



Análisis morfométrico de la mandíbula en tres especies de *Didelphis* de Colombia

Morphometric analysis of three species of Didelphis from Colombia

Pere Miquel Parés-Casanova

RESUMEN

En este estudio se analizó el tamaño y la forma de la mandíbula en tres especies de zarigüeya (*Didelphis* sp.) de Colombia, utilizando técnicas de morfometría geométrica 2D. Para ello, se estudió el plano lateral de 139 hemimandíbulas de *Didelphis albiventris* n=20 (13 machos + 7 hembras), *D. marsupialis* n=82 (41 machos + 41 hembras) y *D. pernigra* n=37 (14 machos + 23 hembras) a partir de 17 puntos de referencia de la hemimandíbula izquierda. Todas las mandíbulas estaban completas y procedían de ejemplares no lactantes. No se observó dimorfismo sexual en el tamaño y en la forma. Se encontró un crecimiento isométrico en las tres especies, lo que sugiere que la mandíbula presenta una función similar en las tres especies a partir del destete, posiblemente por tener hábitos de alimentación similares, a pesar de las diferencias corporales entre las tres especies, la mandíbula ha mantenido una forma similar.

Palabras clave: *Didelphis albiventris*, *Didelphis marsupialis*, *Didelphis pernigra*, forma mandibular, heterocronía mandibular, isometría mandibular.

ABSTRACT

In this study, the size and shape of the jaw were analyzed in three species of opossum (Didelphis sp.) from Colombia, using 2D geometric morphometry techniques. For this, the lateral plane of 139 hemimandibles of Didelphis albiventris n=20 (13 males + 7 females), D. marsupialis n=82 (41 males + 41 females), and D. pernigra n=37 (14 males + 23 females) from 17 reference points of the left hemimandible. All jaws were complete and came from non-lactating specimens. No sexual dimorphism was observed in size and shape. An isometric growth was found in the three species, which suggests that the mandible has a similar function in the three species from weaning onwards, possibly due to having identical feeding habits, despite the body differences between the three species, the mandible has maintained a similar form.

Keywords: *Didelphis albiventris*, *Didelphis marsupialis*, *Didelphis pernigra*, mandibular heterochrony, mandibular isometry, mandibular shape.

Relevancia:
Análisis del tamaño y forma de la mandíbula de *Didelphis* de Colombia.

¹Universitat Oberta de Catalunya

* Autor de correspondencia:

ppares@uoc.edu

INTRODUCCIÓN

En la morfometría tradicional, el investigador recurre a distancias lineales (anchos, gruesos, etc.) y a ángulos para describir el tamaño y la forma de los objetos. En contraste, los métodos de morfometría geométrica (MG) se basan en coordenadas cartesianas, que reciben el nombre de Coordenadas Procrustes (Lopez-Galan, 2016; Webster y Sheets, 2010). En MG, la forma pura (“shape”) es una característica geométrica exenta de posición, rotación y escala, mientras que el tamaño (“size”) se interpreta como el tamaño del centroide, que se define como la raíz cuadrada de la suma de cuadrados de distancias del conjunto de puntos cartesianos x e y a su centroide, su punto medio (Webster y Sheets, 2010). Al trabajar con ambas variables, el investigador se refiere a la forma global (“form”). El crecimiento alométrico, que puede analizarse mediante MG, es aquel en el que un organismo o parte de él aumenta de tamaño (variable independiente) y las proporciones entre sus partes (variables dependientes) las cuales van cambiando conforme a su crecimiento (Klingenberg, 2016; Pélabon *et al.*, 2014). En MG, la alometría es el cambio de la forma en relación con el cambio en el tamaño y se estima a partir de la regresión multivariante de estas Coordenadas Procrustes como variables dependientes, sobre el tamaño del Centroide (o su logaritmo; Klingenberg, 2016). Este término, a efectos de comprensión biológica, puede entenderse como “desarrollo”. En MG se obtiene información del tamaño y de la forma pura como variables independientes, que pueden estudiarse por separado.

Los marsupiales son mamíferos que presentan grandes cambios durante el desarrollo postnatal (Abdala *et al.*, 2001). Las crías nacen después de un período de gestación corto, cuando todavía están ocurriendo procesos básicos de la morfogénesis cráneo-facial; al ser capaces de respirar, succionar y aferrarse a las mamas de la madre para completar su desarrollo en el marsupio, son importantes estructuras como la premaxila, maxila, huesos palatinos y dentales, que de hecho están ya en su proceso de osificación (Abdala *et al.*, 2001). Son estas características de reproducción y de desarrollo, las causas de la singular morfología en estos marsupiales en su estado adulto (Moraes *et al.*, 2000).

La familia Didelphidae incluye una gran variedad de marsupiales del continente americano, siendo

el género *Didelphis* el que presenta mayor tamaño (Gardner 2007; Tyndale-Biscoe, 2005). *Didelphis* se caracteriza por su fórmula dental $5/4, 1/1, 3/3, 4/4=50$ (Astúa y Leiner, 2008; Fonseca y Alves, 2006), presentando únicamente el tercer premolar un carácter difiodonto (Astúa y Leiner, 2008). La amplia capacidad que tienen la familia Didelphidae en habitar varios ambientes contrasta con su morfología conservadora –en forma, que no es en tamaño– (Astúa, 2015; Flores, 2009).

En Colombia, el género incluye especies nativas como la zarigüeya o tlacuache común (*D. marsupialis* Linnaeus 1758), la comadreja (*D. albiventris* Lund, 1840) y la zarigüeya orejiblanca andina (*D. pernigra* Allen 1900) (Gardner, 2007), estas dos últimas, incluidas dentro del grupo “orejiblanco”, junto con *D. imperfecta*. En contraparte, la primera especie pertenece al grupo “orejinegro”, junto con la zarigüeya brasileña (*D. aurita*; Gardner, 2007).

Si la forma mandibular está relacionada con la función, y la mandíbula determina la variedad y los tipos de recursos alimenticios que se pueden utilizar y la eficiencia con la que se pueden procesar esos recursos, la mandíbula tiene por fuerza que afectar el resultado de las interacciones competitivas entre especies y, por tanto, contener en sí información de divergencia funcional. Pensemos que el tamaño de una especie determina en gran medida cómo funciona biológicamente. Aunque las especies del género *Didelphis* han sido separadas morfométricamente en varios estudios (por ejemplo, Abdala *et al.*, 2001; Cerqueira y Lemos, 2000; Moraes *et al.*, 2000; Sebastião y Marroig, 2013), hasta el momento no se ha realizado una comparación interespecífica de su variación alométrica, a excepción del trabajo de Astúa basado en cráneos (Astúa de Moraes, 2010), a pesar de que la alometría permite una mejor evaluación de la historia evolutiva y estatus taxonómico de las especies (Pélabon *et al.*, 2014).

Por lo tanto, teniendo en cuenta además que la alometría es una fuente potencialmente valiosa de datos ecomorfológicos y taxonómicos, en este estudio se establecieron los siguientes objetivos:

- (1) Conocer si existen diferencias en el tamaño y forma de las mandíbulas en cada una de las especies de didélfidos: *Didelphis marsupialis*, *Didelphis albiventris* y *Didelphis pernigra*.
- (2) Analizar los patrones de cambio alométrico mandibular para cada una de estas especies.

La importancia de este trabajo recae en observar la diferenciación morfológica entre estas especies por los métodos de morfometría geométrica, que ofrecen información tanto en el tamaño (“size”) como en la forma pura (“shape”).

MÉTODOS

Ejemplares

Se analizaron 139 hemimandíbulas izquierdas de *Didelphis* (*D. albiventris* n=20 (13 machos + 7 hembras), *D. marsupialis* n=82 (41 machos + 41 hembras) y *D. pernigra* n=37 (14 machos + 23 hembras). Todos los ejemplares se encuentran depositados en las colecciones del Departamento de Biología de la Universidad del Valle en Cali (Colombia) y del Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia en Bogotá (Colombia). Se analizaron únicamente las mandíbulas izquierdas a fin de evitar posibles efectos de asimetría.

Cada ejemplar había sido previamente identificado taxonómicamente a nivel de especie. Todos los especímenes habían sido recolectados de diferentes lugares en Colombia y pertenecen a varias edades, aunque ninguno de ellos era lactante. El tamaño de la mandíbula (medida de la longitud de la apófisis coronoides al mentón) presentó en toda la muestra estudiada, de 2,5 a 8.6 cm. Los especímenes con mandíbulas incompletas o no determinados a nivel de especie fueron omitidos de la presente investigación.

Material de apoyo

La relación de especímenes utilizados puede solicitarse al autor previa justificación razonada.

Toma de fotografías y digitalización

Las imágenes de cada hemimandíbula se tomaron con una cámara digital Nikon D1500 equipada con un 18-105 mm teleobjetivo Nikon DX. Cada ejemplar se colocó en el centro del campo óptico, con la vista lateral orientada paralelo al plano de captación de la imagen. Todas las imágenes incluyeron una escala (10 mm). De cada imagen digital se tomaron las coordenadas X e Y de 17 hitos anatómicos utilizando el software *TpsDig* v. 2.16 (Rohlf, 2010). Este paquete y el resto que se señalan son descargables gratuitamente desde el sitio web de Stony Brook (<http://life.bio.sunysb.edu/morph/>). Estos hitos se definen en el Cuadro 1 y su posición se muestra en la figura 1.

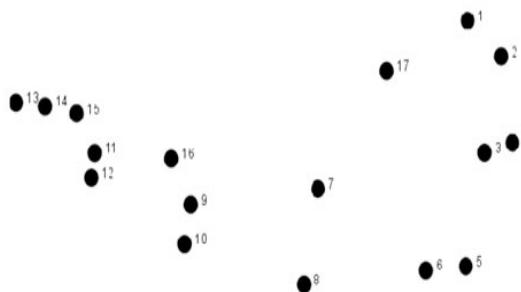
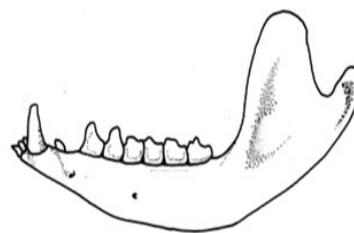


Figura 1. Conjunto de hitos anatómicos (17) utilizados para el estudio de la forma de la hemimandíbula lateral izquierda de *Didelphis albiventris*, *D. marsupialis* y *D. pernigra*. Estos puntos de referencia estaban presentes en todos los ejemplares estudiados y se consideraron suficientes para reflejar la morfología hemimandibular entera.

Dimorfismo sexual

Antes de evaluar las diferencias de tamaño y forma entre sexos y su interacción con la especie, a las Coordenadas Cartesianas se les aplicó un Análisis Generalizado de Procrustes con el paquete *MorphoJ* v. 1.06 (Klingenberg, 2011) para eliminar los efectos de posición, orientación y escala. Posteriormente, para evaluar el tamaño se usó el tamaño del Centroide, mientras para evaluar la forma se utilizaron las coordenadas Procrustes, para lo cual se aplicó un análisis multivariado de varianza NPMANOVA (Non-Parametric-Multivariate-ANalysis-Of-Variance) de dos vías, utilizando distancias euclidianas y 9 999 permutaciones (Klingenberg, 2011).

Alometría

Con la finalidad de explorar la variación de la mandíbula en el espacio multivariante y detectar la posible separación de grupos a las coordenadas Procrustes se les aplicó un Análisis de Componentes Principales (ACP), los componentes se derivaron de una matriz de correlación, siguiendo los métodos estándares de MG (Pélabon *et al.*, 2014).

Por definición, los cambios de forma se determinan cuando se conocen las edades de los ejemplares comparados (ello se define como “desarrollo”). Sin

embargo, esto representa un problema porque en la mayoría de casos tratamos con ejemplares donde se desconoce la información de la edad. Es por ello que se utilizó el “tamaño” (expresado como tamaño de centroide) en lugar de la “edad”, lo que en rigor representa un estudio de “alometría”. Debido a la restricción de tamaño de la muestra para el estudio de regresión, los valores Procrustes con un valor de descarga $<[0.81]$ en el ACP fueron excluidos de este análisis. Posteriormente, se sometió a una regresión multivariante las variables Procrustes contra el tamaño del centroide (Klingenberg, 2016). Este ajuste en los modelos de regresión fue evaluado por la varianza explicada del modelo usando la prueba λ de Wilks.

Los análisis estadísticos se realizaron con el paquete estadístico PAST v. 2.17c (Hammer *et al.*, 2001). El nivel de significancia tomado en cuenta para todas las pruebas estadísticas fue $\alpha \leq 0.05$.

RESULTADOS

Dimorfismo sexual

Los resultados del NPMANOVA indican que no hay diferencias estadísticas significativas entre sexos ni entre especies en para el tamaño y en la forma de la mandíbula (Cuadro 1), por lo que ambos sexos fueron agrupados para cada especie en los análisis posteriores.

Cuadro 1. Prueba NPMANOVA dos vías para comprobar las diferencias de tamaño entre *D. albiventris* n=20 (13 machos + 7 hembras), *D. marsupialis* n=82 (41 machos + 41 hembras) y *D. pernigra* n=37 (14 machos + 23 hembras). Permutaciones: 9 999.

A/ Tamaño					
Fuente	Suma de cuadrados	Grados de libertad	Promedio de cuadrados	F	p
Especie	2.51E+36	2	1.25E+36	0.437	0.557
Sexo	2.30E+35	1	2.30E+35	0.803	0.297
Interacción	-1.17E+38	2	-5.87E+37	-20.525	0.988
Residual	3.81E+38	133	2.86E+36		
Total	2.68E+38	138			
B/ Forma					
Fuente	Suma de cuadrados	Grados de libertad	Promedio de cuadrados	F	P
Especie	4.12E+23	2	2.06E+23	0.359	0.653
Sexo	3.69E+23	1	3.69E+23	0.644	0.400
Interacción	-2.28E+25	2	-1.14E+25	-19.959	0.619
Residual	7.61E+25	133	5.72E+23		
Total	5.41E+25	138			

Cuadro 2. Análisis de Componentes Principales utilizando los coeficientes de correlación entre los grupos.

Componente Principal	Eigenvalue	% varianza
1	20.7082	60.906
2	13.2918	39.094

Cuadro 3. Descargas de las Coordenadas Procrustes para los Componentes Principales 1 y 2. Los valores de carga > [0.81] aparecen en negrita, y fueron usados para el posterior análisis de regresión.

Coordenada Procrustes	Hito anatómico (x e y)	Componente Principal 1 (60.9 %)	Componente Principal 2 (39.0%)
ProcCoord1	1	-0.907	-0.420
ProcCoord2	1	0.999	0.042
ProcCoord4	2	-0.996	-0.080
ProcCoord3	2	0.998	-0.050
ProcCoord6	3	0.600	0.799
ProcCoord5	3	0.979	-0.203
ProcCoord8	4	-0.864	0.502
ProcCoord7	4	0.996	0.085
ProcCoord10	5	-0.984	-0.173
ProcCoord9	5	0.544	0.838
ProcCoord11	6	0.078	0.996
ProcCoord12	6	0.684	0.729
ProcCoord13	7	-0.999	-0.027
ProcCoord14	7	0.832	0.554

Cuadro 3. Descargas de las Coordenadas Procrustes para los Componentes Principales 1 y 2. Los valores de carga > [0.81] aparecen en negrita, y fueron usados para el posterior análisis de regresión.

Coordenada Procrustes	Hito anatómico (x e y)	Componente Principal 1 (60.9 %)	Componente Principal 2 (39.0%)
ProcCoord15	8	-0.973	0.229
ProcCoord16	8	0.322	0.946
ProcCoord17	9	0.598	-0.800
ProcCoord18	9	0.917	0.397
ProcCoord20	10	0.106	0.994
ProcCoord19	10	0.652	-0.758
ProcCoord21	11	-0.549	0.835
ProcCoord22	11	0.400	-0.916
ProcCoord23	12	-0.364	0.931
ProcCoord24	12	0.836	-0.548
ProcCoord26	13	-0.956	0.291
ProcCoord25	13	0.982	-0.188
ProcCoord28	14	-0.979	-0.200
ProcCoord27	14	0.806	0.590
ProcCoord30	15	-0.899	0.437
ProcCoord29	15	-0.215	-0.976
ProcCoord32	16	-0.998	0.051
ProcCoord33	17	-0.808	-0.588
ProcCoord34	17	-0.008	-1.000

Cuadro 4. Regresión multivariante del tamaño del Centroide (datos logarítmicamente transformados) con la forma (representada por 18 Coordenadas Procrustes) para *D. albiventris* (n=20), *D. marsupialis* (n=82) y *D. pernigra* (n=37).

Especie	R ²	λ de Wilk	g.l.	F	P
<i>D. marsupialis</i>	0.03600	0.722	18.63	1.343	0.193
<i>D. albiventris</i>	0.00016	0.075	18.10	0.679	0.759
<i>D. pernigra</i>	0.00049	0.610	18.18	0.638	0.824

g.l.: grados de libertad

Alometría

El Primer Componente Principal (CP1) explica un 60.9% de la varianza total observada, mientras que el segundo componente (CP2) únicamente un 39.0% (Cuadro 2). El hecho de que no todas las cargas de las variables en el CP1 fuesen positivas y tuvieran valores similares, indica que este componente no puede ser interpretado como representativo de la variación general de tamaño, sin embargo, su alto porcentaje de variación sugiere que en los dos primeros CP muestran una diferenciación morfométrica importante. En el CP1, 16 de las 34 Coordenadas Procrustes obtenidas presentaron valores de carga $<[0.81]$ (Cuadro 3), y fueron eliminadas para el siguiente análisis de regresión, que se realizó solo con 18 coordenadas.

La regresión multivariante para cada especie no fue estadísticamente significativa (Cuadro 4), aunque la cantidad de variación entre ellas difirió considerablemente, oscilando de un 3.6% para *D. marsupialis* a un 0.16% para *D. albiventris*. El ajuste de cada modelo de regresión se evaluó mediante la prueba λ de Wilk. No se detectó alometría en ninguna de las especies estudiadas.

DISCUSIÓN

Nuestros resultados revelan en primer lugar, que el dimorfismo sexual en tamaño y forma de la mandíbula no aparece en las tres especies estudiadas de *Didelphis*. De hecho, otros autores como Ventura *et al.* (2002) y Astúa (2015) han señalado este monomorfismo sexual, que corroboramos con este estudio.

El crecimiento mandibular de las zarigüeyas estudiadas resultó ser isométrico. Esta isometría,

reflejaría una preservación de la forma independientemente del tamaño, por lo que se mantendría una producción similar de fuerza mandibular durante el crecimiento. Al haber isometría mandibular, animales más grandes no recurren a productos alimenticios diferentes y, por tanto, no aprovechan otros recursos u ocupan otros nichos que los jóvenes. Dicho de otro modo: si hubiese aparecido alometría (cambio de la forma en función del tamaño), la capacidad mandibular para resistir las fuerzas mecánicas durante el crecimiento sería diferente según la edad, por lo menos en el período post-natal. Si el muestreo hubiese incluido etapas de lactantes, probablemente habrían sido detectadas las diferencias en la forma, debido a que las etapas de edad para *Didelphis* son altamente altriciales (Smith, 2006).

Que aparezca isometría en las tres especies estudiadas sugiere además que, la capacidad mecánica de los músculos masticatorios y el rango relativo de movimiento mandibular, serían similares a nivel interespecífico. Apareciendo además una isometría similar en *Didelphis albiventris*, *D. marsupialis* y *D. pernigra*, y puesto que las tres especies ocupan hábitats similares, podemos deducir que tienen las mismas costumbres alimentarias.

Evidentemente, la mandíbula está limitada por su compromiso funcional para el amamantamiento durante las primeras etapas de desarrollo (que, por ejemplo, en *D. albiventris* dura aproximadamente 90 días (Fonseca y Alves, 2006) y en *D. virginiana* hasta los 93 y los 105 días (Schimming *et al.*, 2016). En los especímenes analizados aquí, el ejemplar de menor tamaño presentaba la serie incisiva y los caninos totalmente erupciona-

dos, por tanto, era un animal de más de 100 días (Fonseca y Alves, 2006) y, aunque juvenil (Abdala *et al.*, 2001) fuera del período lactante, por lo que nuestros resultados se aplican a un tramo de edad en que presumimos una dentición ya plenamente autónoma y, por tanto, totalmente destetados. En marsupiales, por otro lado, han sido descritos comportamientos isométricos en otras estructuras, como el oído medio (Nummela y Sánchez-Villagra, 2006) y algunas series falangianas (Weisbecker y Nilsson, 2008).

Finalmente, deberíamos ser conscientes que en este estudio hemos recurrido a la morfometría geométrica, que analiza distancias entre puntos anatómicos discretos (Richtsmeier *et al.*, 2002). Por consiguiente, el no uso de datos métricos pueden haber introducido pequeñas diferencias en lo que atañe a comparación con otros autores (Swiderski, 2003).

CONCLUSIONES

Del estudio de tamaño y forma hemimandibulares en las tres especies de zarigüeya, i) *Didelphis albiventris* n=20 (13 machos + 7 hembras), ii) *D. marsupialis* n=82 (41 machos + 41 hembras) y iii) *D. pernigra* n=37 (14 machos + 23 hembras) mediante métodos de morfometría geométrica 2D, se concluye que no existen dimorfismo sexual en tamaño y forma en ninguna de las tres especies estudiadas. Mientras que el crecimiento de la mandíbula resultó ser isométrico en las tres especies. Este resultado sugiere que la ventaja mecánica de músculos masticatorios y el rango relativo de movimiento mandibular es el mismo, aunque el animal aumente de tamaño. De todos modos, puesto que no se detecta alometría en el caso estudiado, no se consideró que otras variables lineales hayan podido representar un sesgo en la variación de la forma, por lo menos en lo que a mandíbula se refiere.

De hecho, la MG es una de las técnicas más comunes y eficaces para la evaluación funcional y taxonómica de las diferencias fenotípicas de las poblaciones. Para medir la variación biológica y detectar unidades evolutivamente significativas, esta técnica se utiliza a menudo por sí sola, aunque es mucho más potente con un enfoque integrador, en combinación con datos moleculares, ecológicos y de comportamiento, así como con rasgos morfológicos cualitativos. Por ello, futuros estudios teniendo en cuenta subpoblaciones e in-

cluso trabajando con imágenes 3D, contribuirían enormemente a ampliar las conclusiones de este tipo de trabajos de divergencia funcional evolutiva, en definitiva.

Agradecimientos

Agradecemos a Catalina Cárdenas y Hugo Fernando López, del Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia en Bogotá (Colombia) y Óscar Murillo, del Departamento de Biología de la Universidad del Valle en Cali (Colombia), por permitirnos el acceso a las respectivas colecciones institucionales. Agradecemos igualmente a los revisores anónimos sus comentarios y sugerencias.

LITERATURA CITADA

- Abdala, F., D.A. Flores y N.P. Giannini. 2001. Postweaning ontogeny of the skull of *Didelphis albiventris*. *Journal of Mammalogy*, 82:190-200.
- Astúa, D. 2015. Morphometrics of the largest new world marsupials, opossums of the genus *Didelphis* (Didelphimorphia, Didelphidae). *Oecologia Australis*, 19:117-142.
- Astúa, D. y N.O. Leiner. 2008. Tooth eruption sequence and replacement pattern in woolly opossums, genus *Caluromys* (Didelphimorphia: Didelphidae). *Journal of Mammalogy*, 89: 244-251.
- Astúa de Moraes, D. 2010. Cranial sexual dimorphism in new world marsupials and a test of Rensch's rule in Didelphidae. *Journal of Mammalogy*, 91:1011-1024.
- Cerqueira, R. y B. Lemos. 2000. Morphometric differentiation between Neotropical black-eared opossums, *Didelphis marsupialis* and *D. aurita* (Didelphimorphia, Didelphidae). *Mammalia*, 64:319-327.
- Flores, D.A. 2009. Phylogenetic analyses of postcranial skeletal morphology in didelphid marsupials. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, (320):1-81.
- Fonseca, C.T. y J.B. Alves. 2006. Dental development of *Didelphis albiventris* (Marsupialia): I-Incisors and Canines. *Brazilian Journal of Biology*, 66:53-60.
- Gardner, A.L. 2007. *Marsupials, xenarthrans, shrews, and bats.* In *mammals of South America*. The University of Chicago Press. Chicago.
- Hammer, Ø., D.A.T. Harper y P.D. Ryan. 2001. PAST v. 2.17c. *Palaeontologia Electronica*, 4:1-229.
- Hugh Tyndale-Biscoe, C. 2005. *Life of Marsupials*. Ed. Csiro. Collingwood.
- Klingenberg, C.P. 2011. MorphoJ: An integrated software package for geometric morphometrics. *Molecular Ecology Resources*, 11:353-357.
- Klingenberg, C.P. 2016. Size, shape, and form: Concepts of allometry in geometric morphometrics. *Development Genes and Evolution*, 226:113-137. <http://dx.doi.org/10.1007/s00427-016-0539-2>.
- Lopez Galan, A. 2016. Morfometría geométrica: El estudio de la forma y su aplicación en Biología. *Temas de Ciencia y Tecnología*, 19:53-59.
- Moraes, D.A. de, E. Hingst-Zaher, L.F. Marcus R. Cerqueira. 2000. A geometric morphometric analysis of cranial and mandibular shape variation of *Didelphis marsupialis*. *Hystrix*, 10:115-130.

- Nummela, S. y M.R. Sánchez-Villagra. 2006. Scaling of the marsupial middle ear and its functional significance. *Journal of Zoology*, 270:256-267.
- Pélabon, C. et al. 2014. Evolution of morphological allometry. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1320:58-75.
- Richtsmeier, J.T., V.B. DeLeon y S.R. Lele. 2002. The promise of geometric morphometrics. *Yearbook of Physical Anthropology*, 45:63-91.
- Rohlf, F.J. 2010. *Digitalized landmarks and outlines*. New York: Stony Brook: Department of Ecology and Evolution, State University of New York.
- Schimming, B.C. et al. 2016. Anatomical and radiographic study of the white-eared opossum (*Didelphis albiventris*) skull." *Pesq. Vet. Bras.*, 36:1132-1138.
- Sebastião, H. y G. Marroig. 2013. Size and shape in cranial evolution of 2 marsupial genera: *Didelphis* and *Phyllorhiza* (Didelphimorphia, Didelphidae) Squirrels (*Saimiri*) Monkeys (Cebinae, Platyrrhini). *Journal of Mammalogy*, 94:1424-1437. <http://www.bioone.org/doi/abs/10.1644/11-MAMM-A-349.1>.
- Smith, K.K. 2006. Craniofacial development in marsupial mammals: Developmental origins of evolutionary change. *Developmental Dynamics*, 235:1181-1193.
- Swiderski, D.L. 2003. Separating size from allometry: Analysis of lower jaw morphology in the fox squirrel, *Sciurus niger*. *Journal of Mammalian Evolution*, 84:861-876.
- Ventura, J., M. Salazar, R. Pérez-Hernández y M.J. López-Fuster. 2002. Morphometrics of the genus *Didelphis* (Didelphimorphia: Didelphidae) in Venezuela. *Journal of Mammalogy*, 83:1087-1096.
- Webster, M. y H.D. Sheets. 2010. A practical introduction to landmark-based geometric morphometrics. Pp. 163-188, en: *Quantitative methods in Paleobiology* (J. Alroy y G. Hunt., eds.) Chicago: The Paleontological Society.
- Weisbecker, V. y M. Nilsson. 2008. Integration, heterochrony, and adaptation in pedal digits of syndactylous marsupials. *BMC Evolutionary Biology*, 8:160.