

Variación craneométrica de *Rhipidomys latimanus venezuelae* (Muridae, Sigmodontinae)

María José López-Fuster

and similar papers at core.ac.uk

provided by D

Roger Pérez-Hernández

Universidad Central de Venezuela. Instituto de Zoología Tropical
Apartado 47058, Caracas 1041-A. Venezuela
roperez@strix.ciens.ucv.ve

Jacint Ventura

Universitat Autònoma de Barcelona. Departament de Biologia Animal,
de Biologia Vegetal i d'Ecologia
08193 Bellaterra (Barcelona). Spain
ivzo@blues.uab.es

Manuscrito recibido en junio de 2001

Resumen

Se estudian las características craneométricas del morfotipo neotropical de rata arborícola *Rhipidomys latimanus venezuelae* (*sensu* Tribe, 1996) atendiendo al sexo, edad relativa y crecimiento postnatal. Los análisis estadísticos efectuados revelaron que se trata de una subespecie sexualmente monomórfica y que el criterio de agrupación de las clases de edad propuesto por Tribe (1996) para *Rhipidomys* no debe hacerse extensivo a todos los representantes del género. Los análisis de regresión demostraron que, durante el periodo postnatal, la región facial experimenta de manera general un crecimiento significativamente mayor que la caja craneana. Esta variación alométrica cabe asociarla al rápido desarrollo de la porción encefálica del cráneo durante la fase embrionaria y a la regulación de la morfología esquelética que ejercen especialmente los músculos temporal, masetero y pterigoideos.

Palabras clave: *Rhipidomys latimanus venezuelae*, craneometría, ontogenia, alometría, Rodentia, Venezuela.

Abstract. *Craniometric variation of Rhipidomys latimanus venezuelae* (Muridae, Sigmodontinae)

The craniometrical characteristics of the Neotropical climbing mouse *Rhipidomys latimanus venezuelae* (*sensu* Tribe, 1996), according to sex, relative age, and postnatal growth were investigated. Results showed that it is a sexually monomorphic subspecies and that the criterion used by Tribe (1996) to group age classes in *Rhipidomys* cannot be extended to all representatives of this genus. Regession analyses revealed that during postnatal period the facial region of the skull grows, in general, more than the braincase. This allometric variation is connected with the fast development of the encephalic portion of the skull dur-

ing the embryonary growth and the regulation of the skeletal morphology caused especially by the temporal, maseter, and pterigoid muscles.

Key words: *Rhipidomys latimanus venezuelae*, craneometry, ontogeny, allometry, Rodentia, Venezuela.

Introducción

El género *Rhipidomys*, que comprende las denominadas ratas arborícolas, presenta una amplia distribución geográfica que abarca desde la zona más oriental de Panamá, Trinidad y norte de Venezuela hasta el sudeste de Brasil y norte de Argentina. La sistemática de este género es controvertida puesto que el elevado número de taxones que incluye han sido descritos a partir de criterios dispares y raramente confrontados (véase Tribe, 1996). En el catálogo "Mammals of the World", Musser & Carleton (1993) reconocen 14 especies de *Rhipidomys*, si bien señalan que esta configuración taxonómica debe ser considerada provisional, ya que se trata de un compendio de los divergentes puntos de vista dados por Gydenstolpe (1932), Cabrera (1961) y Handley (1976). En el caso concreto de *R. venezuelae*, Musser & Carleton (1993) indican que se distribuye por las zonas montañosas del norte y oeste de Venezuela y este de Colombia, y señalan que quizás represente el complemento oriental andino de *R. latimanus*, especie que ocupa los bosques montanos de Ecuador y centro y oeste de Colombia.

En la revisión taxonómica efectuada por Tribe (1996), la forma *venezuelae* es considerada como una subespecie de *R. latimanus*. Asimismo, dicho autor concluye que dentro del género *Rhipidomys*, altamente plesiomórfico, no se dispone de caracteres morfológicos discretos que permitan efectuar una eficaz diagnosis específica. Por ello, Tribe (1996) apunta la necesidad de recurrir a métodos morfométricos que ayuden a detectar grupos naturales dentro del género. No obstante, y a pesar de que este autor efectúa una serie de análisis numéricos comparados, no aporta información sobre las características biométricas de los distintos morfotipos de *Rhipidomys*. Teniendo en cuenta estos antecedentes, el objetivo del presente trabajo es describir la variabilidad craneométrica de *R. l. venezuelae* (*sensu* Tribe, 1996), con la intención de aportar nuevos datos que puedan ser de utilidad en la determinación de las relaciones de parentesco entre los taxones del género *Rhipidomys*.

Material y métodos

La muestra analizada consistió en 63 cráneos de *R. l. venezuelae*, procedentes de diversas localidades del norte de Venezuela (Distrito Federal y Estados Aragua, Falcón, Lara, Yaracuy y Zulia). Los ejemplares fueron distribuidos en las siguientes clases de edad, siguiendo los criterios de Tribe (1996): clase 0, M³ parcialmente erupcionado y/o sin desgaste (n = 7); clase 1, M² con el esmalte ligeramente desgastado y dentina visible únicamente en las cúspides linguales (n = 2); clase 2,

M² con la dentina visible en la mayoría de los lóbulos pero no en la porción central de la corona (n = 11); clase 3, M² con la dentina confluyente entre todas las cúspides (n = 28); clase 4, M² con la dentina ampliamente confluyente, con las coronas aún aparentes y las cúspides labiales reducidas en altura (n = 11); clase 5, M² muy desgastado, sin esmalte interno ni cúspides aparentes (n = 4).

En cada cráneo, se tomaron las siguientes medidas mediante un calibrador digital de 0.01 mm de precisión (definiciones en Tribe, 1996; Ventura et al., 2000): 1 longitud total del cráneo (LTC), 2 longitud cóndilobasal (LCB), 3 longitud nasal (LN), 4 longitud del foramen incisivo (LFI), 5 longitud del diastema (LDS), 6 longitud de la serie molar superior (SMS), 7 anchura nasal (AN), 8 anchura rostral (AR), 9 anchura del foramen incisivo (AFI), 10 anchura interorbitaria (AIO), 11 anchura zigomática (AZ), 12 anchura de la fosa mesopterigoidea (AFM), 13 anchura occipital (AO), 14 anchura basioccipital (ABO), 15 altura de la caja craneana (HCC), 16 anchura de la caja craneana a nivel de las bullas (HCCB), 17 longitud mandibular (LM), 18 longitud de la serie molar inferior (SMI), 19 altura coronoidea (HC).

Para verificar la normalidad de las variables y la homogeneidad de las varianzas se aplicaron las pruebas de Kolmogorov-Smirnov y de Levene, respectivamente. Las diferencias craneométricas en función del sexo y de la edad relativa fueron inicialmente evaluadas mediante un análisis factorial de la varianza (Two-way ANOVA). En las variables en las que se detectaron diferencias significativas, las comparaciones múltiples *a posteriori* entre categorías de edad se realizaron mediante el método de Scheffé (se excluyó la clase 1 debido al tamaño muestral). Para estos análisis se utilizaron los programas del paquete estadístico SPSS (Norusis, 1997). En todas las pruebas secuenciales, los valores de p fueron corregidos según el ajuste de Bonferroni (Rice, 1989), atendiendo a la modificación propuesta por Chandler (1995).

El crecimiento relativo fue analizado mediante la ecuación alométrica $y = ax^b$ (Huxley, 1932), cuya transformación logarítmica da la expresión: $\log y = \log a + b \log x$, donde $\log a$ es la intersección con el eje de ordenadas y b es la pendiente (coeficiente de regresión) de la recta de regresión. Puesto que todas las variables consideradas están sujetas a variabilidad natural y a error de medida, se aplicó la regresión de tipo II (Sokal & Rohlf, 1995). En todos los análisis se verificó la hipótesis que la pendiente fuera significativamente diferente de la condición de isometría ($b = 1$). Los cálculos de correlación y regresión se realizaron mediante el programa Alometra (C. Viladiu, Departamento de Biología Animal, Universidad de Barcelona).

Resultados y discusión

El análisis factorial de la varianza demostró que los parámetros analizados varían significativamente en función de la edad relativa, independientemente del sexo (tabla 1). De este modo, cabe asumir que *R. l. venezuelae* es una subespecie sexualmente monomórfica a nivel craneal. La única información publicada a este respecto de la que se tiene conocimiento se debe a Linares (1998) quien, a pesar

de no aportar datos concretos, indica que las hembras de la forma *venezuelae* parecen ser ligeramente mayores que los machos. Los resultados obtenidos en el presente estudio permiten perfilar las observaciones de Linares (1998), demostrando que las diferencias apreciadas entre machos y hembras no resultan ser en ningún caso estadísticamente significativas. Se desconoce por el momento en qué medida la homogeneidad craneométrica entre sexos es común en *Rhipidomys*, si bien ha sido comprobada también al menos en otras dos especies del género (*R. macconnelli* y *R. macrurus*; Tribe, 1996).

De las 19 variables analizadas, 13 presentaron diferencias ontogenéticas significativas, especialmente aquéllas relacionadas con la longitud del cráneo y la longitud y la altura de la mandíbula (tabla 1). Los estadísticos descriptivos de cada variable en cada una de las categorías de edad consideradas se relacionan en la tabla 2.

A partir de la secuencia de erupción de los molares y de su grado de desgaste oclusal, Tribe (1996) define seis clases de edad relativa en *Rhipidomys*; en las dos categorías inferiores (0 y 1) incluye a los individuos juveniles y en las restantes (2-5) a los adultos, únicos ejemplares que utiliza en las comparaciones morfométricas interespecíficas. En claro contraste con este criterio de agrupación, los análisis estadísticos efectuados en *R. l. venezuelae* indicaron que en ciertos parámetros las categorías 2 y 3 difieren de manera significativa de las clases 4 y 5 (tabla 3). Esta circunstancia indica que el establecimiento de determinados grupos de edad debe ser reconsiderado al menos a nivel específico ya que la agrupación realizada por Tribe (1996) no puede hacerse extensiva a todos los taxones incluidos en el género.

Para determinar las tasas de crecimiento relativo de cada parámetro, se tomó la longitud total del cráneo (LTC) como estimador del tamaño global del individuo (Simpson et al., 1960; Radinsky, 1981a, 1981b; Emerson & Bramble, 1993). Los coeficientes de correlación obtenidos (tabla 4) fueron estadísticamente significativos en todos los casos ($p < 0.001$), oscilando entre 0.986 (LCB) y 0.486 (AIO). Atendiendo al valor de las pendientes de las rectas de regresión obtenidas (tabla 4) se desprende que 4 variables no difirieron estadísticamente de la condición de isometría (LFI, AR, AZ, LM), 9 presentaron alometría positiva (LCB, LN, LDS, SMS, AN, AFI, AFM, SMI, HC) y 5 alometría negativa (AIO, AO, ABO, HCC, HCCB). En general, los parámetros relacionados con el esplanocráneo mostraron coeficientes de alometría mayores que los correspondientes al neurocráneo, de lo que se deduce que durante el periodo postnatal la región facial experimenta, de manera general, un crecimiento significativamente mayor que la caja craneana. Este fenómeno, descrito también en otros roedores (véase, por ejemplo, Jiménez, 1972; Moreno, 1986; Mierzwa et al., 1987; Ventura, 1993-1994, Lightfoot & German, 1998; Ventura et al., 1998) se halla asociado al rápido crecimiento del sistema nervioso central y de las cápsulas sensoriales que determina un desarrollo rápido de la porción encefálica del cráneo durante la fase embrionaria (Emerson y Bramble, 1993). Esta variación de carácter alométrico explicaría la ausencia en *R. l. venezuelae* de diferencias significativas entre clases de edad en la mayoría de los parámetros indicativos de las dimensiones de la caja craneana

Tabla 1. Resultados del análisis factorial de la varianza según el sexo y la edad relativa en *R. l. venezuelae*. **: p<0.01; ***: p<0.001; -: sin diferencias significativas. Valores de p corregidos mediante el ajuste de Bonferroni.

	Fuente	gl.	F	p		Fuente	gl.	F	p
LTC	Sexo	1	0.154	-	AZ	Sexo	1	4.912	-
	Edad	5	19.328	***		Edad	5	16.140	***
	Sexo*edad	3	0.118	-		Sexo*edad	4	0.891	-
	n	53				n	58		
LCB	Sexo	1	0.487	-	AFM	Sexo	1	1.340	-
	Edad	5	24.598	***		Edad	5	2.756	-
	Sexo*edad	3	0.370	-		Sexo* edad	4	0.737	-
	n	54				n	60		
LN	Sexo	1	4.392	-	AO	Sexo	1	0.246	-
	Edad	5	15.620	***		Edad	4	6.465	***
	Sexo*edad	4	1.052	-		Sexo*edad	3	0.198	-
	n	58				n	51		
LFI	Sexo	1	7.003	-	ABO	Sexo	1	0.171	-
	Edad	5	4.941	**		Edad	5	2.633	-
	Sexo*edad	4	1.542	-		Sexo*edad	4	1.987	-
	n	59				n	57		
LDS	Sexo	1	0.049	-	HCC	Sexo	1	0.573	-
	Edad	5	18.365	***		Edad	4	3.416	-
	Sexo*edad	4	0.149	-		Sexo*edad	3	0.947	-
	n	59				n	54		
SMS	Sexo	1	2.972	-	HCCB	Sexo	1	0.370	-
	Edad	5	28.417	***		Edad	4	2.569	-
	Sexo*edad	4	0.498	-		Sexo*edad	3	0.599	-
	n	59				n	49		
AN	Sexo	1	7.766	-	LM	Sexo	1	1.671	-
	Edad	5	10.503	***		Edad	5	19.900	***
	Sexo*edad	3	1.433	-		Sexo*edad	4	0.268	-
	n	57				n	58		
AR	Sexo	1	0.007	-	SMI	Sexo	1	7.750	-
	Edad	5	2.892	-		Edad	5	45.811	***
	Sexo*edad	3	3.309	-		Sexo*edad	3	0.428	-
	n	59				n	56		
AFI	Sexo	1	0.635	-	HC	Sexo	1	2.020	-
	Edad	5	6.856	***		Edad	5	25.081	***
	Sexo*edad	4	1.595	-		Sexo*edad	4	0.313	-
	n	58				n	59		
AIO	Sexo	1	1.037	-					
	Edad	5	2.374	-					
	Sexo*edad	4	0.363	-					
	n	59							

Tabla 2. Estadísticos descriptivos de las variables craneales en *R. l. venezuelae* según la edad relativa.

	Edad	n	\bar{x}	sd	mín.	máx.		Edad	n	\bar{x}	sd	mín.	máx.
LTC	0	4	27.31	0.64	26.41	27.87	AZ	0	3	14.24	0.64	13.74	14.97
	1	1	31.76		31.76	31.76		1	2	16.04	1.29	15.13	16.96
	2	9	31.05	0.62	29.71	31.73		2	11	16.35	0.63	15.28	16.97
	3	27	32.14	1.09	29.92	33.68		3	28	17.14	0.76	15.78	18.41
	4	9	34.05	1.60	31.70	35.69		4	11	18.37	0.82	17.12	19.98
	5	3	35.20	0.56	34.60	35.72		5	3	18.46	0.35	18.06	18.71
LCB	0	4	24.34	0.64	23.40	24.81	AFM	0	5	1.84	0.15	1.70	2.08
	1	1	28.88					1	2	1.96	0.04	1.94	1.99
	2	10	28.22	0.73	26.85	29.09		2	11	2.05	0.16	1.83	2.34
	3	27	29.24	0.99	26.76	30.61		3	28	2.09	0.16	1.81	2.55
	4	10	31.44	1.47	28.85	33.58		4	11	2.21	0.18	1.97	2.49
	5	2	32.07	0.31	31.85	32.29		5	3	2.27	0.29	2.03	2.59
LN	0	5	8.40	0.56	7.84	9.01	AO	0	4	11.92	0.51	11.49	12.53
	1	2	10.00	0.46	9.68	10.33		1					
	2	10	10.46	0.75	8.93	11.68		2	9	12.68	0.38	12.04	13.15
	3	27	10.74	0.63	9.70	12.00		3	27	13.13	0.50	12.30	14.43
	4	11	11.33	0.86	9.93	12.49		4	8	13.34	0.27	13.04	13.73
	5	3	12.32	1.21	11.48	13.71		5	3	13.32	0.06	13.27	13.39
LFI	0	5	5.85	0.44	5.27	6.44	ABO	0	4	8.62	0.23	8.32	8.84
	1	2	6.33	0.44	6.02	6.64		1	2	9.07	0.06	9.03	9.12
	2	11	6.54	0.34	5.76	7.13		2	10	8.86	0.28	8.49	9.28
	3	28	6.68	0.31	5.94	7.45		3	27	9.17	0.35	8.40	9.71
	4	11	7.13	0.48	6.28	7.81		4	11	9.29	0.27	8.79	9.65
	5	2	6.95	0.90	6.32	7.59		5	3	9.41	0.49	8.93	9.91
LDS	0	5	6.70	0.40	6.08	7.03	HCC	0	3	9.01	0.06	8.95	9.07
	1	2	7.73	0.01	7.72	7.74		1					
	2	11	7.59	0.39	6.88	8.29		2	10	9.39	0.25	8.88	9.69
	3	28	8.09	0.38	7.40	9.09		3	28	9.56	0.29	8.63	10.05
	4	11	8.74	0.53	7.87	9.45		4	10	9.73	0.28	9.38	10.11
	5	2	9.48	0.26	9.30	9.67		5	3	9.82	0.24	9.68	10.10
SMS	0	4	4.02	0.13	3.92	4.21	HCCB	0	3	9.81	0.21	9.57	9.94
	1	2	5.58	0.13	5.49	5.67		1					
	2	11	5.48	0.20	5.05	5.71		2	9	10.17	0.25	9.69	10.42
	3	28	5.35	0.24	4.81	5.76		3	27	10.35	0.32	9.40	11.08
	4	11	5.40	0.24	4.76	5.62		4	8	10.55	0.30	10.19	11.14
	5	3	5.47	0.26	5.13	5.65		5	2	10.31	0.07	10.26	10.36
AN	0	4	2.75	0.33	2.36	3.13	LM	0	5	15.49	0.29	15.18	15.93
	1	1	3.43					1	2	17.32	0.76	16.79	17.86
	2	11	3.37	0.21	3.10	3.89		2	11	17.39	0.47	16.75	18.02
	3	28	3.35	0.23	3.04	3.99		3	27	18.10	0.67	16.80	19.21
	4	10	3.63	0.21	3.20	3.86		4	11	18.97	0.89	18.06	20.91
	5	3	3.76	0.34	3.43	4.10		5	2	19.94	0.06	19.90	19.98

Tabla 2. (Continuación)

	Edad	n	\bar{x}	sd	mín.	máx.		Edad	n	\bar{x}	sd	mín.	máx.	
AR	0	5	4.04	0.27	3.74	4.47	SMI	0	4	4.02	0.10	3.89	4.11	
	1	1	4.63					1	1	6.00				
	2	11	4.64	0.28	4.18	5.13		2	11	5.78	0.20	5.41	6.02	
	3	28	4.58	0.27	3.83	5.02		3	28	5.60	0.25	4.96	5.98	
	4	11	4.79	0.44	3.97	5.46		4	10	5.70	0.19	5.20	5.86	
	5	3	4.80	0.49	4.40	5.34		5	2	5.60	0.33	5.37	5.83	
AFI	0	5	2.12	0.18	1.93	2.32	HC	0	6	7.31	0.41	6.61	7.79	
	1	2	2.48	0.27	2.29	2.67		1	2	8.74	0.44	8.43	9.05	
	2	11	2.53	0.15	2.27	2.69		2	11	8.81	0.47	7.78	9.47	
	3	27	2.50	0.20	2.22	3.05		3	27	9.33	0.47	8.31	10.20	
	4	11	2.76	0.17	2.45	2.99		4	11	10.12	0.53	9.25	11.03	
	5	2	2.68	0.25	2.50	2.86		5	2	10.44	0.37	10.18	10.70	
AIO	0	5	4.92	0.18	4.73	5.20								
	1	2	5.16	0.06	5.12	5.20								
	2	11	5.11	0.19	4.89	5.45								
	3	27	5.16	0.25	4.72	5.67								
	4	11	5.40	0.30	4.92	5.99								
	5	3	5.38	0.40	4.92	5.62								

Tabla 3. Resultados de las comparaciones múltiples entre clases de edad en *R. l. venezuelae*. Valores de p corregidos por filas mediante el ajuste de Bonferroni.

	0-2	0-3	0-4	0-5	2-3	2-4	2-5	3-4	3-5	4-5
LTC	0.001	0.001	0.001	0.001	0	0.001	0.001	0.01	0.001	0
LCB	0.001	0.001	0.001	0.001	0	0.001	0.001	0.001	0.05	0
LN	0.001	0.001	0.001	0.001	0	0	0.05	0	0	0
LFI	0	0.05	0.001	0	0	0	0	0	0	0
LDS	0.05	0.001	0.001	0.001	0	0.001	0.001	0.01	0.01	0
SMS	0.001	0.001	0.001	0.001	0	0	0	0	0	0
AN	0.01	0.01	0.001	0.001	0	0	0	0	0	0
AFI	0.05	0.05	0.001	0	0	0	0	0.05	0	0
AZ	0.01	0.001	0.001	0.001	0	0.001	0.01	0.01	0	0
AO	0	0.001	0.001	0.05	0	0	0	0	0	0
LM	0.001	0.001	0.001	0.001	0	0.001	0.001	0.05	0.05	0
SMI	0.001	0.001	0.001	0.001	0	0	0	0	0	0
HC	0.001	0.001	0.001	0.001	0	0.001	0.01	0.01	0	0

(AFM, ABO, HCC, HCCB). La ontogenia del cráneo se halla también íntimamente asociada al desarrollo de la musculatura, particularmente al de aquella implicada en la alimentación (véase Emerson & Bramble, 1993; Herring, 1993). En concreto, según Lightfoot & German (1998), la carga mecánica de los músculos en las zonas óseas de su inserción puede regular la morfología esquelética. La alometría positiva de la altura coronoidea apreciada en *R. l. venezuelae* cabe asociarla, en gran parte, al desarrollo de los músculos temporal, masetero y pterigoideos, y de manera concreta al proceso de elongación que sufren durante el periodo postnatal (véase Abdala et al., 2001). De estos músculos, resulta especialmente destacable el efecto del masetero puesto que se trata de una estructura que en roedores adquiere dimensiones considerables (Moore, 1981; Schumacher, 1985). Su porción profunda presenta fibras orientadas verticalmente que se originan en el arco zigomático y se insertan en la superficie lateral de la mandíbula, en una amplia área, definida por Atchley (1993) como área masetera, cuya longitud corresponde prácticamente a la altura coronoidea.

Tabla 4. Regresiones de las variables craneales sobre la longitud total del cráneo en *R. l. venezuelae*.

	n	r	log a	b	Intervalos de confianza de b (95%)	
					superior	inferior
LCB	52	0.986	-0.1978	1.1045	1.1556	1.0533
LN	52	0.903	-1.2065	1.4847	1.6650	1.3044
LFI	52	0.658	-0.8227	1.0942	1.3072	0.8612
LDS	52	0.898	-1.0056	1.2700	1.4283	1.1117
SMS	53	0.644	-1.3369	1.3675	1.6605	1.0745
AN	52	0.711	-1.6950	1.4758	1.7696	1.1821
AR	53	0.536	-1.0893	1.1629	1.4379	0.8880
AFI	52	0.539	-1.8187	1.4743	1.8255	1.1231
AIO	52	0.486	-0.4704	0.7874	0.9820	0.5928
AZ	52	0.917	-0.4623	1.1250	1.2518	0.9981
AFM	53	0.533	-1.7674	1.3867	1.7153	1.0582
AO	50	0.742	0.1297	0.6538	0.7806	0.5270
ABO	52	0.599	0.0069	0.6327	0.7761	0.4892
HCC	51	0.639	0.1650	0.5403	0.6590	0.4216
HCCB	48	0.534	0.2154	0.5294	0.6614	0.3974
LM	51	0.947	-0.1974	0.9654	1.0544	0.8764
SMI	52	0.656	-1.6191	1.5687	1.9038	1.2336
HC	51	0.917	-1.0569	1.3440	1.4977	1.1903

La alometría positiva observada en *R. l. venezuelae* a nivel de los componentes de la región facial (LN, LDS, SMS, AN, AFI, SMI) refleja, en parte, la necesidad apuntada en otros mamíferos (véase Emerson & Bramble, 1993) del paso de una alimentación juvenil lactante, favorecida por un corto rostro, a la alimentación definitiva del adulto. Al margen de la importancia que tienen estos agentes de carácter mecánico en el crecimiento craneal de *R. l. venezuelae*, no hay que descartar el efecto que, al igual que ocurre en otros roedores, puedan ejercer ciertos factores epigenéticos (véase Herring, 1993), tanto a nivel general (hormonas, tasa metabólica) como local (irrigación sanguínea, tensión mecánica).

Agradecimientos

Los autores agradecen a F. Bisbal (Estación Biológica Rancho Grande, Aragua) y D. Lew (Museo de Historia Natural La Salle, Caracas) el acceso a los especímenes depositados en sus instituciones. Este estudio ha sido financiado por el Instituto de Cooperación Iberoamericana, Ministerio de Educación, Cultura y Deporte (España).

Bibliografía

- Abdala, F.; Flores, D.A.; Giannini, N.P. 2001. Postweaning ontogeny of the skull of *Didelphis albiventris*. *J. Mammal.* 82: 190-200.
- Atchley, W.R. 1993. Genetic and developmental aspects of variability in the mammalian mandible. *In: J. Hanken; B.K. Hall (ed.) The skull. Vol. 1. The University of Chicago Press. Chicago. p. 207-247.*
- Cabrera, A. 1961. Catálogo de los mamíferos de América del Sur. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"* 4: 309-732.
- Chandler, C.R. 1995. Practical considerations in the use of simultaneous inference for multiple tests. *Anim. Behav.* 49: 524-527.
- Emerson, S.B.; Bramble, D.M. 1993. Scaling, allometry and skull design. *In: J. Hanken; B.K. Hall (ed.) The skull. Vol. 3. The University of Chicago Press. Chicago. p. 384-416.*
- Gydenstolpe, N. 1932. A manual of Neotropical sigmodont rodents. *Kung. Svenska Vetenskapsakad. Handl.* 11: 1-164.
- Handley, C.O., JR. 1976. Mammals of the Smithsonian Venezuelan Project. *Brigham Young University Science Bulletin, Biol. Ser.* 20:1-91.
- Herring, S.W. 1993. Epigenetic and functional influences on skull growth. *In: J. Hanken; B.K. Hall (ed.) The skull. Vol. 1. The University of Chicago Press. Chicago. p. 153-206.*
- Huxley, J.S. 1932. *Problems of relative growth.* Methuen. Londres.
- Jiménez, J. 1972. Comparative post-natal growth in five species of the genus *Sigmodon*. II. Cranial character relationships. *Rev. Biol. Trop.* 20: 5-27.
- Lightfoot, P.S.; German, R.Z. 1998. The effect of muscular dystrophy on craniofacial growth in mice: a study of heterochrony and ontogenetic allometry. *J. Morphol.* 235: 1-16.
- Linares, O.J. 1998. *Mamíferos de Venezuela.* Sociedad Conservacionista Audubon de Venezuela. Caracas.
- Mierzwa, J.; Schumacher, G.H.; Fanghänel, J.; Köstner, D. 1987. Kraniofaziales Wachstum unter dem Einfluss der Blutversorgung. 6. Metrische Untersuchungen am Schädel. *Anat. Anz.* 163: 389-399.

- Moore, W.J. 1981. The mammalian skull. Cambridge University Press. Cambridge.
- Moreno, S. 1986. Estudio alométrico del lirón careto, *Eliomys quercinus* (L.), en la Península Ibérica y norte de Marruecos. Misc. Zool. 10: 315-321.
- Musser, G.G.; Carleton, M.D. 1993. Rodentia: Sciurognathi: Muridae: Sigmodontinae. In: D.E. Wilson; D.M. Reeder (ed.) Mammal Species of the World: a taxonomic and geographic reference. Smithsonian Institution Press. Washington, D. C. p. 687-753.
- Norusis, M.J. 1997. SPSS professional statistics 7.5. SPSS Inc. Chicago.
- Radinsky, L.B. 1981a. Evolution of the skull shape in carnivores. 1. Representative modern carnivores. Biol. J. Linn. Soc. Lond. 15: 369-388.
- 1981b. Evolution of the skull shape in carnivores. 2. Additional modern carnivores. Biol. J. Linn. Soc. Lond. 16: 337-355.
- Rice, W.R. 1989. Analyzing tables of statistical tests. Evolution 43: 223-225.
- Schumacher, G.H. 1985. Comparative functional anatomy of jaw muscles in reptiles and mammals. In: H.-R. Duncker; G. Fleischer (ed.) Functional Morphology in Vertebrates. Gustav Fischer Verlag. Stuttgart. p. 203-212.
- Simpson, G.G.; Roe, A.; Lewontin, R.C. 1960. Quantitative zoology. Harcourt, Brace and World, Inc. Nueva York.
- Sokal, R.R.; Rohlf, F.J. Biometry. 1995. W.H. Freeman and Company. Nueva York.
- Tribe, J. 1996. The Neotropical rodent genus *Rhipidomys* (Cricetidae: Sigmoidontinae) – a taxonomic revision. PhD Thesis. University College London. Londres.
- Ventura, J. 1993-1994. Crecimiento relativo de *Arvicola terrestris monticola* (Rodentia, Arvicolidae). Misc. Zool. 17: 237-248.
- Ventura, J.; López-Fuster, M.J.; Cabrera-Millet, M. 1998. The Cabrera vole, *Microtus cabreræ*, in Spain: a biological and a morphometric approach. Neth. J. Zool. 48: 83-100.
- Ventura, J.; López-Fuster, M.J.; Salazar, M.; Pérez-Hernández, R. 2000. Morphometric analysis of some Venezuelan akodontine rodents. Neth. J. Zool. 50: 487-501.