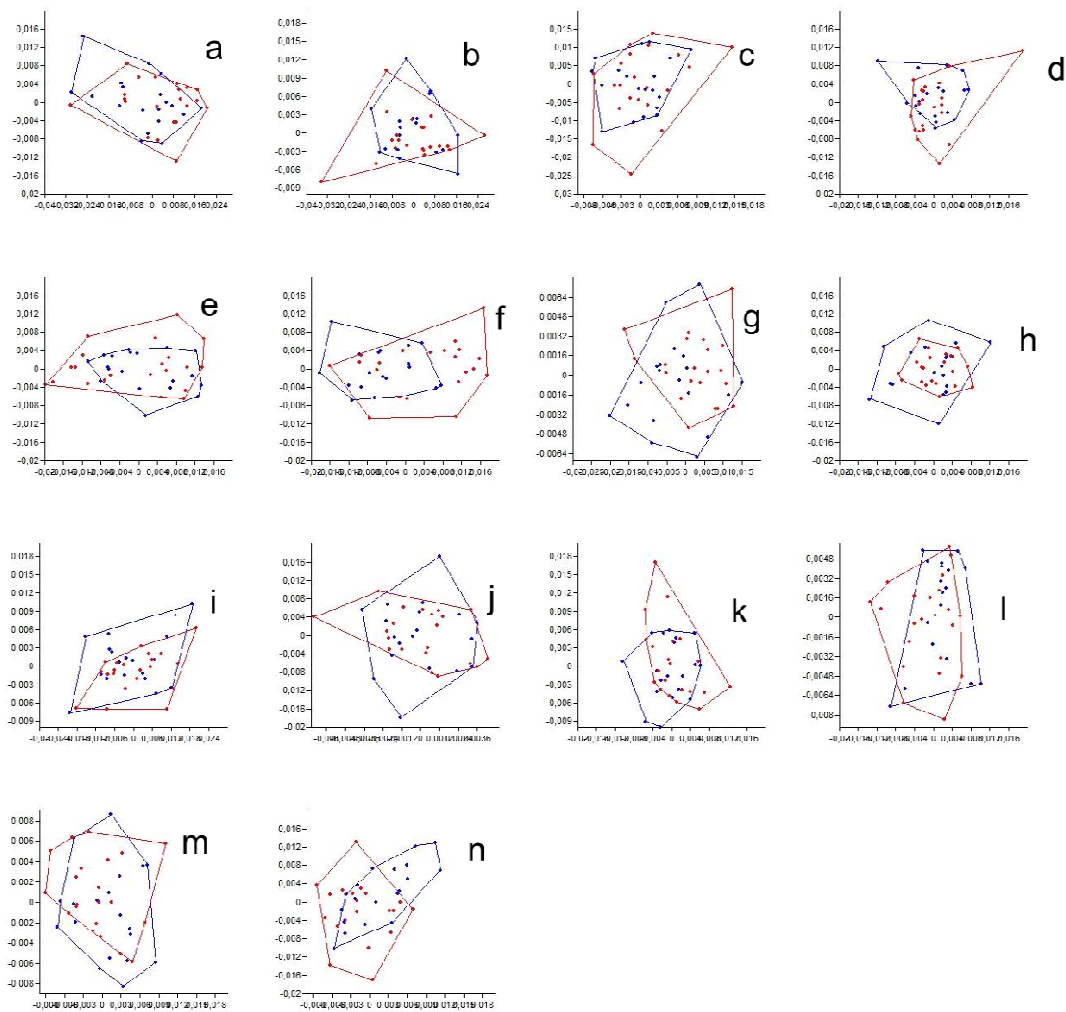


Figura 14.- Warps parciales de la vista dorsal del cráneo de *T. pecari*, donde se observan en la parte superior los warps con menor energía de plegamiento y mientras vamos bajando aumenta la energía de plegamiento. Se presentan los componentes X (eje horizontal) y Y (eje vertical) de cada componente. De izquierda a derecha, y de arriba abajo, el gráfico a corresponde al warp parcial 1, el b al warp parcial 2, y así sucesivamente. El gráfico n corresponde al warp parcial 14. Leyenda: machos (coordenadas rojas) y hembras (coordenadas azules).

En la Figura 14 se puede evidenciar que las deformaciones tanto en hembras como en machos se solapan, encontrándose una gran variabilidad dentro de los grupos pero no entre ellos.

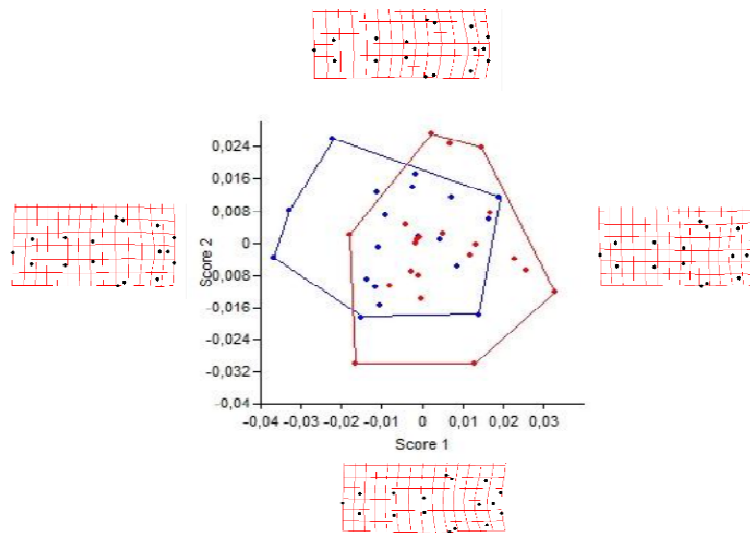


Figura 15.- Warps relativos 1 (score 1) y 2 (score 2) de la vista dorsal del cráneo de *T. pecari*. Matriz de energía de plegamiento es elevada a una potencia = 0. No se hace énfasis en diferencias globales o locales. Esta vista sólo ilustra la posición relativa de las configuraciones en el espacio tangente. Leyenda: machos (coordenadas rojas) y hembras (coordenadas azules).

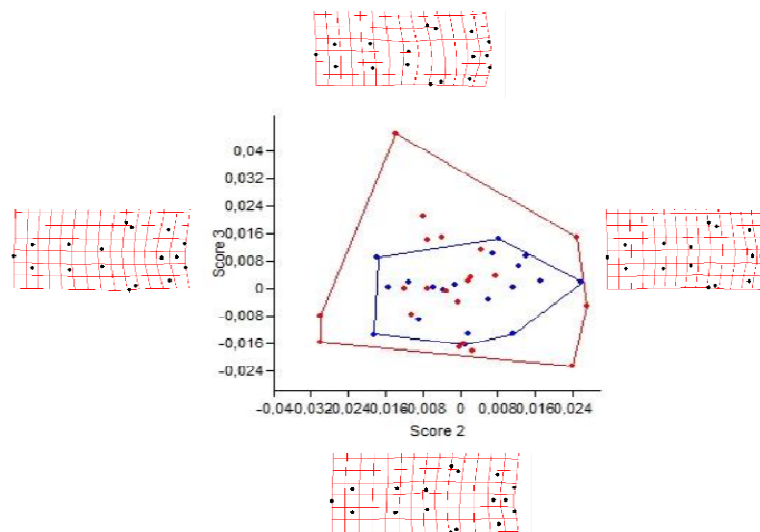


Figura 16.- Warps relativos 2 (score 2) y 3 (score 3) de la vista dorsal del cráneo de *T. pecari*. Matriz de energía de plegamiento es elevada a una potencia = 0. No se hace énfasis en diferencias globales o locales. Esta vista sólo ilustra la posición relativa de las configuraciones en el espacio tangente. Leyenda: machos (coordenadas rojas) y hembras (coordenadas azules)

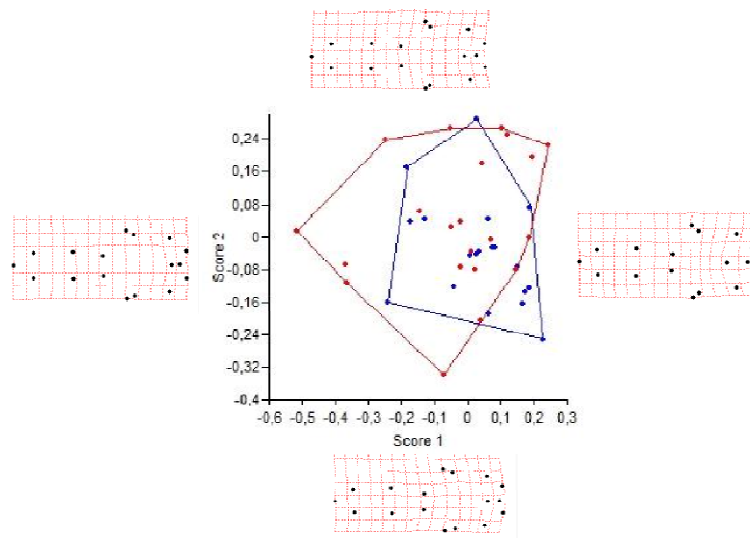


Figura 17.- Warps relativos 1 (score 1) y 2 (score 2) de la vista dorsal del cráneo de *T. pecari*. Matriz de energía de plegamiento es elevada a una potencia = -1. Se hace énfasis en diferencias locales. Leyenda: machos (coordenadas rojas) y hembras (coordenadas azules).

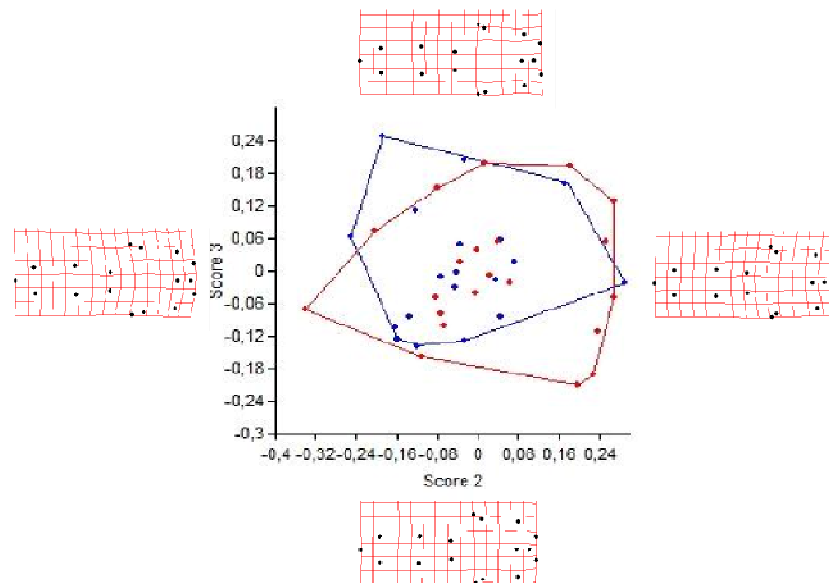


Figura 18.- Warps relativos 2 (score 2) y 3 (score 3) de la vista dorsal del cráneo de *T. pecari*. Matriz de energía de plegamiento es elevada a una potencia = -1. Se hace énfasis en diferencias locales. Leyenda: machos (coordenadas rojas) y hembras (coordenadas azules).

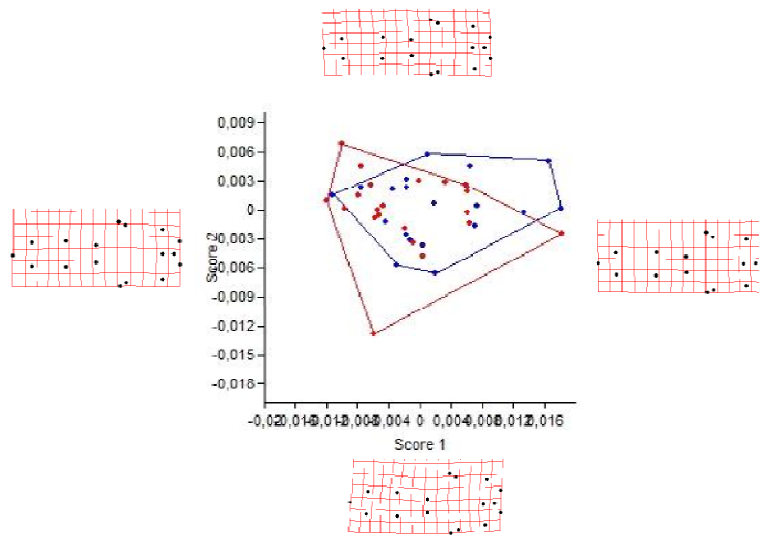


Figura 19.- Warps relativos 1 (score 1) y 2 (score 2) de la vista dorsal del cráneo de *T. pecari*. Matriz de energía de plegamiento es elevada a una potencia = 1. Se hace énfasis en diferencias globales. Leyenda: machos (coordenadas rojas) y hembras (coordenadas azules).

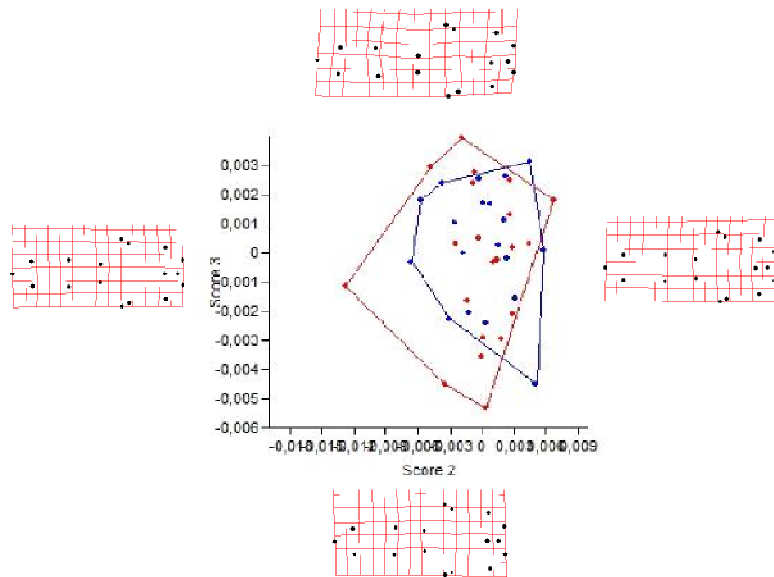


Figura 20.- Warps relativos 2 (score 2) y 3 (score 3) de la vista dorsal del cráneo de *T. pecari*. Matriz de energía de plegamiento es elevada a una potencia = 1. Se hace énfasis en diferencias globales. Leyenda: machos (coordenadas rojas) y hembras (coordenadas azules).

Los primeros tres warps relativos de las configuraciones no ponderadas por la matriz de energía de plegamiento explican el 49,3% de la variabilidad de los cráneos (Figuras 15 y 16). Aquellos en los que hacen énfasis en las diferencias locales explican 55,7% (Figuras 17 y 18), y los que hacen énfasis en los cambios globales, el 84,7% de la variabilidad (Figuras 19 y 20).

Los warps relativos, componentes principales de la variación entre especímenes, no ilustran ninguna diferencia general entre machos y hembras de la especie *T. pecari* en su vista dorsal (Figuras 15 y 16). Se observan, sin embargo, pequeñas diferencias en el tope de la cresta sagital y en el arco zigomático.

Tampoco se observan diferencias locales de la vista dorsal (Figuras 17 y 18) y global (Figuras 19 y 20) entre machos y hembras, a pesar que los machos parecen ser más dispares que las hembras.

Vista lateral del cráneo

Un total de 18 hitos fueron colocados en las vistas laterales de los cráneos de *T. pecari*. Las distribuciones de los hitos alrededor de sus correspondientes centroides es isotrópica en todos los hitos (Figura 21). El patrón de varianza-covarianza de las distribuciones de los hitos es variable como en la vista anterior, siendo pequeña en los hitos localizados en el hocico (1, 2 y 3) y órbita ocular (13 y 14) y grande en los demás hitos, en especial en los hitos 4, 6, 8, 9, 10, 11, 16 y 17.

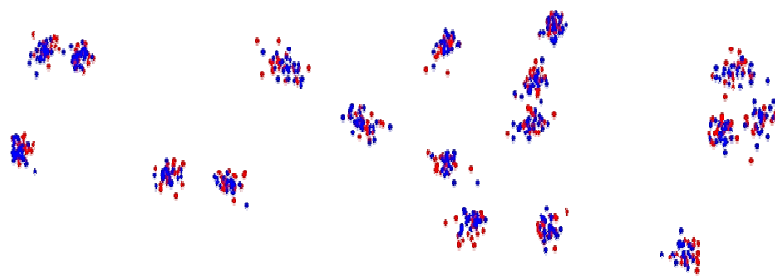
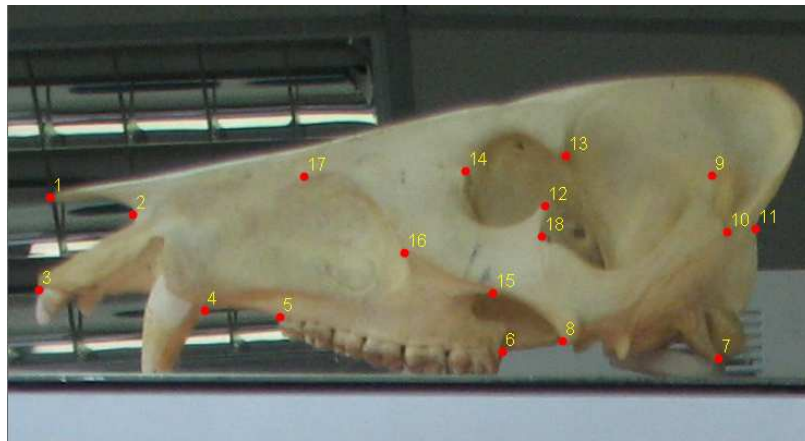


Figura 21.- Configuraciones alineadas de machos (coordenadas rojas) y hembras (coordenadas azules) de la vista dorsal del cráneo de *T. pecari*. Cada configuración posee 18 hitos.

Las diferencias entre las configuraciones de los cráneos de individuos de los dos sexos no fueron significativas (T^2 de Hotelling, p -valor ≤ 0.093). Sin embargo, este valor de significancia fue bastante bajo, lo que sugiere que de todas las vistas estudiadas en los cráneos de esta especie, ésta es la que presenta las diferencias más marcadas entre machos y hembras. La sobreposición de estos grupos se aprecia claramente en los componentes lineal (Figura 22), warps parciales (Figura 23) y en los análisis de warps relativos correspondientes (Figuras 24 a 29).

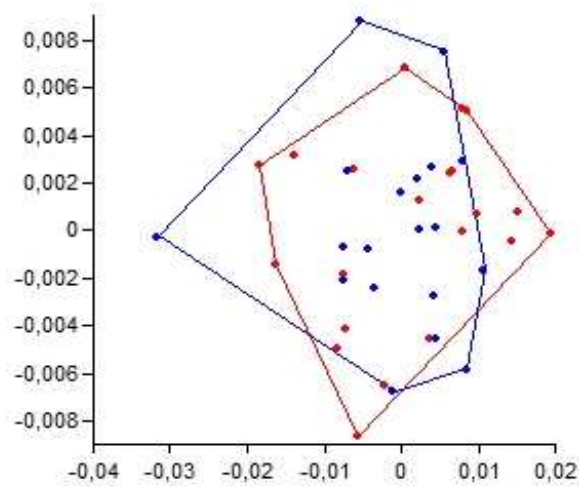


Figura 22.- Componentes lineales de la vista lateral de *T. pecari*. Leyenda: machos (coordenadas rojas) y hembras (coordenadas azules)

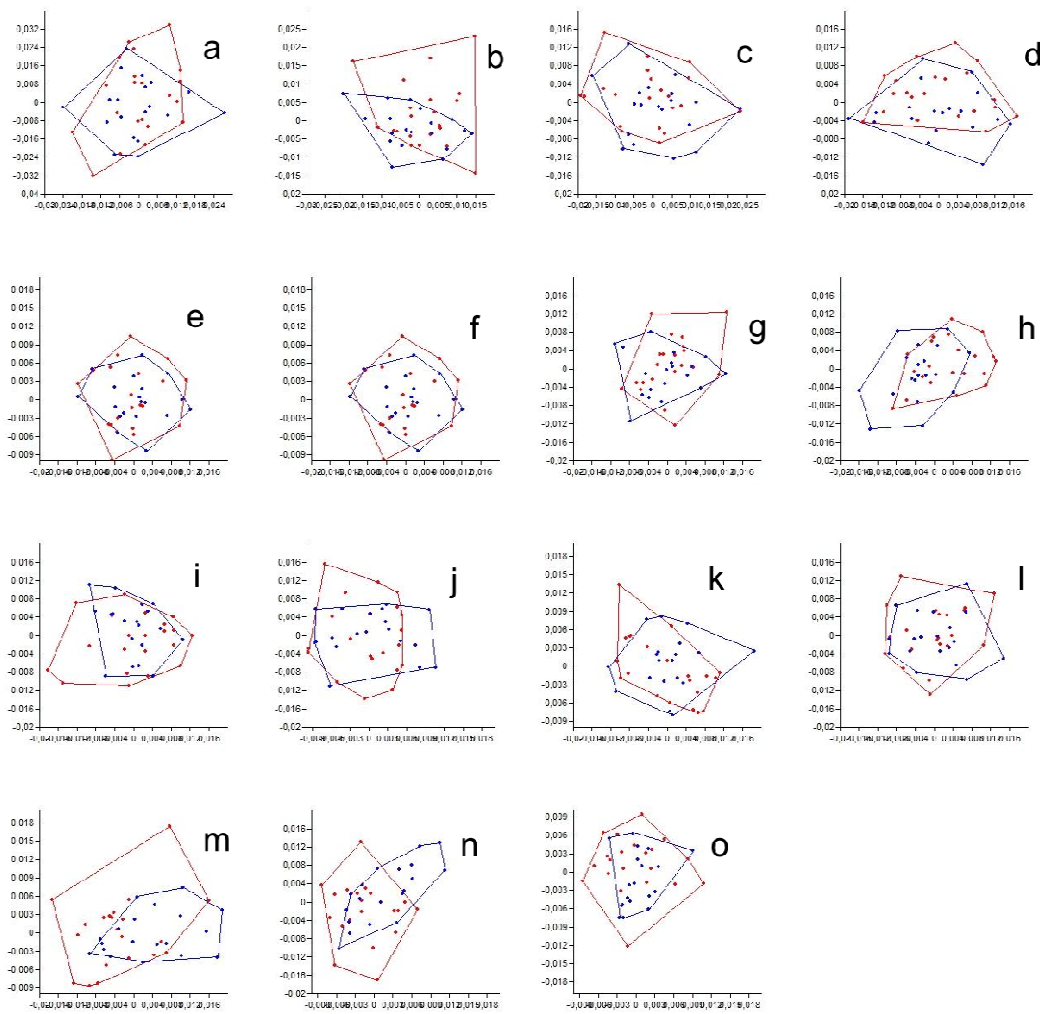


Figura 23.- Warps parciales de la vista lateral del cráneo de *T. pecari*, donde se observan en la parte superior los warps con menor energía de plegamiento y mientras vamos bajando aumenta la energía de plegamiento. Se presentan los componentes X (eje horizontal) y Y (eje vertical) de cada componente. De izquierda a derecha, y de arriba abajo, el gráfico a corresponde al warp parcial 1, el b al warp parcial 2, y así sucesivamente. El gráfico o corresponde al warp parcial 15. Leyenda: machos (coordenadas rojas) y hembras (coordenadas azules).

Los warps parciales muestran cuales son las diferencias entre las configuraciones de cada individuo con respecto a la configuración consenso (Figura 23). Se puede apreciar que los polígonos de convergencia de cada sexo se solapan, encontrándose una vez más una gran variabilidad dentro de los grupos pero no entre ellos.

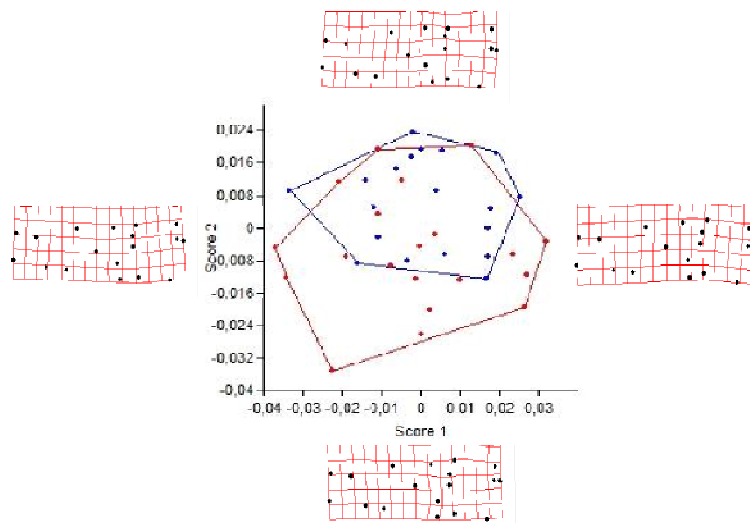


Figura 24.- Warps relativos 1 (score 1) y 2 (score 2) de la vista lateral del cráneo de *T. pecari*. Matriz de energía de plegamiento es elevada a una potencia = 0. No se hace énfasis en diferencias globales o locales. Esta vista sólo ilustra la posición relativa de las configuraciones en el espacio tangente. Leyenda: machos (coordenadas rojas) y hembras (coordenadas azules).

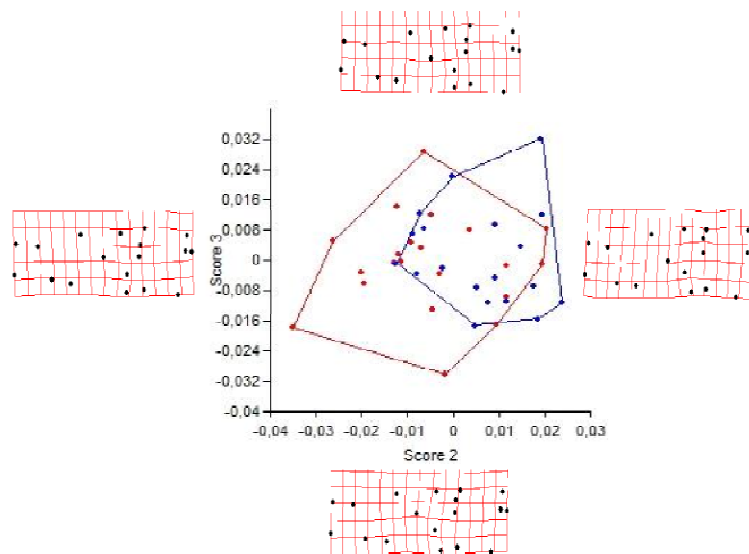


Figura 25.- Warps relativos 2 (score 2) y 3 (score 3) de la vista lateral del cráneo de *T. pecari*. Matriz de energía de plegamiento es elevada a una potencia = 0. No se hace énfasis en diferencias globales o locales. Esta vista sólo ilustra la posición relativa de las configuraciones en el espacio tangente. Leyenda: machos (coordenadas rojas) y hembras (coordenadas azules).

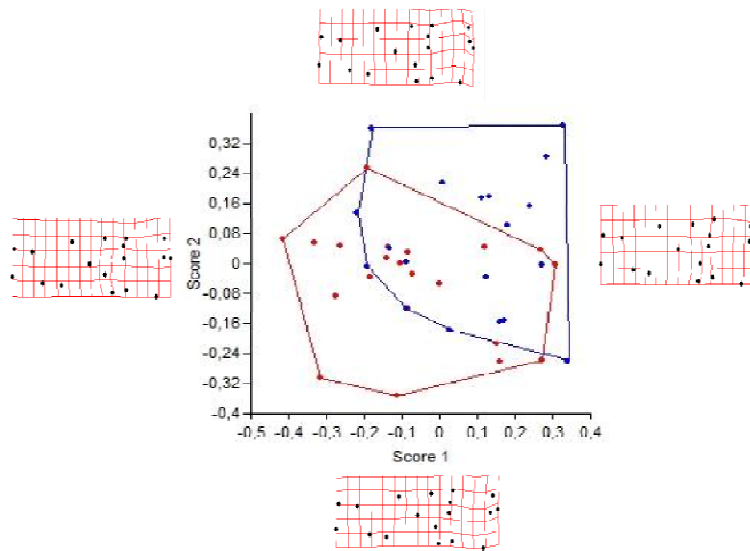


Figura 26.- Warps relativos 1 (score 1) y 2 (score 2) de la vista lateral del cráneo de *T. pecari*. Matriz de energía de plegamiento es elevada a una potencia = -1. Se hace énfasis en diferencias locales. Leyenda: machos (coordenadas rojas) y hembras (coordenadas azules).

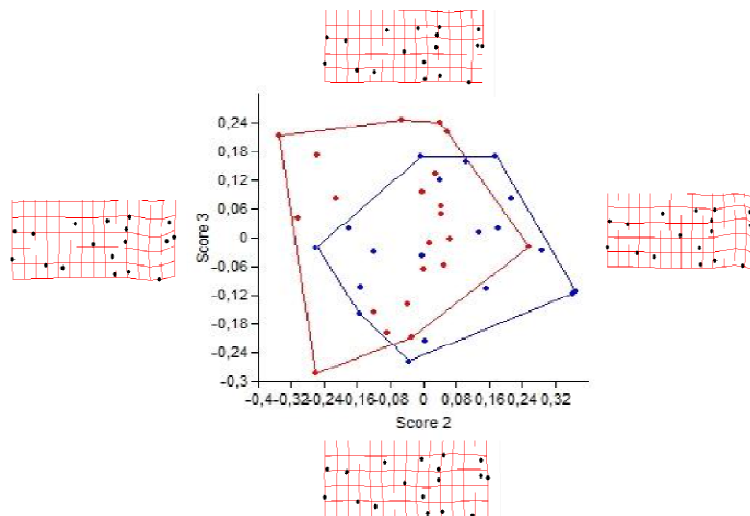


Figura 27.- Warps relativos 2 (score 2) y 3 (score 3) de la vista lateral del cráneo de *T. pecari*. Matriz de energía de plegamiento es elevada a una potencia = -1. Se hace énfasis en diferencias locales. Leyenda: machos (coordenadas rojas) y hembras (coordenadas azules).

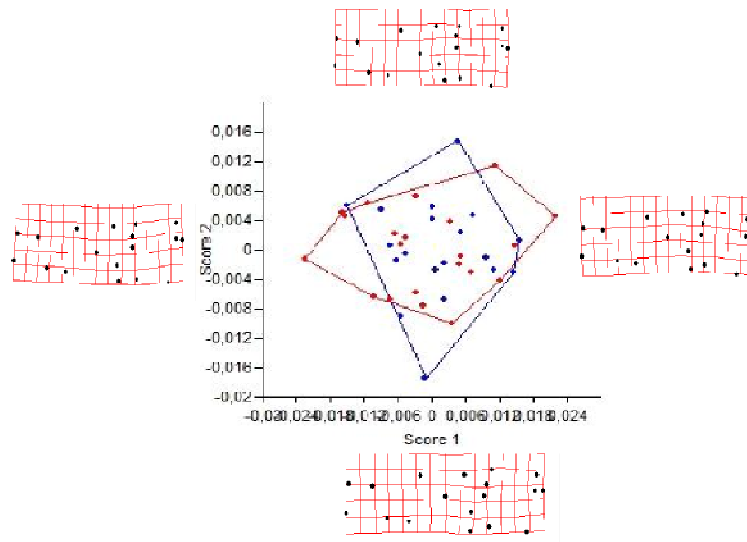


Figura 28.- Warps relativos 1 (score 1) y 2 (score 2) de la vista lateral del cráneo de *T. pecari*. Matriz de energía de plegamiento es elevada a una potencia = 1. Se hace énfasis en diferencias globales. Leyenda: machos (coordenadas rojas) y hembras (coordenadas azules).

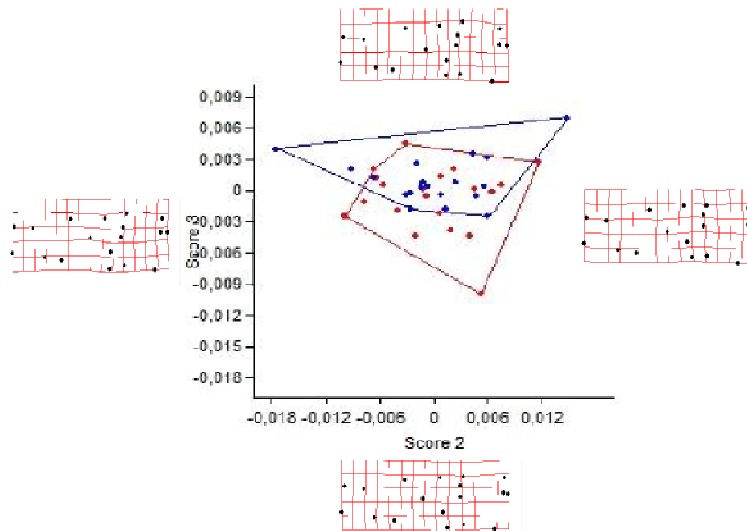


Figura 29.- Warps relativos 2 (score 2) y 3 (score 3) de la vista lateral del cráneo de *T. pecari*. Matriz de energía de plegamiento es elevada a una potencia = 1. Se hace énfasis en diferencias globales. Leyenda: machos (coordenadas rojas) y hembras (coordenadas azules).

Los primeros tres warps relativos de las configuraciones no ponderadas por la matriz de energía de plegamiento explican el 43,7% de la variabilidad de los cráneos (Figuras 24 y 25). Aquellos en los que hacen énfasis en las diferencias locales explican 53,1% (Figuras 26 y 27), y los que hacen énfasis en los cambios globales, el 87,5% de la variabilidad (Figuras 28 y 29).

Los warps relativos de la vista lateral indican que las diferencias totales (Figuras 24 y 25), locales (Figuras 26 y 27) y globales (Figuras 28 y 29) son muy pequeñas, a pesar que la variabilidad de los machos es aparentemente mayor que la de las hembras.

Vista ventral del cráneo

Un total de 19 hitos fueron colocados en las vistas ventrales de los cráneos de *T. pecari*. Las distribuciones de los hitos alrededor de sus correspondientes centroides es isotrópica (Figura 30). El patrón de varianza-covarianza de las distribuciones de los hitos es variable como en la vista anterior, siendo pequeña en los hitos 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 10, 11, 12 y 13, y un poco más grande en los restantes.

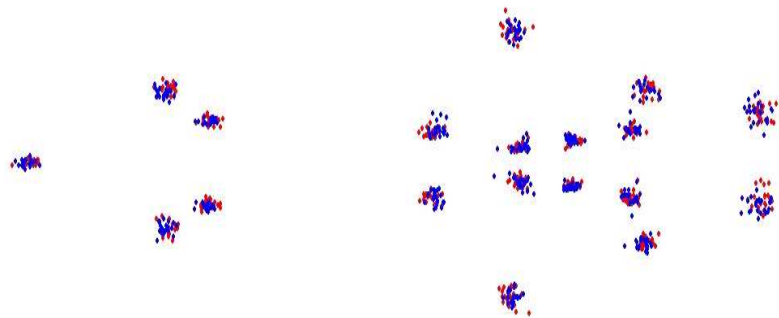
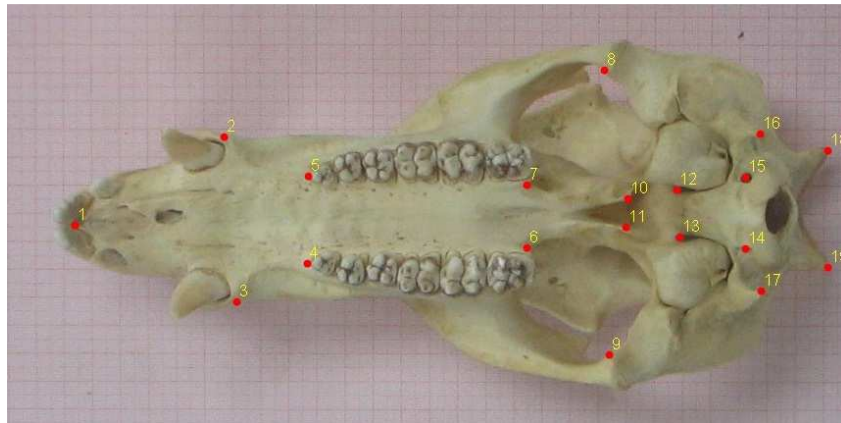


Figura 30.- Configuraciones alineadas de machos (coordenadas rojas) y hembras (coordenadas azules) de la vista ventral del cráneo de *T. pecari*. Cada configuración posee 19 hitos.

Las diferencias entre las configuraciones de los cráneos de individuos de los dos sexos no fueron significativas (T^2 de Hotelling, p -valor ≤ 0.47). La sobreposición de estos grupos se hace evidente en los componentes lineales (Figura 31), en los warps parciales (Figura 32) y en los análisis de warps relativos correspondientes (Figuras 33 a 38).

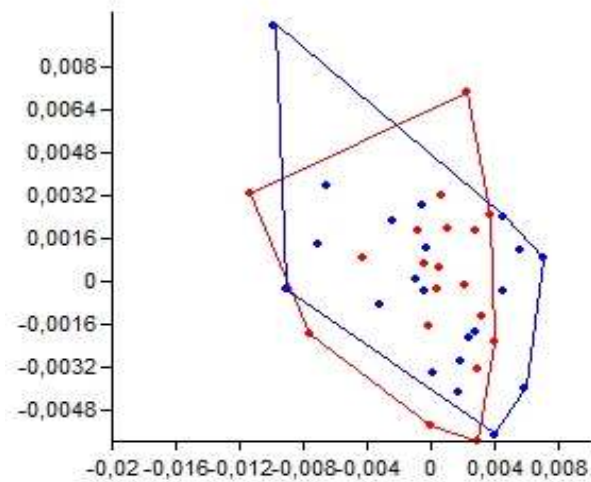


Figura 31.- Componentes lineales de la vista ventral de *T. pecari*. Leyenda: machos (coordenadas rojas) y hembras (coordenadas azules).

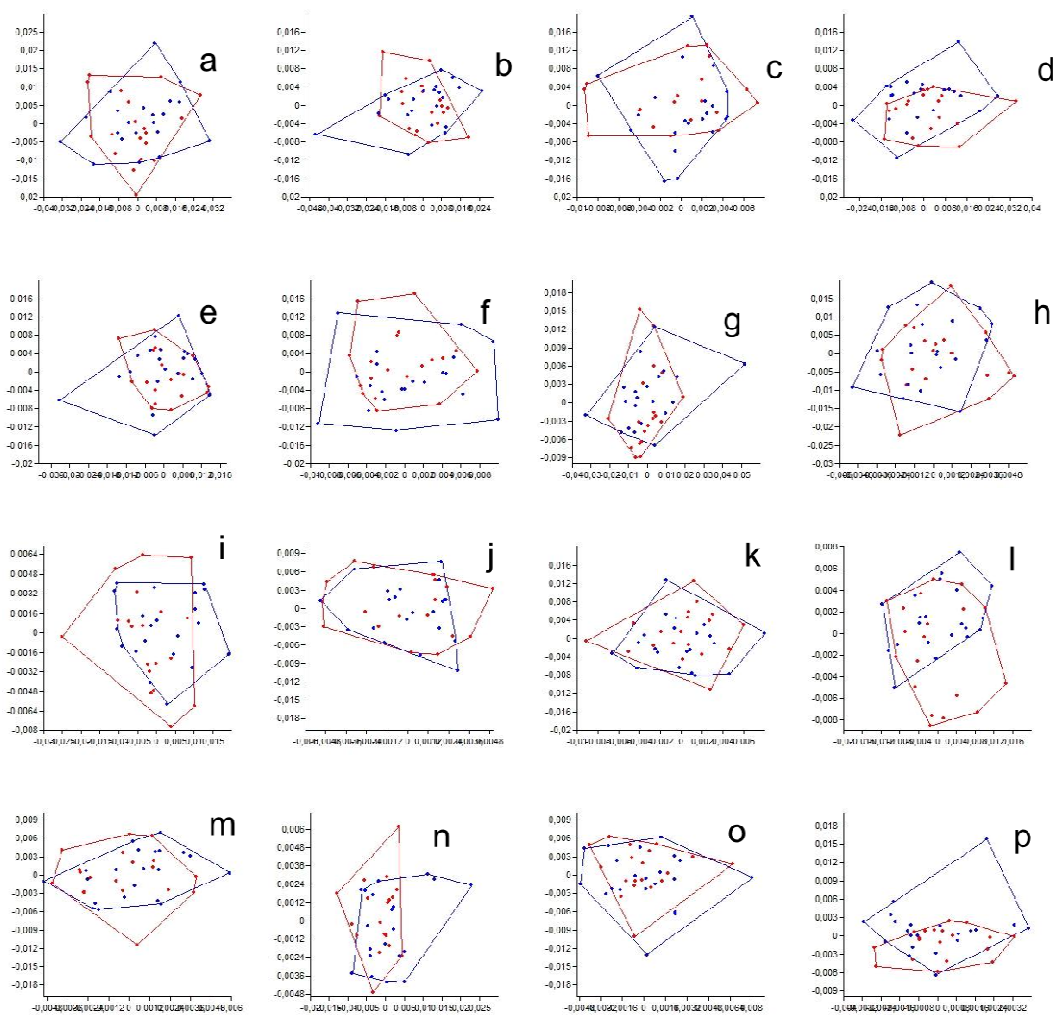


Figura 32.- Warps parciales de la vista ventral del cráneo de *T. pecari*, donde se observan en la parte superior los warps con menor energía de plegamiento y mientras vamos bajando aumenta la energía de plegamiento. Se presentan los componentes X (eje horizontal) y Y (eje vertical) de cada componente. De izquierda a derecha, y de arriba abajo, el gráfico a corresponde al warp parcial 1, el b al warp parcial 2, y así sucesivamente. El gráfico p corresponde al warp parcial 16. Leyenda: machos (coordenadas rojas) y hembras (coordenadas azules).

Al igual que en los caso anteriores, los warps parciales indican que las configuraciones de machos y hembras son similares entre sí y que existe una variabilidad mayor dentro de los grupos que entre ellos.

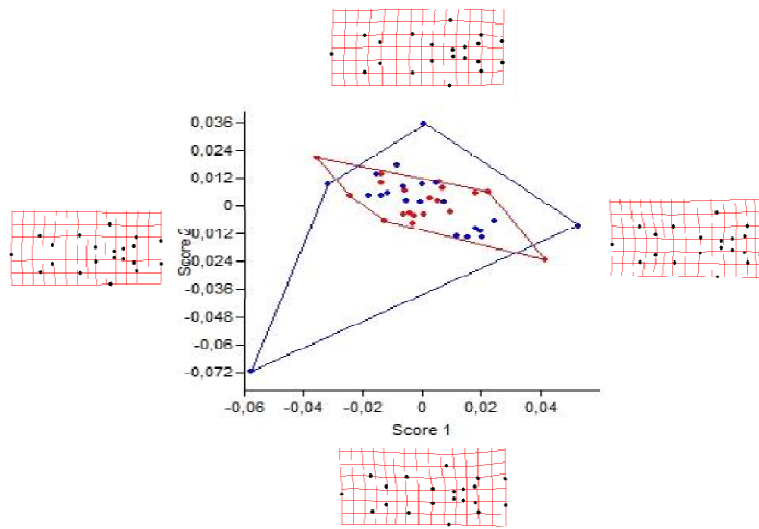


Figura 33.- Warps relativos 1 (score 1) y 2 (score 2) de la vista ventral del cráneo de *T. pecari*. Matriz de energía de plegamiento es elevada a una potencia = 0. No se hace énfasis en diferencias globales o locales. Esta vista sólo ilustra la posición relativa de las configuraciones en el espacio tangente. Leyenda: machos (coordenadas rojas) y hembras (coordenadas azules).

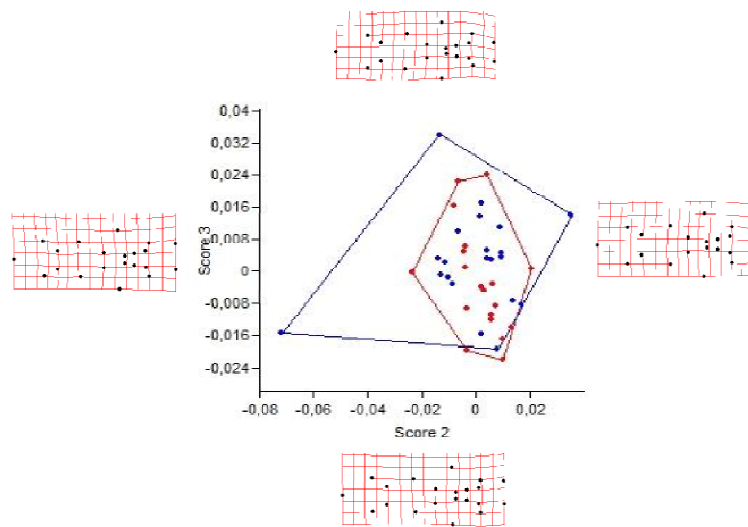


Figura 34.- Warps relativos 2 (score 2) y 3 (score 3) de la vista ventral del cráneo de *T. pecari*. Matriz de energía de plegamiento es elevada a una potencia = 0. No se hace énfasis en diferencias globales o locales. Esta vista sólo ilustra la posición relativa de las configuraciones en el espacio tangente. Leyenda: machos (coordenadas rojas) y hembras (coordenadas azules).

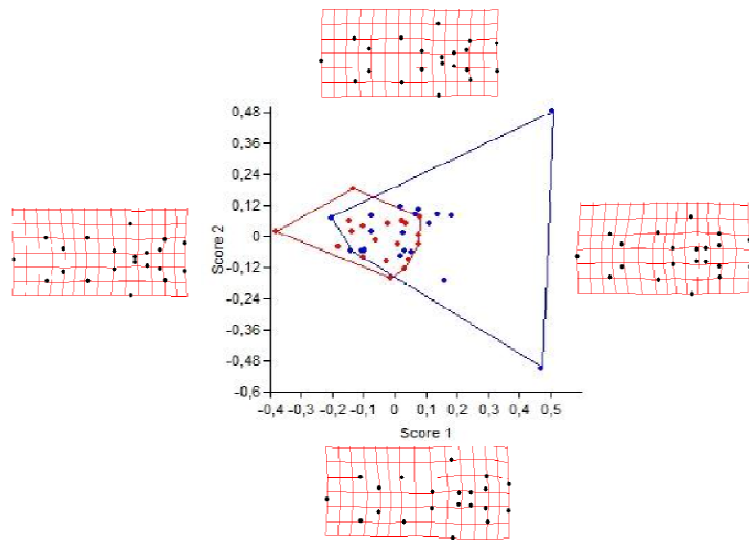


Figura 35.- Warps relativos 1 (score 1) y 2 (score 2) de la vista ventral del cráneo de *T. pecari*. Matriz de energía de plegamiento es elevada a una potencia = -1. Se hace énfasis en diferencias locales. Leyenda: machos (coordenadas rojas) y hembras (coordenadas azules).

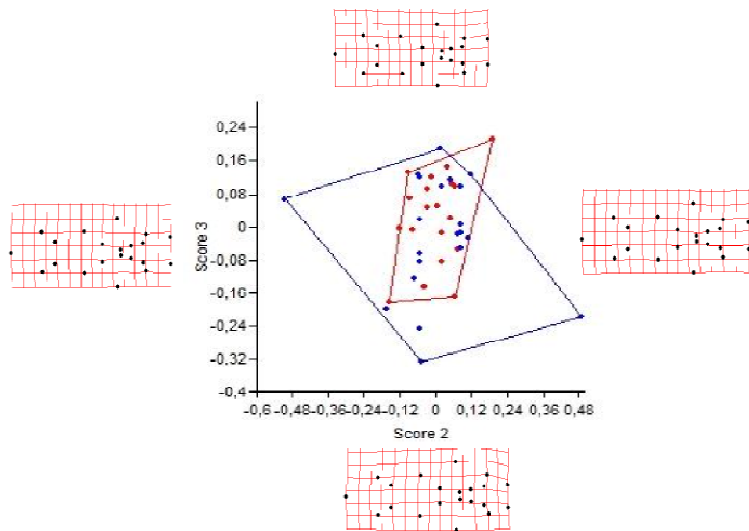


Figura 36.- Warps relativos 2 (score 2) y 3 (score 3) de la vista ventral del cráneo de *T. pecari*. Matriz de energía de plegamiento es elevada a una potencia = -1. Se hace énfasis en diferencias locales. Leyenda: machos (coordenadas rojas) y hembras (coordenadas azules).

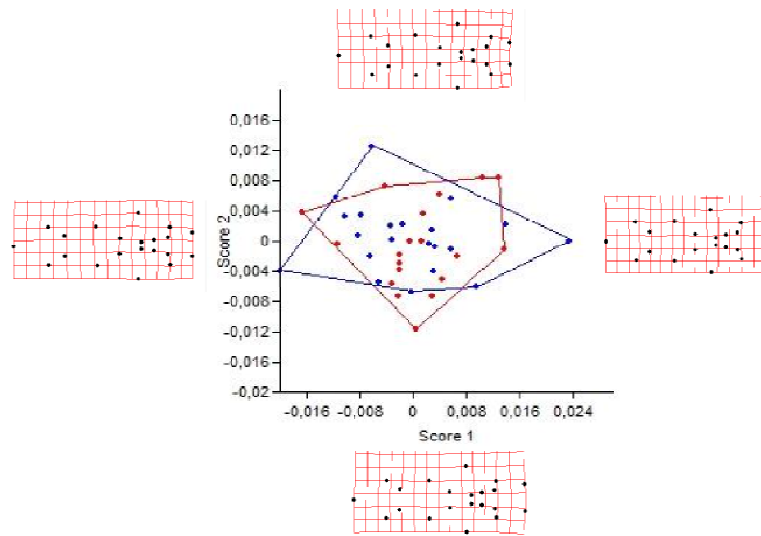


Figura 37.- Warps relativos 1 (score 1) y 2 (score 2) de la vista ventral del cráneo de *T. pecari*. Matriz de energía de plegamiento es elevada a una potencia = 1. Se hace énfasis en diferencias globales. Leyenda: machos (coordenadas rojas) y hembras (coordenadas azules).

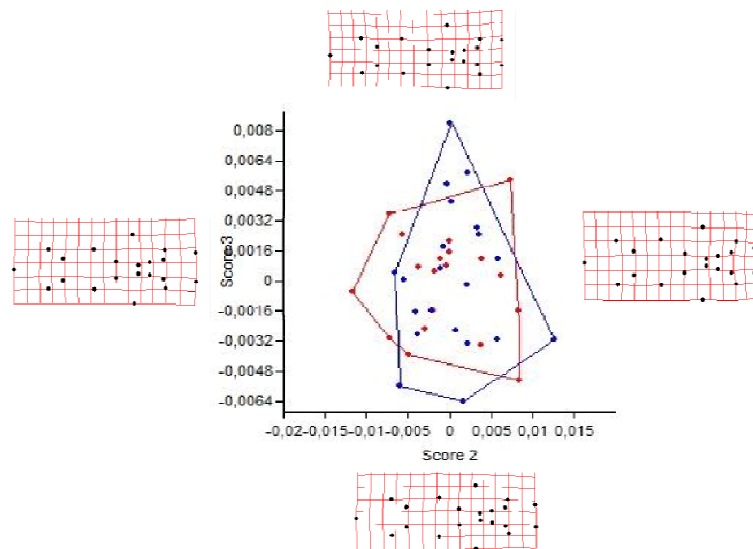


Figura 38.- Warps relativos 2 (score 2) y 3 (score 3) de la vista ventral del cráneo de *T. pecari*. Matriz de energía de plegamiento es elevada a una potencia = 1. Se hace énfasis en diferencias globales. Leyenda: machos (coordenadas rojas) y hembras (coordenadas azules).

Los primeros tres warps relativos de las configuraciones no ponderadas por la matriz de energía de plegamiento explican el 55,2% de la variabilidad de los cráneos (Figuras 33 y 34). Aquellos que hacen énfasis en las diferencias locales explican 46,8% (Figuras 35 y 36), y los que hacen énfasis en los cambios globales, el 85,7% de la variabilidad (Figuras 37 y 38).

Los warps relativos de la vista ventral indican que existen pocas diferencias totales, locales y globales entre machos y hembras.

Pecari tajacu

P. tajacu es la especie con individuos de menor tamaño y cuenta con un tamaño muestral de 46 individuos, de los cuales 23 son machos y 23 son hembras. Los resultados son agrupados según las vistas de los cráneos: dorsal, lateral y ventral.

No se encontraron diferencias significativas de las tallas del centroide entre sexos en ninguna de las tres vistas analizadas. Las muestras de la vista ventral resultaron ser además heterocedásticas (F , p -valor ≤ 0.02). Una prueba no paramétrica de Mann-Witney de comparación de medias demostró que estos dos grupos tampoco diferían en tamaño. Todas las distancias de Procrustes entre configuraciones fueron prácticamente idénticas a las distancias Euclídeas correspondientes en todos los sexos y vistas de los cráneos estudiados (Tabla 5).

Tabla 5.- Comparación entre distancias de Procrustes y distancias Euclídeas entre todas las configuraciones de *P. tajacu* utilizando una regresión lineal. La proyección utilizada en el plano tangente es ortogonal. Leyenda: VD = vista dorsal del cráneo; VL= vista lateral del cráneo; VV = vista ventral del cráneo.

	VD	VL	VV
Intercepto	0	0	0
Pendiente	0.99	0.99	0.99
Correlación	1	1	1

En la tabla 5 se puede observar que en las tres vistas de esta especie la correlación es igual a uno (1) teniendo el punto de corte con el eje Y (Intercepto) igual a cero (0) y una pendiente bastante cercana a uno (1), las tres, condiciones indispensables para continuar con nuestro estudio.

Vista dorsal del cráneo

Un total de 17 hitos fueron colocados en las vistas dorsales de los cráneos de *P. tajacu*. Se puede considerar que las distribuciones de los hitos alrededor de sus correspondientes centroides es, a primera vista, isotrópica (i.e., de la misma forma, en este caso redondeada) en todos los hitos, menos en los 4, 5, 6, 7, 14 y 15. En estos seis hitos, a diferencia de los anteriores, la nube de coordenadas es alargada, revelando un número de grados de libertad espacial menor en estas estructuras (Figura 12). El patrón de varianza-covarianza de las distribuciones de hitos es variable, siendo pequeña en el hitos localizados en el extremo proximal del hueso nasal (1) y en los extremos izquierdo y derecho de la cresta sagital (16 y 17) y grande (en una sola dimensión) en los hitos 4, 5, 6, 7, 14 y 15, e intermedia en los hitos restantes.

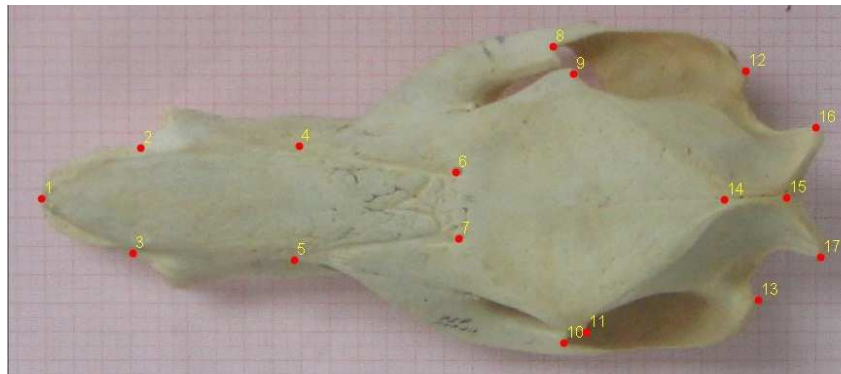


Figura 39.- Configuraciones alineadas de machos (coordenadas rojas) y hembras (coordenadas azules) de la vista dorsal del cráneo de *P. tajacu*. Cada configuración posee 17 hitos.

Las diferencias entre las configuraciones de la vista dorsal de los cráneos de machos y hembras de *P. tajacu* no fueron significativas (T^2 Hotelling, p -valor $\leq 0,1731$). El solapamiento que se infiere en los cráneos de los individuos de los dos sexos puede observarse claramente en los componentes lineales (Figura 40), en los warps parciales (Figura 41) y en los warps relativos (Figuras 42 a 47).

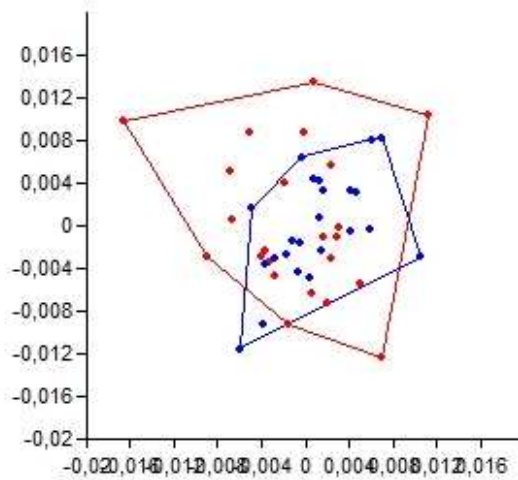


Figura 40.- Componentes lineales de la vista dorsal de *P. tajacu*. Leyenda: machos (coordenadas rojas) y hembras (coordenadas azules).

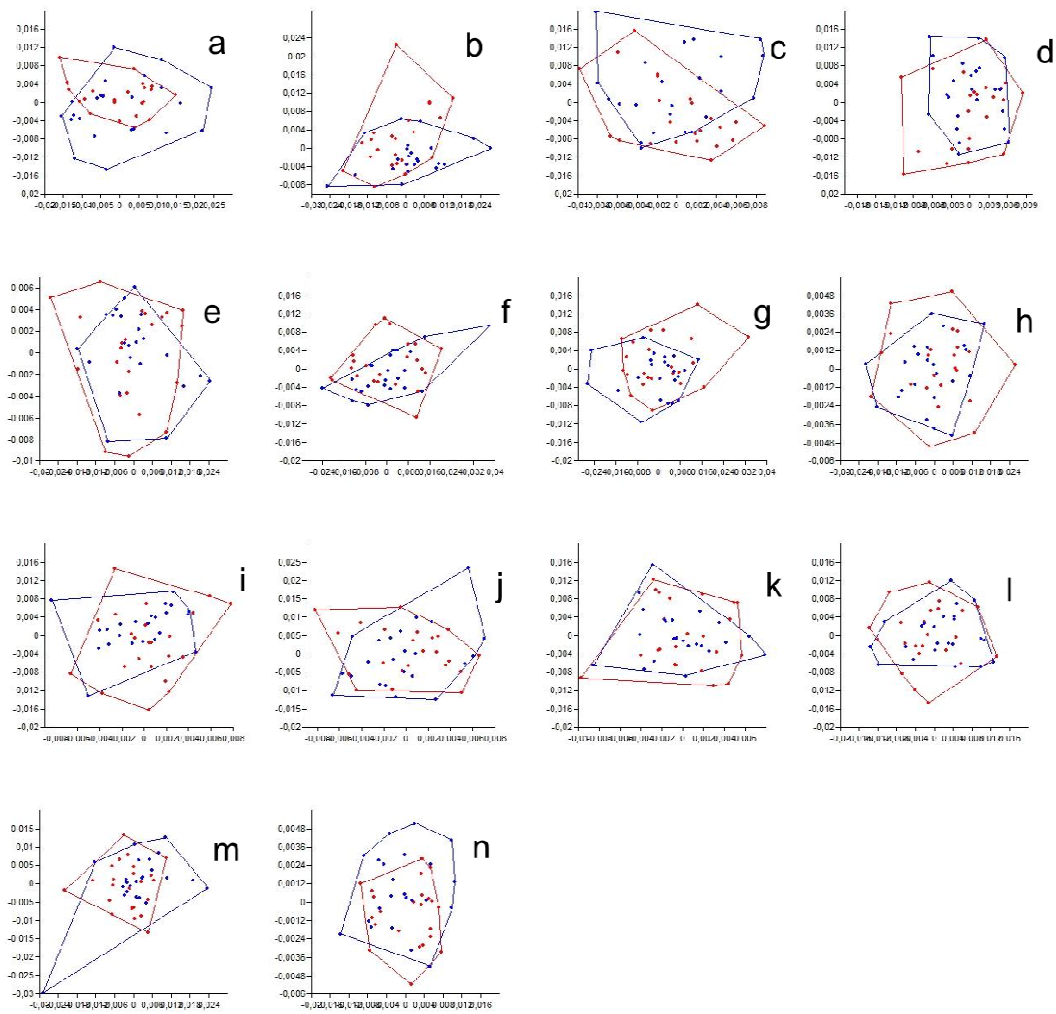


Figura 41.- Warps parciales de la vista dorsal del cráneo de *P. tajacu*, donde se observar en la parte superior los warps con menor energía de plegamiento y mientras vamos bajando aumenta la energía de plegamiento. Se presentan los componentes X (eje horizontal) y Y (eje vertical) de cada componente. De izquierda a derecha, y de arriba abajo, el gráfico a corresponde al warp parcial 1, el b al warp parcial 2, y así sucesivamente. El gráfico n corresponde al warp parcial 14. Leyenda: machos (coordenadas rojas) y hembras (coordenadas azules).

En la Figura 41 se puede evidenciar que las deformaciones tanto en hembras como en machos se solapan, encontrándose una gran variabilidad dentro de los grupos pero no entre ellos.

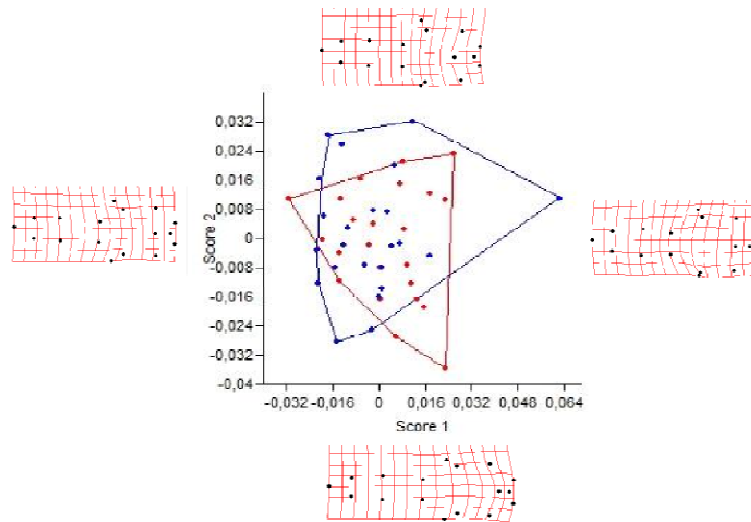


Figura 42.- Warps relativos 1 (score 1) y 2 (score 2) de la vista dorsal del cráneo de *P. tajacu*. Matriz de energía de plegamiento es elevada a una potencia = 0. No se hace énfasis en diferencias globales o locales. Esta vista sólo ilustra la posición relativa de las configuraciones en el espacio tangente. Leyenda: machos (coordenadas rojas) y hembras (coordenadas azules).

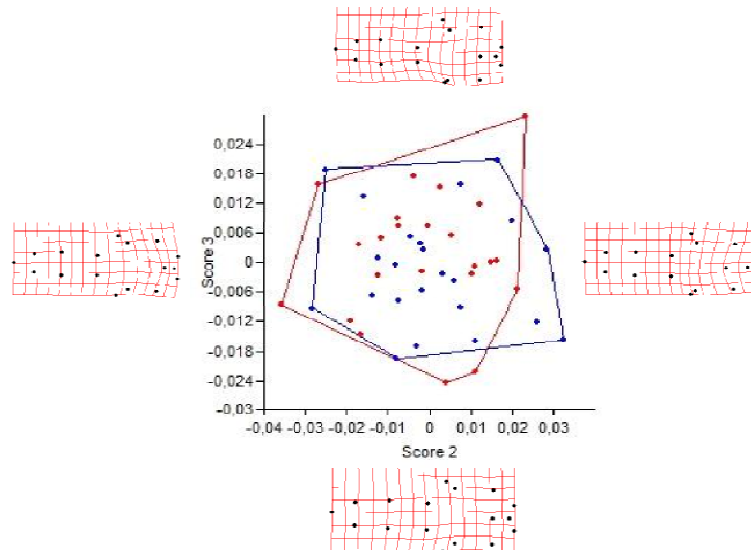


Figura 43.- Warps relativos 2 (score 2) y 3 (score 3) de la vista dorsal del cráneo de *P. tajacu*. Matriz de energía de plegamiento es elevada a una potencia = 0. No se hace énfasis en diferencias globales o locales. Esta vista sólo ilustra la posición relativa de las configuraciones en el espacio tangente. Leyenda: machos (coordenadas rojas) y hembras (coordenadas azules).

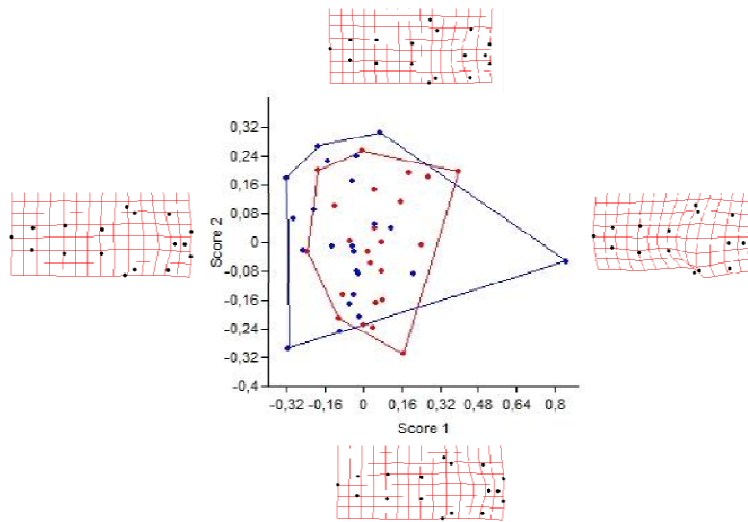


Figura 44.- Warps relativos 1 (score 1) y 2 (score 2) de la vista dorsal del cráneo de *P. tajacu*. Matriz de energía de plegamiento es elevada a una potencia = -1. Se hace énfasis en diferencias locales. Leyenda: machos (coordenadas rojas) y hembras (coordenadas azules).

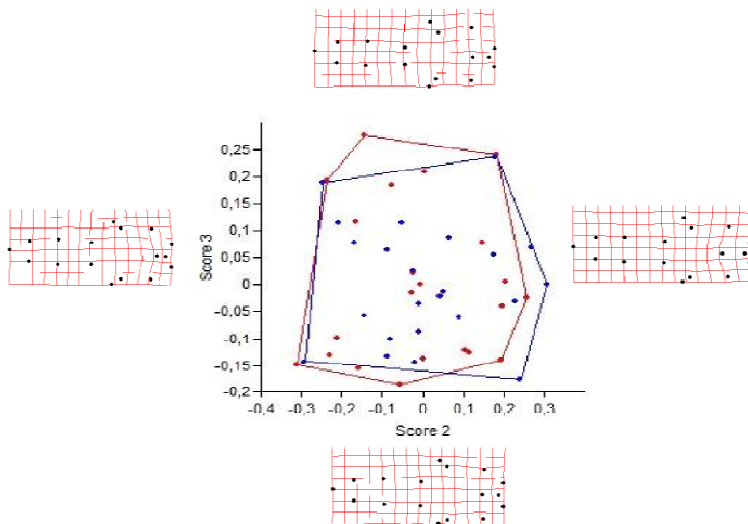


Figura 45.- Warps relativos 2 (score 2) y 3 (score 3) de la vista dorsal del cráneo de *P. tajacu*. Matriz de energía de plegamiento es elevada a una potencia = -1. Se hace énfasis en diferencias locales. Leyenda: machos (coordenadas rojas) y hembras (coordenadas azules).

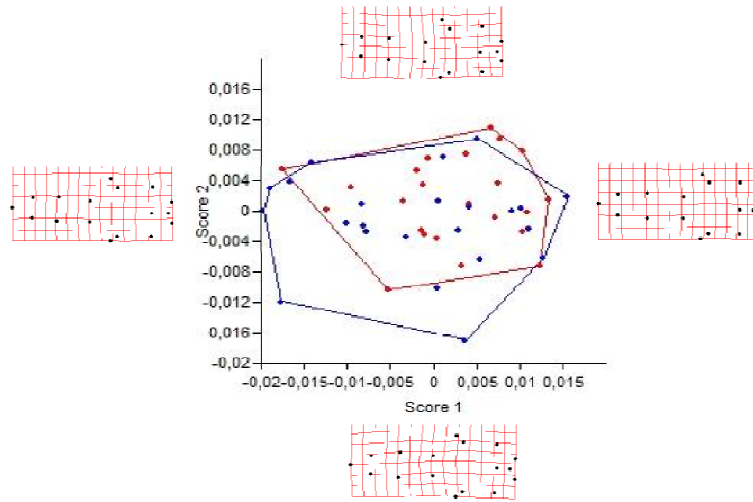


Figura 46.- Warps relativos 1 (score 1) y 2 (score 2) de la vista dorsal del cráneo de *P. tajacu*. Matriz de energía de plegamiento es elevada a una potencia = 1. Se hace énfasis en diferencias globales. Leyenda: machos (coordenadas rojas) y hembras (coordenadas azules).

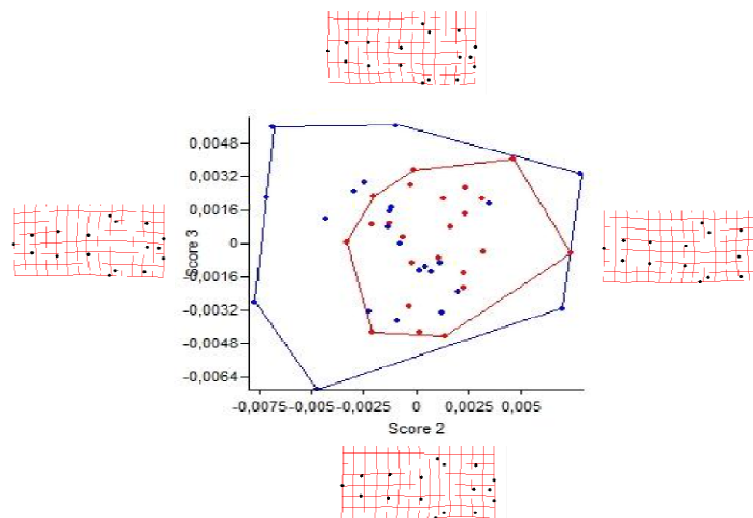


Figura 47.- Warps relativos 2 (score 2) y 3 (score 3) de la vista dorsal del cráneo de *P. tajacu*. Matriz de energía de plegamiento es elevada a una potencia = 1. Se hace énfasis en diferencias globales. Leyenda: machos (coordenadas rojas) y hembras (coordenadas azules).

Los primeros tres warps relativos de las configuraciones no ponderadas por la matriz de energía de plegamiento explican el 47,5% de la variabilidad de los cráneos (Figuras 42 y 43). Aquellos en los que hacen énfasis en las diferencias locales explican 57,2% (Figuras 44 y 45), y los que hacen énfasis en los cambios globales, el 74,5% de la variabilidad (Figuras 46 y 47).

Los warps relativos correspondientes a esta vista, no ilustran ninguna diferencia general entre machos y hembras de la especie *P. tajacu* en su vista (Figuras 42 y 43).

Tampoco se observan diferencias locales (Figuras 44 y 45) y globales (Figuras 46 y 47) en la vista dorsal entre machos y hembras, sin embargo, encontramos que las hembras son de mayor variabilidad que los machos.

Vista lateral del cráneo

Un total de 18 hitos fueron colocados en las vistas laterales de los cráneos de *P. tajacu*. Las distribuciones de los hitos alrededor de sus correspondientes centroides es isotrópica (i.e., de la misma forma) en todos los hitos (Figura 48). El patrón de varianza-covarianza de las distribuciones de los hitos es variable como en la vista anterior, siendo pequeña en los hitos localizados en el hocico (1, 2 y 3) y grande en los demás hitos, en especial en los hitos 6, 7, 8, 9, 11, 16 y 17.

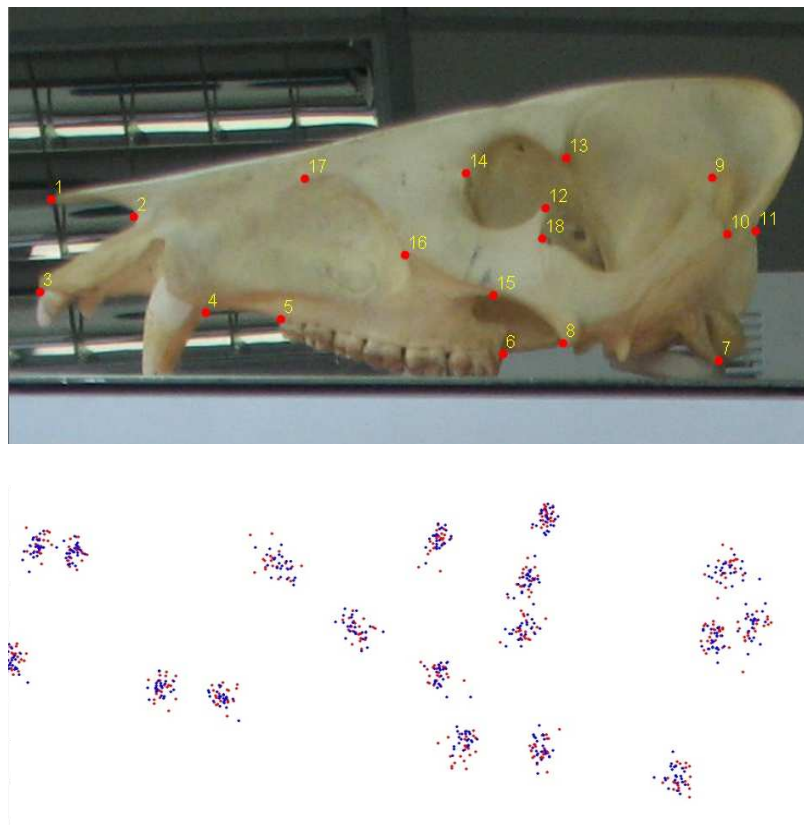


Figura 48.- Configuraciones alineadas de machos (coordenadas rojas) y hembras (coordenadas azules) de la vista lateral del cráneo de *P. tajacu*. Cada configuración posee 18 hitos.

Las diferencias entre las configuraciones de los cráneos de individuos de los dos sexos no fueron significativas (T^2 de Hotelling, p -valor ≤ 0.088). Sin embargo, este valor de significancia fue bastante bajo, lo que sugiere que de todas las vistas estudiadas en los cráneos de esta especie, ésta es la que presenta las diferencias más marcadas entre machos y hembras. La sobreposición de estos grupos se aprecia claramente en los componentes lineal (Figura 49), warps parciales (Figura 50) y en los análisis de warps relativos (Figuras 51 a 56).

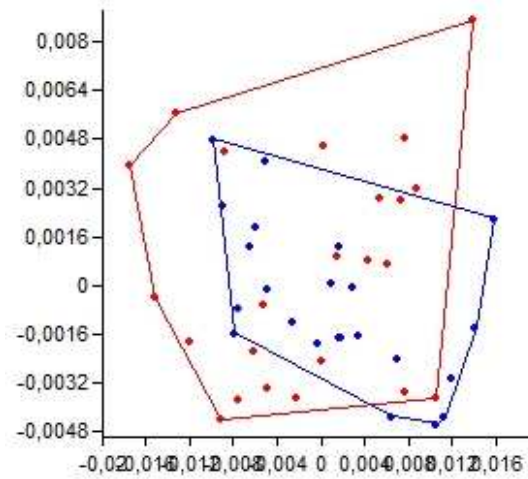


Figura 49.- Componentes lineales de la vista lateral de *P. tajacu*. Leyenda: machos (coordenadas rojas) y hembras (coordenadas azules).

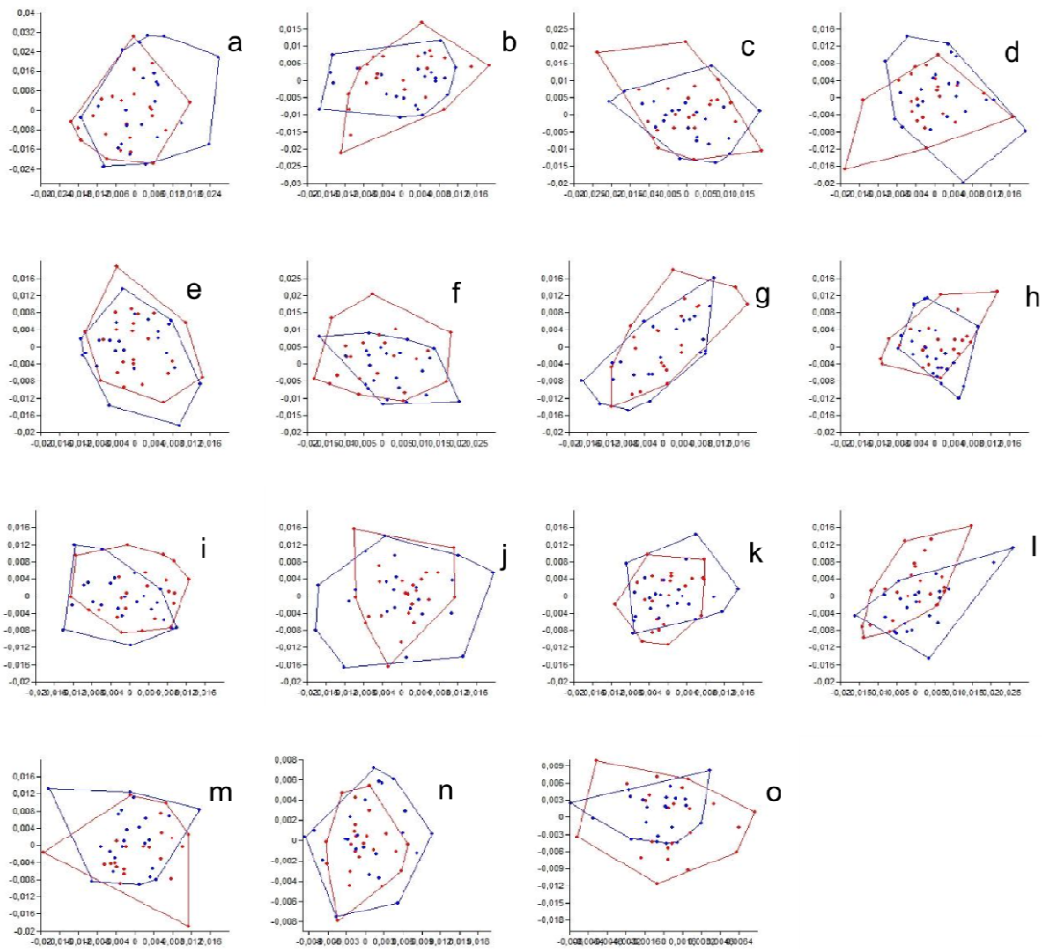


Figura 50.- Warps parciales de la vista lateral del cráneo de *P. tajacu*, donde se observar en la parte superior los warps con menor energía de plegamiento y mientras vamos bajando aumenta la energía de plegamiento. Se presentan los componentes X (eje horizontal) y Y (eje vertical) de cada componente. De izquierda a derecha, y de arriba abajo, el gráfico a corresponde al warp parcial 1, el b al warp parcial 2, y así sucesivamente. El gráfico o corresponde al warp parcial 15. Leyenda: machos (coordenadas rojas) y hembras (coordenadas azules).

Los warps parciales se muestran cuales son las diferencias entre las configuraciones de cada uno con respecto a la configuración consenso, (Figura 50) se puede apreciar que las deformaciones tanto en hembras como en machos se solapan, encontrándose una gran variabilidad dentro de los grupos pero no entre ellos.

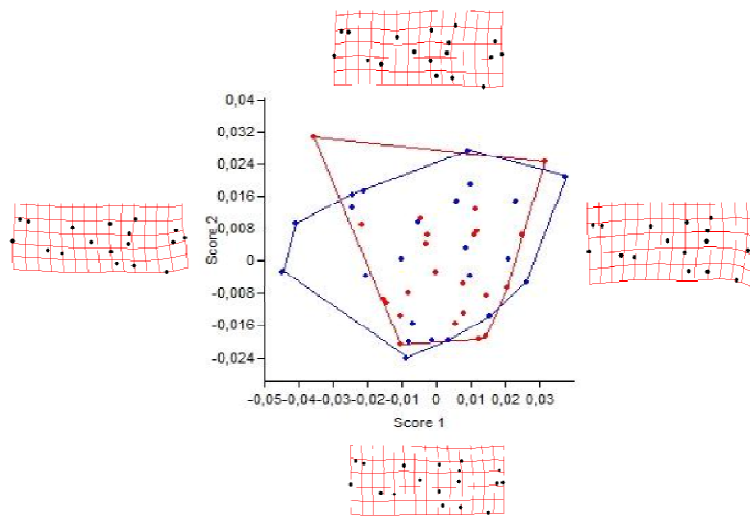


Figura 51.- Warps relativos 1 (score 1) y 2 (score 2) de la vista lateral del cráneo de *P. tajacu*. Matriz de energía de plegamiento es elevada a una potencia = 0. No se hace énfasis en diferencias globales o locales. Esta vista sólo ilustra la posición relativa de las configuraciones en el espacio tangente. Leyenda: machos (coordenadas rojas) y hembras (coordenadas azules).

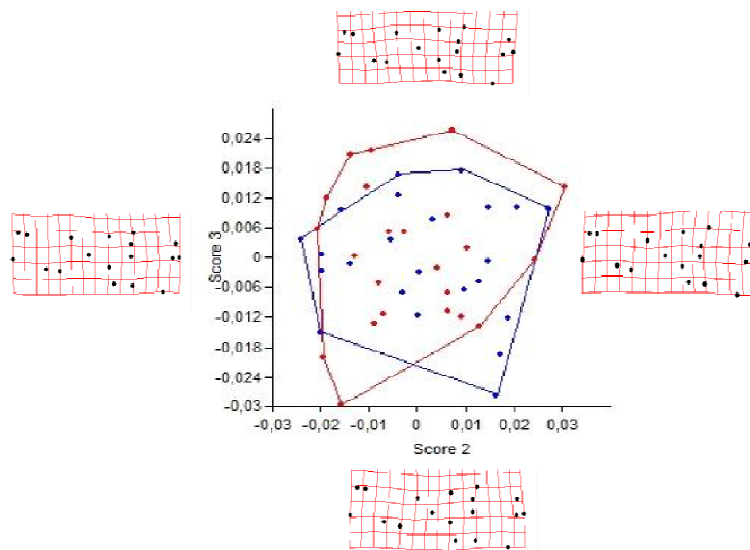


Figura 52.- Warps relativos 2 (score 2) y 3 (score 3) de la vista lateral del cráneo de *P. tajacu*. Matriz de energía de plegamiento es elevada a una potencia = 0. No se hace énfasis en diferencias globales o locales. Esta vista sólo ilustra la posición relativa de las configuraciones en el espacio tangente. Leyenda: machos (coordenadas rojas) y hembras (coordenadas azules).

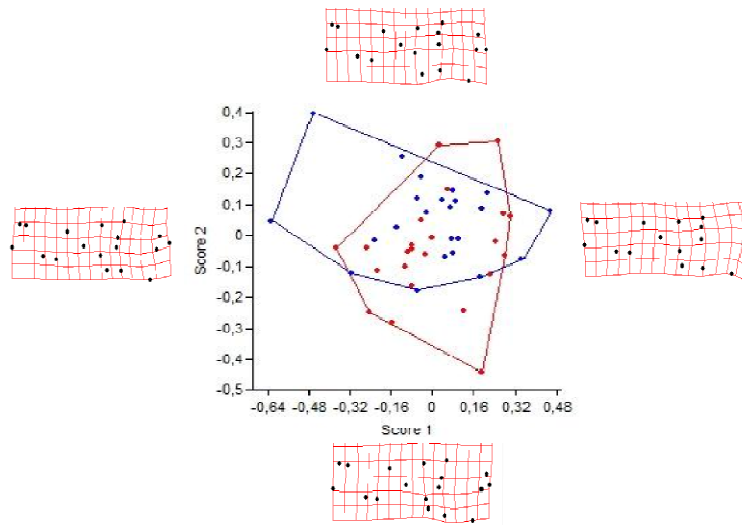


Figura 53.- Warps relativos 1 (score 1) y 2 (score 2) de la vista lateral del cráneo de *P. tajacu*. Matriz de energía de plegamiento es elevada a una potencia = -1. Se hace énfasis en diferencias locales. Leyenda: machos (coordenadas rojas) y hembras (coordenadas azules).

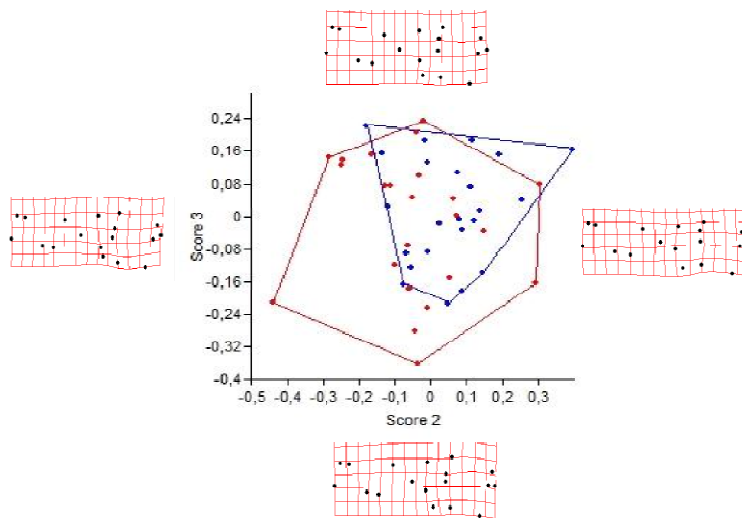


Figura 54.- Warps relativos 2 (score 2) y 3 (score 3) de la vista lateral del cráneo de *P. tajacu*. Matriz de energía de plegamiento es elevada a una potencia = -1. Se hace énfasis en diferencias locales. Leyenda: machos (coordenadas rojas) y hembras (coordenadas azules).

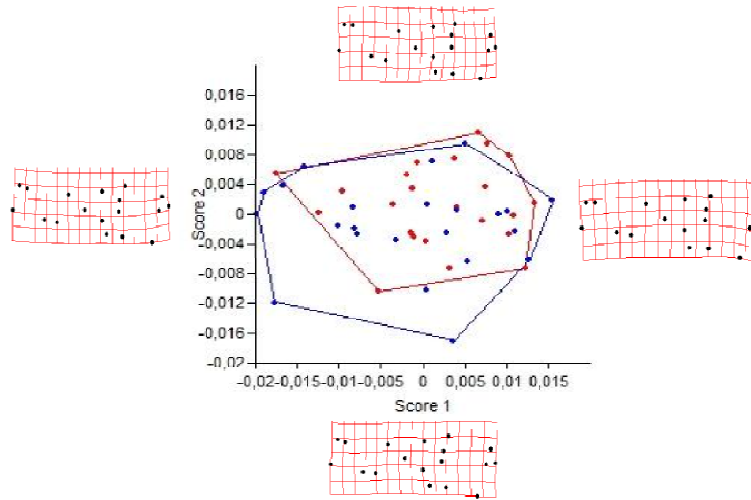


Figura 55.- Warps relativos 1 (score 1) y 2 (score 2) de la vista lateral del cráneo de *P. tajacu*. Matriz de energía de plegamiento es elevada a una potencia = 1. Se hace énfasis en diferencias globales. Leyenda: machos (coordenadas rojas) y hembras (coordenadas azules).

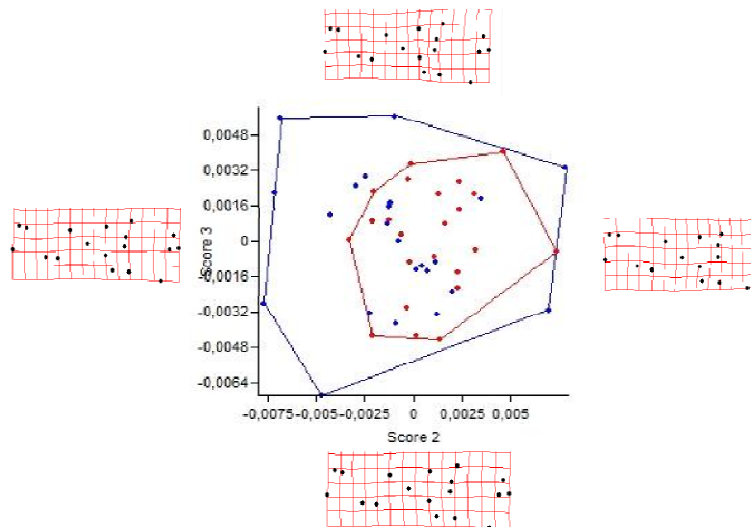


Figura 56.- Warps relativos 2 (score 2) y 3 (score 3) de la vista lateral del cráneo de *P. tajacu*. Matriz de energía de plegamiento es elevada a una potencia = 1. Se hace énfasis en diferencias globales. Leyenda: machos (coordenadas rojas) y hembras (coordenadas azules).

Los primeros tres warps relativos de las configuraciones no ponderadas por la matriz de energía de plegamiento explican el 42,6% de la variabilidad de los cráneos (Figuras 51 y 52). Aquellos en los que hacen énfasis en las diferencias locales explican 46% (Figuras 53 y 54), y los que hacen énfasis en los cambios globales, el 87,9% de la variabilidad (Figuras 55 y 56).

Los warps relativos de la vista lateral indican que las diferencias totales (Figuras 51 y 52), locales (Figuras 53 y 54) y globales (Figuras 55 y 56), no son significativas y que la variabilidad dentro de los machos es aparentemente mayor que la de las hembras.

Vista ventral del cráneo

Un total de 19 hitos fueron colocados en las vistas ventrales de los cráneos de *P. tajacu*. Las distribuciones de los hitos alrededor de sus correspondientes centroides es isotrópica (i.e., de la misma forma, en este caso también redondeada) en todos los hitos (Figura 57). El patrón de varianza-covarianza de las distribuciones de los hitos es variable como en la vista anterior, siendo pequeña en los hitos 1, 4, 5, 12 y 13, y un poco más grande en los restantes.

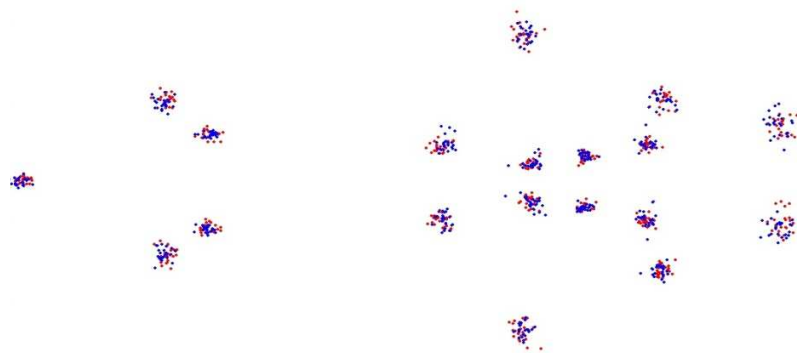
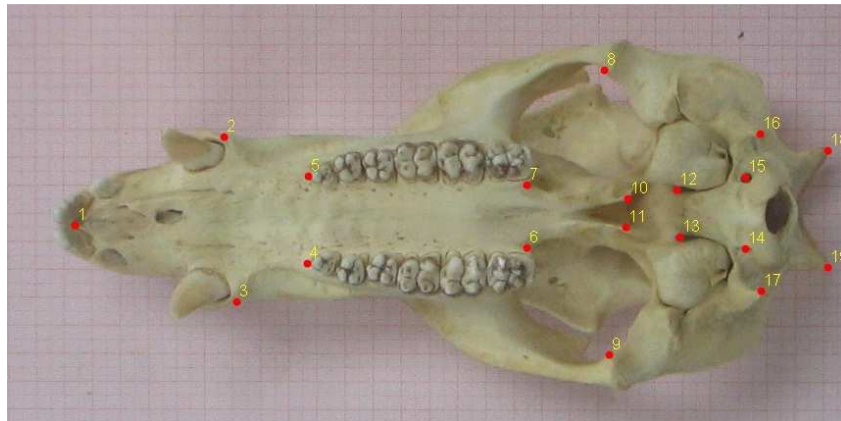


Figura 57.- Configuraciones alineadas de machos (coordenadas rojas) y hembras (coordenadas azules) de la vista ventral del cráneo de *P. tajacu*. Cada configuración posee 19 hitos.

Las diferencias entre las configuraciones de los cráneos de individuos de los dos sexos no fueron significativas (T^2 de Hotelling, p -valor ≤ 0.35). La sobreposición de estos grupos se hace evidente en los componentes lineales (Figura 58), en los warps parciales (Figura 59) y en los análisis de warps relativos correspondientes (Figuras 60 a 65).

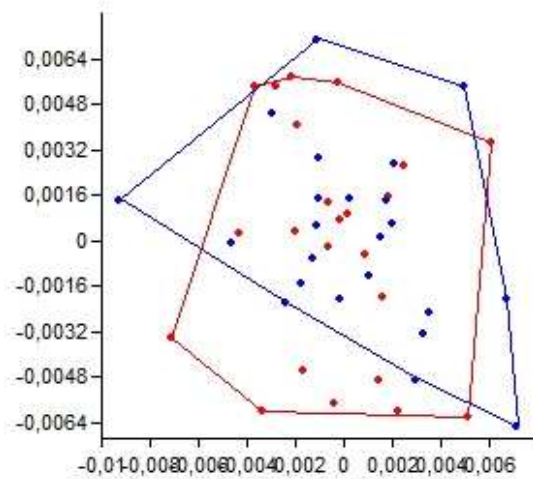


Figura 58.- Componentes lineales de la vista ventral de *P. tajacu*. Leyenda: machos (coordenadas rojas) y hembras (coordenadas azules).

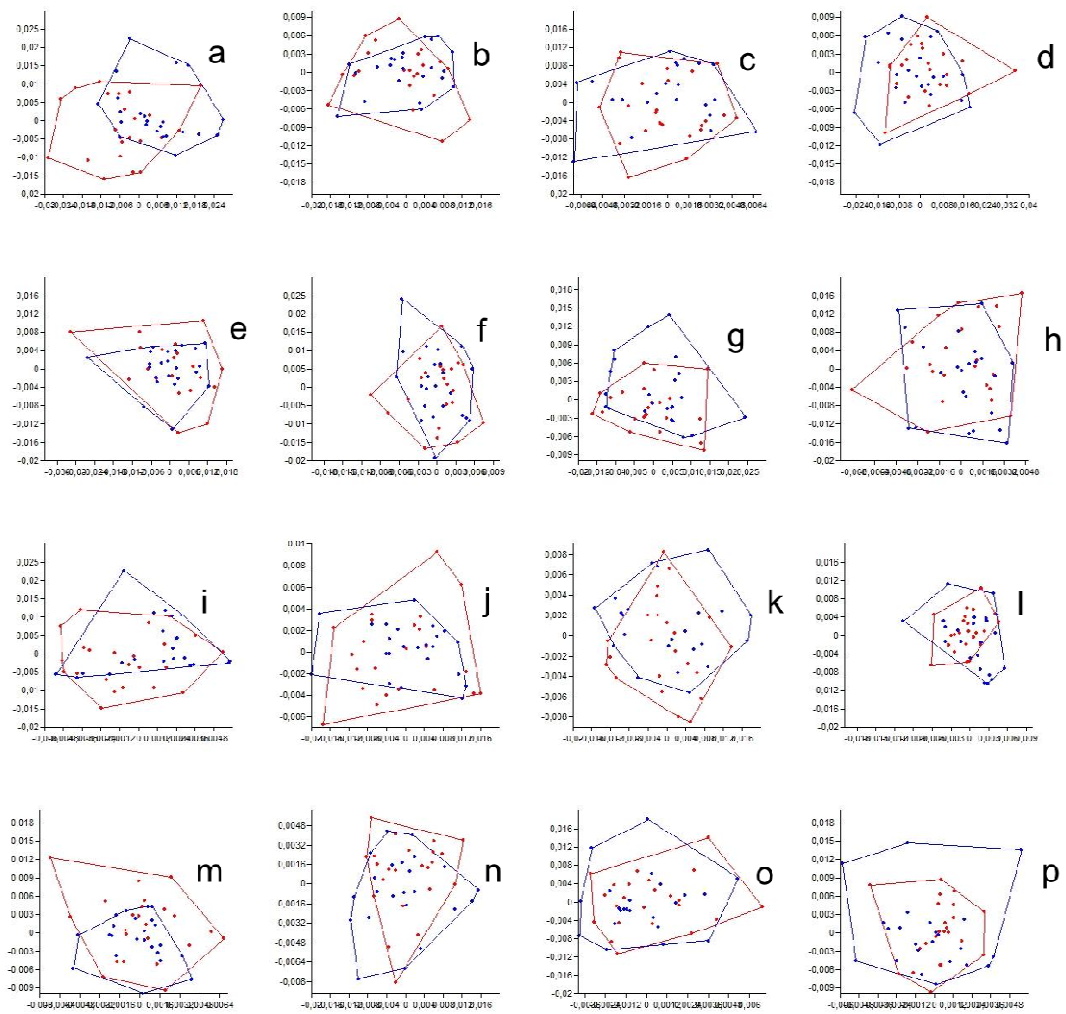


Figura 59.- Warps parciales de la vista ventral del cráneo de *P. tajacu*, donde se observan en la parte superior los warps con menor energía de plegamiento y mientras vamos bajando aumenta la energía de plegamiento. Se presentan los componentes X (eje horizontal) y Y (eje vertical) de cada componente. De izquierda a derecha, y de arriba abajo, el gráfico a corresponde al warp parcial 1, el b al warp parcial 2, y así sucesivamente. El gráfico p corresponde al warp parcial 16. Leyenda: machos (coordenadas rojas) y hembras (coordenadas azules).

Al igual que en los casos anteriores, los warps parciales indican que las configuraciones de machos y hembras son similares entre sí y que existe una variabilidad mayor dentro de los grupos que entre ellos.

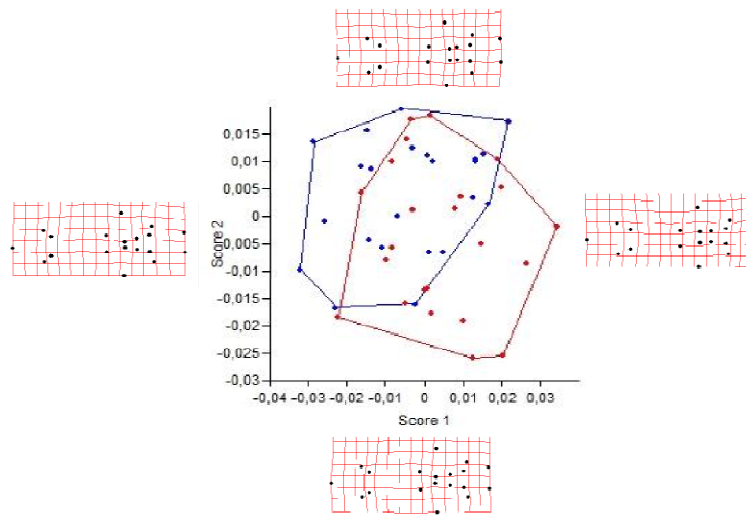


Figura 60.- Warps relativos 1 (score 1) y 2 (score 2) de la vista ventral del cráneo de *P. tajacu*. Matriz de energía de plegamiento es elevada a una potencia = 0. No se hace énfasis en diferencias globales o locales. Esta vista sólo ilustra la posición relativa de las configuraciones en el espacio tangente. Leyenda: machos (coordenadas rojas) y hembras (coordenadas azules).

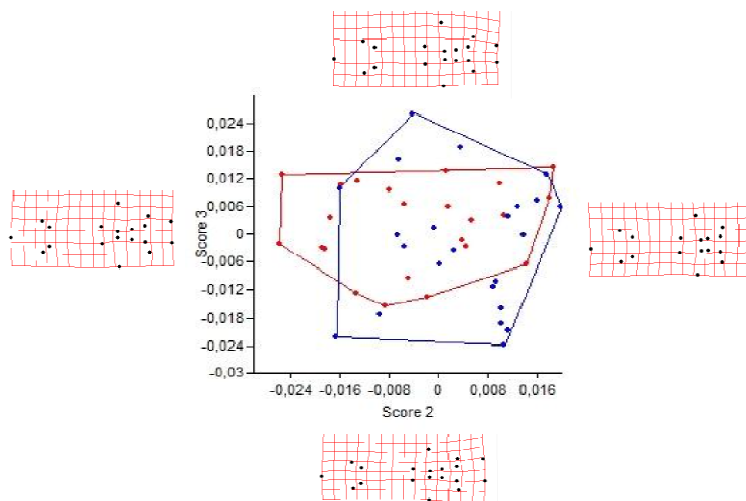


Figura 61.- Warps relativos 2 (score 2) y 3 (score 3) de la vista ventral del cráneo de *P. tajacu*. Matriz de energía de plegamiento es elevada a una potencia = 0. No se hace énfasis en diferencias globales o locales. Esta vista sólo ilustra la posición relativa de las configuraciones en el espacio tangente. Leyenda: machos (coordenadas rojas) y hembras (coordenadas azules).

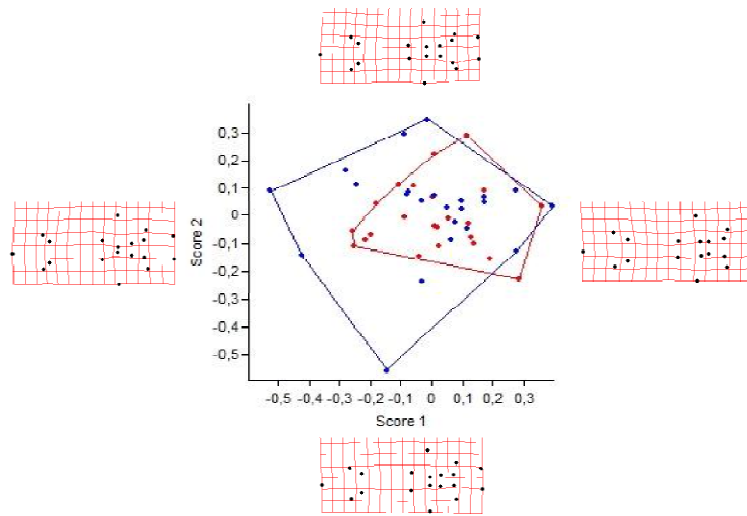


Figura 62.- Warps relativos 1 (score 1) y 2 (score 2) de la vista ventral del cráneo de *P. tajacu*. Matriz de energía de plegamiento es elevada a una potencia = -1. Se hace énfasis en diferencias locales. Leyenda: machos (coordenadas rojas) y hembras (coordenadas azules).

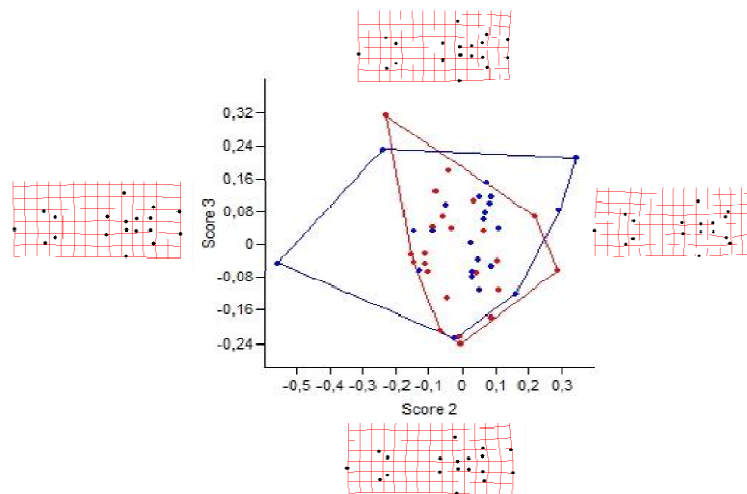


Figura 63.- Warps relativos 2 (score 2) y 3 (score 3) de la vista ventral del cráneo de *P. tajacu*. Matriz de energía de plegamiento es elevada a una potencia = -1. Se hace énfasis en diferencias locales. Leyenda: machos (coordenadas rojas) y hembras (coordenadas azules).

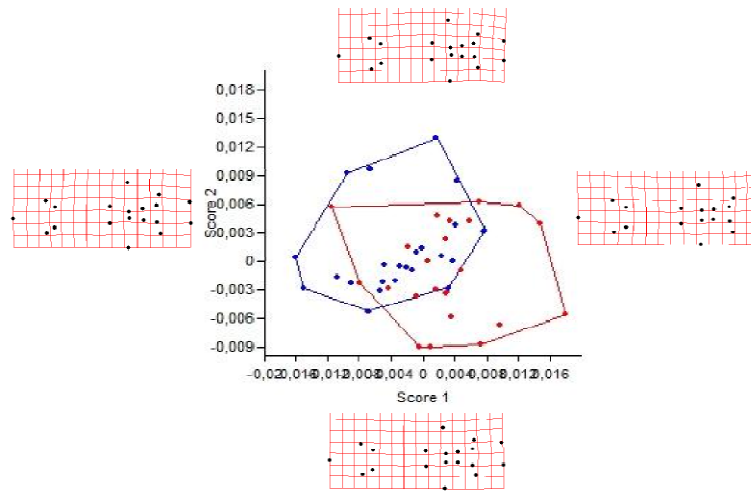


Figura 64.- Warps relativos 1 (score 1) y 2 (score 2) de la vista ventral del cráneo de *P. tajacu*. Matriz de energía de plegamiento es elevada a una potencia = 1. Se hace énfasis en diferencias globales. Leyenda: machos (coordenadas rojas) y hembras (coordenadas azules).

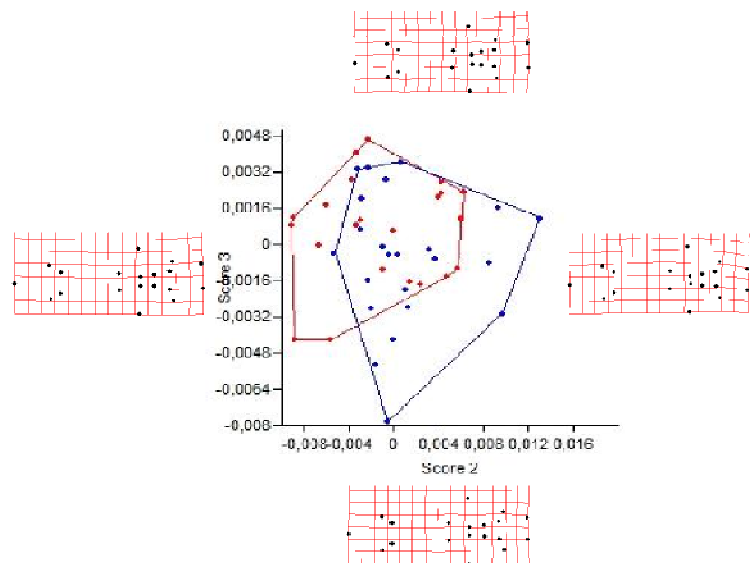


Figura 65.- Warps relativos 2 (score 2) y 3 (score 3) de la vista lateral del cráneo de *P. pecari*. Matriz de energía de plegamiento es elevada a una potencia = 1. Se hace énfasis en diferencias globales. Leyenda: machos (coordenadas rojas) y hembras (coordenadas azules).

Los primeros tres warps relativos de las configuraciones no ponderadas por la matriz de energía de plegamiento explican el 49,0% de la variabilidad de los cráneos (Figuras 60 y 61). Aquellos en los que hacen énfasis en las diferencias locales explican 47,8% (Figuras 62 y 63), y los que hacen énfasis en los cambios globales, el 82,2% de la variabilidad (Figuras 64 y 65).

Los warps relativos de la vista ventral indican que son pocos los cambios totales (Figuras 60 y 61) locales (Figuras 62 y 63) y globales (Figuras 64 y 65), pudiéndose observar que aparentemente las hembras tienen mayor variabilidad que los machos.

DISCUSIÓN

El dimorfismo sexual en la familia *Tayassuidae* es un tema de amplia discusión entre los especialistas en tayassuidos. Autores como Miller (1970) y Wright (1993) encontraron diferencias significativas utilizando métodos multivariados entre los cráneos de especies de *Tayassuidae* de ambos sexos, el primero trabajando con *P. tajacu* encontró diferencias significativas en las longitudes de varios caracteres craneales (longitud, ancho y ángulo del cráneo) y el segundo trabajando con especies tanto extintas como hoy vivientes en contra de diferencias en el arco cigomático y el ancho del canino. Otros autores, como Mayer & Brandt (1982) y SOWLS (1997) afirman que no hay un dimorfismo en ninguna de las especies de esta familia. En la actualidad esta discusión sigue en pie, siendo este estudio un aporte al mismo.

Los resultados obtenidos por Packard y col (1991) y Byer y Bekoff (1981) permiten sugerir la existencia de heterogeneidad en los sistemas de apareamiento. No sería sorprendente entonces encontrar en estas dos especies de *T.* sistemas de apareamiento que oscilaran entre poliginia y promiscuidad, por lo que diferentes grados de selección sexual, y por lo tanto de dimorfismo sexual, podrían estar presentes en diferentes manadas.

Aun así, en este estudio no se encontraron diferencias significativas (globales o locales) en las vistas dorsal, lateral y basal de los cráneos de machos y hembras de las especies *T. pecari* y *P. tajacu*. Los resultados obtenidos son similares a los reportados por Mayer y Brandt (1982) y SOWLS (1997) entre otros, quienes argumentan que estas especies de *Tayassuidae* no son dimórficas.

Los análisis de warps relativos revelaron que la mayor parte de la disparidad de las configuraciones en todas las vistas se asocia a diferencias globales de forma (Figuras 19, 20, 28, 29, 37 y 38, en *T. pecari* y Figuras 46, 47, 55, 56, 64, 65 en *T. tajacu*). Este resultado es consistente con el hecho de que en especies de Tayassuidae (así como en especies de Suidae) es común encontrar una elevada variabilidad morfológica craneana a nivel intraespecífico (Wright 1993; Fairbairn, 1997). Fairbairn (1997, 2005) considera que la plasticidad fenotípica es un factor importante para la discrepancia en muchos estudios sobre dimorfismo sexual.

De manera similar, el análisis de warps parciales reveló que tanto a energías de plegamiento bajas como a energías de plegamiento altas existe un solapamiento entre los grupos de machos y hembras, lo que nos indica que no se encontró dimorfismo sexual en cuanto forma del cráneo entre sexos, en estas dos especies. La poca variabilidad entre sexos de *T. pecari* se localiza en la cresta sagital (más proyectada posteriormente en machos, Figuras 12 a 20), en el arco zigomático (más amplios en machos, Figuras 21 a 29) y en los cóndilos occipitales (más proyectados posteriormente en machos) y en el diastema post-canino (más separados entre sí, en las bocas más anchas de los machos, Figuras 30 a 38). En *P. tajacu* la poca variabilidad entre sexos se observó en el arco zigomático y la cresta sagital (al igual que en la especie anterior, Figuras 45, 46, 55 y 56). Si en efecto estas diferencias no son significativas, podríamos especular que la ausencia en la diferencias en tamaño en ambos sexos descarta de una vez la hipótesis de la gran madre y la selección sexual, debido a que en la selección sexual el sistema reproductivo es la poligamia donde los machos son de mayor tamaño que las hembras. Así mismo, una revisión cuidadosa de las muestras revela que los huesos del cráneo no necesariamente son más robustos en los machos que en las hembras. Si se considerara las peleas entre machos de estas especies observadas en cautiverio como un artefacto del confinamiento (lo que rechaza la hipótesis del

sabotaje femenino) y que tanto los machos como las hembras de estas especies viven en los mismos ambientes y las diferencias morfológicas encontradas no sugieren la existencia de dietas diferentes entre sexos (lo que rechaza la hipótesis ecológica).

En ambos taxa, el valor de significancia más cercano a la zona de rechazo fue el correspondiente al de la vista lateral (T^2 de Hotteling, p-valor ≤ 0.09 en *T. pecari* y p-valor ≤ 0.088 en *T. tajacu*). Las vistas ventrales y dorsales del cráneo son más susceptibles a estar afectadas en una representación 2D que la vista lateral. Debido a que los cráneos se fotografiaron apoyados sobre sí mismos, en las primeras vistas, una gran cantidad de ruido es introducida por la forma de los huesos en la cara opuesta, sobre los cuales estos se apoyan. En las vistas laterales, el ruido introducido por los huesos de la cara sobre la cual se apoyan los cráneos es fácilmente corregido por el análisis de Procrustes, al rotar las configuraciones alrededor de su centroide. Igualmente el hecho de que la imagen de la vista lateral se obtenga a través de un espejo no introduce ruido en el sistema, debido a que este es corregido al eliminar el componente tamaño.

Los análisis multivariados como el T^2 de Hotteling utilizado en este estudio, se basan en matrices de varianza-covarianza y por lo tanto sus resultados son susceptibles a tamaños muestrales pequeños (Pérez, 2009). Nuestro tamaño muestral fue reducido, a pesar de utilizar todos los especímenes disponibles en los museos. Es por lo tanto posible que nuestros resultados reflejen este sesgo en particular.

Según Voss y col. (1990), el dimorfismo sexual puede ser difícil de detectar en muestras de poblaciones naturales. Autores como Shea (1983), Cochard (1985) y O'Higgins (2001) trabajando con primates, reportan que el dimorfismo sexual es más fácilmente observable si las muestras incluyen variabilidad ontogénica. Esto no pudo ser llevado a cabo en este estudio

debido a que se utilizaron solamente muestras de museo, muchas provenientes de la caza ilegal de estas especies, y por lo tanto compuestas principalmente por individuos adultos.

Autores como Fairbairn (1997) consideran que el dimorfismo sexual podría ser variable entre grupos que provienen de regiones aisladas geográficamente, aspecto éste que no se ha estudiado en estas especies. Tanto *T. pecari* como *P. tajacu* ocupan hábitats a los dos lados del río Orinoco, que funciona como una gran barrera importante en la distribución de especies. En efecto, estudios previos (Castellanos, 1982) y análisis preliminares llevados a cabo en este trabajo, sugieren que existen diferencias significativas entre la forma de los cráneos de individuos de la misma especie, provenientes de poblaciones a ambos lados de esta barrera. Sin embargo, un tamaño muestral asociado con esta barrera geográfica muy dispar (*T. pecari* = 7 Norte Orinoco, 34 Sur Orinoco, *P. tajacu* = 38 Norte Orinoco, 8 Sur Orinoco) no permitió poner a prueba la existencia de dimorfismo dentro de cada uno de estos grupos.

Wright (1991) estudiando el dimorfismo sexual en esta familia Tayassuidae, llega a la conclusión de que éste se ha ido perdiendo gradualmente a lo largo de su evolución. Este autor considera que especies extintas, más ancestrales de Tayassuidae poseían caracteres ampliamente dimórficos, como los arcos zigomáticos.

Para finalizar, la ausencia de dimorfismo sexual en estas dos especies podría ser el resultado de un sistema de apareamiento promiscuo. Sin embargo, esta afirmación constituye la hipótesis alternativa de este estudio y por lo tanto, sólo puede ser considerada aquí como una especulación.

CONCLUSIONES

- En este estudio no se encontraron diferencias significativas en las vistas dorsales, laterales y basales de los cráneos de individuos de *T. pecari* y *P. tajacu* pertenecientes a diferentes sexos, por lo que a este estudio concierne, los cráneos de estas dos especies no son sexualmente dimórficos.
- La poca variabilidad entre individuos hembras y machos de *T. pecari* se localizó en el arco zigomático, la cresta sagital, los cóndilos occipitales y el diastema post-canino. En *P. tajacu* la mayor variabilidad entre sexos se observó en el arco zigomático y la cresta sagital, permitiéndonos sugerir o inferir una sistema reproductivo promiscuo como nuestra hipótesis alternativa.

RECOMENDACIONES

- Es necesario incrementar el número de muestras de cada especie para asegurar que las pruebas estadísticas multivariadas sean poderosas. El tamaño muestral de nuestro estudio fue relativamente bajo (N = 41 en *T. pecari* y N = 46 en *T. tajacu*). Lamentablemente, no todos los museos de ciencias naturales a los que acudimos respondieron a nuestra solicitud de revisión de muestras. Además, en las colecciones a las que sí tuvimos acceso una proporción muy baja de cráneos estaban sexados.
- Es posible que los cráneos de estas especies tengan una gran variabilidad morfológica, lo que introduce una gran variabilidad en el análisis. Una manera de abordar este problema es el incluir dentro de las muestras a individuos de varias edades con la finalidad de detectar potenciales diferencias en la forma de los cráneos a lo largo del tiempo a través de su trayectoria ontogenética, que directamente de uno o un reducido número de grupos etarios.
- En futuros estudios, con un tamaño muestral más elevado que el utilizado aquí, deberían considerarse las zonas geográficas de donde provienen los individuos. Individuos de *T. pecari* y *T. tajacu* provenientes de la zona sur del río Orinoco suelen ser de mayor tamaño que los provenientes de la zona norte (Castellanos, 1982).

BIBLIOGRAFÍA

- Abraham, J.N. (1998). An Ecological theory of sexual dimorphism in animal. *Acta Bioth.* **46**: 23-35.
- Abouheif, E. y Fairbairn, D.J.(1997). A comparative análisis of allometry for sexual size dimorphism: assessing rensch's rule. *Am. Nat.* **149**: 540-562.
- Badyaev, A. (2002). Growing apart: an ontogenetic perspective on the evolution of sexual size dimorphism. *Trends. Ecol. & Evol.* **17**: 369-378.
- Barreto, G. R. y Hernández, O. E. (1988). Aspectos bioecológicos de los báquiros (*Tayassu tajacu* y *T. pecari*) en el Estado de Cojedes: Estudio comparativo. Tesis de Licenciatura. Univ. Central de Venezuela. Caracas, Venezuela.
- Bisbal, F. y Jimenez, N. (1995), Distribución y Taxonomía de baquiros (*Tayassu Pecari* y *Tayassu tajacu*) en Venezuela. *Acta Cien. Venez.* **46**: 115-124.
- Blanckenhorn, W.U., Preziosi, R.F. & Fairbairn D.J. (1995). Time and energy constraints and the evolution of sexual size dimorphism, to-eat or to mate? *Evol. Ecol.* **9**: 369-381.
- Bookstein, F.L. (1991). *Morphometric tools for landmark data*. Cambridge University Press, Cambridge
- Brown, W.L. y Wilson E.O. (1956). Character displacement. *Syst. Zool.* **7**:49-64.
- Byers, J.A. y Bekoff, M. (1981). Social, spacing, and cooperative behavior of the collared peccary, *Tayassu tajacu*. *J. Mammal.* **62**: 767-785.
- Castellanos, H.G. (1982). Patrones de movimiento y uso de hábitat de báquiro de collar *Tayassu tajacu* en los llanos centrales de Venezuela. Tesis de Licenciatura. Univ. Central de Venezuela. Caracas, Venezuela.
- Cardini, A. y Tongiorgi, P. (2003). Yellow-bellied marmots (*Marmota flaviventris*) “in the shape space” (Rodentia, Sciuridae): sexual dimorphism, growth and allometry the mandible. *Zoomorphology* **122**: 11-23
- Cochard, L.R. (1985). Ontogenetic allometry of the skull and dentition of the rhesus monkey (*Macaca mulatta*). New York: Plenum Press.
- Davis, C. y Roth , L.. (2008). the evolution of sexual size dimorphism in cottontail rabbits (*Silvilagus, Leporidae*). *Biol. J. of the Linn. Soc.* **95**: 141-156.

- Darwin, C.R. (1871). *The descent of the man and selection in relationship to sex*. J. Murray, London.
- Fairbairn, D.J. (1997). Allometry for sexual size dimorphism: Pattern and process in the coevolution of body size in males and females. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **28**: 659- 687
- Fairbairn, D.J. (2005). Allometry for sexual size dimorphism: testing two hypotheses for Rensch's rule in the water strider *Aquarius remigis*. *Am. Nat.* **166**: S69-S84.
- Franklin, D., Freedman, L., Milne, N. y Oxnard C.E.(2006). A geometric morphometric study of sexual dimorphism in the crania of indigenous southern Africans. *S. Afric. J. of Scien.* **102**: 229-238.
- Hedrick, A.V. y Temeles, E.J. (1989) The evolution of sexual dimorphism in animals: hypothesis and tests. *Trends. Ecol. Evol.* **4**: 136-138.
- Isaac, J.L. (2005). Potential causes and life-history consequences of sexual size dimorphism in mammals. *Mammals* **35**: 101-115.
- Kaliontzopoulou, A., Carretero, M.A. y Llorente, G.A. (2008). Head shape allometry and proximate causes of head sexual dimorphism in *Podarcis lizards*; joining linear and geometric morphometrics. *Biol. J. Linn. Soc.* **93**: 111-124.
- Kiltie, R.A. (1981). Stomach contents of rain forest peccaries (*Tayassu tajacu* and *Tayassu pecari*). *Biotropica* **13**: 234-236.
- Lande, R. (1980) Sexual dimorphism, sexual selection and adaptation in polygenic characters. *Evolution* **34**: 292-207.
- Linares, O. (1998). *Mamíferos de Venezuela*. Ed. Sociedad Conservacionista Audubon de Venezuela & British Petroleum de Venezuela. Caracas, Venezuela.
- Maier, R. (2001). *Comportamiento Animal: un enfoque evolutivo y ecológico*. Editado por JM Cejudo. Madrid: McGraw-Hill.
- Mayer, J.J. y Brandt P.N. (1982). Identify, distribution, and natural history of the peccaries, Tayassuidae. *Spec. Pub. Pymat. Lab of Ecol.* **6**: 433-455.
- Mayer, J. J. y Wetzell, R. M. (1987). *Tayassu pecari*. Mammalian Species; **293**: 1-7.
- Miller, S.J. (1970). Sex and age determination of the collared peccary (*Dicotyles tajacu*) by skull characteristics. Tesis de Maestria, Univ. Arizona, Tucson. Arizona.

- Moore, A.J. (1990). The evolution of sexual dimorphism by sexual selection: the separate effects of intrasexual selection and Intersexual selection. *Evolution* **44**: 315-331.
- Nowak, R. M. (1991). *Walker's Mammals of the World (5 Edition)*. Baltimore: The Johns Hopkins University Press.
- O'Higgins, P. (2007). The ontogeny of sexual dimorphism in the facial skeleton of the African apes. *J. of Hum. Evol.* **53**: 176-190.
- Packard, J., Babbit, K., Franchek, K. y Pierce, P. (1991). Sexual competition in captive collared peccaries (*Tayassu tajacu*). *App. Anim. Beha. Scien.* **29**: 319-326.
- Pérez, D. (2009). Estudio de la Robustez del Estadístico T^2 de Hotteling para el caso de una y dos poblaciones cuando los datos provienen de una distribución normal sesgada. Tesis de Magister. Universidad Nacional de Colombia. Medellin, Colombia.
- Ralls, K. (1976). Mammals in which females are larger than males. *Quart. Rev. Biol.* **51**, 245-276.
- Reeve, J.P. y Fairbairn, D.J. (1999) Change in sexual size dimorphism as a correlated response on fecundity. *Heredity* **83**: 697-706.
- Rohlf, F.J. (1993) Relative warp analysis and an example of its application to mosquito wings. In: Marcus LF, Bello E, Garcia-Valdecasas A (eds) Contributions to morphometrics. *Mus. Nac. de Cien. Nat. Madrid.* **8**: 131-159
- Rohlf, F.J. (2001). TPS series. Department of Ecology and Evolution, State University of New York, Stony Brook, New York. (www.life.bio.sunysb.edu/morph/)
- Rohlf, F.J. y Marcus, L.F. (1993) A revolution in morphometrics. *Trends. Ecol. & Evol.* **8**:129-132
- Rosas, A. y Bastir, M. (2002). Thine-plate Spline Analisis of allometry and sexual dimorphism in the human cranofacial complex. *Am. J. of Phl. Anth.* **117**: 236-245.
- Schmidt, C.R. (1990). *Peccaries*. In Grzimek's Encyclopedia of Mammals. Edited by SP Parker. New York: *McGraw-Hill* **5**.
- Schoener, T.W.(1969). Models of optimal size for solitary predators. *Am. Nat.* **103**: 277-313.
- Shea, B.T. (1983) Allometry and heterochrony in the African apes. *Am. J. of Phy. Anth.* **62**: 275-289.

- Shine, R. (1989). Ecological causes for the evolution of sexual dimorphism: a review of the evidence. *Quat. Rev. Biol.* **64**: 419-461.
- Slatkin, M. (1984). Ecological causes of sexual dimorphism. *Evolution* **38**: 622-630.
- Sowls, L.K.(1997). Javelinas and other peccaries: their biology, Management, and use. Tucson, Arisona.
- Velhagen, W.A. y Roth, V.L. (1997). Scaling the mandible in squirrels. *J. Morph.* **232**: 107–132
- Vidal, M.A.; Ortiz, J.C.; Ramírez, C.C. y Lamborot, M. (2005). Intraspecific variation in morphology and sexual dimorphism in *Liolaemus tenuis* (Tropiduridae). *Amphibia-Reptilia* **26**: 343-351
- Voss, R.S. y Marcus, L.F. (1992). Morphological evolution in muroid rodents II. Craniometric factor divergence in seven neotropical genera, with experimental result from zygodontomys. *Evolution* **46**: 1918-1934.
- Wriqth D. (1993). Evolution of sexually dimorphism characters in Peccaries (Mammalia: Tayassuidae). *Paleobiology* **19**: 52-70.

ANEXOS

Tabla a.- Craneos usados para este estudio en la especie *Tayassu pecari*

N° CATALOGO	GENERO	ESPECIE	HEMBRA(S)	MACHO(S)	ENTIDAD ESTATAL	COLECCIÓN
3140	TAYASSU	PECARI	H		AMAZONAS	MBUCV
3625	TAYASSU	PECARI	H		AMAZONAS	MBUCV
3704	TAYASSU	PECARI		M	BOLIVAR	MBUCV
724	TAYASSU	PECARI	H		BOLIVAR	MEBRG
726	TAYASSU	PECARI	H		BOLIVAR	MEBRG
810	TAYASSU	PECARI	H		COJEDES	MEBRG
811	TAYASSU	PECARI		M	COJEDES	MEBRG
812	TAYASSU	PECARI	H		COJEDES	MEBRG
813	TAYASSU	PECARI		M	COJEDES	MEBRG
1.372	TAYASSU	PECARI	H		COJEDES	MEBRG
1.373	TAYASSU	PECARI	H		COJEDES	MEBRG
1.494	TAYASSU	PECARI		M	BOLIVAR	MEBRG
1.495	TAYASSU	PECARI		M	BOLIVAR	MEBRG
1.496	TAYASSU	PECARI		M	BOLIVAR	MEBRG
1.497	TAYASSU	PECARI		M	BOLIVAR	MEBRG
1.498	TAYASSU	PECARI		M	BOLIVAR	MEBRG
1.499	TAYASSU	PECARI		M	BOLIVAR	MEBRG
1.500	TAYASSU	PECARI		M	BOLIVAR	MEBRG
1.591	TAYASSU	PECARI		M	BOLIVAR	MEBRG
1.592	TAYASSU	PECARI		M	BOLIVAR	MEBRG
1.593	TAYASSU	PECARI		M	BOLIVAR	MEBRG
1.594	TAYASSU	PECARI	H		BOLIVAR	MEBRG
1.597	TAYASSU	PECARI	H		BOLIVAR	MEBRG
1.598	TAYASSU	PECARI	H		BOLIVAR	MEBRG
1.601	TAYASSU	PECARI	H		BOLIVAR	MEBRG
1.718	TAYASSU	PECARI	H		BOLIVAR	MEBRG
1.719	TAYASSU	PECARI	H		BOLIVAR	MEBRG
2.464	TAYASSU	PECARI		M	AMAZONAS	MEBRG
2.657	TAYASSU	PECARI		M	AMAZONAS	MEBRG
2.658	TAYASSU	PECARI	H		AMAZONAS	MEBRG
2.659	TAYASSU	PECARI	H		AMAZONAS	MEBRG
3.362	TAYASSU	PECARI		M	AMAZONAS	MEBRG
15.773	TAYASSU	PECARI		M	COJEDES	MEBRG
16.193	TAYASSU	PECARI		M	AMAZONAS	MEBRG
17.558	TAYASSU	PECARI		M	BOLIVAR	MEBRG

1.287	TAYASSU	PECARI		M	BOLIVAR	MHNLS
1.288	TAYASSU	PECARI		M	BOLIVAR	MHNLS
N° CATALOGO	GENERO	ESPECIE	HEMBRA(S)	MACHO(S)	ENTIDAD ESTATAL	COLECCIÓN
2.233	TAYASSU	PECARI	H		BOLIVAR	MHNLS
2.435	TAYASSU	PECARI	H		BOLIVAR	MHNLS
9.046	TAYASSU	PECARI	H		BOLIVAR	MHNLS
10.907	TAYASSU	PECARI	H		BOLIVAR	MHNLS

Tabla b.- cráneos usados en este estudio para la especie *Tayassu tajacu*

N° CATALOGO	GENERO	ESPECIE	HEMBRA(S)	MACHO(S)	ENTIDAD ESTATAL	COLECCIÓN
3102	PECARI	TAJACU	H		MIRANDA	MBUCV
3292	PECARI	TAJACU		M	MIRANDA	MBUCV
3711	PECARI	TAJACU	H		MIRANDA	MBUCV
3712	PECARI	TAJACU	H		MIRANDA	MBUCV
3804	PECARI	TAJACU	H		GUARICO	MBUCV
3808	PECARI	TAJACU		M	GUARICO	MBUCV
4029	PECARI	TAJACU	H		MIRANDA	MBUCV
4030	PECARI	TAJACU	H		MIRANDA	MBUCV
295	PECARI	TAJACU		M	COJEDES	MEBRG
481	PECARI	TAJACU		M	BOLIVAR	MEBRG
535	PECARI	TAJACU	H		PORTUGUESA	MEBRG
694	PECARI	TAJACU		M	BARINAS	MEBRG
806	PECARI	TAJACU	H		COJEDES	MEBRG
807	PECARI	TAJACU		M	COJEDES	MEBRG
808	PECARI	TAJACU	H		COJEDES	MEBRG
809	PECARI	TAJACU	H		COJEDES	MEBRG
1.118	PECARI	TAJACU	H		BOLIVAR	MEBRG
1.119	PECARI	TAJACU		M	BOLIVAR	MEBRG
1.120	PECARI	TAJACU		M	BOLIVAR	MEBRG
1.121	PECARI	TAJACU		M	BOLIVAR	MEBRG
1.369	PECARI	TAJACU		M	BOLIVAR	MEBRG
1.370	PECARI	TAJACU	H		BOLIVAR	MEBRG
1.602	PECARI	TAJACU		M	BOLIVAR	MEBRG
1.898	PECARI	TAJACU	H		COJEDES	MEBRG
1.899	PECARI	TAJACU	H		COJEDES	MEBRG
2.217	PECARI	TAJACU	H		GUARICO	MEBRG
2.469	PECARI	TAJACU		M	FALCON	MEBRG
2.660	PECARI	TAJACU	H		COJEDES	MEBRG
2.661	PECARI	TAJACU	H		COJEDES	MEBRG
2.662	PECARI	TAJACU	H		COJEDES	MEBRG

2.663	PECARI	TAJACU		M	COJEDES	MEBRG
10.834	PECARI	TAJACU	H		COJEDES	MEBRG
N° CATALOGO	GENERO	ESPECIE	HEMBRA(S)	MACHO(S)	ENTIDAD ESTATAL	COLECCIÓN
15.774	PECARI	TAJACU		M	COJEDES	MEBRG
16.196	PECARI	TAJACU		M	GUARICO	MEBRG
16.197	PECARI	TAJACU	H		GUARICO	MEBRG
17.051	PECARI	TAJACU		M	GUARICO	MEBRG
17.562	PECARI	TAJACU		M	GUARICO	MEBRG
18.987	PECARI	TAJACU		M	SUCRE	MEBRG
20.218	PECARI	TAJACU		M	GUARICO	MEBRG
20.219	PECARI	TAJACU		M	YARACUY	MEBRG
20.788	PECARI	TAJACU		M	BARINAS	MEBRG
22.493	PECARI	TAJACU	H		ANZOATEGUI	MEBRG
3.651	PECARI	TAJACU		M	COJEDES	MHNLS
4.120	PECARI	TAJACU	H		GUARICO	MHNLS
4.124	PECARI	TAJACU	H		GUARICO	MHNLS
5.778	PECARI	TAJACU		M	COJEDES	MHNLS