

UNIVERSIDAD SAN FRANCISCO DE QUITO USFQ

Colegio de Ciencias Biológicas y Ambientales

**DIFERENCIAS REGIONALES EN LA MORFOMETRÍA CRANEAL DE
MACHOS ADULTOS DEL LOBO MARINO DE GALÁPAGOS**

Proyecto de investigación

Samantha Salomé Izurieta Benitez

Biología con concentración en Ecología Marina

Trabajo de titulación presentado como requisito para la obtención del título de
Licenciatura en Biología con concentración en Ecología Marina

Quito, 22 de mayo de 2019

UNIVERSIDAD SAN FRANCISCO DE QUITO USFQ

Colegio de Ciencias Biológicas y Ambientales

HOJA DE CALIFICACIÓN DE TRABAJO DE TITULACIÓN

DIFERENCIAS REGIONALES EN LA MORFOMETRÍA CRANEAL DE MACHOS ADULTOS DEL LOBO MARINO DE GALÁPAGOS

Samantha Salomé Izurieta Benitez

Calificación:

Nombre del profesor, Título académico:

Diego Páez-Rosas, PhD

Firma del profesor

Quito, 22 de mayo de 2019

DERECHOS DE AUTOR

Por medio del presente documento certifico que he leído todas las Políticas y Manuales de la Universidad San Francisco de Quito USFQ, incluyendo la Política de Propiedad Intelectual USFQ y estoy de acuerdo con su contenido, por lo que los derechos de propiedad intelectual del presente trabajo quedan sujetos a lo dispuesto en esas Políticas.

Asimismo, autorizo a la USFQ para que realice la digitalización y publicación de este trabajo en el repositorio virtual, de conformidad a lo dispuesto en el Art. 144 de la Ley Orgánica de Educación Superior.

Firma del estudiante: _____

Nombres y apellidos: Samantha Salomé Izurieta Benitez

Código: 00118257

Cédula de Identidad: 172445059-6

Lugar y fecha: Quito, 22 de mayo de 2019

A mis padres, Henry y Mariana, a mi hermano Juan Andrés por ser mi pilar de
apoyo en cualquier circunstancia

A los lobos marinos de Galápagos por adornar con su forma aquel bello Edén

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer a Dios, a mi abuelita que es el ángel que me cuida y a la vida por haberme mostrado el camino correcto y colocarme en las circunstancias y con las personas adecuadas en el momento preciso. Gracias a la naturaleza por renovar mi espíritu cuando se encuentra abatido.

Me siento grata infinitamente a mis padres porque siempre están pendientes de mí en todo momento y apoyarme de manera incondicional en lo que he elegido ser y hacer. Ellos son el motor que me ayuda a seguir adelante y enfrentar cualquier dificultad. Sin su soporte no sería lo que soy ahora, ni me esperaría el futuro que tengo por delante para investigar y conservar las especies marinas, proteger nuestro planeta y entregar mi mejor legado a esta tierra.

Quiero expresar mis más sinceros sentimientos de gratitud a mi supervisor de tesis y mentor Dr. Diego Páez-Rosas por apoyarme en todo ámbito, en la realización de esta muy interesante investigación y brindarme esta gran oportunidad de cumplir mis sueños y creer en mí. He aprendido varias cosas plausibles de él en todo ámbito durante este tiempo y quisiera continuar aprendiendo de su experiencia.

Agradezco al Parque Nacional Galápagos (PNG) y el Galápagos Science Center (GSC) por continuar colectando datos y realizando investigaciones en favor de la conservación de los especiales ecosistemas de las islas. Gracias a sus esfuerzos de investigación y bajo la coordinación de Diego Páez-Rosas se colectaron los cráneos de lobo marino sobre los cuales se basó este estudio. Además, gracias a todo el personal del

GSC por permitirme realizar esta investigación en sus infraestructuras y con su colaboración.

Doy gracias a la Universidad San Francisco de Quito y a su consecutivo Concurso de Biología Charles Darwin ya que gracias a esta apertura pude concursar y ganar una beca completa para estudiar esta hermosa carrera en esta prestigiosa universidad.

Gratifico a todos mis profesores de cada clase de la universidad por brindarme sus enseñanzas y consejos para aplicarlas en mi vida profesional y cotidiana.

Agradezco a Geno DeRango por sus valiosos comentarios en el borrador de este manuscrito. También a Lauren Goodman por su ayuda durante la realización de esta investigación.

Gracias a mis primas Josafat y Melo por ese gran cariño y por considerarme su ejemplo a seguir. Gracias a mi primo Santi por su gran predisposición a apoyarme durante toda mi carrera. Además, gracias a todos los amigos sinceros que he ido conociendo en el camino de la vida, por sus oportunas palabras de aliento, los momentos amenos y su confianza en mí.

Salomé

RESUMEN

El cráneo es una herramienta útil que muestra efectos de adaptación de los organismos a diferentes influencias biológicas, ecológicas y ambientales. Tomando como base que la cantidad de alimento disponible afecta directamente al tamaño de los otáridos y que el crecimiento somático de estos individuos es denso-dependiente, se hipotetizó que podrían existir diferencias entre colonias producto de la cantidad de individuos y la disponibilidad de alimento. Los lobos marinos machos utilizan varias secciones del cráneo para pelear ya sea para defender su harén o por el acceso a los recursos alimenticios. Basados en esto se utilizaron medidas asociadas: (a) tamaño, donde se incluyeron aquellas que definen solo el crecimiento; y (b) agresividad, donde se incluyeron medidas de secciones específicas del cráneo que el individuo usa en su comportamiento antagonista. En este contexto, se tomaron 34 medidas lineales, 20 de tamaño y 14 de agresividad, a 48 cráneos de machos adultos de lobo marino de Galápagos (*Zalophus wollebaeki*). Con base en información biológica se dividió al área de estudio en tres bioregiones: (a) Sureste (n=15), (b) Centro-Norte (n=17) y (c) Oeste (n=16). Las variables que revelaron mayor número de correlaciones fueron el largo, ancho, alto del cráneo, longitud del hocico, alto de la cresta sagital y ancho del cigomático. Se observaron diferencias regionales, donde la longitud del hueso nasal ($p = 0.031$), el ancho del orbital mesodistal ($p = 0.022$) y el ancho del cóndilo occipital ($p = 0.025$) fueron más pequeñas en el Oeste. La longitud del hueso nasal y el ancho del orbital mesodistal fueron asociadas a un aumento del tamaño, mientras que el ancho del cóndilo occipital a una mayor defensa/agresividad de los machos. La existencia de diferencias regionales en la morfometría de los cráneos, sugiere una mayor repartición del nicho alimentario en las poblaciones del Oeste, la cual podría asociarse a una mayor competencia por recursos o una mayor vulnerabilidad ante la variabilidad del ecosistema en la región. La información generada en este trabajo es de suma importancia para entender las tendencias de historia de vida de la especie, sus oportunidades y amenazas. La cual podría ser la base para elaborar mejores políticas de conservación y proteger este recurso natural que se encuentra actualmente en peligro de extinción.

Palabras clave: morfometría craneal, *Zalophus wollebaeki*, Archipiélago de Galápagos, Antagonismo, Crecimiento somático.

ABSTRACT

The skull is a valuable tool that elucidates adaptation effects of different biological, ecological and environmental influences on organisms. Based on the fact that the quantity of available food directly affects the size of otariids, and that the somatic growth of these individuals is density-dependent, we hypothesized that there may be differences between colonies as a result of the number of individuals and the food availability. Male sea lions use several sections of the skull to fight, either to defend their harem or food resources. Therefore, measurements were associated to two groups: (a) size, which included those that define growth only; and (b) aggressiveness, where measures of specific sections of the skull that the individual uses in their antagonistic behavior were included. In this context, 34 linear measures, 20 in size and 14 in aggressiveness, were taken on 48 adult male skulls of the Galapagos sea lion (*Zalophus wollebaeki*). Based on biological and ecological information, the study area was divided into three bioregions: (a) Southeast (n = 15), (b) Center-North (n = 17) and (c) West (n = 16). The length, width and height of the skull, snout length, sagittal crest height and zygomatic width were the most highly correlated variables. Regional differences were observed, with the length of the nasal bone ($p = 0.031$), mesodistal orbital width ($p = 0.022$), and occipital condyle width ($p = 0.025$) being smallest in the West. Length of nasal bone and mesodistal orbital width were associated with an increase in size, while the occipital condyle width was associated with a prominent defense/ aggressiveness of the males. The existence of regional differences in the morphometry of the skulls suggests a greater distribution of the food niche in the western populations, which could be associated with outstanding competition for resources or greater vulnerability to ecosystem variability in the region. The information generated in this work is very important for understanding the life history trends, opportunities and threats for this species. Therefore, these findings could be the basis to elaborate better conservation policies to protect this natural resource that is currently endangered.

Keywords: Skull morphometrics, *Zalophus wollebaeki*, Galapagos Archipelago, Antagonism, Somatic growth.

GLOSARIO

Alometría: es el estudio de la relación del tamaño del cuerpo con la forma, anatomía, fisiología y finalmente comportamiento en un individuo.

Antagonismo: cualquier comportamiento social relacionado a la pelea por ejemplo entre competidores por acceso a los mismos recursos como comida o parejas.

Barreras ecológicas: factor que impide o dificulta la diseminación de una especie o población determinada, sin que ello signifique un obstáculo para otras especies. Pueden ser climáticas (humedad, temperatura), bióticas (alimentos específicos).

Basión: borde anterior del agujero occipital sobre la línea media

Capacidad de carga: de una especie biológica en un ambiente es el tamaño máximo de población que el ambiente puede soportar indefinidamente durante un periodo específico, tomando en cuenta elementos necesarios como alimento, agua, hábitat y otros disponibles en ese ambiente.

Cráneo braquicéfalo: mayor crecimiento del ancho respecto al alto del cráneo.

Cráneo dolicocefálico: mayor crecimiento de altura respecto a anchura del cráneo.

Cráneo mesocefálico: crecimiento de cráneo en iguales proporciones de alto y ancho.

Crecimiento somático: desarrollo comprendido desde el nacimiento hasta la senectud del individuo (ontogenia del individuo).

Desarrollo epigenético: desarrollo definido por mecanismos que regulan la expresión de genes (como reacciones químicas) sin una modificación en la secuencia del ADN, durante la ontogenia.

Divergencia selectiva: por estar expuestos a presiones selectivas diferentes los organismos filogenéticamente relacionados desarrollan determinados caracteres morfológicos que evolucionan de forma divergente para tener un mejor rendimiento a medios ambientes distintos.

Especies simpátricas: dos especies son simpátricas cuando viven en la misma área geográfica o en áreas que se solapan y son capaces de encontrarse entre ellas.

Factores dependientes de la densidad: son aquellos factores que impactan en el ambiente biológico conforme varía el tamaño de la población de una especie como la disponibilidad de alimentos, densidad de depredadores, riesgo de contraer enfermedades, acumulación de desechos.

Filopatría: tendencia que presentan muchos animales a permanecer en el mismo territorio en que nacieron, o a regresar al mismo para reproducirse o nidificar.

Fitness: aptitud, adecuación biológica o eficacia biológica (fitness en inglés). Refleja las propiedades de la relación de un organismo con su ambiente que afecta cuántas crías tiene el mismo (Sober 2001). Describe la capacidad de un individuo de reproducirse con cierto genotipo.

Geometría morfométrica: uno de los métodos más novedosos para estudiar variación de la forma. Esta técnica evalúa información morfológica usando puntos de referencia sobre estructuras anatómicas que describen adecuadamente el diseño de las mismas (Van der Molen et al. 2007). La localización de estos puntos de referencia son trasladados a coordenadas cartesianas en espacio di o tri-dimensional usando TPS software para el

procesamiento de imagen, eliminando diferencias en tamaño, posición y orientación de cada objeto y obteniendo diferencias solo de su configuración geométrica (Rohlf & Slice 1990).

Gnation: el punto anatómico de referencia en el borde más inferior de la mandíbula en el área sagital media.

Homosticidad: u homocedasticidad se presenta en un modelo cuando los errores presentan la misma varianza en todas las observaciones de la variable endógena.

Músculo pterigoideo: se encarga de desviar la mandíbula hacia el lado contrario cuando actúa solo de un lado (unilateralmente). Con la contracción de ambos pterigoideos mediales (contracción bilateral) se produce la elevación de la mandíbula (junto con maseteros y temporales).

Nicho ecológico: hipervolumen multidimensional que incluye todos los factores bióticos y abióticos (recursos presentes del ambiente) con los que el organismo se relaciona y sus adaptaciones.

Paedomórfico: presencia de caracteres juveniles en formas adultas.

Plasticidad fenotípica: la propiedad de un genotipo de producir más de un fenotipo cuando el organismo se halla en diferentes condiciones ambientales. La plasticidad es el resultado de numerosos mecanismos fisiológicos, incluyendo transcripción, traducción, regulación enzimática y hormonal, que producen respuestas locales o sistemáticas, las mismas que se manifiestan también como cambios en el desarrollo morfológicos, en respuesta a la variación de señales ambientales.

Poliginia: condición o práctica de tener múltiples hembras.

Productividad: es la tasa a la cual la energía radiante es almacenada en forma de materia orgánica o biomasa por los organismos primarios o autótrofos (base de la cadena trófica) debido a la actividad fotosintética.

Teoría de juego: individuos actúan de acuerdo a lo que ganarán vs lo que perderán. Los individuos deben optar por la estrategia más evolutivamente estable, jugando el papel de halcón y paloma donde el primero obtiene el mayor beneficio mientras que el otro se retira y evita una guerra perdiendo parte del recurso.

Teoría óptima de forrajeo: es un modelo ecológico de comportamiento que ayuda a predecir cómo se comporta un animal cuando busca comida. Para maximizar la condición física, un animal adopta una estrategia de forrajeo que proporciona el mayor beneficio (energía) al menor costo, maximizando la energía neta obtenida.

Termorregulación: capacidad de los organismos de regular y mantener su temperatura corporal dentro de ciertos rangos dentro de los cuales el organismo puede funcionar, indistintamente de la temperatura ambiental.

TABLA DE CONTENIDOS

Resumen.....	7
Abstract.....	8
GLOSARIO.....	9
1. INTRODUCCIÓN.....	17
1.1 Influencia del ambiente en el comportamiento.....	19
1.1.1 Efecto del comportamiento en la morfología del individuo.....	20
1.1.2 Morfometría para evaluar la forma y comportamiento.....	21
1.1.3 Aplicaciones de la morfometría.....	22
1.2 Antecedentes.....	23
1.3 Justificación.....	24
1.4 Hipótesis.....	25
1.5 Objetivo.....	25
1.5.1 Objetivos específicos.....	26
2. METODOLOGÍA.....	27
2.1 Área de estudio.....	27
2.2 Obtención de datos.....	28
2.3 Análisis de datos.....	35
3. RESULTADOS.....	36
4. DISCUSIÓN.....	53
4.1 Efecto de la disponibilidad de recursos sobre la morfometría craneal.....	55
4.2 Efecto de abundancia poblacional sobre morfometría craneal.....	57
4.3 Comportamiento antagonista.....	58
4.4 Efecto de la selección direccional.....	59
5. CONCLUSIONES.....	61
6. REFERENCIAS.....	62

LISTA DE TABLAS

Tabla 1: Sitios de muestreo de cráneos de adultos machos de <i>Zalophus wollebaeki</i> separados por bioregiones.....	29
Tabla 2: Lista de las 34 medidas anatómicas usadas en este estudio.....	33
Tabla 3: Estadística descriptiva (en cm) de 19 medidas de tamaño de cráneos de adultos machos de <i>Zalophus wollebaeki</i>	36
Tabla 4: Medidas de tamaño con correlación positiva sin diferencias regionales significativas.....	40
Tabla 5: Correlaciones significativas de Longitud Nasal: LN (variable X) dentro de la bioregión Centro-Norte.....	43
Tabla 6: Correlaciones del Ancho del Orbital Mesodistal: AOM (variable X) dentro de la bioregión Sur-Este.....	45
Tabla 7: Estadística descriptiva (en cm) de 15 medidas de agresividad de cráneos de adultos machos de <i>Zalophus wollebaeki</i>	46
Tabla 8: Medidas de agresividad con correlación positiva sin diferencias regionales.....	50

LISTA DE FIGURAS

Figura 1: Localidades donde se colectaron los cráneos de <i>Zalophus wollebaeki</i> desde 2011 al 2018.....	28
Figura 2: Especímenes machos de <i>Zalophus wollebaeki</i> : Arriba: adulto, Abajo: subadulto.	30
Figura 3: Ejemplar de <i>Zalophus wollebaeki</i> macho adulto con medidas que se pueden mostrar en vista dorsal.....	31
Figura 4: Ejemplar de <i>Zalophus wollebaeki</i> macho adulto con medidas que se pueden mostrar en vista lateral.....	31
Figura 5: Ejemplar de <i>Zalophus wollebaeki</i> macho adulto con medidas que se pueden mostrar en vista ventral.....	32
Figura 6: Correlación entre Longitud total (LT) vs: A) Longitud del Rostro (LR), B) Longitud del Paladar (LP), C) Longitud del Nasal (LN), D) Longitud del Orbital (LO), E) Longitud Hocico (LH) y F) Longitud del Basi3n a la Curvatura de Pterigoideo (LBCP).....	38
Figura 7: Correlaci3n entre Ancho del cr3neo/Mastoideo (AM) vs: A) Ancho la caja Craneal (ACC), B) Ancho del paladar (AP), C) Ancho del Rostro (AR), D) Ancho de la Bulba Timp3nica (ABT), E) Ancho 3rbito-Mesodistal (AOM) y F) Ancho Posterior de la Caja Craneal (APCC).....	39
Figura 8: Boxplot de la variable Longitud del Nasal (LN) entre bioregiones: 1) Sur-Este, 2) Centro-Norte, 3) Oeste.....	41
Figura 9: Correlaci3n de variable X: Longitud Total (LT) vs variable Y: Longitud del Nasal (LN) en las tres bioregiones: A) Sur-Este, B) Centro-Norte y C) Oeste.....	42
Figura 10: Boxplot del Ancho del Orbital Mesodistal (AOM) entre bioregiones: 1) Sur-Este, 2) Centro-Norte, 3) Oeste. Las l3neas verticales denotan un intervalo de confianza de 0,95.....	44

Figura 11: Correlación de variable X: Ancho del Mastoideo (AM) vs variable Y: Ancho del Orbital Mesodistal (AOM) en las tres bioregiones: A) Sur-Este, B) Centro-Norte y C) Oeste.....	45
Figura 12: Correlación entre variable X: Alto Total del cráneo (AT) vs variables Y: A) Longitud del Canino: LC, B) Longitud de la Rama Dentaria Superior: LRDS, C) Alto de la Cresta Sagital: ACS y D) Longitud del Lacrimorbital: LL.....	48
Figura 13: Correlaciones entre variable X: Ancho del Cigomático (ACig) vs variables Y: A) Ancho del Rostro (AR), B) Constricción/ancho Interorbital (CI), C) Ancho del Cóndilo Occipital (ACO), D) Ancho del Canino (ACan), E) Ancho del Proceso Preorbital (APP) y F) Ancho de la Apófisis Superior (AAS).....	49
Figura 14: Boxplot del Ancho del Cóndilo Occipital (ACO) entre bioregiones: 1) Sureste, 2) Centro-Norte, 3) Oeste.....	51
Figura 15: Correlación de variable X: Ancho del Cigomático (ACig) vs variable Y: Ancho del Cóndilo Occipital (ACO) en las tres bioregiones: A) Sur-Este, B) Centro-Norte y C) Oeste.....	52

1. INTRODUCCIÓN

Las Islas Galápagos son un laboratorio natural en donde se puede estudiar la evolución de las especies y observar cómo la influencia de la variabilidad climática afecta a su comportamiento. En este archipiélago podemos encontrar dos especies endémicas de otáridos, el lobo Fino (*Arctocephalus galapagoensis*) y el lobo Marino de Galápagos (*Zalophus wolfebaeki*), las cuales actualmente presentan un declive poblacional considerable, motivo por el cual están consideradas por la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN) como especies en peligro de extinción (Trillmich 2018). Las cualidades exclusivas del hábitat tropical en Galápagos se diferencian del de otros hábitats donde se presentan abundantes poblaciones de pinnípedos; tales condicionantes han promovido que ambas especies desarrollen adaptaciones fisiológicas y un comportamiento específico (Alava & Salazar 2006). Características que les han permitido ser consideradas bio-indicadoras de la dinámica del ecosistema, dado que son muy sensibles a los cambios ambientales (Páez-Rosas et al. 2012).

El lobo marino de Galápagos - *Zalophus wolfebaeki* (Sivertsen, 1953) es una especie no migratoria y la más pequeña de todos los lobos marinos, cuya población se separó de su congénere, el lobo marino de California - *Zalophus californianus*, hace 2.5 millones de años aproximadamente (Wolf et al. 2007). Habita en todas las islas del archipiélago, pero su mayor densidad se concentra en la isla San Cristóbal (Riofrío-Lazo et al. 2017). Incluso se ha avistado accidentalmente en playas e islotes del Ecuador continental, Colombia y México (Ceballos et al. 2010). Se estima que su población actual alcanza los 16,000 individuos en todo el archipiélago (Alava & Salazar 2006). Poseen un alto grado de filopatría en los primeros años de vida (Wolf & Trillmich 2007). Sin embargo,

las variaciones de los hábitats de elección no están ligadas a su edad, tamaño o estatus de dominancia (Meise et al. 2013).

En un estudio de Drago et al. (2016) en el que se analizó la fidelidad a largo plazo en ambos sexos basados en sus patrones de forrajeo, observó que las poblaciones pertenecientes a una misma región tienen dietas parecidas, por tanto, la movilidad de estos individuos a lo largo del archipiélago es escasa y se evidencia un alto grado de filopatría de forrajeo a nivel regional. Las potenciales razones de su escasa movilidad, por el lado de los machos, provienen del amplio periodo reproductivo por falta de sincronía de la temporada reproductiva de las hembras lo que provoca que los machos se mantengan en el mismo territorio (Meise et al. 2013).

Esta especie es catalogada como estrategia k, puesto que presenta reproducción sexual tardía, largo cuidado parental y pocas crías (Jimenez et al. 2011). Las hembras de *Z. wolfebaeki* alcanzan su madurez sexual a los 5 o 7 años aproximadamente y su crecimiento somático culmina entre los 20 a 22 años; mientras que los machos maduran sexualmente alrededor de los 8 a 10 años y su crecimiento somático finaliza entre los 16 a 18 años (Trillmich, 1986). Parte de las adaptaciones de los lobos a la fluctuante productividad ambiental de la región se evidencia en la extensa temporada de apareamiento que a menudo dura más de 6 meses. Las hembras se reproducen cada año, sin embargo, el éxito reproductivo es de 2 a 3 años (Kalberer et al. 2018); ya que las crías poseen una lactancia prolongada que dura entre el primero y quinto año de vida (Trillmich et al. 2014).

1.1 Influencia del ambiente en el comportamiento

Tanto hembras como machos adultos resuelven sus restricciones termorregulatorias accediendo directamente al agua. De acuerdo a esto, los machos más competitivos defienden los territorios semiacuáticos a lo largo de las playas donde están las hembras cuidando a sus crías (Trillmich 1984; Wolf et al. 2005). No obstante, los machos más pequeños no territoriales pueden también alcanzar éxito reproductivo dedicando mayor tiempo a la colonia, el cual es un indicador de mayor éxito reproductivo para ambos grupos (Trillmich et al. 2014). Según Bohórquez-Herrera et al. (2014), las condiciones ambientales influyen en el comportamiento de apareamiento en los otáridos; ya que en áreas de reproducción con alta densidad de hembras y donde existen elevadas temperaturas e intensa radiación solar, los machos tienen que ajustar su comportamiento con interacciones más agresivas con el fin de adquirir más tiempo para termorregular. Además, dichos factores juegan un papel relevante en los machos al decidir donde y cuando se van a producir más interacciones antagonistas (Bohórquez-Herrera et al. 2014).

En otro estudio realizado por Campagna y Le Boeuf (1988), donde se evaluó el comportamiento de termorregulación y las estrategias de apareamiento en machos de lobos marinos sudamericanos (*Otaria flavescens*) reveló que las diferencias en el comportamiento y éxito de apareamiento están relacionadas con la radiación solar, topografía de las colonias y temperatura. Observando que los machos competían más agresivamente por áreas con sectores húmedos de fácil acceso a la playa; puesto que los requerimientos de termorregulación provocaban que más hembras se agruparan en dichas áreas. Este comportamiento antagonista confería a los machos mayor probabilidad de éxito reproductivo al enfrentar aumento de temperatura ambiental y radiación solar.

Otro estudio de Young et al. (2008) en el lobo marino de California, reveló que las interacciones antagonistas de los machos están relacionadas a parámetros ambientales y principalmente demográficos, donde la mayor tasa de agresiones estuvo asociada a una población en declive.

1.1.1 Efecto del comportamiento en la morfología del individuo

El lobo marino de Galápagos como la mayoría de los pinnípedos es una especie poligínica, por lo que presentan un evidente dimorfismo sexual. Éste se puede evidenciar desde el nacimiento de sus crías, llegando a pesar 6.7 kg los machos y 5.8 kg las hembras (Kraus et al. 2013). Dicho dimorfismo se podría reconocer en las proporciones del cráneo también desde el nacimiento. Por ejemplo, en el lobo marino de California (*Zalophus californianus*) los cráneos de las hembras crecen más uniformemente entre largo y ancho en el tiempo, mientras que, en los machos, el cráneo crece mayormente en longitud luego del nacimiento y después en ancho, diferencia que se hace más notoria en el aparato masticatorio (Vásquez-Cuevas et al. 2000).

Los machos duplican el tamaño de las hembras, condiciones que los expone a una mayor demanda energética con la finalidad de mantener estables sus requerimientos metabólicos (Meise et al. 2006). Las adaptaciones en los pinnípedos se encuentran directamente vinculadas con los rasgos del dimorfismo sexual, tales como la apariencia, comportamiento reproductivo y tamaño (Berta y Sumich 1999). En el cráneo de los pinnípedos por ejemplo se constatan distintas estructuras óseas entre sexos ya que las hembras son paedomórficas, mientras que los machos presentan un destacado dimorfismo craneal en la adultez con su muy desarrollada cresta sagital y grandes caninos (Orr et al. 1970; Lowry y Folk 1990). Por otro lado, los machos de *Z. wolfebaeki* exhiben un fuerte grado de paternidad cuya característica está ligada a la duración de asistencia

del macho en la colonia, generando un mayor número de interacciones antagonistas y estatus en la jerarquía de dominancia (Porschmann et al. 2010).

1.1.2 Morfometría para evaluar la forma y comportamiento.

La morfometría es una herramienta cuantitativa para realizar comparaciones de forma de algún ente biológico. Es una rama del análisis de la forma matemática. Se diferencia de la morfología porque trabaja con datos matemáticos, mientras que la morfología genera descripciones detalladas e imágenes (Zelditch et al. 2012). La morfometría toma en cuenta rasgos que reflejan largos periodos de tiempo y está relacionado a la historia de vida del organismo, el mismo que puede ser afectado por las variables ambientales. Por tanto, es una herramienta analítica ventajosa e informativa (Franco et al. 2016).

La morfometría se ha aplicado en estructuras duras como dientes, cráneos, bulbas timpánicas (especialmente si se refiere a dimorfismo sexual) con el objetivo de realizar comparaciones fenotípicas a especímenes existentes en museos de historia natural y colecciones científicas (Zavaleta 2003; Franco et al. 2016). El cráneo de los pinnípedos constituye un importante recurso de información para establecer diferencias a nivel de población (Zavaleta 2003), identificar posibles unidades taxonómicas o inferir posibles tendencias de separación evolutiva. La morfología craneal guarda información sobre las presiones del ambiente y ecología de la especie ya que alberga gran parte del sistema respiratorio y estructuras de alimentación (Chai & Maxson 2006). Para explicar los cambios fenotípicos que sucedieron durante la evolución de una especie, es necesario recabar e interpretar información de elementos importantes que abarcan diferenciación en el crecimiento de tejido, interacciones biomecánicas durante el desarrollo epigenético y factores ambientales (Chai & Maxson 2006; Richtsmeier & DeLeon 2009). Por tanto, la

variabilidad en las características anatómicas, morfológicas y funcionales del cráneo constituyen un buen reflejo de las fuerzas evolutivas (Webster & Webster 1974; Chai & Maxson 2006).

1.1.3 Aplicaciones de la morfometría

En mamíferos marinos se han realizado estudios morfométricos basados en el tamaño y forma del cráneo y cuerpo de varias especies. Como ejemplo, Hersh et al. (1990) analizaron medidas craneales y corporales en delfines nariz de botella (*T. truncatus*) en las costas de Florida, revelando poco dimorfismo entre sexos. Asimismo, se analizaron diferencias morfométricas entre los tursiones *T. truncatus* y *T. aduncus*, observando diferencias inter-específicas, aunque no reportaron dimorfismo sexual para ninguna especie (Kemper et al. 2000).

En Pinnípedos se ha logrado observar tendencias de separación evolutiva, comportamiento, entre otros. Auriolles et al. (2000), llevaron a cabo un estudio con base en dientes, descubriendo diferencias poblacionales entre el Golfo y las costas de California. Mientras que Brunner (2004) llevó a cabo una amplia revisión taxonómica analizando y midiendo un vasto número de cráneos de todas las especies de otáridos, donde rechazó la separación en subfamilias de las focas con orejas (fur seals) y en su lugar propuso su separación en género, especie y subespecie. Además, manifestó que la morfología típica de los otáridos recae en dos características generales más no exclusivas: cráneo mesocefálico y corto para focas con orejas (fur seals), mientras que cráneo más dolicocefálico para lobos marinos. Asimismo, se realizaron estudios morfológicos y genéticos para dos unidades poblacionales del lobo fino Sudamericano (*Arctocephalus australis*) presentes en las costas de Uruguay y Perú. Ambas técnicas mostraron pronunciadas variaciones geográficas en tamaño y forma craneal siendo los

especímenes peruanos más grandes y con diferencias de forma del cráneo especialmente en la región del rostro (Oliveira et al. 2008).

1.2 Antecedentes

Los estudios relacionados a la morfometría craneal en *Zalophus wollebaeki* son muy escasos. En primer lugar está Zavaleta (2003) quien determinó potenciales diferencias craneales de *Z. californianus* en distintas regiones de México para definir unidades de población y manejo. Compararon morfométricamente esta especie con *Z. wollebaeki* identificando variables que principalmente contribuyeron a la discriminación entre ambas especies, las cuales son en orden descendente: longitud cóndilo-caninos, longitud del rostro, longitud de la rama dentaria superior y longitud de la serie de postcaninos superiores. Sin embargo, no se realizaron comparaciones morfométricas de los especímenes de Galápagos a escala regional.

En segundo lugar, se encuentra Brunner (2004) quien describió la morfología general del cráneo de *Zalophus wollebaeki*, señalando algunas diferencias relevantes entre sexos y evidentes diferencias respecto a *Zalophus californianus*, aportaron a la diferenciación entre especies. Brunner acotó, entre otras características descriptivas morfológicas, que el rostro del lobo marino de Galápagos es alargado y más estrecho que el de *Z. californianus*.

El tercer estudio fue acometido por Wolf et al. (2008), donde establecieron la existencia de divergencia genética y ecológica entre la región Oeste y el resto del Archipiélago (central sur-este). Esta información es clave para afirmar que las condiciones ecológicas y oceanográficas distintas de estas regiones (Feldman 1984; Edgar et al. 2004) sumado a los diferentes patrones de forrajeo que esta especie presenta (Páez-Rosas & Aurióles-Gamboa 2010) juegan un rol indispensable en la divergencia

poblacional de esta especie. Este estudio además indicó divergencias significativas respecto a las medidas morfométricas craneales relacionadas al forrajeo. No obstante, dichas conclusiones fueron solo preliminares debido al corto número de variables medidas, al uso de escasos especímenes de la región Oeste para propósitos morfométricos y por ejecutar análisis estadísticos en dicha región agrupando individuos de ambos sexos.

1.3 Justificación

El análisis de la forma cumple un rol clave en múltiples estudios biológicos. Varios procesos biológicos como enfermedades, mutaciones, adaptaciones a factores geográficos, desarrollo ontogénico, diversificación evolucionaria a largo plazo, entre otros, podría derivar en una distinta forma entre individuos o sus partes (Zelditch et al. 2012). Tales diferencias morfológicas pueden alertar diversificaciones en la morfogénesis y crecimiento, promover distintos roles funcionales jugados por las mismas partes, contrarrestando las maneras de responder a similares presiones selectivas o disparidades (Zelditch et al. 2012). Por lo que el análisis de la forma es un enfoque útil para comprender las posibles causas de variación morfológica (Zelditch et al. 2012).

Por otro lado, varias especies de otáridos han denotado tener un crecimiento denso-dependiente durante el periodo de recuperación después de la cesación de caza de sus poblaciones o de disminución de alimento (Trites & Donnelly 2003; Etnier 2004). De la misma forma, Drago et al. (2010) revelaron que el crecimiento somático del lobo marino sudamericano (*Otaria flavescens*) en el norte de la Patagonia fue afectado por la reducción per-cápita de disponibilidad de comida debido a una sinergia entre la recuperación de su población posterior a la cesación de caza y el desarrollo de la industria

pesquera enfocada en la Merluza argentina (*Merluccius hubbsi*) lo cual disminuyó la capacidad de carga del ecosistema.

La importancia de este estudio radica en que se puede comparar las características morfométricas de los cráneos de *Zalophus wollebaeki* y asociar las potenciales variaciones con base en el comportamiento, abundancia poblacional, área de vida, variabilidad oceanográfica, factores abióticos entre distintas poblaciones. De esta manera, podemos establecer cuáles son los desafíos para la conservación y preservación de esta especie. El análisis de este estudio es el primer registro enfocado en evaluar diferencias en el fenotipo craneal de ejemplares machos adultos de *Zalophus wollebaeki* alrededor del Archipiélago de Galápagos, empleando una considerable gama de medidas y un mayor número de especímenes.

1.4 Hipótesis

Considerando que la cantidad de alimento disponible incide en el tamaño de los otáridos y que su crecimiento somático está relacionado con la densidad de sus poblaciones, se espera que, en colonias pequeñas el tamaño del cráneo sea más grande y con un menor desarrollo de sus estructuras craneales utilizadas durante el comportamiento antagonista, con respecto al observado en colonias más grandes.

1.5 Objetivo

Determinar diferencias en la morfometría craneal de machos adultos de lobos marinos de Galápagos (*Zalophus wollebaeki*) presentes en varias colonias del archipiélago.

1.5.1 Objetivos específicos.

- Analizar las diferencias y similitudes morfométricas entre especímenes de diferentes bioregiones del archipiélago.
- Deducir si la abundancia de recursos podría afectar al tamaño de los cráneos en las bioregiones.
- Inferir si existe una relación entre la abundancia poblacional de las colonias y la forma de los cráneos, producto de un comportamiento antagonista entre los individuos.

2. METODOLOGÍA

2.1 Área de estudio

Las Islas Galápagos, se encuentran a 960 km del Ecuador continental, conformando un grupo de 13 islas grandes, 6 pequeñas y más de 40 islotes, que cubren una superficie de 7880 km² y yacen cerca de la línea ecuatorial. Las islas son de origen volcánico y emergieron a partir de un punto caliente de la placa de Nazca. Existen cuatro corrientes oceánicas que influyen en la dinámica del ecosistema del Archipiélago. 1) Corriente fría sur-ecuatorial que se mueve hacia el oeste del archipiélago cerca de la línea ecuatorial, 2) Corriente de Humboldt o corriente peruana que viene desde el sur del continente hacia el norte, gira hacia el Oeste cerca de la línea ecuatorial y genera el ascenso de aguas profundas y frías. 3) Corriente cálida de Panamá que viene desde el norte. 4) Corriente de Cromwell que viene del oeste y cuando choca con el archipiélago produce afloramientos que lleva nutrientes desde el fondo a la superficie (Palacios et al. 2006).

Diversos autores han planteado diferentes bioregiones dentro del archipiélago, que están influenciadas por las corrientes oceánicas y los diferentes niveles de productividad y afloramientos en el archipiélago (Feldman 1984). La región Oeste presenta zonas más profundas y altamente productivas debido a los afloramientos que producen la corriente de Cromwell (Banks 2002), especialmente en cerca de la isla Fernandina donde se encuentran las concentraciones de hierro más altas (Sakamoto et al. 1998). Mientras que el resto de regiones poseen aguas menos profundas, más templadas y bajas en

nutrientes (Feldman 1984). Tales variaciones en las propiedades físicas entre las zonas del Archipiélago generan considerables distinciones ecológicas (Wolf et al. 2008).

2.2 Obtención de datos

Con base en la presencia de dichas diferencias ecológicas en el Archipiélago, se dividió al área de estudio en tres bioregiones: A) Sureste (n=15), B) Centro-Norte (n=17) y C) Oeste (n=16) (Fig. 1).

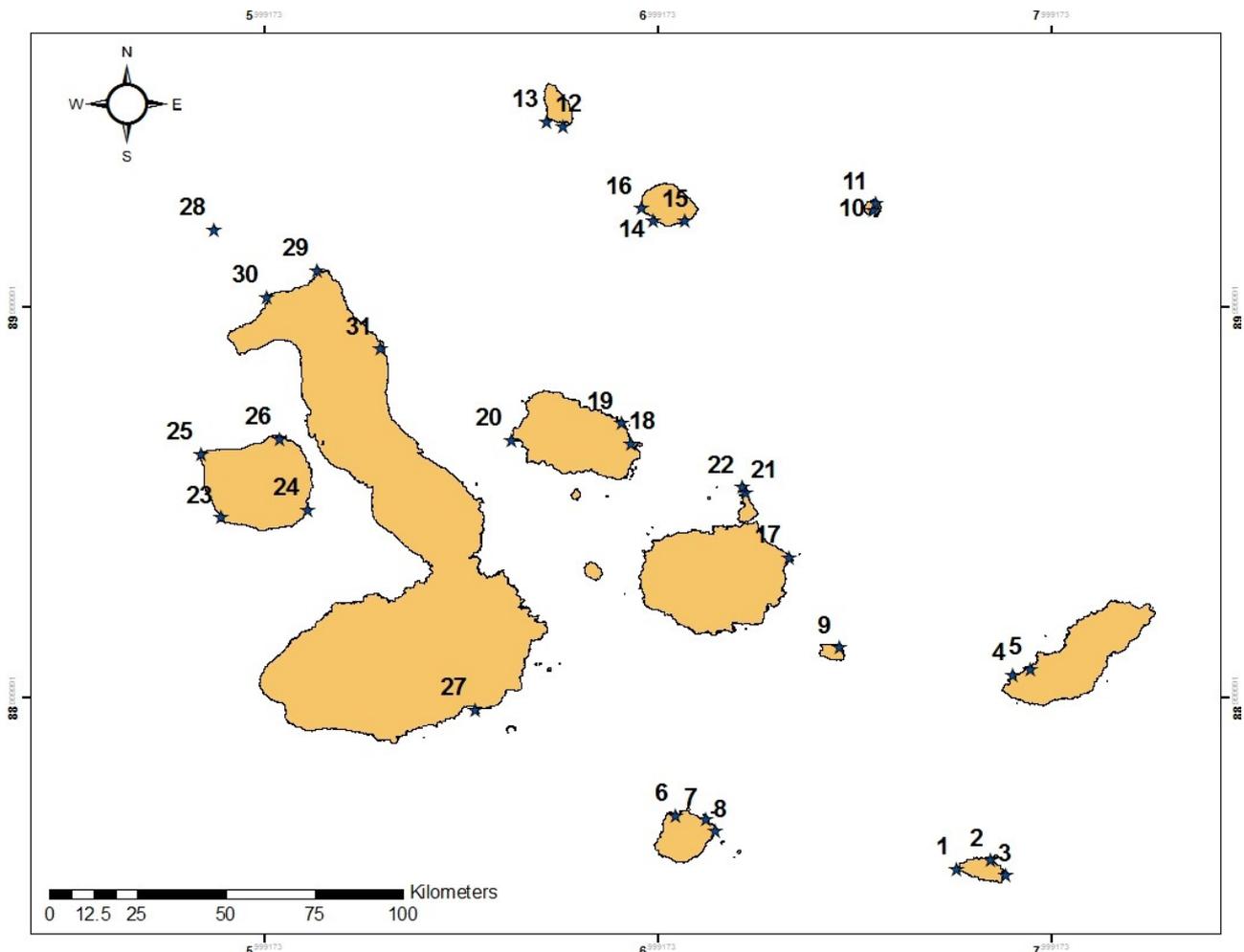


Figura 1: Localidades donde se colectaron los cráneos de *Zalophus wollebaeki* desde 2011 al 2018. Ver localidades de los números en Tabla 1.

Se seleccionaron y midieron 48 cráneos de machos adultos y subadultos de lobos marinos de Galápagos (*Zalophus wollebaeki*) de una colección científica de 167 cráneos de esta especie procedente de los esfuerzos de investigación que realizan la Universidad San

Francisco de Quito (USFQ) en conjunto con el Parque Nacional Galápagos (PNG) (Tabla 1). Los cráneos corresponden solo a machos adultos y subadultos (en base a observaciones directas) para evitar que el dimorfismo sexual y el crecimiento provoque variabilidad en los datos (Oliveira et al. 2008). Además, los machos no son paedomórficos, es decir, sí presentan cambios en sus estructuras al llegar a la adultez (Zavaleta 2003).

Tabla 1: Sitios de muestreo de cráneos de adultos machos *de Zalophus wollebaeki* separados por bioregiones

Bioregión	Isla y código	Sitios de colecta	N.	Latitud	Longitud
Sureste (SE)	Española (ESP)	Punta Suárez	1	-1.375	-89.741
		Bahía Gardner	2	-1.3525	-89.656
		Punta Cevallos	3	-1.3908	-89.617
	San Cristóbal (SCY)	Punta Pitt	4	-0.875	-89.6
		Isla Lobos	5	-0.8597	-89.556
	Floreana (FLO)	Bahia Post Office	6	-1.2384	-90.453
		Champion	7	-1.2483	-90.379
		Las Cuevas	8	-1.2785	-90.352
	Santa Fe (SFE)	Bahía Sta. Fe	9	-0.805	-90.04
Norte*	Genovesa (GEN)	Bahía Darwin	10	0.3179	-89.952
		Salvaje de Corazón	11	0.3368	-89.947
	Pinta (PIN)	Cabo Ibetson	12	0.5361	-90.739
		Cabo Chalmers	13	0.5467	-90.781
	Marchena (MAR)	Punta Mejía	14	0.2922	-90.51
		Punta Espejo	15	0.2916	-90.43
Piedras Blancas		16	0.3243	-90.542	
Centro*	Santa Cruz (SX)	Plazas	17	-0.574	-90.167
	Santiago (SAN)	Bahía Suliván	18	-0.2817	-90.568
		Bartolomé	19	-0.2292	-90.592
		Puerto Egas	20	-0.2721	-90.872
	Seymour (SYR)	Mosquera	21	-0.4058	-90.278
		Seymour Norte	22	-0.3936	-90.285
Oeste (OE)	Fernandina (FER)	Cabo Hammond	23	-0.4717	-91.607
		Punta Mangle	24	-0.4514	-91.388
		Cabo Douglas	25	-0.3085	-91.658
		Punta Espinoza	26	-0.2698	-91.459
	Isabela (ISA)	Punta Vicente Roca	27	-0.9661	-90.962
		Roca Redonda	28	0.2697	-91.625
		Punta Albermale	29	0.1646	-91.364
		Punta Flores	30	0.0965	-91.491
		Cabo Marshall	31	-0.0368	-91.203

*La bioregión Norte y Centro se juntaron como Centro-Norte (CN).

Se seleccionaron los cráneos que estaban en las mejores condiciones y mediante observación se identificó si el individuo es adulto (cresta sagital prominente) o subadulto (ambas categorías tienen la sutura basioccipital-basisfenoide totalmente fusionada) (Brunner 2004; Franco et al. 2016), sin embargo, el subadulto mantiene una cresta sagital y occipital más reducida (Fig. 2).



Figura 2: Especímenes machos de *Zalophus wollebaeki*: Arriba: adulto, Abajo: subadulto.

Con un calibrador manual de 0.05 mm de precisión y una regla graduada (herramienta de apoyo para medidas convencionales) se tomó 34 medidas lineales (Tabla 2, Fig. 3-5) que previamente ya han sido utilizadas para comparar especies morfométricamente puesto que poseen un componente alto de varianza (Zavaleta 2003;

Brunner 2004; Drago et al. 2010; Franco et al. 2016) y otros que no lo tienen, pero fueron utilizados en dichos estudios.

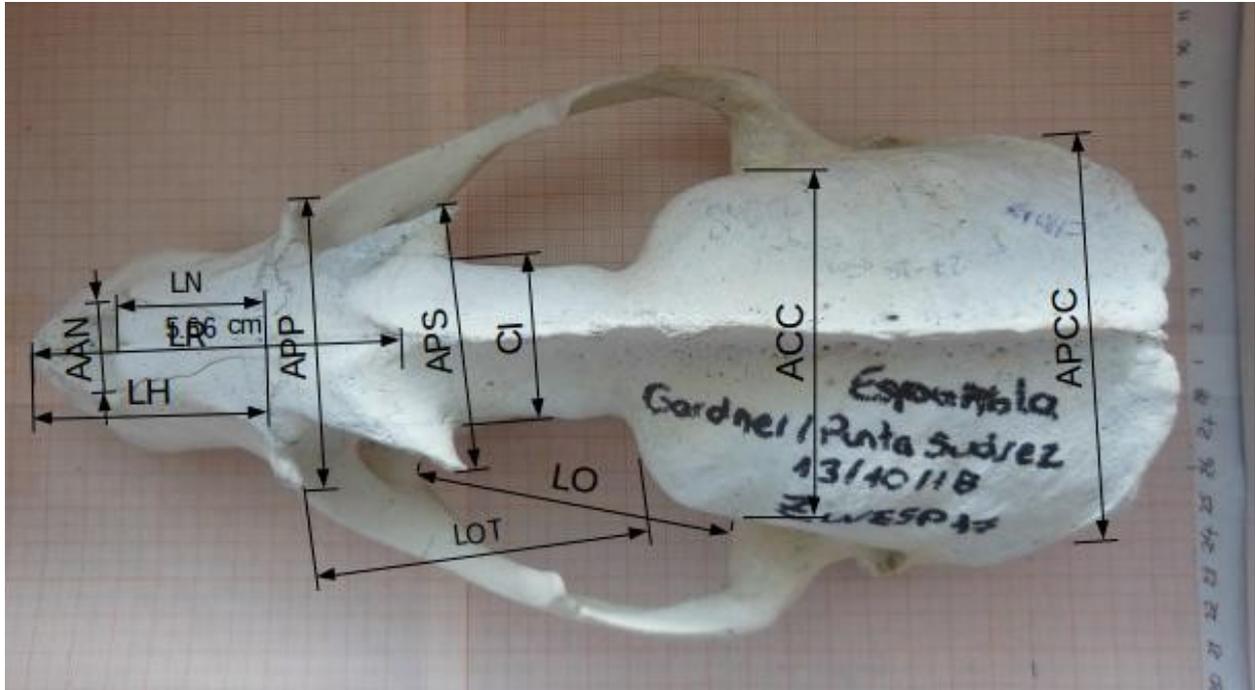


Figura 3: Ejemplar de *Zalophus wollebaeki* macho adulto con medidas que se pueden mostrar en vista dorsal.

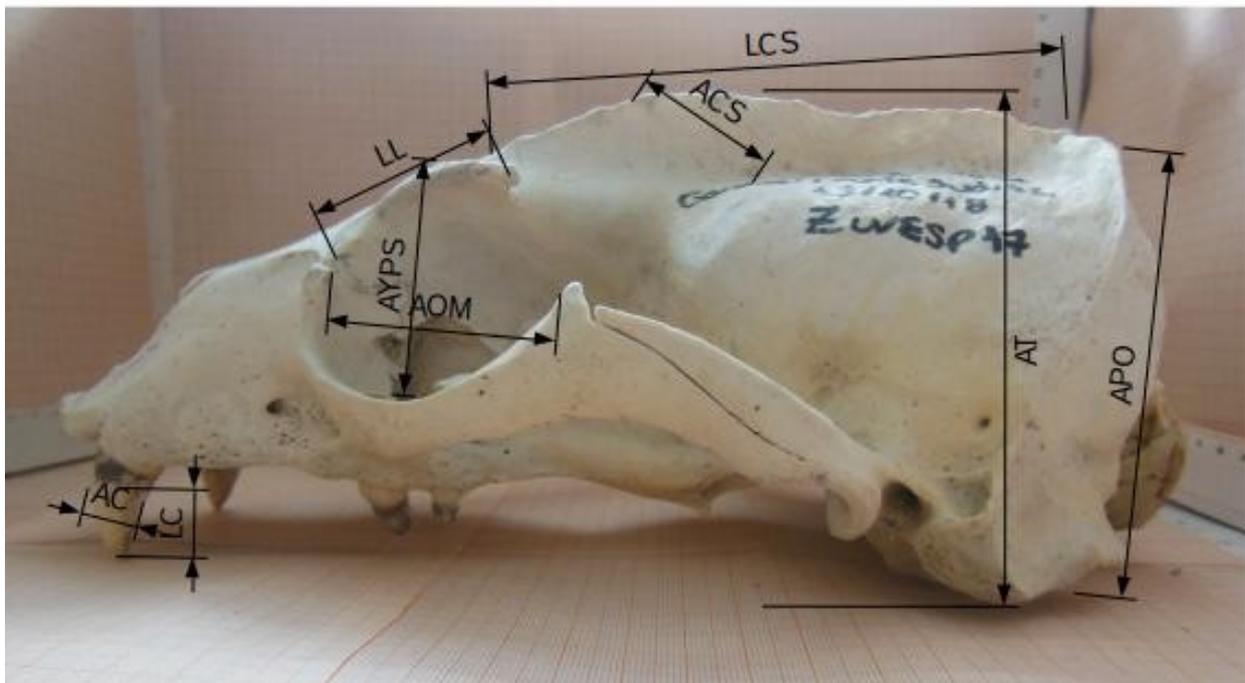


Figura 4: Ejemplar de *Zalophus wollebaeki* macho adulto con medidas que se pueden mostrar en vista lateral.

Los machos utilizan varias secciones del cráneo usualmente para pelear al defender su harén en época reproductiva y asegurar oportunidades de apareamiento (Riedman 1990), razón por la cual se separaron las medidas en dos grupos: (a) tamaño, donde se incluyeron aquellas que definen solo el crecimiento y que correlacionan significativamente con la edad (Maldonado 1997), como ancho, largo del cráneo; y (b) agresividad, donde se incluyeron medidas de secciones específicas del cráneo que el individuo usa en su comportamiento antagonista (eg. lugares de inserción muscular), como ancho del proceso supraorbital y ancho del cigomático. Se tomaron 20 variables para el grupo de tamaño y 14 variables para el grupo de agresividad, total 34 variables (medidas lineales).

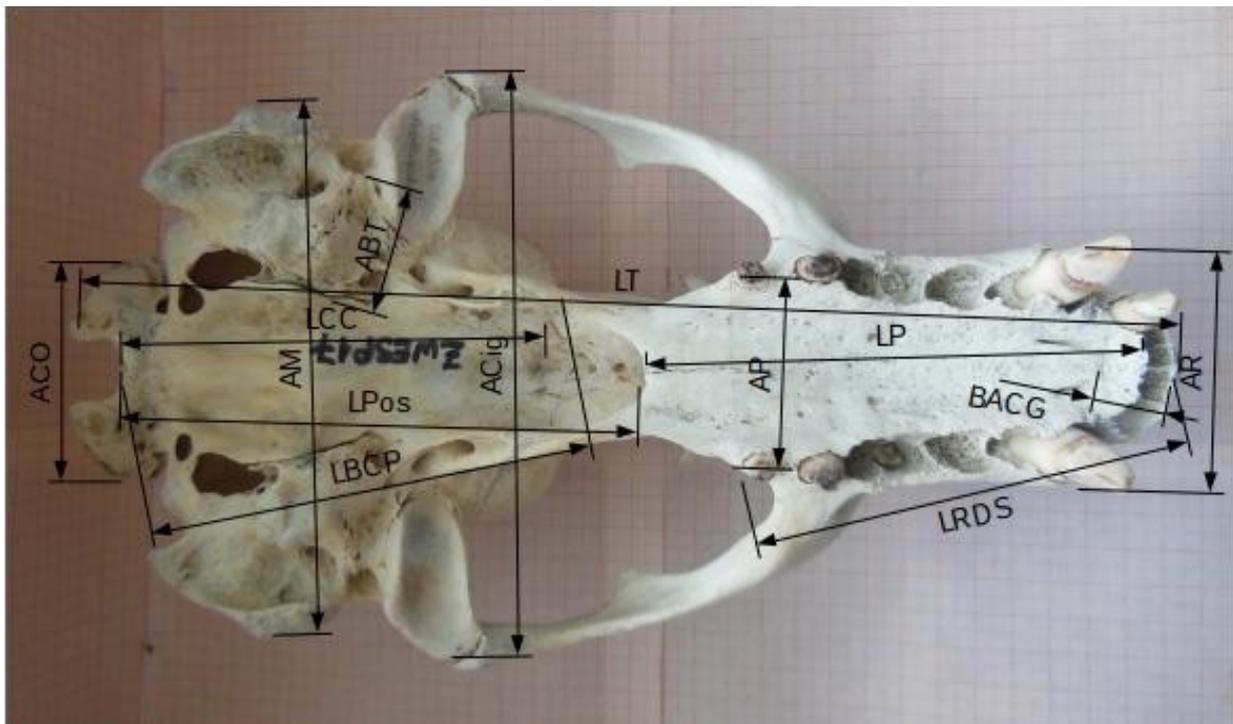


Figura 5: Ejemplar de *Zalophus wollebaeki* macho adulto con medidas que se pueden mostrar en vista ventral.

Para los cráneos que carecían de la punta de la nariz o estaban rotos en alguna sección los datos fueron completados buscando correlación positiva significativa de las

variables incompletas con un set de datos completos y aplicando regresión lineal en su bioregión. Dado que existe un potencial sesgo y presencia de una mayor desviación estándar con las variables Alto Total del cráneo (AT) y Alto de la Cresta Sagital (ACS) en la bioregión Centro-Norte debido a que se incluyeron 13 cráneos sin colmillos y tres cuyos caninos estaban deteriorados. Esto afectó a su inclinación respecto su posición horizontal, en la cual fueron medidas las variables AT y ACS. Se compensó esta diferencia colocando debajo del paladar de los cráneos sin colmillos soportes de 1.34 cm o 1.59 cm de altura, dependiendo si el cráneo era pequeño o grande, con el fin de que la inclinación de los mismos se observe lo más horizontal posible, como si tuvieran colmillos.

Tabla 2: Lista de las 34 medidas anatómicas usadas en este estudio.

Medida anatómica	Definición	Abreviación
TAMAÑO		
Ancho del Paladar	Ancho del paladar justo después del último postcanino.	AP
Longitud del Paladar	Longitud máxima del paladar desde punto medio más posterior de los alvéolos de los incisivos al punto mesodistal más lejano posterior del paladar.	LP
Longitud Total	Margen más anterior del cráneo al punto más posterior del cóndilo occipital (Franco et al. 2016).	LT
Ancho del Mastoideo (del cráneo)	Ancho máximo del proceso mastoideo (Franco et al. 2016).	AM
Longitud del Rostro	Punta más anterior del cráneo al margen más anterior de la cresta sagital (Franco et al. 2016).	LR
Longitud del Orbital	Longitud máxima del orbital (desde curvatura de Pterigoideo a la curvatura del Yugal).	LO
Longitud del Nasal	Punta más anterior del hueso nasal a punta más posterior en el comienzo del proceso postorbital (Franco et al. 2016).	LN
Longitud del Postpaladar	Punto medio más posterior del paladar al punto medio más anterior del Basión.	LPos
Ancho de Caja Craneal	Ancho máximo de la caja craneal al inicio de los huesos temporales.	ACC
Ancho Anterior de los Nasaes	Ancho máximo interno del punto más anterior del hueso nasal izquierdo hacia el derecho.	AAN
Altura del Yugal a Proceso Supraorbital	Altura de la órbita desde el punto medio del margen ventral del proceso Postglenoideo al punto medio del margen dorsal de la base de la órbita (Brunner 2004).	AYPS
Longitud del Basión a Curvatura Pterigoideo	De anterior del Basión al anterior del pterigoideo (Brunner 2004).	LBCP
Longitud Caja Craneal	Fisura de inicio de la caja craneal en el lado ventral al punto más anterior de Basión.	LCC
Ancho Posterior de Caja Craneal	Ancho máximo en sentido horizontal de la caja craneal justo sobre la sutura	APCC

Medida anatómica	Definición	Abreviación
	parietooccipital-temporal.	
Longitud Órbita-Temporal	Desde borde caudal proceso Preorbital hasta hueso temporal en ángulo recto.	LOT
Borde Anterior del Canino a Gnation	Longitud desde el borde más anterior del alvéolo de los caninos hasta el Gnation.	BACG
Longitud del Hocico	Gnation aL final posterior de ambos nasales.	LH
Ancho Orbital-Mesodistal	Ancho de la órbita mesodistal que va desde el punto más posterior o interno del proceso Preorbital al punto más anterior del proceso Postglenoideo (dentro de la órbita).	AOM
Ancho de la Bulba Timpánica	Ancho máximo de la bulba timpánica (desde el conducto auditivo externo hacia el extremo opuesto de la bulba en dirección inclinada dorsalmente).	ABT
Ancho del Rostro	Ancho del rostro al nivel de los caninos (punto más amplio del rostro).	AR
AGRESIVIDAD		
Longitud del canino	La distancia máxima desde el inicio de la dentina hasta la punta del canino	LC
Ancho del canino	Ancho máximo del canino a nivel del inicio de la dentina en dirección paralela al largo del cráneo	ACan
Alto del Plato Occipital	Punta más dorsal del hueso occipital a la punta más caudal del cóndilo occipital (Franco et al., 2016)	APO
Ancho del Cóndilo Occipital	Ancho en la parte más amplia del cóndilo occipital (Franco et al., 2016)	ACO
Longitud de la cresta sagital	Distancia máxima desde la punta más anterior a la más dorsal de la cresta sagital	LCS
Alto de la cresta sagital	Distancia máxima entre el borde más caudal hasta el borde más dorsal de la cresta sagital	ACS
Longitud de la rama dentaria superior	Desde el borde más anterior de los incisivos hasta el punto medio del paladar a la altura del último postcanino.	LRDS
Ancho del cigomático	El punto más amplio del arco cigomático, desde el posterior del escamoso (Brunner, 2004)	ACig
Ancho del proceso supraorbital	Ancho del proceso supraorbital medida al punto más amplio (Brunner, 2004)	APS
Ancho del proceso preorbital	Ancho del proceso supraorbital medida al punto más amplio (Brunner, 2004)	APP
Longitud lacrimorbital	Entre el punto más dorsal del proceso preorbital al punto más dorsal del proceso supraorbital	LL
Alto total	Desde la punta más dorsal de la cresta sagital a la punta más caudal del cóndilo occipital (Franco et al., 2016)	AT
Constricción interorbital	La parte más angosta de la constricción interorbital (se encuentra entre el proceso preorbital y supraorbital)	CI
Ancho de la Apófisis Superior	Ancho de una saliente/apófisis que forma parte del proceso supraorbital (constricción postorbital). Se trazó una línea paralela a lo largo del cráneo y se mide el ancho desde un extremo al otro de la línea sobre la apófisis.	AAS
Ancho del rostro*	Ancho del rostro al nivel de los caninos (punto más amplio del rostro)	AR

*AR se analiza en agresividad y tamaño.

2.3 Análisis de datos

Para los análisis estadísticos se utilizó el paquete STATISTICA 7.0. Se evaluó normalidad con la prueba de Shapiro-Wilks (W) y con ayuda de la prueba de Levene se determinó si los datos presentaban homogeneidad en sus varianzas. Posteriormente, para encontrar diferencias significativas entre bioregiones, se aplicó análisis de varianza paramétrica y no paramétrica. Además, se compararon variables para encontrar correlaciones (coeficiente de determinación r^2) entre variables. De esta manera es posible sugerir el crecimiento del cráneo en función de otra variable a parte de las utilizadas comúnmente (largo y ancho del cráneo).

3. RESULTADOS

Se analizaron 46 cráneos obteniendo un valor promedio de Longitud Total (LT) de 25.81 ± 0.86 cm y un Ancho del Cráneo (ancho del mastoideo: AM) de $11,67 \pm 0,74$ cm (Tabla 3). A nivel regional se observó una tendencia de separación por el tamaño del cráneo donde los puntos y promedios más altos de LT y AM se evidenciaron en la bioregión Centro-Norte, mientras que los valores promedios más bajos de LT y AM se constataron en la bioregión Oeste y Sur-Este, respectivamente y el punto más bajo de LT en el Sur-Este (Tabla 3).

*Tabla 3: Estadística descriptiva (en cm) de 19 medidas de tamaño de cráneos de adultos machos de **Zalophus wollebaeki**.*

N	VAR*	GLOBAL	Sur-Este (n= 15)		Centro-Norte (n=15)			Oeste (n=15)			Dif. Regionales (p-value)	
		m ± ds	m ± ds	Mín	Máx	m ± ds	Mín	Máx	m ± ds	Mín		Máx
1	AP	4.26± .34	4.1± .31	3.65	4.66	4.37± .38	3.65	5.02	4.30± .30	3.96	5.03	X ² =4.9; p= .08
2	LP	10.74± .52	10.58± .68	9.05	11.50	11.01± .39	10.32	11.65	10.62± .37	9.95	11.18	X ² =5.51; p= .06
3	LT	25.81± .86	25.59± .95	23.35	26.86	26.38± .78	24.95	27.60	25.47± .55	24.10	26.20	X ² =4.98; p= .08
4	AM	11.67± .74	11.5± .76	9.9	12.68	11.87± .86	10.04	13.06	11.63± .59	10.62	12.52	X ² = .71; p= .70
5	LR	4.93± .46	12.3± .58	11.1	13.09	12.16± .55	11.33	13.64	11.98± .42	11.25	12.76	X ² =2.31; p= .32
6	LO	7.45± .33	7.45± .37	6.5	7.84	7.52± .31	7.06	8.06	7.38± .31	7.0	7.9	X ² =4.82; p= .09
7	LN	4.87± .38	4.83± .35	4.28	5.37	5.05± .45	4.03	5.9	4.75± .28	4.22	5.25	X²=6.96; p= .03
8	LP _{Pos}	12.44± .53	12.46± .53	11.70	13.19	12.66± .51	11.98	13.53	12.19± .48	11.26	12.85	X ² =2.14; p= .34
9	ACC	8.35± .30	8.29± .28	7.87	8.8	8.38± .35	7.93	8.9	8.37± .28	7.86	8.86	X ² =4.82; p= .09
10	AAN	2.58± .16	2.58± .15	2.36	2.88	2.64± .16	2.35	2.89	2.52± .17	2.18	2.8	X ² =2.14; p= .34
11	AYPS	5.08± .23	5.02± .19	4.75	5.45	5.17± .30	4.65	5.69	5.05± .17	4.75	5.35	X ² =2.31; p= .32
12	LBCP	8.48± .34	8.46± .32	7.86	9.13	8.63± .37	8.1	9.39	8.36± .32	7.62	8.8	X ² =2.31; p= .32
13	LCC	9.42± .41	9.45± .43	8.62	10.29	9.58± .46	8.8	10.38	9.23± .30	8.75	9.89	X ² =4.45; p= .12
14	APCC	10.54± .37	10.45± .40	9.64	11.17	10.68± .44	9.86	11.53	10.49± .24	10.2	10.96	X ² =3.38; p= .19
15	LOT	6.78± .50	6.75± .47	5.83	7.44	7.09± .53	6.21	8.25	6.54± .37	6.05	7.16	X ² =2.31; p= .32
16	LH	9.00± .49	8.85± .39	8.02	9.33	9.26± .55	8.06	10.47	8.87± .41	8.1	9.83	X ² =5.51; p= .06
17	AOM	5.48± .50	5.64± .27	5.16	6.16	5.7± .17	5.45	6.03	5.11± .66	3.9	5.78	X²=7.65; p= .02
18	ABT	2.89± .19	2.83± .17	2.57	3.06	2.98± .21	2.55	3.21	2.86± .18	2.58	3.2	X ² =5.51; p= .06
19	AR	4.93± .46	4.84± .29	4.19	5.55	4.87± .63	3.3	5.6	5.09± .4	4.48	5.99	X ² = 4.98; p= .08

* El significado de las siglas de las variables se explica en la Tabla 1. (Diferencias significativas en **negritas**).

Con base en estudios morfométricos en otáridos (Zavaleta, 2003; Brunner, 2004; Daneri et al. 2005; Oliveira et al. 2008; Wolf et al. 2008; Drago et al. 2010; Franco et al. 2016), se seleccionaron 12 variables para identificar patrones de variación comparándolas con la Longitud Total del cráneo: LT (Fig. 6 A-F) y con el Ancho del cráneo/Mastoideo: AM (Fig. 7 A-F). La LT y el AM se escogieron como medidas estándares dentro del grupo de tamaño (medidas que denotan el crecimiento del individuo), (Maldonado 1997).

Se obtuvo una mayor correlación entre la variable X: Longitud Total (LT) y la variable Y: Longitud del Hocico (LH), misma que resultó significativa ($r^2= 0.60$; $p= 0$), (Fig 6E). La correlación entre la variable X: LT y variable Y: Longitud del Paladar (LP) resultó significativa también ($r^2= 0.546$; $p= 0$), (Fig 6B). Las variables Longitud del Basión a Curvatura Pterigoideo: LBCP (Fig 6F) y Longitud del Orbital: LO (Fig 6D) presentaron tendencias a la significancia ($r^2 \geq 0.44$) al igual que Longitud del Postpaladar (LPos). Las variables Longitud Nasal: LN ($r^2=0.36$, $p=0$), (Fig 6C) y Longitud del Rostro: LR ($r^2=0.11$, $p=0.026$), (Fig 6A) no revelaron ninguna correlación positiva ni alguna tendencia respecto a LT.

Respecto al Ancho del cráneo/Mastoideo (AM) la correlación con la variable Y: Ancho Posterior de la Caja Craneal (APCC) resultó ser estadísticamente significativa ($r^2= 0.592$, $p= 0$), (Fig 7F). De la misma forma, se constató una correlación positiva entre variable X: AM y variable Y: Ancho del Paladar (AP), las cuales resultaron ser estadísticamente significativas ($r^2= 0.501$, $p < 0.01$), (Fig 7B). La correlación entre la variable AM vs variable Y: Ancho de la Bulba Timpánica (ABT) no reflejó resultados estadísticamente significativos, sí tendencias ($r^2= 0.464$, $p < 0.01$), (Fig 7D). Las variables Ancho del Rostro: AR ($r^2=0.307$, $p < 0.01$), (Fig 7C), Ancho de la Caja Craneal: ACC ($r^2=0.137$, $p= 0.01$), (Fig 7A) y Ancho Orbito-Mesodistal: AOM ($r^2=0.03$, $p= 0.238$), (Fig 7E) no mostraron ninguna correlación positiva o tendencia respecto a AM.

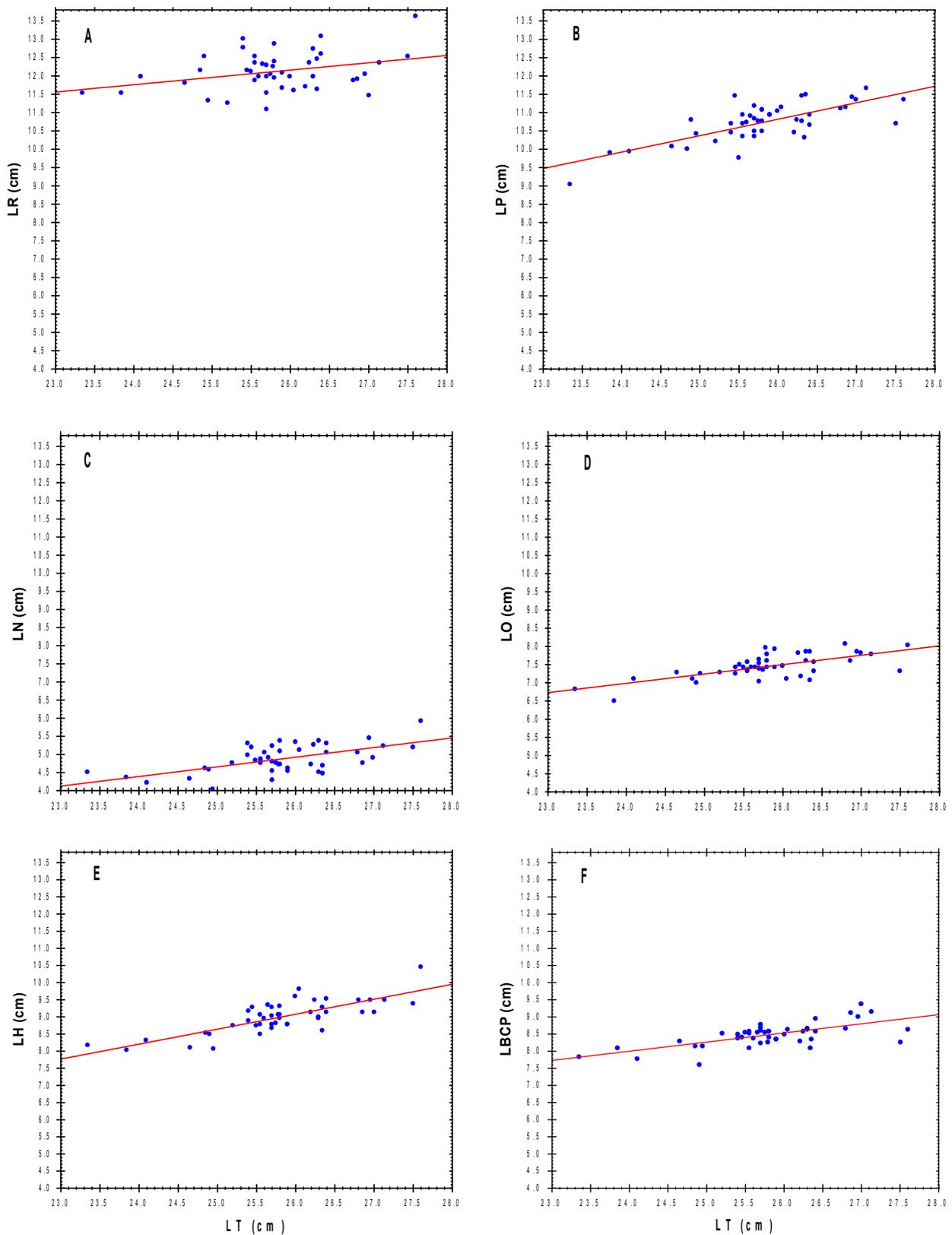


Figura 6: Correlación entre Longitud total (LT) vs: A) Longitud del Rostro (LR), B) Longitud del Paladar (LP), C) Longitud del Nasal (LN), D) Longitud del Orbital (LO), E) Longitud Hocico (LH) y F) Longitud del Basi3n a la Curvatura de Pterigoideo (LBCP).

Las figuras se presentan en orden de importancia seg3n el aporte en la diferenciaci3n morfom3trica en la literatura.

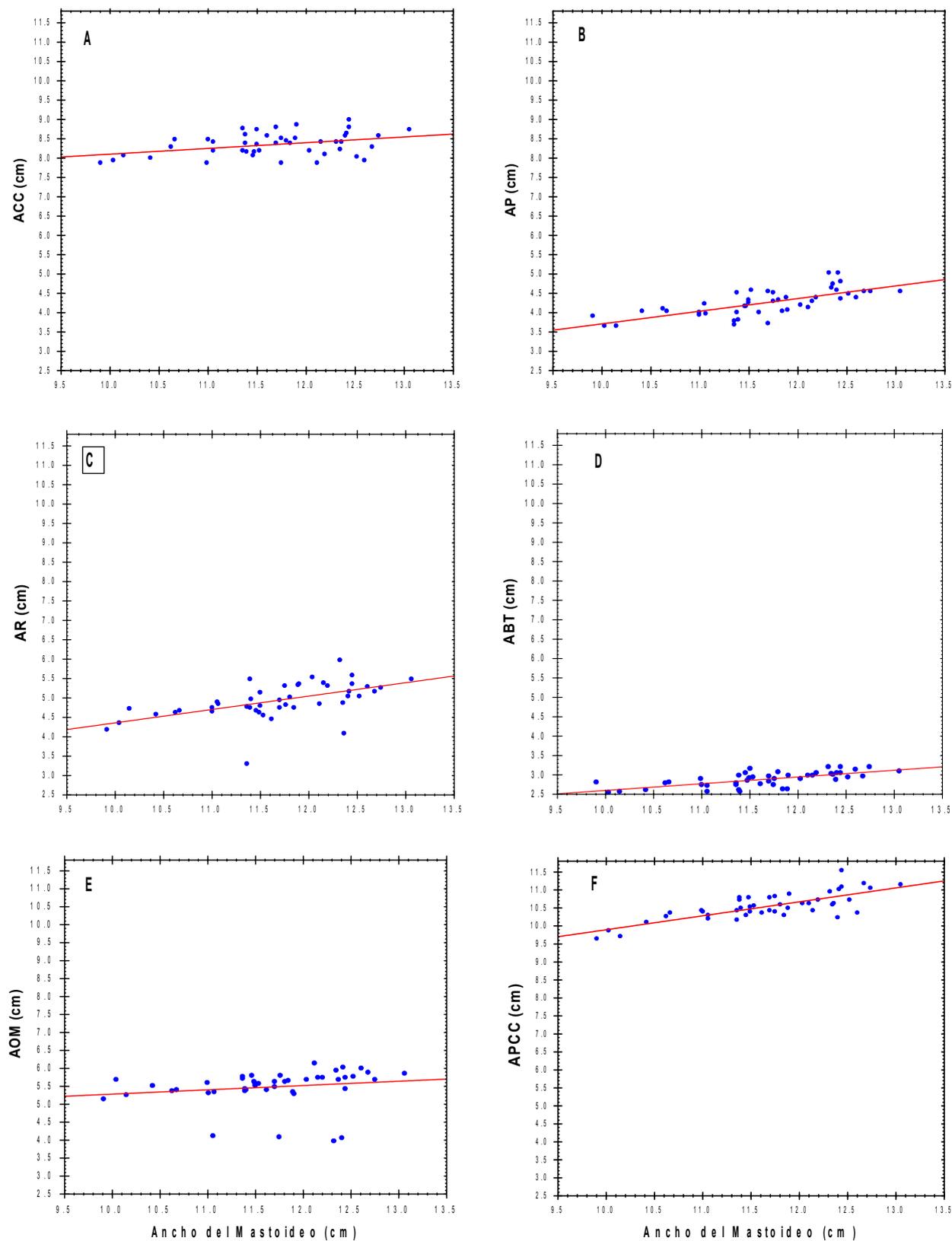


Figura 7: Correlación entre Ancho del cráneo/Mastoideo (AM) vs: A) Ancho la caja Craneal (ACC), B) Ancho del paladar (AP), C) Ancho del Rostro (AR), D) Ancho de la Bulba Timpánica (ABT), E) Ancho Órbita-Mesodistal (AOM) y F) Ancho Posterior de la Caja Craneal (APCC).

Las figuras se presentan en orden de importancia según el aporte en la diferenciación morfométrica en la literatura.

Se registraron correlaciones positivas adicionales y ciertas tendencias entre diferentes variables relacionadas al tamaño del individuo y a la estructura de su cráneo (Tabla 4). Las variables que denotaron mayor número de correlaciones significativas con otras variables que fueron asociadas al tamaño (en orden descendente) fueron el Ancho del Mastoideo (cráneo): AM, el Largo Total del cráneo: LT, la Longitud del Hocico: LH y la Longitud del Paladar: LP (Tabla 4).

Tabla 4: Medidas de tamaño con correlación positiva sin diferencias regionales significativas.

Var X*	Var Y*	Coef determ r^2	p-value Pearson
LT	LH	0.6009	0
	LP	0.5462	$p < 0.01$
	LOT	0.5477	$p < 0.01$
AM	LH	0.625	0
	LP	0.555	$p < 0.01$
	APCC	0.592	0
	AYPS	0.513	$p < 0.01$
	AP	0.501	$p < 0.01$
LP	LT	0.546	$p < 0.01$
LO	LOT	0.595	0
LH	LN	0.712	0
	AYPS	0.523	$p < 0.01$
LPos	LBCP	0.574	$p < 0.01$
LCC	LBCP	0.722	0

* El significado de las siglas de las variables se explica en la Tabla 1.

Otras variables que presentaron correlaciones positivas estadísticamente significativas a parte de los estándares Largo Total: LT y Ancho del Mastoideo: AM, fueron la Longitud del Paladar: LP, Longitud del Orbital: LO, Longitud del Hocico: LH, Longitud Postpaladar: LPos y Longitud de la Caja Craneal: LCC, entre otras (Tabla 4). Existe ausencia de correlación significativa entre el Largo Total: LT y Ancho del Mastoideo (cráneo): AM a nivel global (del archipiélago), aunque sí muestra tendencias ($r^2 = 0.447$ y $p < 0.01$). No obstante, dentro de cada bioregión sí existe correlación estadísticamente

significativa entre dichas variables: CN ($r^2 = .569$; $p = .001$); SE ($r^2 = .660$; $p < 0.01$) y OE ($r^2 = .536$; $p = .002$).

Se revelaron diferencias significativas de la variable Longitud Nasal (LN) entre bioregiones ($\chi^2 = 6.96$, $p = 0.031$), (Fig. 8, Tabla 3). Donde la región Centro-Norte presentó los puntos extremos mínimos y máximos más sobresalientes en comparación a las demás bioregiones (Fig. 8). No obstante, los valores promedios más altos se registraron en la bioregión Centro-Norte, mientras que los más bajos en el Oeste (Fig. 8).

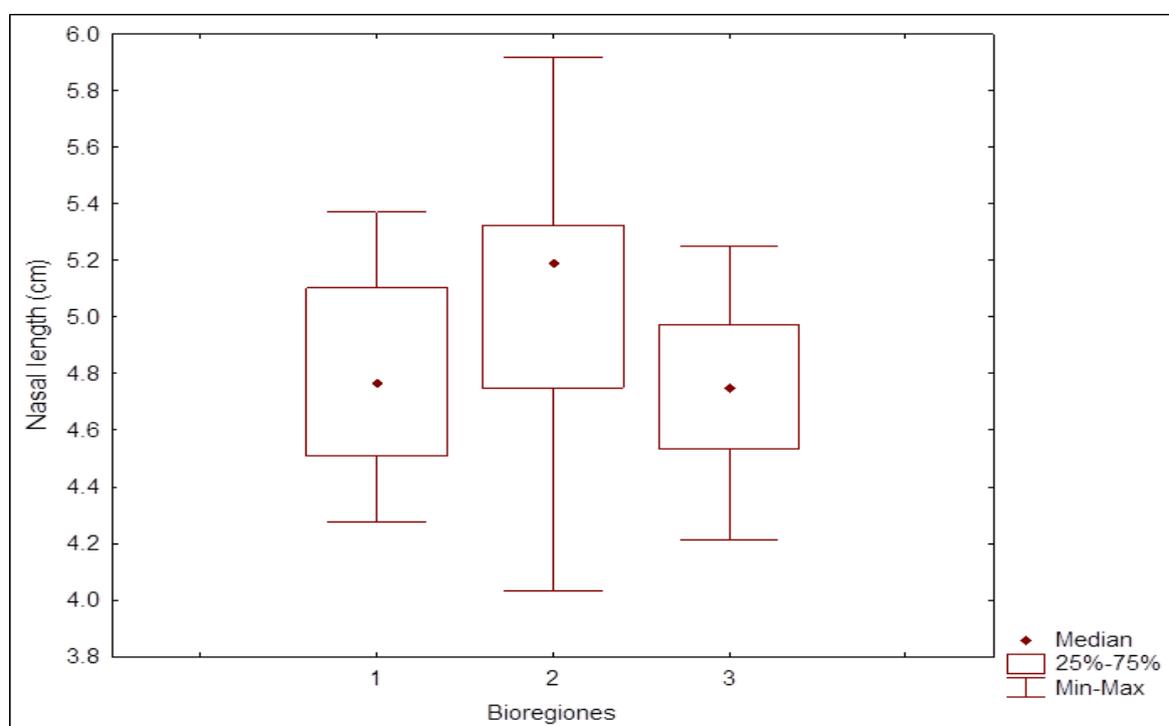


Figura 8: Boxplot de la variable Longitud del Nasal (LN) entre bioregiones: 1) Sur-Este, 2) Centro-Norte, 3) Oeste.

La Longitud Nasal (LN) no evidenció ninguna correlación con la Longitud Total: LT tanto a nivel global (Fig 6C), ($r^2 = 0.36$, $p = 0$) ni dentro las bioregiones (Fig 9A-C). Tampoco se constataron tendencias en las bioregiones Sur-Este ($r^2 = 0.36$, $p = 0$), (Fig 9A) ni Oeste ($r^2 = 0.394$, $p = 0.01$), (Fig 9C). Sin embargo, aún se denotó una ligera tendencia entre LT y LN en la bioregión Centro-Norte ($r^2 = 0.425$, $p < 0.01$), (Fig 9B).

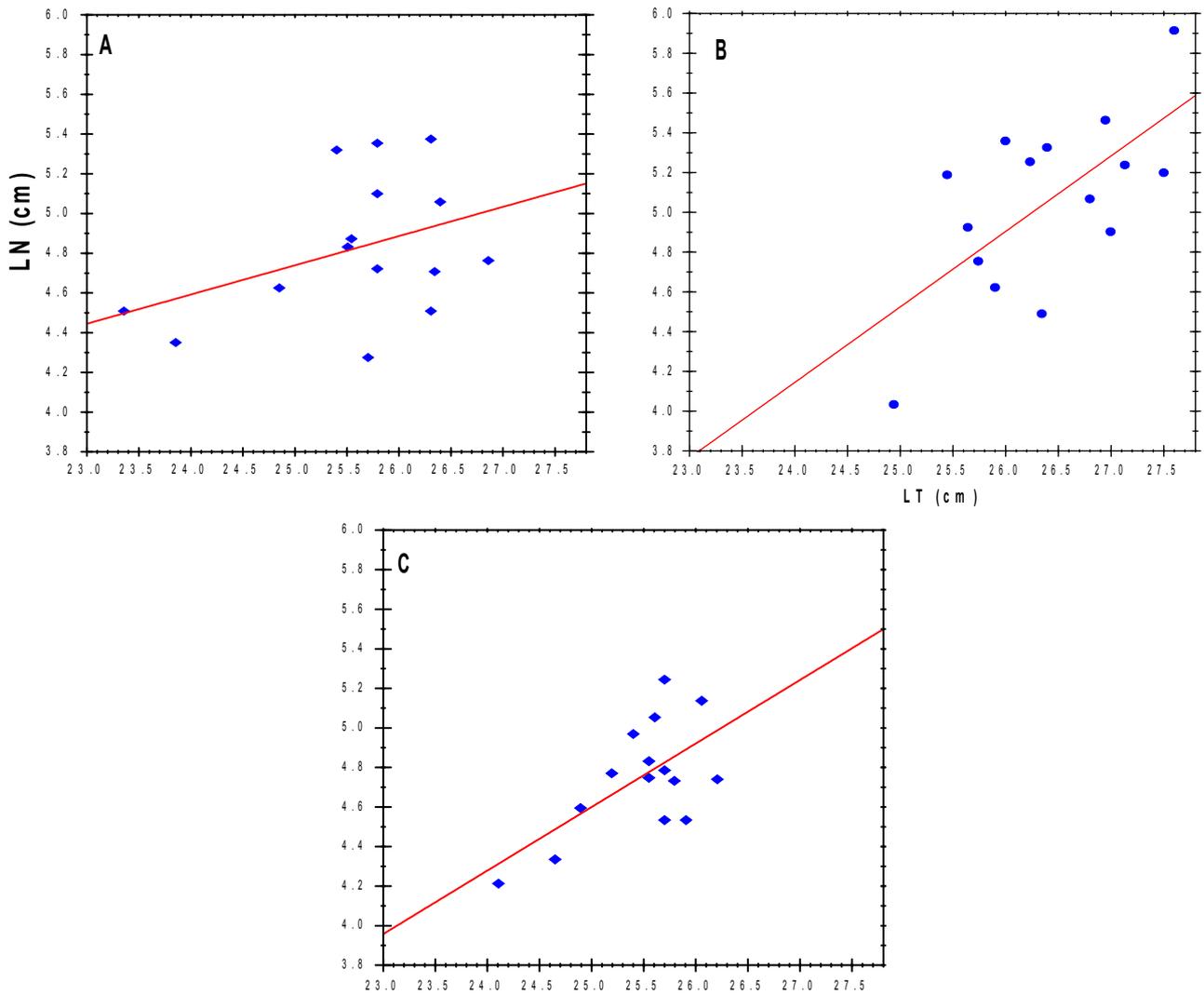


Figura 9: Correlación de variable X: Longitud Total (LT) vs variable Y: Longitud del Nasal (LN) en las tres bioregiones: A) Sur-Este, B) Centro-Norte y C) Oeste.

Se muestra la correlación de LN por cada bioregión debido a que presenta diferencias significativas (Tabla 2).

Además, la variable Longitud Nasal: LN sí presentó correlación positiva significativa con otras variables tales como el Ancho del Mastoideo: AM, Ancho del Rostro: AR, Altura del Yugal al Proceso Supraorbital: AYPS y Longitud del Hocico: LH, dentro de la bioregión Centro-Norte (Tabla 5). Sumado a esto se manifestaron algunas tendencias dentro de la bioregión Centro-Norte entre la variable LN con las variables Longitud del Paladar: LP ($r^2=0.445$, $p < 0.01$) y el Ancho de la Bulba Timpánica: ABT ($r^2=0.493$, $p < 0.01$).

Tabla 5: Correlaciones significativas de Longitud Nasal: LN (variable X) dentro de la bioregión Centro-Norte.

Var Y	Centro-Norte	
	Coef determ r^2	p-value Pearson
AM*	0.652	$p < 0.01$
AR	0.607	$p < 0.01$
AYPS	0.732	$p < 0.01$
LH	0.943	$p < 0.01$

* El significado de las siglas de las variables se explica en la Tabla 1.

Adicionalmente, en la bioregión Oeste se evidenció una correlación positiva entre Longitud del Nasal: LN y la Longitud del Hocico: LH que resultó estadísticamente significativa ($r^2 = 0.698$, $p < 0.01$) mientras que se presentó únicamente tendencia de correlación positiva entre LN y Longitud del Paladar: LP ($r^2 = 0.44$, $p < 0.01$) dentro de esta bioregión. No se constató alguna correlación significativa ni tendencia de LN dentro de la bioregión Sur-Este.

También se revelaron diferencias regionales significativas de la variable Ancho del Orbital Mesodistal: AOM ($\chi^2 = 7.65$; $p = 0.02$) (Fig 10, Tabla 3), donde la bioregión Sureste presentó el punto extremo más alto, mientras que el Oeste el valor extremo más bajo (Fig 10). No obstante, al igual que la longitud del hueso nasal, el AOM presentó sus valores promedio más altos en Centro-Norte, mientras que los más bajos en el Oeste (Fig. 10).

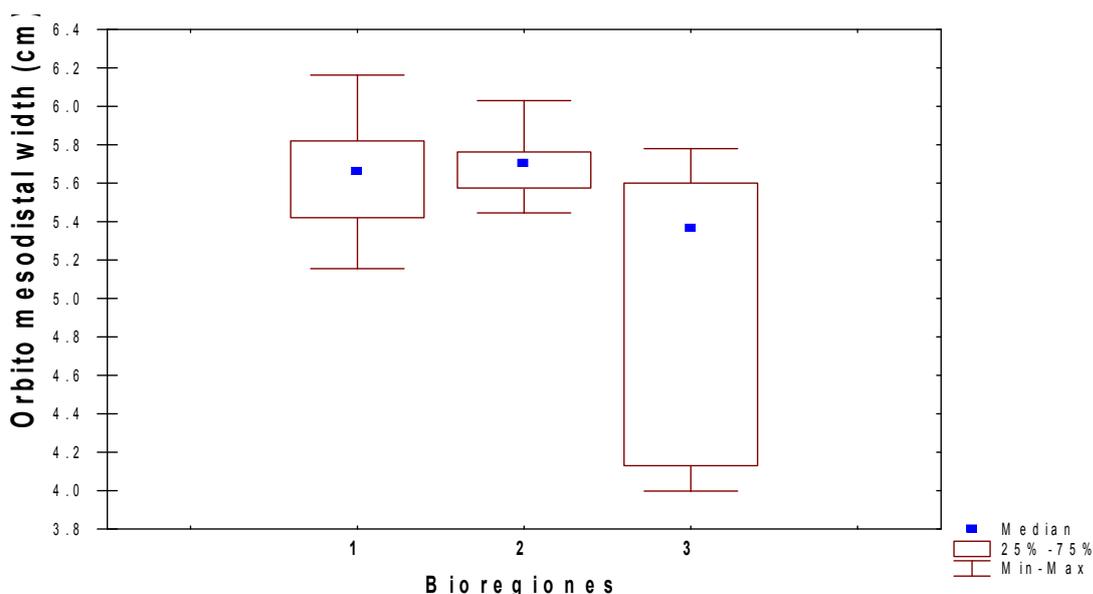


Figura 10: Boxplot del Ancho del Orbital Mesodistal (AOM) entre bioregiones: 1) Sur-Este, 2) Centro-Norte, 3) Oeste.

Las líneas verticales denotan un intervalo de confianza de 0,95.

La variable Ancho del Orbital Mesodistal (AOM) no presentó ninguna correlación con el Ancho del Mastoideo (cráneo): AM a nivel general ($r^2 = .032$; $p = .238$), (Fig 7E) y tampoco mostró correlación positiva significativa dentro de las regiones Centro-Norte ($r^2 = 0.219$, $p = 0.078$), (Fig 11B) ni Oeste ($r^2 = 0.029$, $p = 0.078$), (Fig 11C). Sin embargo, se reveló correlación positiva estadísticamente significativa entre variable X: AM con la variable Y: Ancho del Orbital Mesodistal (AOM) en la bioregión Sureste ($r^2 = 0.677$; $p < .001$), (Fig 11A). Mientras que el Ancho del Orbital Mesodistal (AOM) evidenció correlaciones positivas con algunas variables tales como la Longitud Total: LT, Ancho del Mastoideo: AM, Longitud del Orbital: LO y Longitud del Hocico: LH que resultaron estadísticamente significativas dentro de la bioregión Sur-Este (Tabla 6).

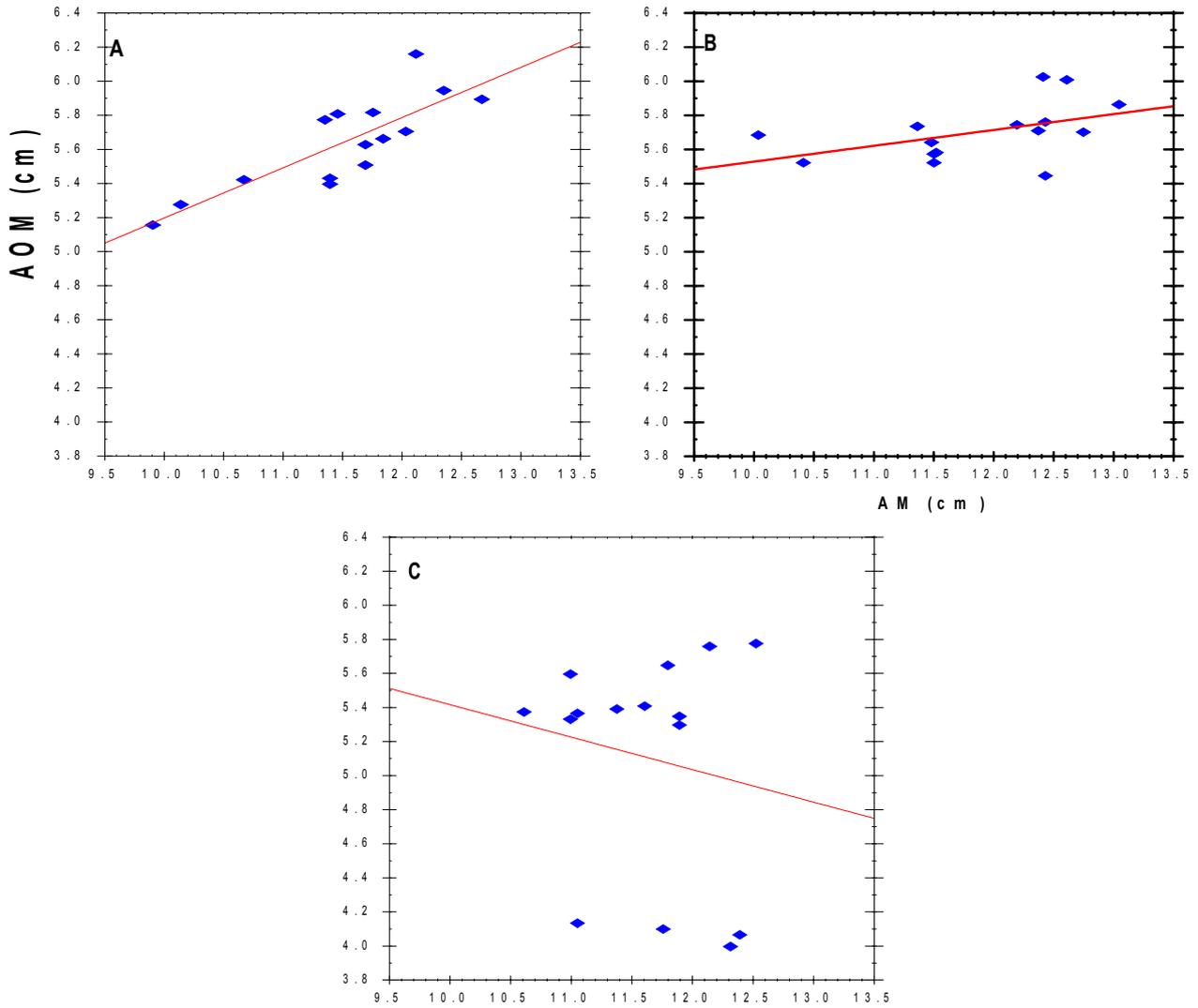


Figura 11: Correlación de variable X: Ancho del Mastoideo (AM) vs variable Y: Ancho del Orbital Mesodistal (AOM) en las tres bioregiones: A) Sur-Este, B) Centro-Norte y C) Oeste. Se muestra la correlación de AOM por cada bioregión debido a que presenta diferencias significativas (Tabla 3).

Tabla 6: Correlaciones del Ancho del Orbital Mesodistal: AOM (variable X) dentro de la bioregión Sur-Este.

Var Y	Sur-Este	
	Coef determ r ²	p-value Pearson
LT*	0.5	p < 0.01
AM	0.677	p < 0.01
LO	0.509	p < 0.01
LH	0.526	p < 0.01

* El significado de las siglas de las variables se explica en la Tabla 1.

No obstante, la AOM no demostró correlaciones ni tendencias con ninguna variable dentro de la bioregión Oeste. Dentro de la bioregión Centro-Norte no se registraron correlaciones significativas, sin embargo, se constataron tendencias positivas entre la variable X: AOM y las variables “Y” Longitud del Postpaladar: LPos ($r^2 = 0.428$; $p < 0.01$) y Longitud del Basi3n a Curvatura de Pterigoideo: LBCP ($r^2 = 0.428$; $p < .001$).

A nivel regional se observ3 una tendencia de las variables a separarse debido a su comportamiento antagonista donde los valores promedio de la variable Alto Total (AT) fueron 10.11 ± 0.89 cm y de Ancho del Cigom3tico (ACig) 13.34 ± 0.81 cm (Tabla 7). Los valores promedio m3s altos de AT y ACig se evidenciaron en las bioregiones Centro-Norte, mientras que los valores promedio y puntos extremos m3s bajos se encontraron ambos en la bioregión Sur-Este (Tabla 7).

Tabla 7: Estadística descriptiva (en cm) de 15 medidas de agresividad de cr3neos de adultos machos de *Zalophus wollebaeki*.

N	VAR*	GLOBAL	Sur-Este (n= 15)			Centro-Norte (n= 16) [∅]			Oeste (n=15)			Dif. Regionales (p-value)
		m ± ds	m ± ds	Mín	M3x	m ± ds	Mín	M3x	m ± ds	Min	M3x	
1	LC	2.01± .18	1.99± .26	1.59	2.48	2.07± .15	1.83	2.30	1.97± .09	1.84	2.21	X ² =5.58; p= .06
2	ACan	1.29± .12	1.31± .12	1.02	1.5	1.25± .17	0.88	1.53	1.32± .05	1.23	1.42	X ² =2.19; p= .34
3	APO	9.14± .7	9.0± .73	7.93	10.42	9.32± .77	7.88	10.48	9.08± .6	8.1	10.14	X ² =1.67; p= .44
4	ACO	5.79± .27	5.92± .26	5.61	6.46	5.8± .27	5.37	6.25	5.63± .23	5.28	6.1	X²=7.24; p= .03
5	LCS	11.24±1.23	11.06±1.14	9.27	13.36	11.7±1.23	9.57	13.21	10.92±1.25	7.57	12.27	X ² =1.67; p= .43
6	ACS	1.46± .65	1.18± .52	0.44	2.05	1.72± .71	0.68	2.98	1.46± .62	0.41	2.48	X ² =5.58; p= .06
7	LRDS	9.61± .57	9.57± .57	8.25	10.34	9.67± .64	8.81	10.79	9.59± .51	8.61	10.23	X ² = .38; p= .83
8	ACig	13.34± .81	13.13± .72	11.4	14.15	13.46± .99	11.65	14.64	13.41± .69	12.24	14.72	X ² =1.2; p= .55
9	APS	6.14± .64	6.1± .56	5.01	7.08	6.1± .81	4.59	7.24	6.23± .53	5.26	7.25	X ² = .13; p= .94
10	AAS	1.77± .25	1.84± .24	1.28	2.19	1.74± .32	1.11	2.39	1.74± .19	1.43	2.05	X ² =2.73; p= .26
11	APP	6.44± .47	6.38± .34	5.7	6.89	6.47± .67	5.16	7.59	6.46± .33	5.92	6.93	X ² =1.9; p= .39
12	LL	4.06± .31	4.08± .42	3.33	5.13	4.01± .3	3.4	4.52	4.11± .17	3.82	4.47	X ² = .13; p= .94
13	AT	10.1± .89	9.9± .8	8.46	11.28	10.36±1.04	8.51	12.46	10.03± .77	8.7	11.3	X ² = .05; p= .98
14	CI	3.8± .33	3.78± .26	3.29	4.13	3.77± .42	2.92	4.26	3.85± .28	3.4	4.37	F= .38; p= .83
15	AR	4.91± .48	4.84± .29	4.19	5.55	4.81± .65	3.3	5.6	5.09± .4	4.47	6.0	X ² =3.33; p= .19

*El significado de las siglas de las variables se explica en la Tabla 1. [∅]Centro-Norte tuvo un individuo adicional. La prueba estadística para ACO fue ANOVA. (Diferencias significativas en **negritas**).

Con base en la literatura (Zavaleta, 2003; Brunner, 2004; Daneri et al. 2005; Oliveira et al. 2008; Wolf et al. 2008; Drago et al. 2010; Franco et al. 2016) se

seleccionaron 10 variables morfométricas que han mostrado tener un peso significativo al momento de identificar patrones de variación para luego comparar medidas de altura y longitud con la Altura Total del cráneo: AT (Fig. 12A-D) y medidas de amplitud con el Ancho del Cigomático: ACig (Fig. 13A-E) puesto que se seleccionó al AT y el ACig como medidas estándares dentro del grupo de variables de agresividad.

Se reveló correlación positiva entre la variable X: Alto Total del cráneo (AT) con la variable Y: Alto de la Cresta Sagital (ACS), misma que resultó significativa ($r^2= 0.683$; $p= 0$), (Fig 12C). Las variables Longitud del Canino: LC ($r^2=0.012$, $p=0.463$), (Fig 12A), Longitud de la Rama Dentaria Superior: LRDS ($r^2=0.098$, $p=0.034$), (Fig 12B) y Longitud del Lacrimorbital: LL ($r^2=0.01$, $p=0.508$), (Fig 12C) no mostraron ninguna correlación positiva ni alguna tendencia respecto a AT.

Por su parte, el Ancho del Cigomático (ACig) denotó correlación positiva con la variable "Y" Constricción/ancho Interorbital: CI la misma que resultó estadísticamente significativa ($r^2= 0.677$, $p= 0$), (Fig 13B). Se evidenciaron tendencias de correlación significativa entre la variable ACig vs las variables "Y" Ancho del Rostro: AR ($r^2= 0.428$, $p < 0.01$), (Fig 13A) y Ancho del Proceso Preorbital: APP ($r^2= 0.458$, $p < 0.01$), (Fig 13E). Mientras que las variables "Y" Ancho del Cóndilo Occipital: ACO ($r^2= 0.032$, $p= 0.233$), (Fig 13C), Ancho del Canino: ACan ($r^2= 0.016$, $p= 0.404$), (Fig 13D) y Ancho de la Apófisis Superior: AAS ($r^2= 0.228$, $p < 0.01$), (Fig 13F) no mostraron ninguna correlación positiva o tendencia respecto al Ancho del Cigomático.

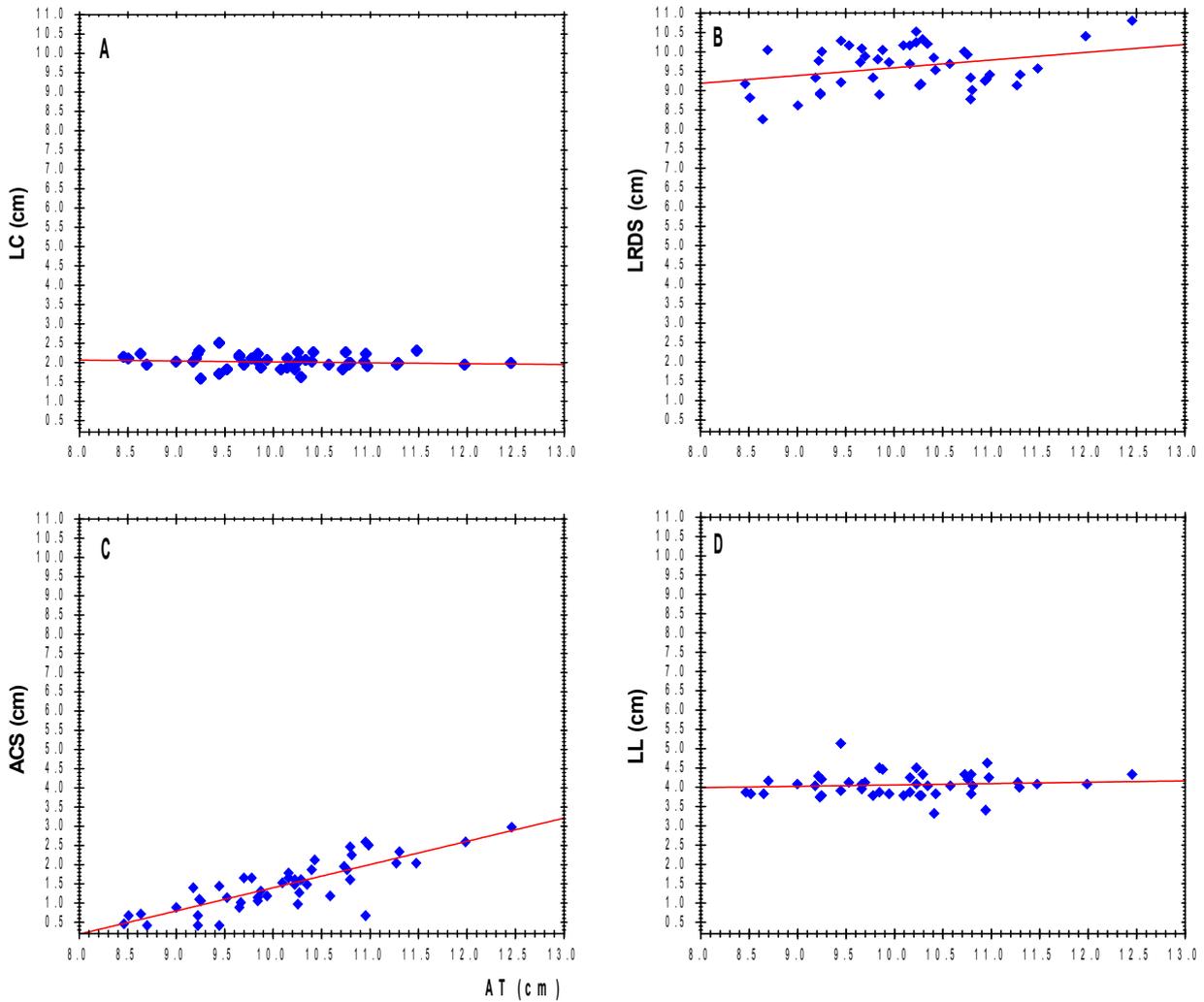
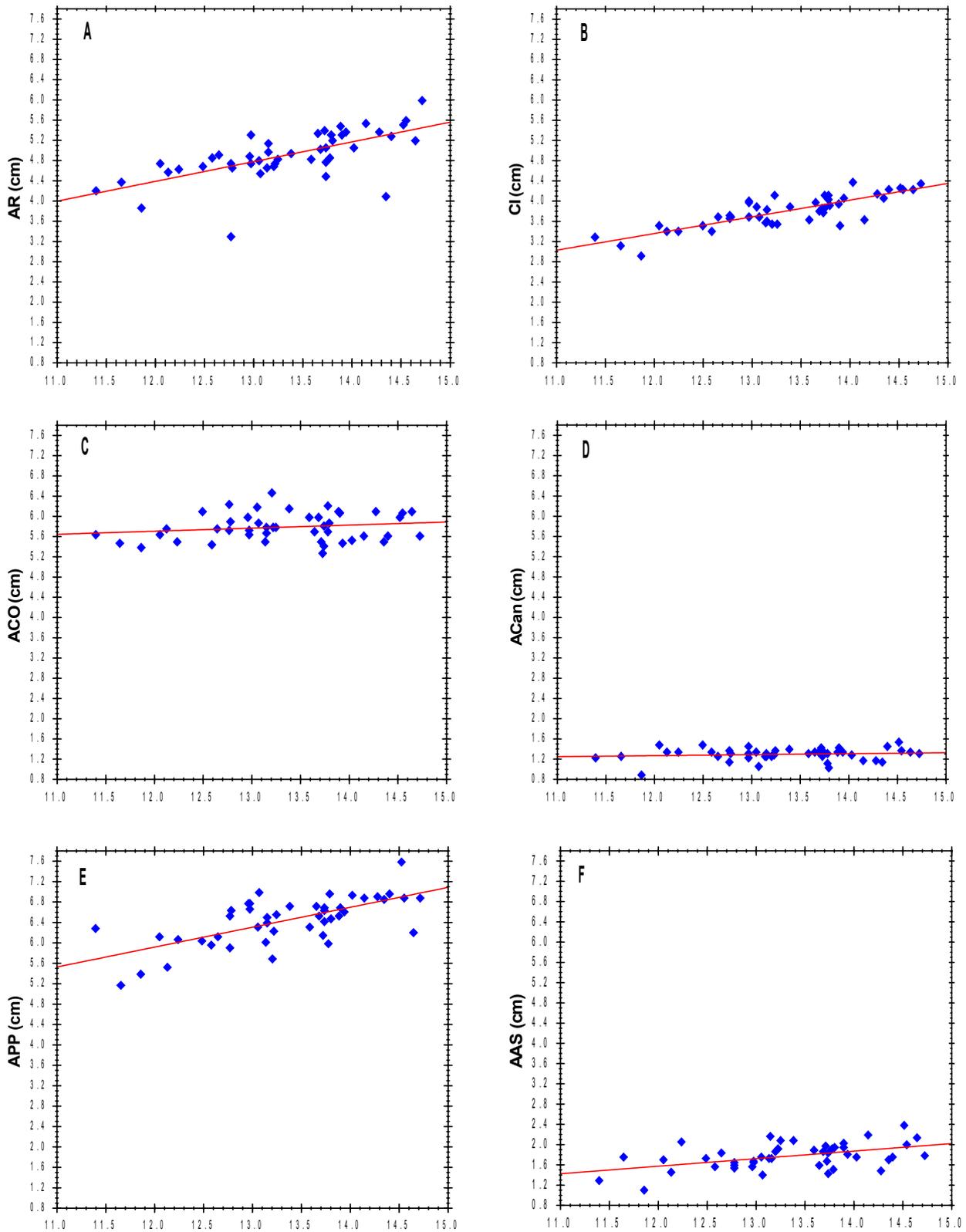


Figura 12: Correlación entre variable X: Alto Total del cráneo (AT) vs variables Y: A) Longitud del Canino: LC, B) Longitud de la Rama Dentaria Superior: LRDS, C) Alto de la Cresta Sagital: ACS y D) Longitud del Lacrimorbital: LL.

Las figuras se presentan en orden de importancia según el aporte en la diferenciación morfométrica en la literatura.



ACig (cm)

Figura 13: Correlaciones entre variable X: Ancho del Cigomático (ACig) vs variables Y: A) Ancho del Rostro (AR), B) Constricción/ancho Interorbital (CI), C) Ancho del Cóndilo Occipital (ACO), D) Ancho del Canino (ACan), E) Ancho del Proceso Preorbital (APP) y F) Ancho de la Apófisis Superior (AAS).

Las figuras se presentan en orden de importancia según el aporte en la diferenciación morfométrica en la literatura.

Algunas de las variables asociadas a comportamiento agresivo registraron correlaciones positivas, o al menos alguna tendencia a estar correlacionadas (Tabla 8).

Tabla 8: Medidas de agresividad con correlación positiva sin diferencias regionales.

Var X*	Var Y*	Coef determ r^2	p-value Pearson
AT	ACig	0.072	0
	APO	0.723	0
	ACS	0.683	0
	LCS	0.643	0
ACig	APO	0.613	0
	ACS	0.643	0
	LCS	0.626	0
	CI	0.677	0
APO	ACS	0.573	$p < 0.01$
ACS	LCS	0.631	0

*El significado de las siglas de las variables se explica en la Tabla 1

Las medidas escogidas como estándares dentro del grupo de agresividad fueron el Alto Total del cráneo: AT así como el Ancho del Cigomático: ACig, las mismas que denotan un mayor número de correlaciones positivas con las demás variables de agresividad a nivel del Archipiélago (Tabla 8). Adicional a ambas medidas estándares, el Alto del Plato Occipital: APO presentó una correlación positiva significativa con el Alto de la Cresta Sagital: ACS. Mientras que el ACS reveló correlación positiva estadísticamente significativa con la Longitud de la Cresta Sagital: LCS (Tabla 8).

Sumado a esto, el Alto Total del cráneo: AT también mostró ciertas tendencias a correlacionarse de forma positiva con la Constricción Interorbital: CI ($r^2 = .477$; $p < 0.01$). Ésta última reveló tendencias positivas con el Ancho del Proceso Preorbital: APP ($r^2 = .487$; $p < 0.01$). Ésta última variable también presentó tendencias de correlación positiva con el Ancho del Proceso Supraorbital: APS ($r^2 = .430$; $p < 0.01$) y el APS a su vez con la Constricción Interorbital ($r^2 = 0.467$; $p < 0.01$) y Ancho del Cigomático: ACig ($r^2 = .430$; $p < 0.01$). El ACig demostró tendencias con el Ancho del Proceso Preorbital: APP

($r^2 = .458$; $p < 0.01$) y con el Ancho del Rostro: AR ($r^2 = .428$; $p < 0.01$). No obstante, las variables Ancho del Cóndilo Occipital: ACO, Ancho del Canino: ACan, Longitud del Canino: LC, Longitud de la Rama Dentaria Superior: LRDS, Ancho de la Apófisis Superior: AAS y Longitud Lacrimorbital: LL no arrojaron ninguna correlación positiva significativa ni tendencias con ninguna variable de agresividad a nivel global (Tabla 8).

El Alto del Total cráneo (AT) y Ancho del Cigomático (ACig) evidenciaron correlación positiva significativa a nivel del archipiélago ($r^2 = 0.724$, $p = 0.0$) (Tabla 8) y también dentro de cada bioregión: CN ($r^2 = .761$; $p < 0.01$); SE ($r^2 = .648$; $p < 0.01$) y OE ($r^2 = .727$; $p < 0.01$).

Entre las variables de agresividad, el Ancho del Cóndilo Occipital (ACO) presentó diferencias regionales estadísticamente significativas ($\chi^2 = 7.24$, $p = 0.025$), (Tabla 7, Fig 14), mostrando los valores promedio y punto más alto en la bioregión Sur-Este mientras que el valor promedio y punto extremo más bajo en la bioregión Oeste (Fig 14).

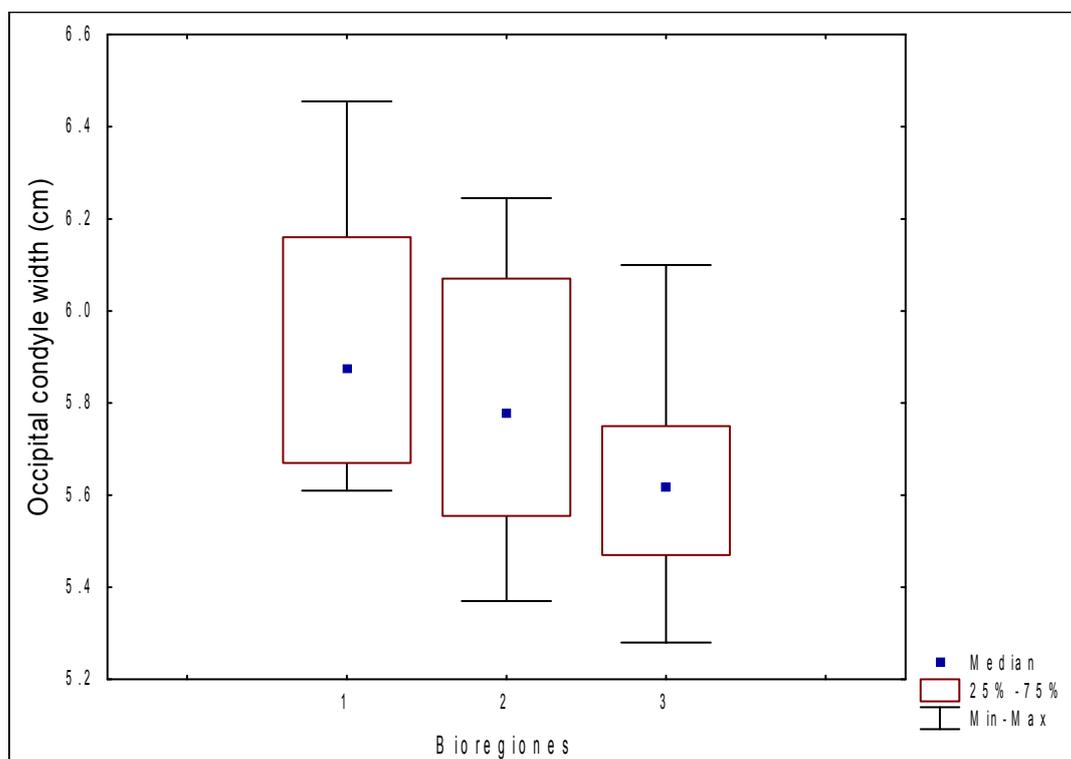


Figura 14: Boxplot del Ancho del Cóndilo Occipital (ACO) entre bioregiones: 1) Sureste, 2) Centro-Norte, 3) Oeste.

Sin embargo, la variable Ancho Cándilo Occipital: ACO no presentó ninguna correlación significativa con el Ancho del Cigomático (ACig), tanto a nivel global ($r^2 = .032$; $p = .233$) (Fig 13C), cuanto por bioregiones (Fig 15A-C). ACO tampoco mostró alguna correlación positiva ni tendencias con otra variable de agresividad a nivel global (Tabla 8).

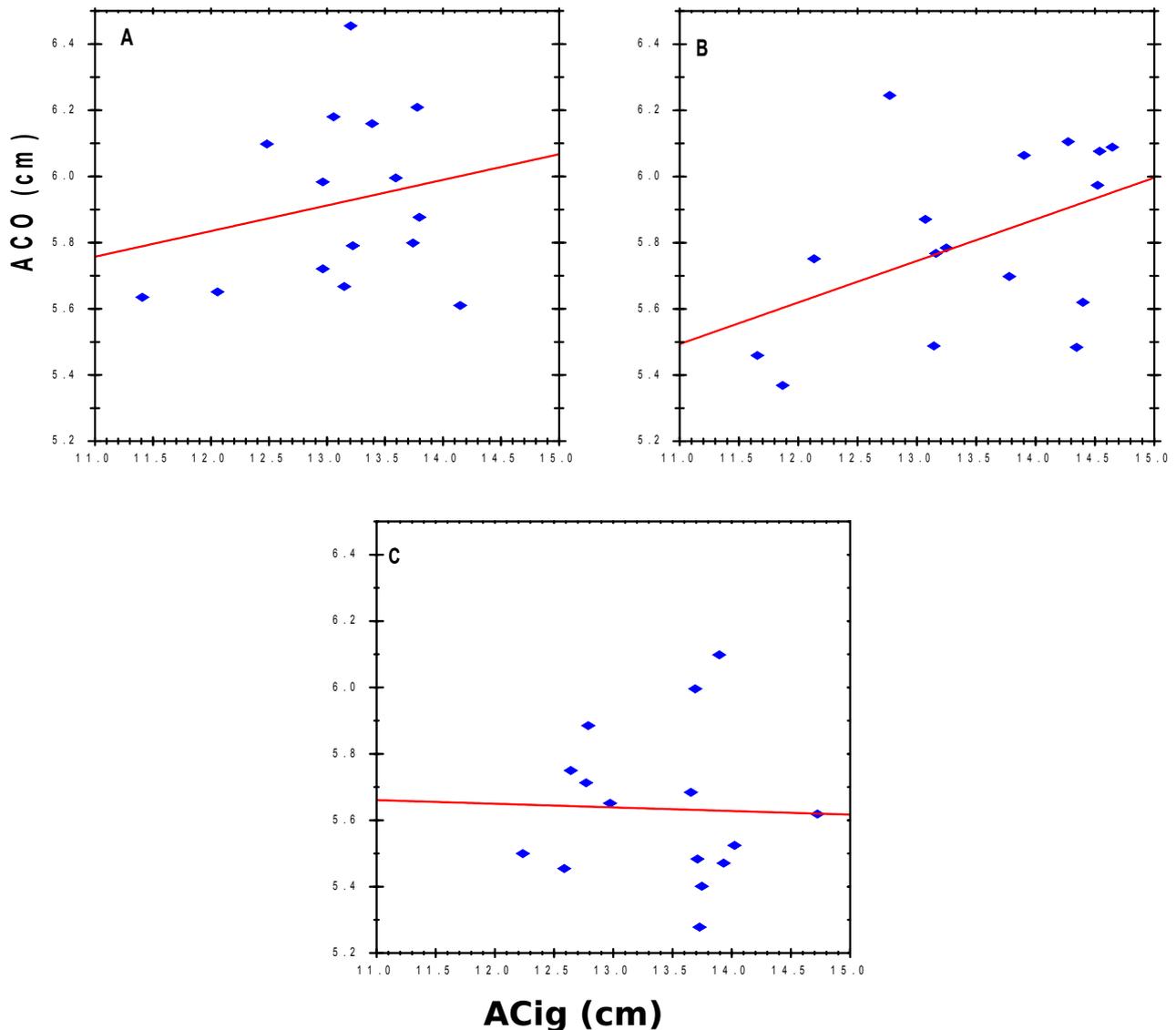


Figura 15: Correlación de variable X: Ancho del Cigomático (ACig) vs variable Y: Ancho del Cándilo Occipital (ACO) en las tres bioregiones: A) Sur-Este, B) Centro-Norte y C) Oeste.

Se muestra la correlación de ACO por cada bioregión debido a que presenta diferencias significativas (Tabla 2).

ACO no reveló ninguna correlación o tendencia positiva con otras variables de agresividad dentro de cada bioregión, excepto en la bioregión Centro-Norte donde se evidenció una correlación estadísticamente significativa con la variable Longitud del Canino: LC que resultó negativa ($r^2 = 0.805$; $r = -0.897$; $p < 0.01$).

4. DISCUSIÓN

Analizando las diferencias en la forma y tamaño de los cráneos se puede inferir cómo el ambiente, la disponibilidad de recursos y la competencia afectan a la forma de los individuos. La disponibilidad de presa, sumado a la densidad de la población son factores limitantes para el tamaño de los mamíferos y, a su vez, el tamaño del cuerpo es altamente correlacionado con las medidas del cráneo en los otáridos (Scheffer 1955). Debido a estas presiones selectivas los lobos marinos ajustan su comportamiento/crecimiento para lograr sobrevivir en su medio (Bohórquez et al. 2014).

En el presente estudio se analizaron las diferencias morfométricas en los cráneos de machos adultos de lobo marino de Galápagos y se encontraron variaciones regionales en tres variables morfométricas (Fig 8, 10 y 14), además de tendencias en otras cinco variables (Tabla 3 y 7). Las medidas que presentaron mayor número de correlaciones significativas fueron el largo, ancho, alto del cráneo, longitud del hocico, ancho del cigomático y alto de la cresta sagital. Demostrando que las poblaciones de lobos marinos son disímiles entre las bioregiones Sur-Este, Centro-Norte y Oeste. Aportando nueva información a los escasos estudios que se han hecho en el área de morfometría en esta especie.

Para este estudio además se tomaron medidas del aparato masticatorio, y otras estructuras craneales que son utilizadas durante el comportamiento antagonista. En contraste, a lo que han hecho otros autores como Wolf et al. (2008), quienes enfocaron su trabajo solamente a encontrar diferencias regionales del lobo marino de Galápagos. Las variables que muestran diferencias significativas regionales en este estudio son

inconsistentes con las de Wolf et al. (2008), donde el Ancho del Paladar, el Ancho del Rostro y Ancho del Proceso Preorbital, contribuyeron principalmente a la variación interhábitat. Mientras que en este estudio la mayoría de las medidas asociadas al tamaño (58%) y agresividad (36%), incluyendo el aparato masticatorio, mostraron tener valores promedios más bajos en la bioregión Oeste (Tabla 3 y 7). En contraste, Wolf et al. (2008) mencionaron que el Ancho del Paladar fue más grande en el Oeste. Sin embargo, muchas de las discrepancias entre el presente estudio y el de Wolf et al. (2008) pueden deberse a las inconsistencias en la sección metodológica y a que el tamaño de muestras que utilizaron Wolf et al. (2008) fue mucho más bajo. En este contexto, Brunner (2004) realizó un trabajo taxonómico tomando 41 medidas craneales a 1100 cráneos de todas las especies de otáridos en el mundo. En general, todos los valores de las medidas como la longitud total y el ancho del mastoideo, tomadas en el presente estudio (Tabla 3 y 7), fueron consistentes con las de Brunner (2004), corroborando la precisión de las medidas de esta investigación.

Bohórquez-Herrera et al. (2017), en base a geometría morfométrica, determinaron diferencias entre cráneos de *Z. californianus* y *Z. wollebaeki*. Obtuvieron dos análisis de componentes principales siendo el primero de mayor diferenciación. Las medidas del primer componente abarcaron áreas de la mandíbula superior, del arco cigomático hasta el proceso mastoideo y hueso cigomático. Estas medidas no son comparables con este estudio.

Bohórquez-Herrera et al. (2017) realizaron un estudio similar con las colonias de *Zalophus californianus* ubicadas dentro del Golfo de California, donde observaron similitud morfométrica en los huesos nasales, mandíbula superior, hueso palatino, hueso cigomático y frontal. Estas medidas no son comparables con las de este estudio, excepto la morfología de los huesos nasales, siendo homóloga a la longitud del nasal (LN), que a

diferencia del trabajo previo, en nuestro estudio constituyó una fuente de diferenciación regional entre las poblaciones de lobo marino de Galápagos (Fig 8). Resultado que coincide con lo observado en las poblaciones uruguayas y peruanas del lobo de dos pelos Sudamericano (*Arctocephalus australis*) y lobo antártico (*A. gazella*), (Oliveira et al. 2008).

De manera similar a este estudio, Bohórquez-Herrera et al. (2017) revelaron diferencias mínimas en la bulba timpánica, y posición anterior de los cóndilos occipitales, siendo equivalentes en este estudio al Ancho de la Bulba Timpánica: ABT y Ancho del Cóndilo Occipital: ACO, las mismas que mostraron tendencias y diferencias regionales significativas entre las poblaciones de macho adulto de *Z. wolfebaeki* (Fig 14). De igual manera el ACO presentó diferencias regionales entre colonias norte y sur de hembras del lobo marino de California (Franco et al. 2016).

Otras medidas mostraron diferencias regionales como: el Ancho del Orbital Mesodistal: AOM, (Fig 10) y tendencias como: Longitud del Paladar: LP, longitud del Hocico: LH y longitud del Canino: LC, Alto de la Cresta Sagital: ACS y Ancho de la Bulba Timpánica: ABT, de los cuales la LP, LH y ABT han sido fuente de diferenciación en previos estudios morfométricos en pinnípedos (Brunner 2004; Daneri et al. 2005; Drago et al. 2010). Mientras que AOM, ACS y LC no han sido fuente de variación entre especies en estudios previos, por lo que esta información constituye un nuevo aporte a la morfometría de los pinnípedos en general.

4.1 Efecto de la disponibilidad de recursos sobre la morfometría craneal

En la bioregión Centro-Norte se observaron valores promedio más altos en: Longitud del hueso Nasal: LN, Ancho del Orbital Mesodistal: AOM, Longitud del Hocico:

LH, Longitud del Paladar: LP, Ancho de la Bulba Timpánica: ABT (Tabla 3), Alto de la Cresta Sagital: ACS y Longitud del Canino: LC (Tabla 7), entre otras.

Estas diferencias podrían explicarse por un incremento en el tamaño asociado a una mayor abundancia de alimento en la región.

Existe profusión de las principales presas de los lobos marinos como el camotillo – *Paralabrax albomaculatus* y el gringo - *Paranthias colonus* (Reck 1983, Danulat & Edgar 2002), los cuales forman parte de la dieta de *Z. wollebaeki* en esta región (Páez-Rosas & Auriol-Gamboa 2014). La demasía de estas presas podría provocar el mayor desarrollo de las estructuras mencionadas en la región Centro-Norte, sin embargo se debe tomar en cuenta que la mayoría de estas medidas forman parte del módulo craneal de la cara, el cual es el tercero en desarrollarse luego de la base del cráneo y neurocráneo (Bohórquez-Herrera et al. 2017).

El Alto de la Cresta Sagital: ACS conforma el neurocráneo, el cual es el segundo en desarrollarse, aunque sirve como soporte al cerebro y su crecimiento continúa por fuerzas mecánicas (Opperman et al. 2005). Ambos, la cara y el neurocráneo, se pueden sujetar a un continuo auto-remodelamiento (Hallgrímsson et al. 2007); por lo que cambios en el segundo módulo reflejan selección natural en lugar de plasticidad fenotípica (Bohórquez-Herrera et al. 2017). La mayoría de medidas de la bioregión Centro-Norte, reflejan plasticidad fenotípica a la disponibilidad de alimento y presiones ambientales.

En la bioregión Sur-Este las medidas que reflejaron tendencias y que mostraron sus valores promedio más bajos fueron: Longitud del Hocico: LH, Longitud del Paladar: LP y Alto de la Cresta Sagital: ACS (Tabla 3 y 7), aspectos que podrían estar asociados a una menor disponibilidad de las presas que conforman la dieta de *Z. wollebaeki*, como el bacalao (*Myxotoxoptera olfax*) y el camotillo (*Paralabrax albomaculatus*), (Reck 1983).

Mientras que en la bioregión Oeste, a pesar de ser la zona de mayor productividad y por ende disponibilidad de recursos (Palacios et al. 2006) se observó valores promedio más bajos en la mayoría de medidas. Estas diferencias podrían asociarse a los efectos de la dinámica poblacional de la especie, ya que en la región Oeste es la única zona donde compite directamente con el otro otárido endémico del archipiélago, el lobo fino de Galápagos – *Arctocephalus galapagoensis*, situación que podría limitar su eficiencia nutricional (Páez-Rosas et al. 2012).

4.2 Efecto de abundancia poblacional sobre morfometría craneal

En la región Centro-Norte se obtuvo una relación inversamente proporcional entre la Longitud del Canino: LC y el Ancho del Cóndilo Occipital ACO. Esto puede deberse a que el crecimiento de la LC refleja plasticidad fenotípica por ser parte del módulo de la cara, mientras que el ACO denota selección natural por conformar la base del cráneo. El lobo marino de Galápagos es un consumidor especialista y presenta diferencias en sus estrategias de forrajeo, producto de una adaptación para minimizar los niveles de competencia trófica (Páez-Rosas et al. 2017). De tal forma que esta adaptación podría favorecer la variación del tamaño en ciertas estructuras que conforman el aparato masticatorio.

En la bioregión Sur-Este se observa cierta disminución en las medidas asociadas al tamaño de los animales. En esta región se encuentran las poblaciones más grandes de la especie (Riofrío-Lazo et al. 2017), por cuanto existen mayores niveles de competencia intra-específica que podría mermar en la accesibilidad a los recursos alimenticios y afectar de esta forma al tamaño de las estructuras craneales. Dado que en la región Oeste los dos otáridos endémicos del archipiélago viven en simpatria, están expuestos a una fuerte

competencia espacial y trófica ya que usan la misma área para reproducirse y descansar (Dellinger & Trillmich 1999, Páez-Rosas et al. 2012).

Como consecuencia de esto, en el Oeste, las poblaciones de *Z. wollebaeki* presentan un nicho trófico más amplio alimentándose exclusivamente en el día de peces presentes cerca de la plataforma insular, mientras que *A. galapagoensis* se alimenta fuera de la costa durante la noche y consumen principalmente calamares (Páez-Rosas et al. 2012; Villegas-Amtman 2013).

El ancho del Orbital mesodistal: AOM fue una de las medidas que diferenció a los lobos marinos del Oeste con el resto del archipiélago. Es importante recalcar que el AOM se encuentra en el área del globo ocular y puede ser un homólogo del uso del sentido de la vista, donde pasan los músculos recto lateral y oblicuo ventral los cuales provocan el giro de los ojos en diferentes direcciones. Dado que los lobos marinos de las otras regiones no limitan su alimentación durante la noche, podrían usar otros sentidos como los oídos (ancho de la bulba timpánica) para localizar a sus presas (Drago et al. 2010) o simplemente sus vibrisas, (Dehnhardt et al. 2001) que son altamente sensibles y pueden detectar vórtices provocados por el movimiento de los peces, lo que les ayuda a seguirlos y alimentarse incluso sin el uso de la visión (Dehnhardt et al. 2001; Gläser et al 2011). Por tanto, se sugiere que las poblaciones de *Z. wollebaeki* que se alimenten durante la noche, en el Oeste, limitarían el uso de su visión, que con el tiempo y según la teoría del uso y desuso de Lamarck, daría como resultado un AOM más pequeño (Fig 10).

4.3 Comportamiento antagonista

Las interacciones antagonistas en lobos marinos incluyen encuentros agresivos como perseguir y vociferar a otro, así como peleas (contacto físico) donde se golpean, muerden o empujan (Bohórquez-Herrera et al. 2014) entre dos adultos machos, como

parte del sistema de apareamiento poligínico (Boness 1991). Las principales regiones del cuerpo envueltas en estas interacciones son el cuello, la mandíbula, región frontal de la cabeza y las aletas (Bohórquez-Herrera et al. 2014).

Por su parte las medidas de tendencia asociadas a la agresividad que presentaron sus valores promedio más altos en la región Centro-Norte fueron: Alto de la Cresta Sagital: ACS y Longitud del Canino: LC (Tabla 7), ambas forman una parte del rostro. El ACS es el lugar de inserción del músculo temporal y el desarrollo de ambos es proporcional. A mayor tamaño de ambos, mayor movimiento y fuerza de la mandíbula en la presión de mordida (Searfoss 1995). Debido a que los niveles de competencia intra-específica no son muy intensos en el Centro-Norte, es más probable que estas estructuras no sean utilizadas en el comportamiento antagonista, sino más bien serían funcionales en las distintas estrategias de alimentación que presenta la especie, generando individuos que tienden a presentar una mayor fuerza de mordida. Mientras que la LC reveló su valor promedio más bajo en el Oeste (Tabla 7), donde la explicación más probable es que esta estructura tiende a desarrollarse en menor proporción debido a que no existe una fuerte competencia intra-específica producto que en la región Centro-Norte existe la menor abundancia de *Z. wolfebaeki*.

4.4 Efecto de la selección direccional

Existen medidas como: Ancho del Cóndilo Occipital: ACO y el Ancho de la Bulba Timpánica: ABT que son parte de la base del cráneo y reflejan procesos evolutivos. El ACO es más grande en la bioregión Sur-este y más pequeño en el Oeste (Fig 14), lo cual podría evidenciar que estas dos regiones no intercambian material genético, y que los lobos marinos de estos sitios poseen un alto grado de fidelidad al sitio natal y de

reproducción (Wolf et al. 2008). Por tanto, se sugiere la existencia de una selección direccional de un tamaño grande del ACO en la región Sur-este con respecto al Oeste.

La selección natural favorece los mejores caracteres para sobrevivir en el medio. Si es que los individuos que tienen mayor éxito reproductivo están en el Sur-Este, es de esperarse que tengan un mayor tamaño del ACO ya que es un lugar de inserción del músculo masetero que en conjunto con el pterigoideo y temporal, tienen un rol funcional en la tracción mandibular (Mazzetta et al. 2004). Esto les puede ayudar al momento de alimentarse y pelear y por ende mantener su harén y asegurar su éxito reproductivo (Franco et al. 2016). Entre los factores que incitan mayores comportamientos antagonistas están: mayor asistencia al harén (Porschmann et al. 2010), mayor densidad de hembras (Bohórquez-Herrera et al. 2014), tamaño del territorio (Young et al. 2008), topografía (Campagna & LeBoeuf 1988), entre otros. Por lo que es necesario realizar estudios adicionales para evaluar la relación de estos factores y la alometría del ancho del cóndilo occipital.

Por otra parte, el Ancho de la Bulba Timpánica: ABT, presentó su valor promedio más alto en el Centro-Norte y menor en el Oeste (Tabla 7). Si se aumentara el tamaño de la muestra es posible que se observe una selección direccional de mayor tamaño en la región Centro-Norte. Individuos con bulba timpánica más grande podrían afianzar una mejor estrategia de forrajeo ya que pueden captar más sonidos del medio, lo cual podría contribuir para escapar de sus depredadores y por tanto aumentar las posibilidades de supervivencia; totalmente lo opuesto para la región Oeste donde el tamaño del ABT es menor.

5. CONCLUSIONES

1. Se encontraron diferencias regionales en la longitud del hueso nasal, el ancho del orbital mesodistal que fueron asociadas a animales de mayor tamaño en la región Centro-Norte.
2. Se encontraron diferencias regionales en el Ancho del Cóndilo Occipital: ACO que fue asociada a variaciones regionales en los niveles de agresividad, principalmente en la región Sur-Este.
3. Las medidas que revelaron mayor número de correlaciones fueron el largo, ancho del cráneo, longitud del hocico asociadas al tamaño, mientras que ancho del cigomático, alto de la cresta sagital y alto del cráneo asociadas a la agresividad.
4. Las diferencias en el Ancho del Cóndilo Occipital: ACO y el Ancho de la Bulba Timpánica: ABT, reflejan cambios regionales en los procesos de selección natural.
5. La variación en las medidas del Ancho del Cóndilo Occipital: ACO y el Alto de la Cresta Sagital: ACS (ambos trascendentales en la tracción mandibular), sugiere que existe una selección direccional en el Sur-Este posiblemente debido a la necesidad de tener mas peleas por la presencia de una mayor densidad de hembras.
6. La morfometría craneal es sumamente importante para estudiar procesos evolutivos en las especies, además de factores ecológicos, ambientales y comportamentales, por tanto, imprescindibles para conocer la historia natural de la especie, sus amenazas y oportunidades y elaborar efectivas políticas de conservación.

6. REFERENCIAS

- Acevedo-Whitehouse, K., Goodman, S. J., Hall, A. J., & Brock, P. M. (2013). Applying the tools of ecological immunology to conservation: a test case in the Galapagos sea lion. *Animal Conservation*, 16, 19-31.
- Aguilar, A., Cardona, L., Crespo, E., Drago, M., & Grandi, M. (2010). Reduction of skull size in South American sea lions reveals density-dependent growth during population recovery. *Marine Ecology Progress Series*, 420, 253-261.
- Alava, J. J., & Salazar, S. (2006). Status and conservation of otarids in Ecuador and the Galápagos Islands. *Sea Lions of the World*, 495-519. <https://doi.org/10.4027/slw.2006.31>
- Barker, D.J, Eriksson, J.G., Forsen, T, Osmond, C. (2002). Fetal origins of adult disease: strength of effects and biological basis. *Inter J Epidemiol*.31:1235–1239
- Bohórquez-Herrera, J., Hernández-Camacho, C. J., Aurióles-Gamboa, D., & Cruz-Escalona, V. H. (2014). Plasticity in the agonistic behaviour of male California sea lions, *Zalophus californianus*. *Animal Behaviour*, 89, 31-38. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2013.12.008>
- Boness DJ. 1991. Determinant somating system sin the Otariidae (Pinnipedia). In: Renouf D, editor. *Behavior of pinnipeds*. London: Chapman and Hall. p.1–44
- Brunner, S. (2004). Fur seals and sea lions (Otariidae): Identification of species and taxonomic review. *Systematics and Biodiversity*, 3, 339-439.
- Cassini MH. The evolution of reproductive system sin pinnipeds. *BehavEcol*. 1999; 10: 612–616.
- Chai, Y. & Maxson R.E. (2006). Recent advances in craniofacial morphogenesis. *Dev. Dynam*. 235: 2353-2375.
- Creel S, Dantzer B, Goymann W, Rubenstein DR. (2013). The ecology of stress: effects of the social environment. *FunctEcol*. 27: 66–80.
- Daneri, G., De Santis, L., García, C., & Pla, L. (2005). Skull morphometrics of adult male Antarctic fur seal, *Arctocephalus gazella*, and South American fur seal *A. australis*. *Sér. Zool*, 95(3), 261-267.4.
- Drago, M., Cardona, L., Crespo, E., Grandi, M., & Aguilar, A. (2010). Reduction of skull size in South American sea lions reveals density-dependent growth during population recovery. *Marine Ecology Progress Series*, 420, 253-261.
- Drago, M., Franco-Trecu, V., Cardona, L., Inchausti, P., Tapia, W., & Páez-Rosas, D. (2016). Stable Isotopes Reveal Long-Term Fidelity to Foraging Grounds in the Galapagos Sea Lion (*Zalophus wollebaeki*). *PLOS ONE*, 11(1), e0147857. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0147857>
- Franco-Moreno, R.-A., Cruz-Escalona, V.-H., Aurióles-Gamboa, D., Vera-Alfaro, P., Salas, J., & Ravela, S. (2015). Variability and sexual dimorphism in skull morphology of

- California Sea Lions (*Zalophus californianus*) in Mexico. *Mammalian Biology*, 80(4), 316-327. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2015.04.001>
- Hallgrímsson, B., Lieberman, D.E., Liu, W., Ford-Hutchinson A.F & Jirik F.R (2007). Epigenetic interactions and the structure of the phenotypic variation in the cranium. *Evol. Dev.* 9: 76-91.
- Jeglinski, J. W. E., Wolf, J. B. W., Werner, C., Costa, D. P., & Trillmich, F. (2015). Differences in foraging ecology align with genetically divergent ecotypes of a highly mobile marine top predator. *Oecologia*, 179(4), 1041-1052. <https://doi.org/10.1007/s00442-015-3424-1>
- Jiménez, R. 2008. Aspecto biológicos de El Niño en el Océano Pacífico Ecuatorial, pp. 309.
- Kaiser, S. & Sachser, N. (2005). The effects of prenatal social stress on behaviour: mechanisms and function. *NeurosciBiobehav* 29:283–294. PMID:15811499
- Kalberer, S., Meise, K., Trillmich, F., & Krüger, O. (2018). Reproductive performance of a tropical apex predator in an unpredictable habitat. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, 72(7), 108.
- Kraus, C., Mueller, B., Meise, K., Piedrahita, P., Pörschmann, U., & Trillmich, F. (2013). Mama's boy: sex differences in juvenile survival in a highly dimorphic large mammal, the Galapagos sea lion. *Oecologia*, 171(4), 893-903.
- Le Boeuf, B. J., & Campagna, C. (1988). Thermoregulatory Behaviour of Southern Sea Lions and Its Effect On Mating Strategies. *Behaviour*, 107(1-2), 72-89. <https://doi.org/10.1163/156853988X00205>
- Meise, K., Krüger, O., Piedrahita, P., & Trillmich, F. (2013). Site fidelity of male Galápagos sea lions: a lifetime perspective. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 67(6), 1001-1011.
- Meise, K., von Engelhardt, N., Forcada, J., & Hoffman, J. I. (2016). Offspring hormones reflect the maternal prenatal social environment: Potential for foetal programming?. *PloS one*, 11(1), e0145352.
- Opperman, L.A., Gakunga P.T. & Carlson D.S. (2005). Genetic factors influencing morphogenesis and growth of sutures and synchondroses in the craniofacial complex. *Seminars in Orthodontics* 11: 199-208.
- Páez-Rosas, D., & Aurióles-Gamboa, D. (2010). Alimentary niche partitioning in the Galapagos sea lion, *Zalophus wolfebaeki*. *Marine Biology*, 157(12), 2769-2781. <https://doi.org/10.1007/s00227-010-1535-0>
- Páez-Rosas, D., Aurióles-Gamboa, D., Alava, J. J., & Palacios, D. M. (2012). Stable isotopes indicate differing foraging strategies in two sympatric otariids of the Galapagos Islands. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 424-425, 44-52. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2012.05.001>
- Páez-Rosas, D., Riofrío-Lazo, M., & Aurióles-Gamboa, D. (2014). Flexibility in the Foraging Strategies of the Galapagos Sea Lion Inferred from a Multiple Approach Analysis. En J. Denkinger & L. Vinuesa (Eds.), *The Galapagos Marine Reserve* (pp. 71-80). https://doi.org/10.1007/978-3-319-02769-2_4

- Páez-Rosas, D., Rodríguez-Pérez, M., & Riofrío-Lazo, M. (2014). Competition influence in the segregation of the trophic niche of otariids: a case study using isotopic bayesian mixing models in Galapagos pinnipeds: Competition influence in segregation trophic of Galapagos pinnipeds. *Rapid Communications in Mass Spectrometry*, 28(23), 2550-2558. <https://doi.org/10.1002/rcm.7047>
- Páez-Rosas, D., Villegas-Amtmann, S., & Costa, D. (2017). Intraspecific variation in feeding strategies of Galapagos sea lions: A case of trophic specialization. *PLOS ONE*, 12(10), e0185165. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0185165>
- Richtsmeier, J.T & DeLeon V.B. (2009). Morphological integration of the skull in the craniofacial anomalies. *Orthod. Craniofac. Res.* 12(3): 149-158
- Riofrío-Lazo, M., Arreguín-Sánchez, F., & Páez-Rosas, D. (2017). Population Abundance of the Endangered Galapagos Sea Lion *Zalophus wollebaeki* in the Southeastern Galapagos Archipelago. *PLOS ONE*, 12(1), e0168829. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0168829>
- Rogovin K, Randall JA, Kolosoval, Moshkin M. (2003). Social correlates of stress in adult males of the great gerbil, *Rhombomys opimus*, in years of high and low population densities. *Horm Behav.* 43: 132– 139. PM ID: 12614643
- Rohlf, F.J. & Slice, D.E. (1990). Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. *Systematic Zool.* 39: 40-59
- Sachser N, Hennessy MB, Kaiser S. (2011). Adaptive modulation of behaviour alprofiles by social stress during early phases of life and adolescence. *Neurosci Biobehav Rev.* 35:1518–1533.[doi:10.1016/j.neubiorev.2010.09.002](https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2010.09.002) PM ID:20854842
- Searfoss, G. (1995). *Skulls and Bones: A Guide to the Skeletal Structures and Behavior of North American Mammals*. Stackpole Books, USA.
- Sober, E. (2001). The Two Faces of Fitness. In R. Singh, D. Paul, C. Krimbas, and J. Beatty (Eds.), *Thinking about Evolution: Historical, Philosophical, and Political Perspectives*. Cambridge University Press, pp.309-321
- Swiderski, D., (1993). Morphological evolution on the scapula in tree squirrels, chipmunks, and ground squirrels (Sciuridae): An analysis using thin-plate splines. *Evolution*, 47, 1854-1873.
- Tiira K, Laurila A, Peuhkuri N, Piironen J, Ranta E, Primmer CR. (2003). Aggressiveness is associated with genetic diversity in land locked salmon (*Salmo salar*). *MolEcol.* 12: 2399–2407.PM ID:12919477
- Trillmich, F., Jeglinski, J. W. E., Meise, K., & Piedrahita, P. (2014). The Galapagos Sea Lion: Adaptation to Spatial and Temporal Diversity of Marine Resources Within the Archipelago. En J. Denckinger & L. Vinuesa (Eds.), *The Galapagos Marine Reserve* (pp. 61-70). https://doi.org/10.1007/978-3-319-02769-2_3
- Webster, D. & Webster M. (1974). *Comparative Vertebrate Morphology*. Academic Press, New York. 516 p.
- Wingfield JC, Hegner, RE, Dufty AM, Ball GF. (1990). The "Challenge Hypothesis": The oretical Implications for Patterns of Testosterone Secretion, Mating Systems, and Breeding Strategies. *AmNatural.* 136: 829–846

- Wolf, J. B., & Trillmich, F. (2007). Beyond habitat requirements: individual fine-scale site fidelity in a colony of the Galapagos sea lion (*Zalophus wollebaeki*) creates conditions for social structuring. *Oecologia*, 152(3), 553
- Wolf, J. B., Harrod, C., Brunner, S., Salazar, S., Trillmich, F., & Tautz, D. (2008). Tracing early stages of species differentiation: Ecological, morphological and genetic divergence of Galápagos sea lion populations. *BMC Evolutionary Biology*, 8(1), 150. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-8-150>
- Young, L., Gerber, L. & González-Suárez, M. (2008). Determinants of agonistic interactions in California sea lions. *Behaviour*, 145(12), 1797-1810. <https://doi.org/10.1163/156853908786279646>
- Zavaleta L. L. (2003). Variaciones geográficas en morfometría craneal en machos adultos de lobo marino de California (*Zalophus californianus*) en México. Instituto Politécnico Nacional, México.
- Zelditch, M., Lundrigan, B., Sheets, H., & Garland, J. (2003). Do precocial mammals have a fast developmental rate? A comparison between *Sigmodon fulviventer* and *Mus musculus domesticus*. *Journal of Evolutionary Biology*, 16, 708-720.
- Zelditch, M. L., Swiderski, D. L & Sheets D. H. (2012). Geometric Morphometrics for Biologists: A primer. Second Edition. *El Sevier*: USA. ISBN: 978-0-12-386903-6