



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

**POSGRADO EN CIENCIAS
BIOLÓGICAS**

INSTITUTO DE ECOLOGÍA

DESARROLLO DE UNA METODOLOGÍA
PARA LA FORMULACIÓN DE MODELOS
MORFOMÉTRICOS

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

DOCTOR EN CIENCIAS

P R E S E N T A

JUAN RIVERA CÁZARES

DIRECTOR DE TESIS: DR. DANIEL PIÑERO DALMAU

MÉXICO, D. F.

MARZO, 2009



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

Ing. Leopoldo Silva Gutiérrez
Director General de Administración Escolar, UNAM
P r e s e n t e

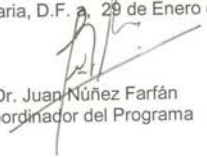
Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 26 de Noviembre de 2007, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **DOCTOR EN CIENCIAS** del alumno **RIVERA CAZARES JUAN** con número de cuenta **75356198** con la tesis titulada: "**Desarrollo de una metodología para la formulación de modelos morfométricos**", realizada bajo la dirección del **DR. DANIEL IGNACIO PIÑERO DALMAU**:

Presidente:	DR. GERMINAL COCHO GIL
Vocal:	DR. JAIME ZUÑIGA VEGA
Vocal:	DR. VICTOR HUGO REYNOSO ROSALES
Vocal:	DR. GUSTAVO CASAS ANDREU
Secretario:	DR. FAUSTO ROBERTO MENDEZ DE LA CRUZ

De acuerdo con lo anterior, el alumno se apegó a lo establecido en el Artículo 31 del Reglamento General de Estudios de Posgrado (29 septiembre de 2006).

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F. a. 29 de Enero de 2008.


Dr. Juan Núñez Farfán
Coordinador del Programa

c.c.p. Expediente del interesado.

Agradecimientos

Deseo expresar mi gratitud al Posgrado en Ciencias Biológicas por la posibilidad que me brindó para continuar con mi desarrollo profesional y personal a través del programa de doctorado.

A los miembros del Comité Tutorial, Dres. Daniel Piñero Dalmau, Pedro Miramontes Vidal y Fausto Méndez De la Cruz, mi reconocimiento y agradecimiento por el tiempo que dedicaron a guiar mi trabajo de investigación y por compartir conmigo sus conocimientos y experiencias. Gracias.

A los miembros del Jurado para el examen de grado, Dres. Germinal Cocho Gil, Jaime Zúñiga Vega, Víctor Hugo Reynoso Rosales, Gustavo Casas Andreu y Fausto Méndez De la Cruz, mi agradecimiento porque su labor permitió mejorar mi trabajo de investigación y el reporte de la misma. Gracias.

También deseo agradecer a las siguientes personas que contribuyeron de manera importante en el desarrollo de este trabajo: M. en C. Juan Carlos Zamora Cunningham, Sr. Armando Borgonio Valencia, Dr. Antonio Neme Castillo y al M. en C. Álvaro Chaos Cador. Gracias.

Dedico este trabajo a mi esposa Gloria Estela Ruiz Castro y a mis hijos Jonnathan Daniel y Mariana Lizbeth Rivera Ruiz quienes con su amor me acompañaron y alentaron a lo largo de esta aventura que representó el doctorado.

“El gran libro de la naturaleza está escrito en símbolos matemáticos”
Galileo Galilei

“En tanto que las leyes de la matemática se refieren a la realidad no son absolutamente seguras, y, en tanto son seguras, no se refieren a la realidad”
Albert Einstein

CONTENIDO

	Página
Resumen	4
Abstract	6
Introducción General	8
Capítulo I. Desarrollo de una metodología para la formulación de modelos morfométricos basada en el enfoque de sistemas y su aplicación al análisis comparativo del plan corporal de tres taxa filogenéticamente relacionados.	
Introducción	12
Antecedentes	13
Planteamiento del problema	17
Objetivos	19
Hipótesis	20
Material y Métodos:	
• Justificación del material biológico	21
• Selección de especies	23
• Distribución geográfica y sitios de muestreo	24
• Procedencia del material biológico	27
• Muestreo	27
• Selección de variables morfométricas	28
• Obtención de datos	28
• Obtención de modelos morfométricos	30
• Obtención de los mapas o redes de los modelos morfométricos.....	34

Resultados:

- Metodología para formular modelos morfométricos basados en sistemas de ecuaciones lineales36
- Modelo morfométrico para *Callisaurus draconoides*38
- Modelo morfométrico para *Phrynosoma orbiculare*39
- Modelo morfométrico para *Uta stansburiana*40
- Mapa del modelo morfométrico para *Callisaurus draconoides*41
- Mapa del modelo morfométrico para *Phrynosoma orbiculare*.....42
- Mapa del modelo morfométrico para *Uta stansburiana*43
- Mapas de modelos morfométricos sobre árbol filogenético44
- Espacios fenotípico de *Callisaurus draconoides*50
- Espacios fenotípico de *Phrynosoma orbiculare*51
- Espacios fenotípico de *Uta stansburiana*52

Discusión y Conclusiones53

Literatura citada.....60

Apéndices.....65

Capítulo II. Análisis de los cambios en el plan corporal de un taxón en su área de distribución.

A multivariate generalization of the allometric model based on systems theory applied to the Analysis of morphometric variability.

Abstract.....77

Introduction.....78

Prior morphometric analysis of *Bufo viridis*.....81

The models.....82

Results.....	88
Discussion and Conclusions.....	98
Literature cited.....	104
Appendixes.....	107

Capítulo III. Caracterización del espacio fenotípico de un taxón.

¿Las relaciones entre los elementos de un plan corporal determinan su espacio fenotípico?
Un análisis sistémico.

Resumen.....	115
Abstract.....	116
Introducción.....	117
Material y Métodos.....	120
Resultados.....	124
Discusión.....	130
Literatura citada.....	139

Resumen

La elucidación de los principios o leyes que gobiernan la estructura morfológica o plan corporal de los seres vivos es sin duda un problema que no se ha resuelto completamente a lo largo de la historia de la biología. En la antigüedad las investigaciones relacionadas con este tema tuvieron un enfoque holístico el cual fue olvidado durante la Edad Media. Los modernos avances en matemáticas y otras ciencias permitieron que el enfoque holístico volviera a aparecer con un matiz cuantitativo en el cual los cuestionamientos están dirigidos a entender cómo cambia la forma biológica como consecuencia del cambio en el tamaño. Es en este escenario en el que surge el enfoque al análisis del plan corporal que se presenta en esta tesis, el cual, aún cuando coincide con otros en el uso de múltiples variables se diferencia de ellos en el tipo de preguntas que lo originaron y en el alcance de las respuestas a las que permite arribar.

Mientras otros enfoques se concentran en el estudio de la forma biológica, el que aquí se presenta diferencia entre forma biológica y estructura morfológica. Desde esta perspectiva, ésta última es consecuencia de la manera en que se relacionan las partes que la integran en tanto que la primera es la percepción que se tiene de la estructura morfológica modificada por la presencia de algunos elementos como pelo, plumas, escamas, etc. El enfoque de este trabajo está orientado a estudiar las relaciones entre las partes que integran el plan corporal con base en los principios de la teoría de sistemas. La metodología que se presenta para la elaboración de modelos morfométricos no es en sí la respuesta a las preguntas que originaron este enfoque sino un medio útil para tratar de resolverlas.

La aplicación de este tipo de modelos se percibe como muy amplia, sin embargo, desde la perspectiva biológica se consideró interesante enfocarla a tres tipos de problemas. El primero está relacionado con las características del plan corporal de dos o más taxa que se encuentran a diferentes distancias filogenéticas, el segundo se refiere a la exploración de los cambios en el plan corporal de un taxón a lo largo de su área de distribución y el tercero se enfoca al análisis de las propiedades del espacio fenotípico de un taxón.

Las conclusiones a las cuales se ha arribado en este estudio indican que el enfoque sistémico para el análisis del plan corporal basado en el análisis de las relaciones entre las partes que lo constituyen permite explorar las semejanzas y diferencias estructurales entre

dos o más taxa o entre poblaciones de un mismo taxón. Por otra parte, dicho enfoque también permite evidenciar que las relaciones entre las partes que constituyen un plan corporal determinan algunas propiedades de su espacio fenotípico y que existen regiones en éste en las cuales el plan corporal presenta cambios tan drásticos que implican evolución o la imposibilidad de observarlo en la naturaleza debido a la acción de la selección natural.

El presente Reporte de Tesis comprende tres partes, en la primera se desarrolla la metodología para la formulación de modelos morfométricos congruentes con el enfoque que se ha descrito anteriormente. En esta parte se aplica este nuevo tipo de modelos morfométricos para probar la filogenia que se ha propuesto para tres taxa de lagartijas de la Familia Phrynosomatidae. Los resultados de nuestro estudio son congruentes con dicha filogenia.

En la segunda parte se desarrollan y aplican modelos morfométricos del tipo mencionado anteriormente para explorar la variación del plan corporal del sapo verde *Bufo viridis* a lo largo de su área de distribución en Italia. Nuestras conclusiones acerca de la manera en que se relacionan las poblaciones de esa especie en función de su estructura morfológica difieren de las obtenidas por otros autores quienes estudiaron la variabilidad de la forma de esa especie desde otra perspectiva.

La tercera parte es un análisis detallado de las relaciones cuantitativas entre los elementos que constituyen el plan corporal de *Uta stansburiana* mediante el cual se obtuvo evidencia de que dichas relaciones determinan algunas propiedades de su espacio fenotípico tales como su estructura y límites. Esto implica la posibilidad de definir de manera más precisa el espacio fenotípico.

Con el desarrollo de la metodología para la formulación de modelos morfométricos constituidos por un sistema de ecuaciones simultáneas, lineales en el presente caso, y las investigaciones antes descritas se da cumplimiento a los objetivos planteados al inicio del programa de doctorado y durante la planeación de esta tesis.

Abstract

The elucidation of the principles or laws that rule the morphological structure or body plan is, without a doubt, a problem that has not been completely resolved during the history of biology. Questions about this subject had, at the beginning, an holistic character. This point of view was forgotten during the Middle Ages. Modern advancements in mathematics and other sciences allowed the holistic perspective to reappear with a quantitative approach in which questions are oriented to understand how biological form changes as a consequence of modifications in size. It is in this setting in which a new perspective of analysis of the body plan, which is exposed in this thesis, appears. Even though it is similar to other perspectives because it employs multiple variables, it differs from them in the type of questions that generated its development and in the reach of the answers that it arrives to.

While other theoretical frameworks concentrate in the study of biological form, the one presented in this investigation differentiates between biological form and morphological structure. From this perspective, the latter is a consequence of how the parts that form it relate, and the former is the perception of the morphological structure modified by the presence of elements such as hair, feathers, scales, etc. This research is oriented to study the relations among the parts that integrate a body plan based on the principles of systems theory. The method for the development of morphometric models that is presented is not the answer to the questions that originated this perspective but a useful mean that tries to resolve them.

The application of this type of models is perceived as extensive. However, from a biological perspective it was considered interesting to focus on three types of problems. One is related to the characteristics of the body plan of two or more taxa with diverse phylogenetical distances, in the second one changes of the body plan displayed along the distribution areas of a taxon are explored and the third one concentrates on the analysis of the properties of the phenotypic space of a taxon.

The conclusions to which we have arrived in this study indicate that this systemic approach for the analysis of the body plan based on the analysis of the relations among its parts allows us to explore the structural similarities and differences between two or more taxa or populations of a same taxon. Furthermore, this perspective also permits us to show that

relations between the parts that constitute a corporal structure determine some properties of the phenotypic space and that in the latter we find regions in which the body plan has suffered such dramatic changes that they imply evolution or the impossibility of observing it due to the action of natural selection.

The report of this thesis includes three parts. In the first one the methodology for the formulation of the morphometric models is exposed associated to the perspective that we have already described. In this first part the new type of morphometric models are applied to prove the proposed phylogeny of three taxa of lizards of the Family Phrynosomatidae. The results of our analysis are congruent with this phylogeny.

In the second part the morphometric models of the type indicated beforehand are developed and applied to explore the variation of the body plan of the green toad *Bufo viridis* along its distribution area in Italy. Our conclusions about the way in which the populations of this species relate in terms of their morphological structure differ from the obtained by other authors who studied the variation in form of this species from another perspective.

The third part is a detailed analysis of the quantitative relations between the elements that constitute the corporal plan of *Uta stansburiana*, with which we obtained evidence of the relations that determine some properties of the phenotypic space such as structure and limits. This implies the possibility of defining with more precision the phenotypic space.

With the development of the methodology for the formulation of morphometric models constituted by a system of simultaneous equations, linear in this case, and the investigations described beforehand, the purposes established at the beginning of the doctorate program and during the planning of this thesis are fulfilled.

Introducción General

El tema que abordo en este trabajo, el análisis del plan corporal o estructura morfológica de los seres vivos, definitivamente no es nuevo, por el contrario, es un problema que ha llamado la atención de muchos investigadores desde varios siglos atrás (ver Russell, 1982). Los enfoques y métodos que se han utilizado para su estudio han sido muy diversos, desde la aplicación de profundos conocimientos de anatomía y morfología (Nyhart, 1995), hasta el uso de modernos conceptos matemáticos y herramientas para el procesamiento de la información (Kaandorp, 1994; West, 1999). La complejidad de las preguntas relacionadas con la estructura de los seres vivos también ha variado a lo largo de la historia. Los cuestionamientos acerca de la manera en que se encuentran relacionadas las partes del plan corporal inicialmente tuvieron un carácter integral, holístico. Este enfoque perduró por muchos siglos y fue prácticamente olvidado durante la Edad Media. Reaparece en el Renacimiento sólo para posteriormente ser eclipsado y nuevamente olvidado como consecuencia de importantes hitos en la historia de la biología, como la publicación de la teoría de la selección natural y el enfoque reduccionista tomado de otras disciplinas como la física (Russell, op. cit.; Aranda, 1997; Sánchez, 2002). Después de estos hechos, las preguntas en morfometría se empezaron a referir a la forma en que se relacionan solo dos variables de la estructura corporal de los seres vivos, el desarrollo de herramientas matemáticas simples catalizaron la aplicación de este enfoque. En la mayoría de los casos las preguntas se referían a la relación entre dos partes de la estructura morfológica o entre una de estas y el metabolismo (Huxley, 1932; Dreyer, 2001).

Como consecuencia de nuevas tendencias en el estudio de la forma biológica el holismo reapareció con un enfoque completamente cuantitativo en el cual los cuestionamientos

están dirigidos, por ejemplo, a entender los cambios en la forma biológica como consecuencia del cambio en el tamaño (Bookstein, 1989; Zelditch, 2001). Bajo este nuevo paradigma surge el enfoque sistémico al análisis de la estructura morfológica que se presenta en esta tesis. Esta nueva manera de estudiar el plan corporal coincide con los enfoques convencionales en el uso de múltiples variables pero se diferencia de ellos en el tipo de preguntas que lo originaron y en el alcance de las respuestas a las que permite arribar. Las preguntas básicas que originaron este enfoque son las mismas y tienen el mismo carácter holístico que las que se plantearon los primeros estudiosos de la forma biológica: ¿cuáles son los principios o leyes que gobiernan la estructura morfológica de los seres vivos? (Russell, 1982), ¿el espacio fenotípico de un plan corporal es continuo? (Alberch, 1989), ¿cuáles son las consecuencias de las interrelaciones entre los elementos de un plan corporal?, entre otras.

En tanto que los enfoques convencionales se concentran en el estudio de la forma biológica (Castellano, 1998; O'Higgins, 2000), el que se presenta en este trabajo plantea diferencias entre forma biológica y estructura morfológica. A esta última la considera como una consecuencia de la manera en que se relacionan las partes que la integran mientras que la primera la define como la percepción que tenemos de la estructura morfológica modificada por la presencia de algunos derivados cutáneos tales como pelo, plumas, escamas, etc. y por la acumulación de otros elementos como la grasa. Este nuevo enfoque está orientado a estudiar las relaciones entre las partes que integran el plan corporal considerando los principios que gobiernan la estructura y comportamiento de los sistemas. No es de interés, bajo este enfoque, estudiar aspectos como la varianza de los elementos que constituyen la forma biológica o el tamaño de ésta.

La metodología que se presenta en esta tesis para la elaboración de modelos morfométricos constituidos por sistemas de ecuaciones simultáneas (MMSELS), consecuencia del enfoque sistémico adoptado, no es en sí la respuesta a las preguntas que originaron este enfoque sino un medio necesario y útil para tratar de resolverlas.

La aplicación de este nuevo tipo de modelos morfométricos se percibe como muy amplia. En el caso de su uso para estudiar el plan corporal se considero interesante enfocarlo a la resolución de tres tipos de problemas, el primero se refiere a la caracterización y comparación de las estructuras morfológicas de dos o más taxa que se encuentran a diferentes distancias filogenéticas entre sí. En el segundo se analizan las diferencias en el plan corporal entre varias poblaciones de una especie a lo largo de su área de distribución y el tercero se enfoca a la caracterización del espacio fenotípico de un taxón.

Las conclusiones a las cuales se ha arribado en el presente estudio indican que el enfoque sistémico para el análisis del plan corporal basado en el análisis de las relaciones entre las partes que lo constituyen permite explorar las semejanzas y diferencias entre los planes corporales de dos o más taxa o entre poblaciones de un mismo taxón. Adicionalmente permite determinar cuáles son las partes involucradas en la diferenciación de dos o más estructuras morfológicas. Dicho enfoque también sirve para caracterizar el espacio fenotípico de un taxon al permitir determinar algunas de sus propiedades como su estructura y límites.

Con respecto a la continuidad del espacio fenotípico, en este estudio se encontró que, al parecer, existen regiones en éste en las cuales el plan corporal ha tenido cambios tan drásticos que implican una evolución o la imposibilidad de observarlo en la naturaleza debido a la acción de la selección natural y otros factores.

La presente tesis está integrada por tres capítulos. En el primero se desarrolla la metodología para la formulación de los MMSELS, en congruencia con el enfoque sistémico que se ha adoptado en este estudio. Dicha metodología se utilizó para construir modelos morfométricos con base en los cuales se prueba la filogenia que se ha propuesto, a la luz de otros enfoques y métodos, para tres taxa de lagartijas de la Familia Phrynosomatidae. Los resultados del presente estudio son congruentes con dicha filogenia.

En el segundo parte se desarrollan y comparan modelos morfométricos del tipo mencionado anteriormente para explorar la variación del plan corporal del sapo verde *Bufo viridis* en algunas poblaciones de su área de distribución en Italia. Las conclusiones a las que se arribó acerca de la manera en que se relacionan las poblaciones de esa especie en función de su estructura morfológica difieren de las obtenidas por otros autores quienes estudiaron la variabilidad de la forma de esa especie desde la perspectiva tradicional basada en el análisis del comportamiento estadístico de múltiples variables de la morfología externa. Ellos tratan de demostrar que parte de la variabilidad en la morfología externa observada en las poblaciones del sapo verde puede describirse como una función de múltiples variables, entre las cuales se encuentran algunas climáticas.

En el tercer capítulo se caracterizó el espacio fenotípico de la lagartija *Uta stansburiana* encontrando que solo presenta límite inferior en tanto que el límite superior no está definido desde el punto de vista estructural, estos resultados concuerdan con la biología de *Uta stansburiana*. Al parecer, la estructura y los límites del espacio fenotípico de un taxón son propiedades emergentes resultantes de la interacción entre los elementos de su plan corporal.

Capítulo I: Desarrollo de una metodología para la formulación de modelos morfométricos basada en el enfoque de sistemas y su aplicación al análisis comparativo del plan corporal de tres taxa filogenéticamente relacionados.

Introducción

La existencia de una gran cantidad de formas en los seres vivos es uno de los temas más fascinantes de la biología de todos los tiempos, su estudio ha sido de importancia desde la antigüedad como lo muestran algunos trabajos de Aristóteles (Russell, 1982). Este autor y otros filósofos griegos establecieron las bases para el estudio formal de la estructura morfológica de los seres vivos las cuales permanecieron prácticamente sin cambios hasta la Edad Media cuando resurge el interés por ese tema. A partir de entonces se tiene un avance continuo que llega a uno de sus mejores momentos durante la primera mitad del siglo XIX en la cual se llevan a cabo importantes avances en el estudio de la anatomía y morfología comparadas, aparece también en esta época la corriente de los morfólogos racionalistas cuya propuesta más importante es la existencia de un “arquetipo” o forma básica para un grupo determinado de animales o plantas de tal manera que la diversidad se explica en términos de variaciones del arquetipo. La visión Platónica de la existencia de estructuras ideales cuyas sombras son las formas biológicas existentes se hace presente en el pensamiento de los morfólogos racionalistas quienes consideraron que las leyes matemáticas definen esas formas y estructuras platónicas ideales (Aranda, 1977).

La aplicación de las matemáticas al estudio de la forma aparece a finales del siglo XIX con las investigaciones que darían origen al concepto de alometría, una de las piedras angulares del presente trabajo (Von Bertalanffy, 2001). Desde principios del siglo XX y hasta la fecha el enfoque matemático al estudio de la forma y su relación con la función ha evolucionado

notablemente catalizado por la aparición de teorías de amplio alcance como lo es la Teoría General de Sistemas y la Geometría de los Fractales (Kaandorp, 1994), pasando por conceptos tales como el de Thompson (1979), según el cual la forma es un evento en el espacio-tiempo y no meramente una configuración en el espacio. Especial mención merece el desarrollo del Principio de la Alometría el cual nace como el análisis de la velocidad relativa de desarrollo entre dos órganos de un mismo individuo (Huxley, 1932), sin embargo este planteamiento difiere del de autores como Sarrus y Rameaux, (citados por Von Bertalanffy, 2001), quienes aplican el concepto de alometría al estudio de las relaciones entre la morfometría y el metabolismo, esta visión del objeto de estudio de la alometría perdura hasta nuestros días con las aportaciones de autores como Von Bertalanffy (2001, capítulo 7) y Reiss (1989). El trabajo que a continuación se desarrolla parte del concepto original de la alometría para establecer relaciones entre órganos o partes de un organismo a las cuales hemos llamado relaciones morfo-morfo para diferenciarlas de las relaciones morfo-fisiológicas de los últimos autores mencionados.

Antecedentes

Aristóteles ha sido reconocido como el primer morfólogo, su influencia en el estudio de la forma biológica se mantuvo durante casi 2,000 años. Según Russell (1982) entre las cosas que la morfología debe a Aristóteles se encuentra el intento por establecer ciertos ejemplos de correlación de las partes de un organismo, por lo tanto este es el antecedente más antiguo del Principio de Alometría y, en línea directa, del trabajo que aquí se desarrolla al cual también sirve de antecedente el principio aristotélico de Holismo. En el siglo XVIII Buffon discute ampliamente el concepto de Unidad de Plan concluyendo que éste se

explica por un “origen común”, de esta manera 200 especies de cuadrúpedos pueden haberse derivado de unas cuantas familias.

El trabajo de Cuvier marca un hito en la historia del estudio de la forma biológica y representa importantes antecedentes del presente trabajo, al igual que sus predecesores estudió la forma y la función dando prioridad a ésta. Estableció que existe una jerarquía en las funciones y de ello dedujo que existe una jerarquía entre las partes u órganos de las estructuras morfológicas (Russell, 1982). Con esta base propuso un sistema de inferencia morfológica meramente cualitativo el cual requiere de buenos conocimientos de fisiología, dicho sistema es un precedente del intento de predecir la forma a partir de cierta información. Cuvier establece tres Principios relacionados con el fundamento teórico del presente estudio: el Principio de Armonía según el cual en un organismo existe armonía entre sus funciones y esto genera una armonía entre las partes; el Principio de Condiciones de Existencia, el cual se deriva del anterior y establece que la interrelación armónica entre los órganos se da de tal manera que garantice la supervivencia del organismo como un todo (holismo) no solamente para asegurar al órgano mismo; finalmente el Principio de Correlación el cual constituyó la piedra angular de su trabajo e indica que con un buen conocimiento de la estructura del animal, a partir de una parte del mismo es posible reconstruir la estructura completa. De manera semejante, el objetivo del presente trabajo es desarrollar una herramienta que permita inferir la mayor cantidad posible de información acerca de una estructura morfológica partiendo de cierta información morfométrica.

Cito ahora el trabajo de dos investigadores: Goethe quien formalizó a finales del siglo XVIII el Principio de la Unidad de Plan, planteado por Aristóteles, estableciendo las bases del concepto de arquetipo, el cual sería posteriormente desarrollado y Geoffroy St Hilarie quien además propuso el Principio de Conexiones que establece que la ubicación de una

parte del organismo es determinada por la posición relativa de las otras, además de este principio este autor desarrolló los principios de la Morfología Evolutiva, ambos conceptos dominaron hasta mediados del siglo XIX (Nyhart, 1995).

Al inicio del siglo XX se establece la controversia entre Thompson y Russell acerca del problema de la relación entre forma y función, la controversia subyacente era el mecanicismo matemático de Thompson vs el método histórico lamarckiano de Russell. El trabajo del primero eclipsó en su tiempo al de éste último. Sin embargo, Russell predicó un holismo que coincide plenamente con la visión de Cuvier acerca del análisis del diseño de la forma biológica el cual busca descubrir las leyes que gobiernan la estructura del organismo como un todo.

Dada su importancia para el presente estudio, cito ahora las investigaciones de Huxley (1932) quien dio el enfoque matemático a las investigaciones que iniciaron Sarrus y Rameux a mediados del siglo XIX (Von Bertalanffy, 2001), de este trabajo de Huxley surge el modelo alométrico el cual inicialmente fue aplicado para describir las velocidades relativas de crecimiento entre dos órganos de un mismo individuo. Sin embargo, los trabajos de Sarrus y Rameux y los de otros como Darveau (2002), están orientados al estudio de las relaciones entre morfología y metabolismo, este paradigma ha señalado la dirección de los trabajos en alometría hasta la fecha, de tal manera que se puede encontrar una cantidad importante de investigaciones de este tipo en el libro de Reiss (1989). Ludwig Von Bertalanffy en su célebre libro (2001), comenta que el enfoque alométrico es solo una expresión de una teoría más general a la cual él denominó Teoría General de Sistemas, ésta contiene muchos de los conceptos que se han venido manejando en morfología desde los tiempos de Aristóteles, es el caso del concepto holístico u organísmico de los seres vivos en contraposición al reduccionismo del mecanicismo. Al

formalizar el concepto organísmico como básico para la biología moderna, ya que estudia los procesos y estructuras en interacción y no aisladas, este autor coincide con el punto de vista de Cuvier acerca de sus Principios de “Armonía” y de “Condiciones de Existencia” y por lo tanto coloca su principio como antecedente del presente trabajo.

Von Bertalanffy (2001, Cap. 3) planteó que las características de algunos sistemas son de tipo constitutivo, esto significa que para entenderlas necesitamos conocer, además de las partes que constituyen al sistema, las relaciones que se establecen entre dichas partes. Por lo tanto, el enfoque de sistemas puede ser aplicado a la formulación de modelos morfométricos que describan una estructura morfológica si se consideran tanto los elementos que la integran como las relaciones existentes entre ellos.

Con base en lo antes expuesto, se puede proponer la siguiente línea de autores que establecieron ideas antecedentes del problema que se desea abordar en este estudio:

Aristóteles (Holismo) → Cuvier (Principio de Correlación) → Huxley (Modelo Alométrico) → Von Bertalanffy (Teoría de Sistemas).

Las tendencias actuales en morfometría están influenciadas por el uso de las nuevas metodologías para representar y analizar la forma biológica tales como la geometría fractal (Kaandorp, 1994) y de conceptos como la teoría de catástrofes. Una buena revisión de estas tendencias modernas se encuentra en el libro de Aranda (1977, Cap.VI).

Algunos de los métodos multivariados que se usan convencionalmente para el análisis de la forma biológica son: Canonical Correlation Analysis (Taylor, 1980), Complex Allometry (Jolicoeur, 1989), Euclidean Distance Matrix Analysis (Lele, 1991), Principal Components Analysis (Keita , 2004) y Geometric Morphometrics. Ésta última es una técnica que permite cuantificar la forma biológica, Larson (2002) la utilizó para analizar cuantitativamente los cambios en la forma relacionados con el tamaño en larvas de *Rana*

sylvatica. Steyn (2004) aplicó morfometría geométrica en estudios de dimorfismo sexual en esqueletos sudafricanos y Zúñiga *et al* (2007) utilizaron esta metodología para analizar la variación de la forma entre poblaciones de peces de la especie *Poeciliopsis turrubarensis*. Reyment (1997) menciona que el desarrollo de las técnicas de morfometría geométrica se deben principalmente a Bookstein quien desarrolló, entre otras, la técnica de thin-plate spline (Bookstein, 1989). Zeldicht *et al.* (2004) comentan que la morfometría geométrica permite visualizar diferencias entre formas complejas con gran facilidad, realizaron una importante revisión de los métodos de superimposición para el análisis de la forma biológica mostrando sus ventajas y limitantes

La importancia del estudio de la forma biológica queda claramente expresada por Waddington (1976) quien propone que todos los sistemas que se consideran como vivos presentan tanto genotipo como fenotipo considerando a éste como una expresión del primero que interactúa directamente con el ambiente.

Planteamiento del problema

El presente trabajo pretende agregar a la metodología inferencial de Cuvier, (ver Russell, 1982), el enfoque de sistemas de Von Bertalanffy (2001) como base para el análisis cuantitativo holístico u organismico de las relaciones que se establecen entre las partes de una estructura morfológica obteniendo una Metodología que permita construir modelos morfométricos, constituidos por un sistema de ecuaciones simultáneas con gran capacidad descriptiva e inferencial. Dichos modelos deben permitir determinar las dimensiones de un órgano en particular o las dimensiones del conjunto de órganos que constituyen una estructura morfológica a partir de cierta información morfométrica disponible. Partiendo de

la información obtenida acerca de las relaciones entre las partes de una estructura morfológica es posible obtener imágenes o modelos en 3ª dimensión con la mayor concordancia posible con el modelo biológico real.

Para lograr lo anterior se utilizará el enfoque alométrico de Huxley (1932) para analizar las relaciones entre partes de una estructura morfológica complementado con el enfoque de sistemas de Von Bertalanffy (2001), según el cual las relaciones antes mencionadas son sencillamente relaciones entre las partes (órganos) de un sistema (organismo) y por lo tanto pueden ser descritas como un sistema de ecuaciones simultáneas. Se tomará esta propuesta para el analizar las relaciones entre las partes de un organismo porque está en total concordancia con principios desarrollados por Aristóteles y Cuvier como el enfoque holístico u organísmico para el análisis morfológico. Los modelos que se desarrollarán para describir cuantitativamente las relaciones simultáneas que se establecen entre múltiples partes de una estructura morfológica estarán constituidos por un sistema de ecuaciones lineales ya que partimos de la consideración de que el tipo de crecimiento de los organismos pertenecientes a los géneros *Callisaurus*, *Phrynosoma* y *Uta* es un caso particular del crecimiento alométrico, el crecimiento isométrico. Esta consideración ha sido propuesta para algunos anfibios y reptiles (Birch, 1999, Hollander, 2006). Con base en lo anterior, esta investigación trata de identificar las relaciones entre un conjunto de variables morfométricas que describen la morfología externa de las especies en estudio y expresar formalmente esas relaciones mediante un sistema de ecuaciones lineales simultáneas. Reiss (1989), comenta en la introducción de su libro que algunos autores, (Thompson, 1942 y Smith, 1980), han criticado el uso de la de la ecuación alométrica: $Y = bX^\alpha$, en donde X y Y son variables morfométricas y b y α son constantes, y se ha propuesto que en

determinadas circunstancias, por ejemplo cuando el crecimiento de los organismos es isométrico, puede ser más apropiado el uso de la ecuación lineal: $Y = mX + b$, en la cual Y y X tienen el mismo significado que en la ecuación anterior y m y b son constantes. En el caso de organismos con crecimiento alométrico se puede aplicar la misma metodología que se presenta en este trabajo para la formulación de modelos morfométricos basados en sistemas de ecuaciones simultáneas después de calcular los logaritmos de los valores del conjunto de variables. Independientemente del tipo de ecuaciones que se utilicen el objetivo es obtener un sistema de ecuaciones simultáneas, ya sean alométricas o lineales, el cual constituya el modelo morfométrico que, en principio, se piensa que sólo será aplicable a organismos de la misma especie o en el mejor de los casos para especies del mismo género, todo dependerá del grado de diferenciación morfológica entre esas taxa. Este planteamiento evoca el concepto de arquetipo de los morfólogos racionalistas ya que la solución matemática general del modelo morfométrico permitirá obtener la imagen o el modelo tridimensional de la estructura morfológica básica (“arquetipo”) de un conjunto de organismos morfológicamente relacionados, por ejemplo una especie, en tanto que las soluciones particulares de dicho modelo generarán variaciones del modelo básico o “arquetipo” tales como las razas o los ecotipos.

Objetivos

General:

- Desarrollar una Metodología para la formulación de Modelos Morfométricos constituidos por un Sistema de Ecuaciones Simultáneas con gran capacidad para describir eficientemente a sus respectivos modelos biológicos reales, con buen

desempeño para realizar inferencias cuantitativas acerca de los cambios en la estructura general cuando cambia una parte de la misma o viceversa y con la habilidad para modificarse cuando la estructura que describe lo haga previamente.

Particulares:

- Elaborar los Modelos Morfométricos para las especies de lagartijas: *Callisaurus draconoides*, *Phrynosoma orbiculare* y *Uta stansburiana* con base en la Metodología General desarrollada en el presente trabajo.
- Llevar a cabo un análisis comparativo de la estructura morfológica de las tres especies de lagartijas antes mencionadas para probar las relaciones filogenéticas que se han propuesto para esas taxa en trabajos anteriores.

Hipótesis

Considerando que los seres vivos son sistemas, se propone que las relaciones cuantitativas entre las partes de una estructura morfológica o plan corporal pueden ser descritas mediante un Modelo Morfométrico constituido por un Sistema de Ecuaciones Simultáneas cuyas propiedades principales serán: a) habilidad para describir a la estructura morfológica a partir de la cual fue derivado, b) capacidad para predecir variantes morfológicas de la estructura morfológica de la cual se derivó el modelo c) capacidad de modificarse ante los cambios en la morfología del taxón que representa.

Dado que existen relaciones entre las partes de un plan corporal que le son características, si un modelo morfométrico constituido por un sistema de ecuaciones simultáneas incluye esas relaciones entonces será capaz de discriminar entre la estructura morfológica que

representa y otras que difieran de ella en el tipo de relaciones que se establecen entre sus elementos.

Es posible que existan relaciones entre dos o más partes de una estructura morfológica tales que, a pesar de que las relaciones entre otros elementos cambien en el espacio y / o en el tiempo, se mantengan constantes, el análisis matemático de las relaciones totales que se dan entre las partes de una estructura morfológica deberá ser capaz de detectar y caracterizar esas relaciones morfométricas constantes.

Material y Métodos:

Justificación del material biológico utilizado

Las razones por las cuales se decidió trabajar con especies de lagartijas están íntimamente relacionadas con la necesidad de obtener medidas confiables de los elementos de la estructura morfológica del taxón para el cual se va a desarrollar un modelo morfométrico constituido por un sistema de ecuaciones simultáneas. En el caso de organismos como mamíferos o aves, la presencia de pelo, plumas o grasa subcutánea interfieren en la medición precisa de los órganos o las partes del cuerpo de interés. Dada la ausencia de pelo o plumas en las lagartijas, estos organismos fueron considerados como los idóneos para obtener los datos básicos para probar las hipótesis planteadas en el presente trabajo.

Otra razón igualmente importante es que las lagartijas presentan un crecimiento casi isométrico, lo cual tiene una repercusión directa en la estructura matemática del modelo. De acuerdo con la Teoría de Sistemas, las relaciones entre los elementos de un sistema puede ser descrito mediante un sistema de ecuaciones simultáneas. En este trabajo se supuso que dado que el crecimiento es isométrico, las relaciones entre las partes serán lineales y por lo

tanto el sistema que constituye el modelo estará integrado por ecuaciones lineales simultáneas, es decir, un conjunto de ecuaciones que son satisfechas simultáneamente por una o más soluciones.

Por otra parte, se sabe que las lagartijas presentan una gran variabilidad morfológica y esto las convierte en modelos adecuados para probar la hipótesis de que los cambios en la estructura de los organismos se reflejan en la estructura del modelo morfométrico que los representa. La idea básica subyacente a todo esto, es que un taxón suficientemente disperso en un mosaico edáfico – climático o bien dos ó mas taxa distanciados filogenéticamente, puede diferenciarse morfológicamente y la variación de la estructura morfológica puede reflejarse en las relaciones que se establecen entre las partes de esos organismos, de tal manera que el modelo morfométrico, para una población particular puede diferir del de otras pertenecientes al mismo taxón pero distantes geográficamente. De la misma manera, los modelos morfométricos para dos ó más taxa serán diferentes debido a las diferencias entre las respectivas estructuras morfológicas. Se espera que dichos modelos presenten más diferencias en la medida que los taxa comparados sean filogenéticamente más distantes.

Es importante aclarar que la diferenciación entre los modelos morfométricos debido a las diferencias estructurales entre los taxa se debe a las diferencias en las relaciones que se establecen entre los elementos morfológicos de cada taxón y no necesariamente está relacionada con diferencias en la morfología externa. Esto significa que dos taxa, por ejemplo dos especies, con pocas diferencias morfológicas podrían poseer modelos morfométricos con diferencias marcadas. También podría presentarse el caso contrario, dos especies aparentemente muy diferentes en su morfología externa podrían tener modelos morfométricos similares.

Selección de especies

De acuerdo con lo mencionado se tienen dos enfoques para el desarrollo y aplicación de los modelos morfométricos:

- Enfoque Ecológico: el cual básicamente pretende analizar la variación en estructura morfológica dentro del área de distribución de un taxón dado, v. gr. una especie de sapos.
- Filogenético: en este caso se trata de analizar las diferencias en las estructuras morfológicas de dos ó mas taxa ubicados entre sí a diferentes distancias filogenéticas, v. gr. tres especies de lagartijas, dos de ellas pertenecientes al mismo clado y la tercera ubicada a mayor distancia en un árbol filogenético.

Después de revisar minuciosamente estas dos opciones se decidió plantear una pregunta bajo el segundo enfoque basándose en el artículo: “Phylogenetic relationships of *Phrynosomatid* Lizards and Monophyly of *Sceloporus* Group” (Weins, 1993), trabajo en el cual se evalúa la propuesta de monofilia para el grupo *Sceloporus* mediante un análisis filogenético basado en el análisis de 45 caracteres que van desde rasgos óseos hasta el cariotipo.

Lo relevante del artículo de Weins, para la presente investigación, es que este autor presenta un árbol filogenético para la Familia Phrynosomatidae (véase la Fig. 8a), en el cual se plantea que las lagartijas de arena (*Callisaurus*, *Cophosaurus*, *Holbrookia* y *Uma*) constituyen un taxón hermano del género *Phrynosoma*. Es posible probar tal afirmación mediante la comparación de las estructuras morfológicas de dos especies, una que provenga del grupo de las lagartijas de arena y la otra del género *Phrynosoma*. Para tal efecto se puede utilizar el enfoque de modelos morfométricos constituidos por un sistema de

ecuaciones simultáneas. Weins también plantea que el clado formado por los dos taxa mencionados anteriormente es hermano del clado constituido por *Petrosaurus* y su taxón hermano, el grupo *Sceloporus* (*Sator*, *Sceloporus*, *Urosaurus* y *Uta*). Resulta interesante aplicar el tipo de modelos que se proponen en este trabajo para comparar la estructura morfológica de una especie de alguno de los géneros de éste grupo con la estructura de las especies comparadas previamente con la finalidad de analizar los cambios en la estructura morfológica a medida que la distancia filogenética es mayor.

De acuerdo con lo anterior se seleccionaron las siguientes especies para el desarrollo de los modelos morfométricos constituidos por un sistema de ecuaciones simultáneas: *Callisaurus draconoides*, *Phrynosoma orbiculare* y *Uta stansburiana*.

La variación morfológica externa entre las especies seleccionadas es notable, sin embargo la variabilidad intraespecífica no es tan evidente y al parecer se debe principalmente a la variación en tamaño. Las figuras 1, 2 y 3 muestran el aspecto de las tres especies en estudio.

Distribución Geográfica y Sitios de muestreo

En la Fig. 4 se muestran las distribuciones en México de las tres especies bajo estudio y la ubicación de sus respectivos sitios de muestreo.

Los lugares de procedencia de las muestras de lagartijas son:

Callisaurus draconoides:

- Baja California Sur: Isla San José, Isla del Carmen, Isla San Marcos, Cabo San Lucas, Sierra de la Giganta, San Ignacio, Mulegé y Santa Rosalía.
- Baja California Norte: Isla San Ángel.
- Sonora: El Pinacate.

Fig.1: *Callisaurus draconoides*

Hembra adulta



Fuente: <http://www.californiaherps.com/lizards/images/cdraconoidesdtpkc.jpg>

Macho adulto



Fig. 2: *Phrynosoma orbiculare*



Fuente: <http://atlas.drpez.org/albuy48/aad>



Fig. 3: *Uta stansburiana*

Hembra adulta

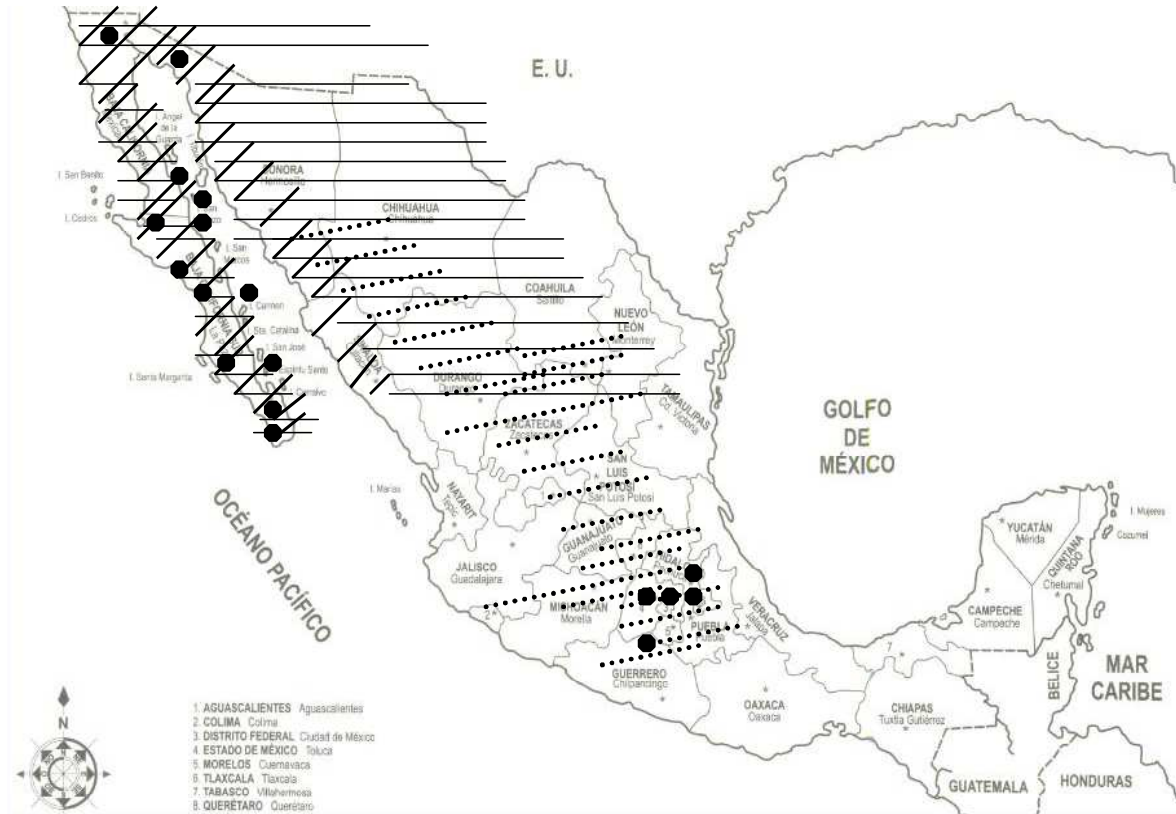


Fuente: <http://www.californiaherps.com/lizards/images/ustansburianarv05.jpg>

Macho adulto



Fig.4: Distribución en México de las tres especies estudiadas y ubicación de los sitios de muestreo (●)



<i>Callisaurus draconoides</i>	/
<i>Phrynosoma orbiculare</i>
<i>Uta stansburiana</i>	—

Uta stansburiana:

- Baja California Sur: Isla Espíritu Santo, Isla Monserrat, Isla San José, Isla San Ildefonso, Cabo San Lucas, Cd. Constitución, San Ignacio y La Paz.
- Baja California Norte: Isla Rasa, Isla San Esteban, Isla Partida Norte, Isla Ángel de la Guarda y la Rumorosa.
- Sonora: El Pinacate.

Phrynosoma orbiculare:

- Distrito Federal: Los Remedios y Pedregal.
- Estado de México: Atizapan, El Capulín, Cahuacán, Teotihuacan y Aragón.
- Tlaxcala: Tlaxcala, Michilia y Laguna del Carmen.
- Hidalgo: Pachuca, El Chico, Valle del Mezquital y Atócpán.
- Guerrero: Ahuacuotzingo.

Procedencia del Material Biológico

Las muestras de organismos de las diferentes especies fueron obtenidas de la Colección de Anfibios y Reptiles, (CNAR), de la UNAM. Con excepción de algunos individuos de *Phrynosoma orbiculare* los cuales fueron medidos en el laboratorio del Dr. Fausto Méndez en el Instituto de Biología de la UNAM.

Muestreo

Los individuos fueron seleccionados de la totalidad de los existentes en la CNAR mediante el uso de números aleatorios.

Callisaurus draconoides:

Baja California Sur. 20 individuos. Números de catálogo: IBH8196; IBH3384(♂); IBH3385(♂); IBH3386-4(♂); IBH3386-6(♀); IBH2594(♂); IBH2595; IBH2596(♂); IBH2597(♂); IBH2598(♂); IBH2599(♂); IBH3420-3(♀); IBH3421; IBH8197; IBH1035-3(♂); IBH4957; IBH4958; IBH7014; IBH7031; un organismo sin número.
Sonora: 10 individuos. Número de catálogo: IBH1506; IBH15807; IBH15808; IBH15809; IBH5732; IBH5743; IBH2738; IBH2738-2; IBH2738-3; IBH3515(♂); IBH3983; IBH4198.

Uta stansburiana:

Baja California Sur. 12 individuos. Números de catálogo: IBH1058; IBH1059; IBH3380-6(♀); IBH3428(♂); IBH3429(♂); IBH3439(♂); IBH2590(♂); IBH2591(♂); IBH4290; IBH4889; IBH4890; IBH8190. Baja California Norte. 12 individuos. Números de catálogo: IBH1714; IBH1715; IBH1716; IBH1717; IBH3678; IBH5713; IBH5702(♂); IBH5707(♀); IBH5716; IBH5717; IBH6147; IBH6151. Sonora. 6 individuos. Números de catálogo: IBH2164; IBH2737(♂); IBH3943; IBH3945(♀); IBH4201; IBH4202.

Phrynosoma orbiculare:

Distrito Federal. 6 individuos. Números de catálogo: IBH683; IBH781(♀); IBH782(♀); 3 organismos sin número. Estado de México: IBH777(♂); IBH3169(♀); IBH3322(♂); IBH3625; IBH3642(♀); IBH5610(♀). Tlaxcala. 6 individuos. Números de catálogo: IBH2924; IBH2925(♀); IBH9433; tres organismos sin número. Hidalgo. 6 individuos. Números de catálogo: IBH313; IBH1022(♀); IBH3309; organismo sin número (♀); 2 organismos sin número. Guerrero. 6 individuos. Números de catálogo: IBH8121; IBH12451(♂); IBH12452(♀); 3 organismos sin número.

Selección del conjunto de variables morfométricas

Considerando las características de la morfología externa de las especies en estudio se elaboró una lista de variables morfométricas que permitieran describir su estructura morfológica. Se seleccionaron 20 variables tomando en cuenta su contribución a dicha descripción. La mayor parte de estas variables son de uso común en trabajos relacionados con descripciones morfométricas. En el apéndice 1 se muestra el conjunto variables seleccionadas sobre un esquema general válido para las tres especies de lagartijas.

Obtención de datos

Las mediciones de las 20 variables morfométricas para cada uno de los individuos de las tres especies fueron realizadas por la misma persona con la finalidad de minimizar el error inherente a la percepción que puedan tener dos o más personas de la misma medida. Se utilizó un vernier con precisión de 0.01 mm. Los datos para cada especie fueron ordenados en grupos de 5 a 6 valores por sitio de muestreo, las medias y desviaciones estándar de cada variable para cada especie y sitio de muestreo se presentan en el apéndice 2.

Es importante aclarar en este punto por qué se tomaron, para cada una de las especies, muestras pequeñas (de 5 a 6 valores) en cada uno de los sitios de muestreo. La razón principal es que para dar validez a la inferencia estadística y para calcular un modelo de

regresión o correlación es requisito indispensable que los datos que se estén utilizando tengan una distribución normal, lo cual en algunos casos no se logra cuando se utilizan los datos básicos. Se busca la normalidad de las variables porque se aplicará el modelo de correlación en el cual cualquiera de un par de variables puede ser regresada sobre la otra, no existe distinción alguna entre ellas y por lo tanto, una vez obtenida la ecuación de regresión que relaciona ambas variables, se puede inferir el valor de una partiendo de un valor seleccionado para la otra. Para que esto tenga validez, es necesario que los valores de la variable inferida estén normalmente distribuidos para cada valor de la otra variable. Dado que es indistinto cuál de las variables será regresada sobre la otra, es necesario que ambas se distribuyan normalmente. (Daniel, 1974. Cap. 8).

Por esta razón se decidió aplicar el teorema del límite central obteniendo muestras pequeñas de cada una de las variable utilizadas en los modelos. De acuerdo con ese teorema las medias muestrales se distribuyen normalmente (Daniel, 1974. Caps. 4 y 5), lo cual puede comprobarse fácilmente observando el apéndice 3 en donde se presentan los resultados de la estadística básica para las muestras de medias de cada una de las variables morfométricas consideradas para cada especie, con media igual a la media de la población (μ) y desviación estándar igual al error estándar (EE) de la población de medias. Al hacer las muestras pequeñas lo que se pretende es que las inferencias que se realicen con el modelo morfométrico se aproximen, lo más posible, a los valores de las variables morfométricas a nivel de individuo.

Obtención de los Modelos Morfométricos basados en Sistemas de Ecuaciones Lineales Simultáneas

Partiendo de las medias aritméticas se calculó el modelo de correlación para todas las combinaciones posibles de las variables morfométricas tomadas de 2 en 2. La idea subyacente a esto es que se busca la totalidad de las relaciones que establece una variable determinada con el resto de las variables del sistema (estructura morfológica). Una muestra de los resultados se pueden observar en el apéndice 4 en donde se presentan algunos coeficientes de correlación entre las 20 variables morfométricas tomadas de 2 en 2 para cada especie. Al final de las tablas de coeficientes de correlación, para cada especie, se presenta una lista de las parejas de variables cuya correlación es estadísticamente significativa al 95% ($p < 0.05$).

En la construcción de los sistemas de ecuaciones únicamente se incluyeron las combinaciones de variables que presentaron un coeficiente de correlación estadísticamente significativo ($p < 0.05$) de acuerdo con el método de la mínima diferencia significativa (LSD por sus siglas en inglés) descrito por Rosner (2000, Cap. 12). Tomando en cuenta que la determinación de la significancia de los coeficientes de correlación para todas las combinaciones de 20 variables tomadas de 2 en 2, en cada especie, implica una gran cantidad de pruebas de hipótesis sobre un mismo conjunto de datos, se aplicó el procedimiento de comparaciones múltiples de Bonferroni (the Bonferroni multiple-comparisons procedure) para ajustar el nivel de significancia alfa de acuerdo con Rosner (2000), posteriormente se utilizó una estadística de prueba para evaluar la significancia del coeficiente de correlación (Daniel, 1974; Zar, 1999). Se encontró que las correlaciones estadísticamente significativas identificadas por el método LSD fueron las mismas que las determinadas después de aplicar la corrección de Bonferroni.

A partir de la lista de combinaciones de variables con $p < 0.05$ para cada especie, se construyó una matriz, (Apéndice 5), en la que se pueden identificar todas las parejas de variables morfométricas que poseen coeficientes de correlación $r \geq 0.95$. La razón para incluir únicamente pares de variables con correlación estadísticamente significativa es obvia, dado que se va a utilizar el modelo de correlación para construir el sistema de ecuaciones lineales, un requisito indispensable es que todas las correlaciones tengan significancia estadística. La intención de seleccionar las parejas de variables morfométricas con $r \geq 0.95$, es buscar el mejor desempeño de cada una de las ecuaciones de correlación ya que un $r = 0.95$ implica un coeficiente de determinación $r^2 = 0.90$. Una característica deseable de los modelos morfométricos basados en sistema de ecuaciones lineales simultáneas es su habilidad para inferir valores para las variables del sistema partiendo del valor de una, por lo tanto un $r^2 = 0.90$ representa el desempeño mínimo necesario de una ecuación para poder realizar predicciones útiles. A partir de esta etapa del desarrollo de los modelos morfométricos, las ecuaciones de correlación se interpretan también como modelos de regresión dado que los cálculos para ambos modelos son idénticos y lo único que los diferencia es la existencia de una variable independiente y otro dependiente en el último. Obviamente, en el caso del desarrollo del modelo morfométrico no tenemos estas condiciones para las variables sin embargo es válido interpretar el modelo de correlación como uno de regresión (Daniel, 1974).

En la el Cuadro 1 se presenta una matriz en la cual se pueden apreciar de manera simultánea el número de correlaciones con $r \geq 0.95$ y $p < 0.05$ que cada variable morfométrica establece con otras del conjunto utilizado para describir la morfología externa

Cuadro 1: Matriz del número de correlaciones estadísticamente significativas, ($r \geq 0.95$ y $p < 0.05$), que cada variable establece con el resto del conjunto que describe la morfología externa de las tres especies de lagartijas estudiadas.

Variable			<i>Callisaurus draconoides</i>	<i>Phrynosoma orbiculare</i>	<i>Uta stansburiana</i>
			No. Correlaciones	No. Correlaciones	No. Correlaciones
Cabeza	X_1	Ancho	4	2	4
	X_2	Longitud	0	4	5
	X_3	Altura	1	1	0
	X_4	Ancho del cuello	0	1	5
	X_5	Dist entre fosas nasales	4	0	3
	X_6	Diám mayor del ojo	1	0	0
Torax	X_7	Acho	2	3	0
	X_8	Altura	0	3	3
Miembros	X_9	Longitud del húmero	5	0	0
Anteriores	X_{10}	Longitud del radio	2	5	1
	X_{11}	Long del metacarpo	4	2	0
	X_{12}	Ancho de la base	0	1	1
Miembros	X_{13}	Longitud del fémur	2	0	3
Posteriores	X_{14}	Longitud de la tibia	3	4	5
	X_{15}	Long del metatarso	5	4	2
	X_{16}	Acho de la base	2	2	2
	Cuerpo	X_{17}	Long hocico-cloaca	3	5
X_{18}		Longitud	3	3	7
Cola	X_{19}	Ancho de la base	3	3	1
	X_{20}	Longitud	2	1	0

Número Total de Correlaciones

46

44

50

Número de ecuaciones en el Modelo

23

22

25

Número de variables en los modelos

16

16

14

* Las variables sombreadas con número de correlaciones igual a cero no se incluyeron en el modelo.

** Las variables sombreadas con número de correlaciones igual a uno pueden haber sido incluídas en el modelo si la variable con la que se relacionan se relaciona con otras.

de cada una de las tres especies en estudio. Esta matriz permite realizar un análisis, en primera aproximación, de las diferencias en la estructura morfológica entre las especies consideradas.

A continuación se calcularon los modelos de regresión para cada una de los pares de variables de la matriz de correlaciones del apéndice 5 para cada especie. Con las ecuaciones obtenidas se construyeron los sistemas de ecuaciones lineales que corresponden a los modelos morfométricos para cada especie.

Es importante validar la propuesta de que el conjunto de ecuaciones lineales que se determinó para cada especie realmente constituyen un sistema de ecuaciones simultáneas. Para ello simplemente nos acogemos a la definición de sistema de ecuaciones lineales simultáneas, según el cual, un conjunto de ecuaciones podrá considerarse un sistema de ecuaciones si posee una o más soluciones que satisfagan, simultáneamente, a todo el conjunto (Anton, 1976). Los sistemas de ecuaciones para cada una de las especies cumplen cabalmente con la definición anterior ya que existe un grupo de valores de las variables morfométricas, (conjunto solución), que los satisfacen completamente. Existen varios métodos convencionales para encontrar la solución ó el conjunto solución para un sistema de ecuaciones, por ejemplo el método de eliminación de Gauss-Jordan (Anton, 1976). Un método empírico alternativo para encontrar el conjunto solución consiste en construir, a partir de los datos obtenidos del muestreo (apéndice 2), el intervalo de valores $\mu \pm 3\sigma$ para cualquier variable del sistema y probar si los valores de este intervalos son solución del sistema de ecuaciones. Esto se hace sustituyendo cada uno de estos valores en las ecuaciones del sistema que contengan la variable cuyo intervalo se está probando y resolviéndolas. El resto del sistema se resuelve encontrado los valores desconocidos a partir

de las ecuaciones ya resultas asegurándose que todas las ecuaciones del sistema han sido satisfechas.

Obtención de los mapas o redes de los modelos morfométricos

Las variables contenidas en los modelos morfométricos constituidos por un sistema de ecuaciones lineales simultáneas (a los cuales se hará referencia en lo sucesivo como MMSELS), se acomodaron formando una circunferencia uniendo con líneas rectas los pares de variables morfométricas con $r \geq 0.95$ y $p < 0.05$, el objetivo fue construir una red que permita visualizar simultáneamente las correlaciones que se establecen entre las variables morfométricas de cada modelo morfométrico. El ordenamiento de las variables y la forma de las redes es constante para todos los MMSELS lo cual permite su comparación. En la sección de Resultados se presentan estas gráficas bajo el nombre de Mapas de los Modelos Morfométricos. La configuración de estos mapas o redes de relaciones entre las variables de los modelos morfométricos permite, en una primera aproximación, evaluar el grado de semejanza o diferencia que presentan los modelos de cada una de las especies.

Resultados

Se presenta la metodología para la formulación de modelos morfométricos basados en sistemas de ecuaciones simultáneas.

A continuación se presentan los modelos morfométricos obtenidos, mediante la metodología antes expuesta, para las especies: *Callisaurus draconoides*, *Phrynosoma orbiculare* y *Uta stansburiana*, Cuadros 2, 3 y 4. Se presentan también los Mapas o redes para cada Modelo Morfométrico, Figuras. 5, 6 y 7.

En congruencia con el enfoque definido en el presente trabajo para la aplicación de los modelos morfométricos constituidos por un sistema de ecuaciones lineales simultáneas, (véase la página 24), se presenta el árbol de la filogenia hipotética para la familia Phrynosomatidae propuesta por Weins (1993) y, adicionalmente, se presenta un esquema que representa la sección de esta filogenia en donde se ubican las especies *Callisaurus draconoides*, *Phrynosoma orbiculare* y *Uta stansburiana* sobre la cual se colocaron los mapas de los modelos morfométricos correspondiente a cada una de estas especies con la finalidad de hacer una comparación visual del grado de semejanza o diferencia entre dichos modelos tomando en cuenta la distancia filogenética, Fig. 8.

En la parte final de esta sección se presentan los espacios fenotípicos de las tres especies estudiadas los cuales fueron construidos a partir de datos obtenidos al simular la variación morfológica teórica para *Callisaurus draconoides*, *Phrynosoma orbiculare* y *Uta stansburiana* utilizando sus respectivos modelos morfométricos.

Metodología para la formulación de Modelos Morfométricos constituidos por Sistemas de Ecuaciones Lineales Simultáneas (MMSELS).

1) Planteamiento del problema:

- a) Definir el taxón o los taxa para los cuales se formulará el modelo morfométrico.
- b) Definir el nivel al cual se desea describir la morfología.

2) Obtención del Modelo Morfométrico:

- a) Identificar el conjunto de variables que describen la morfología al nivel deseado.
- b) Diseñar el muestreo en función del uso que se dará al MMSELS.
- c) Tomar muestras.
- d) Realizar mediciones (por el mismo investigador con los mismos instrumentos de medición) y registrar datos.
- e) Validar la normalidad de la distribución de los datos.
- f) En caso de que los datos para las variables no presenten una distribución normal, tomar muestras lo más pequeñas posible y determinar la media de cada una de ellas.
- g) Calcular el coeficiente de correlación (r), para las todas las combinaciones de las variables tomadas de 2 en 2. Ya sea utilizando datos directos o sus medias.
- h) Seleccionar las combinaciones de variables tomadas de 2 en 2 cuyo coeficiente de correlación sea $r \geq 0.95$ y $p < 0.05$.
- i) Elaborar una matriz para identificar los pares de variables morfométricas que poseen coeficientes de correlación $r \geq 0.95$ y $p < 0.05$.
- j) Elaborar una matriz de todas las variables consideradas en el inciso a, anotando el número de relaciones que establecen con otras variables.
- k) Calcular los modelos de regresión lineal para todas las combinaciones de variables tomadas de 2 en 2 que cumplan con el inciso h.
- l) Construir el sistema de ecuaciones lineales simultáneas que constituye el modelo morfométrico utilizando las ecuaciones de regresión determinadas en el inciso k.
- m) Construir el mapa del modelo morfométrico basándose en el inciso i.

- n) Determinar la conveniencia de incluir en el modelo morfométrico las variables que se relacionan únicamente con otra ya que en ocasiones conducen a “callejones sin salida” en la búsqueda de soluciones al sistema de ecuaciones lineales.

- o) Comprobar que el conjunto de ecuaciones estructurado en el inciso m es un sistema de ecuaciones lineales simultáneas encontrando una solución o el conjunto solución de dicho sistema. Lo anterior implica resolver el sistema de ecuaciones por algún método convencional, por ejemplo el método de eliminación de Gauss-Jordan descrito por Anton (1976). Otra forma de encontrar soluciones al sistema es probar valores para cualquiera de las variables y asegurarse que todas las ecuaciones son satisfechas a partir de tal valor.

Modelos Morfométricos constituidos por un Sistema de Ecuaciones Lineales Simultáneas (MMSELS).

Cuadro 2: MMSELS para *Callisaurus draconoides*

		r^2	p
Ec.1	$X_1 = 3.371 + 0.929 \cdot X_3$	0.92	0.003
Ec.2	$X_1 = 5.394 + 1.901 \cdot X_5$	0.92	0.002
Ec.3	$X_1 = 0.693 + 0.859 \cdot X_7$	0.93	0.002
Ec.4	$X_1 = 4.439 + 1.415 \cdot X_{11}$	0.95	0.001
Ec.5	$X_5 = -0.406 + 0.722 \cdot X_{11}$	0.96	0.001
Ec.6	$X_5 = 0.1007 + 0.386 \cdot X_{16}$	0.96	0.001
Ec.7	$X_5 = -1.144 + 0.428 \cdot X_{19}$	0.93	0.002
Ec.8	$X_6 = -4.276 + 0.823 \cdot X_7$	0.93	0.002
Ec.9	$X_9 = 0.725 + 1.309 \cdot X_{10}$	0.90	0.004
Ec.10	$X_9 = -3.668 + 1.048 \cdot X_{13}$	0.93	0.002
Ec.11	$X_9 = -2.062 + 1.025 \cdot X_{14}$	0.98	0.000
Ec.12	$X_9 = 3.049 + 1.110 \cdot X_{15}$	0.96	0.001
Ec.13	$X_9 = -0.420 + 1.598 \cdot X_{19}$	0.91	0.003
Ec.14	$X_{10} = 2.110 + 0.815 \cdot X_{15}$	0.98	0.000
Ec.15	$X_{11} = 0.821 + 0.517 \cdot X_{16}$	0.93	0.002
Ec.16	$X_{11} = -1.014 + 0.592 \cdot X_{19}$	0.96	0.001
Ec.17	$X_{13} = 2.098 + 0.942 \cdot X_{14}$	0.98	0.000
Ec.18	$X_{14} = 5.263 + 1.056 \cdot X_{15}$	0.92	0.002
Ec.19	$X_{15} = -5.245 + 0.243 \cdot X_{17}$	0.92	0.003
Ec.20	$X_{15} = -8.174 + 0.474 \cdot X_{18}$	0.91	0.003
Ec.21	$X_{17} = -11.863 + 1.945 \cdot X_{18}$	0.99	0.000
Ec.22	$X_{17} = 14.660 + 0.623 \cdot X_{20}$	0.95	0.001
Ec.23	$X_{18} = 13.676 + 0.320 \cdot X_{20}$	0.96	0.001

Cuadro 3: MMSELS *Phrynosoma orbiculare*

		r^2	p
Ec. 1	$X_1 = -6.079 + 3.504 * X_{16}$	0.90	0.014
Ec. 2	$X_1 = 0.619 + 0.826 * X_7$	0.90	0.014
Ec. 3	$X_2 = 2.117 + 2.246 * X_{15}$	0.95	0.004
Ec. 4	$X_2 = 7.691 + 1.895 * X_{11}$	0.93	0.008
Ec. 5	$X_2 = 7.994 + 0.482 * X_7$	0.94	0.017
Ec. 6	$X_2 = 5.856 + 1.009 * X_3$	0.94	0.006
Ec. 7	$X_4 = -1.396 + 2.096 * X_{16}$	0.90	0.013
Ec. 8	$X_7 = 0.5484 + 4.158 * X_{12}$	0.97	0.002
Ec. 9	$X_8 = -15.886 + 4.504 * X_{15}$	0.91	0.011
Ec. 10	$X_8 = -6.951 + 1.733 * X_{14}$	0.92	0.009
Ec. 11	$X_8 = -10.676 + 2.432 * X_{10}$	0.93	0.009
Ec. 12	$X_{10} = 2.778 + 0.677 * X_{19}$	0.91	0.012
Ec. 13	$X_{10} = 1.017 + 0.139 * X_{17}$	0.96	0.004
Ec. 14	$X_{10} = -1.917 + 1.819 * X_{15}$	0.95	0.005
Ec. 15	$X_{10} = 1.720 + 0.698 * X_{14}$	0.95	0.004
Ec. 16	$X_{11} = -2.714 + 1.152 * X_{15}$	0.97	0.002
Ec. 17	$X_{14} = -1.063 + 0.322 * X_{18}$	0.90	0.014
Ec. 18	$X_{14} = -0.741 + 0.195 * X_{17}$	0.97	0.003
Ec. 19	$X_{17} = 34.306 + 0.943 * X_{20}$	0.94	0.006
Ec. 20	$X_{17} = 12.418 + 4.911 * X_{19}$	0.96	0.004
Ec. 21	$X_{17} = -0.666 + 1.632 * X_{18}$	0.90	0.013
Ec. 22	$X_{18} = 9.819 + 2.854 * X_{19}$	0.95	0.005

Cuadro 4: MMSELS para *Uta stansburiana*

		r^2	p
Ec. 1	$X_1 = 2.238 + 2.663 \cdot X_{12}$	0.96	0.004
Ec. 2	$X_1 = 1.559 + 1.417 \cdot X_{15}$	0.93	0.008
Ec. 3	$X_1 = -1.386 + 0.220 \cdot X_{17}$	0.94	0.006
Ec. 4	$X_1 = -1.576 + 0.369 \cdot X_{18}$	0.95	0.005
Ec. 5	$X_2 = 3.759 + 1.473 \cdot X_4$	1.00	0.0000
Ec. 6	$X_2 = 2.665 + 0.994 \cdot X_{13}$	0.99	0.000
Ec. 7	$X_2 = -2.052 + 1.906 \cdot X_{14}$	0.94	0.006
Ec. 8	$X_2 = 0.986 + 0.283 \cdot X_{17}$	0.95	0.005
Ec. 9	$X_2 = 1.041 + 0.464 \cdot X_{18}$	0.92	0.011
Ec. 10	$X_4 = -0.744 + 0.675 \cdot X_{13}$	0.99	0.000
Ec. 11	$X_4 = -3.887 + 1.287 \cdot X_{14}$	0.93	0.007
Ec. 12	$X_4 = -1.880 + 0.192 \cdot X_{17}$	0.95	0.005
Ec. 13	$X_4 = -1.867 + 0.316 \cdot X_{18}$	0.92	0.010
Ec. 14	$X_5 = 0.074 + 0.237 \cdot X_{14}$	0.92	0.011
Ec. 15	$X_5 = 0.443 + 0.035 \cdot X_{17}$	0.93	0.008
Ec. 16	$X_5 = 0.444 + 0.058 \cdot X_{18}$	0.91	0.013
Ec. 17	$X_8 = -3.053 + 1.731 \cdot X_{10}$	0.96	0.003
Ec. 18	$X_8 = -3.581 + 0.230 \cdot X_{17}$	0.93	0.008
Ec. 19	$X_8 = -3.782 + 0.386 \cdot X_{18}$	0.94	0.006
Ec. 20	$X_{13} = -1.348 + 0.278 \cdot X_{17}$	0.91	0.013
Ec. 21	$X_{14} = 1.747 + 0.145 \cdot X_{17}$	0.96	0.003
Ec. 22	$X_{14} = 1.855 + 0.236 \cdot X_{18}$	0.91	0.012
Ec. 23	$X_{15} = 1.419 + 0.790 \cdot X_{16}$	0.95	0.005
Ec. 24	$X_{16} = -0.610 + 0.872 \cdot X_{19}$	0.92	0.010
Ec. 25	$X_{17} = -0.284 + 1.656 \cdot X_{18}$	0.99	0.001

Fig. 5: Mapa del modelo morfométrico para *Callisaurus draconoides*. Las relaciones estadísticamente significativas entre las variables morfométricas están representadas por la red de líneas que las unen. Las variables que no se relacionan con otras se encuentran encerradas en un círculo.

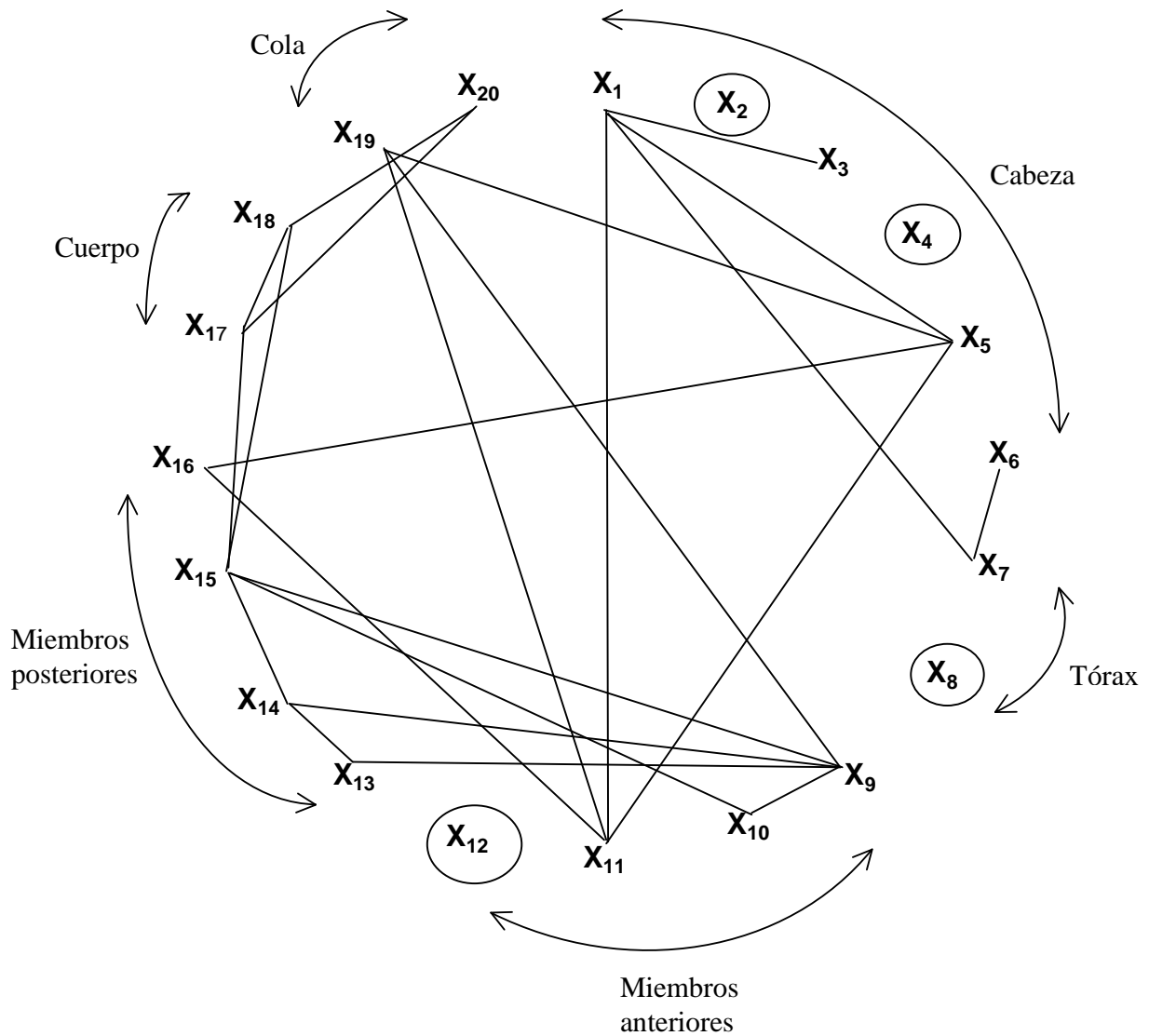


Fig. 6: Mapa del modelo morfométrico para *Phrynosoma orbiculare*. Las relaciones estadísticamente significativas entre las variables morfométricas están representadas por la red de líneas que las unen. Las variables que no se relacionan con otras se encuentran encerradas en un círculo.

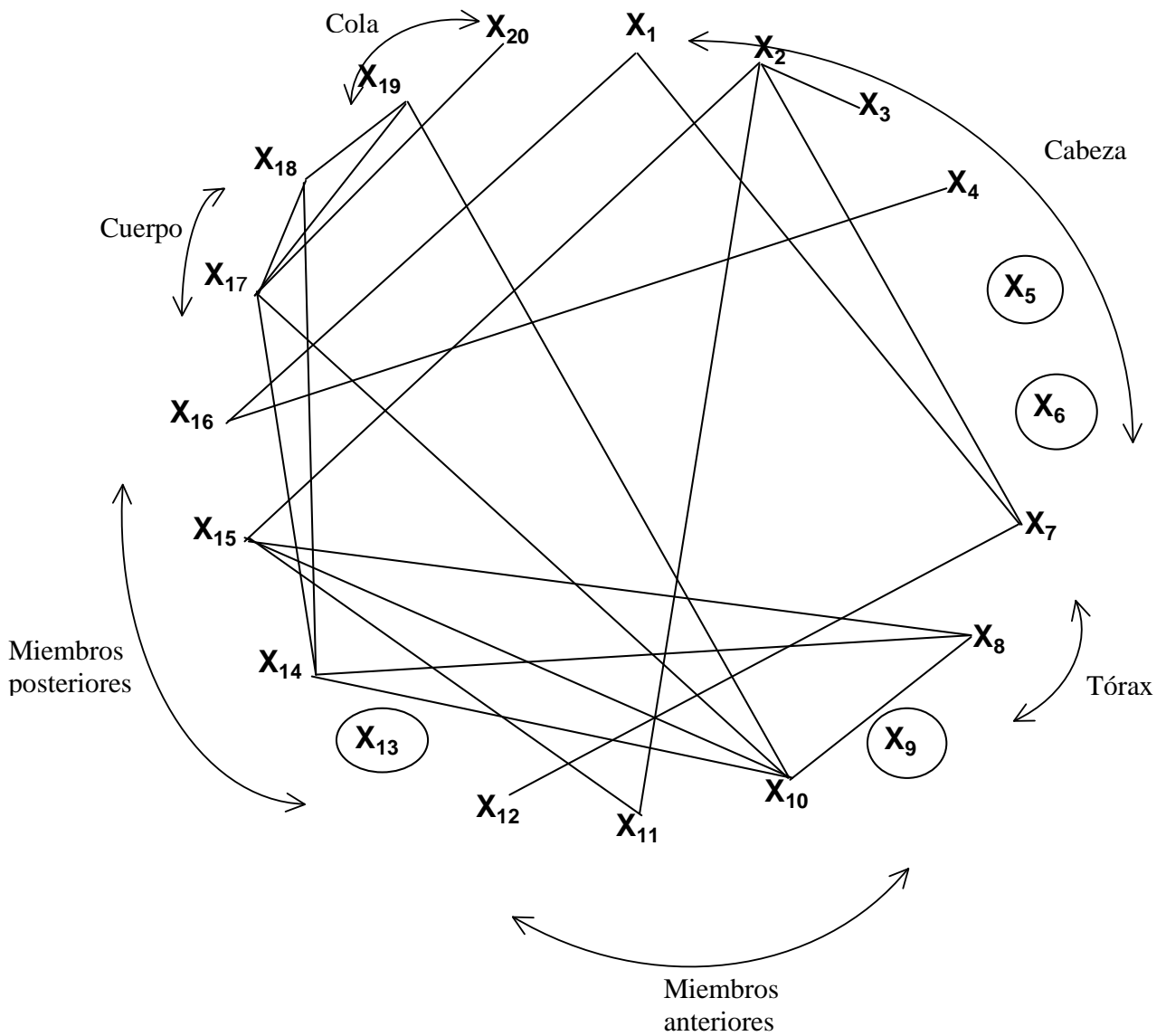


Fig. 7: Mapa del modelo morfométrico para *Uta stansburiana*. Las relaciones estadísticamente significativas entre las variables morfométricas están representadas por la red de líneas que las unen. Las variables que no se relacionan con otras se encuentran encerradas en un círculo.

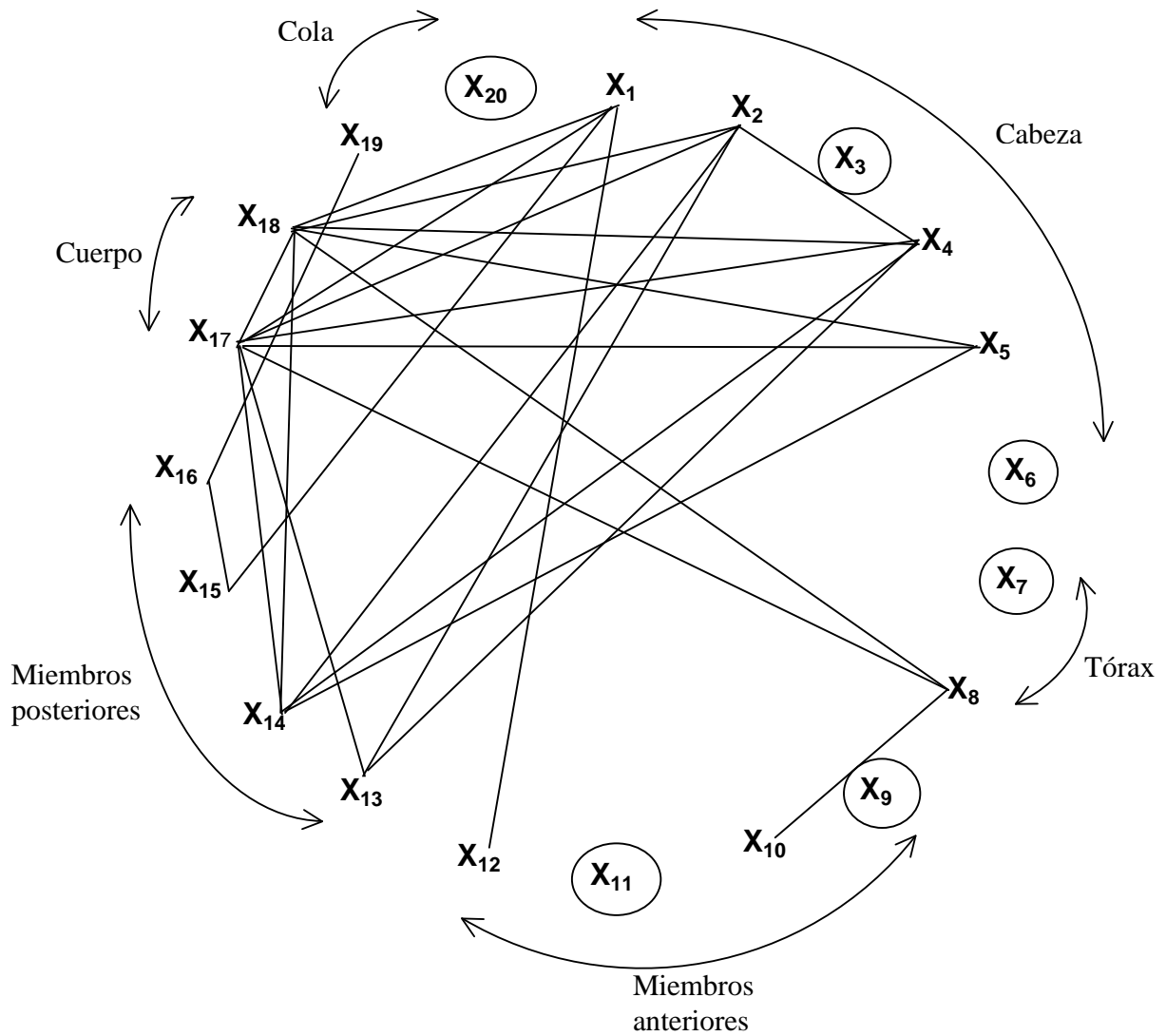
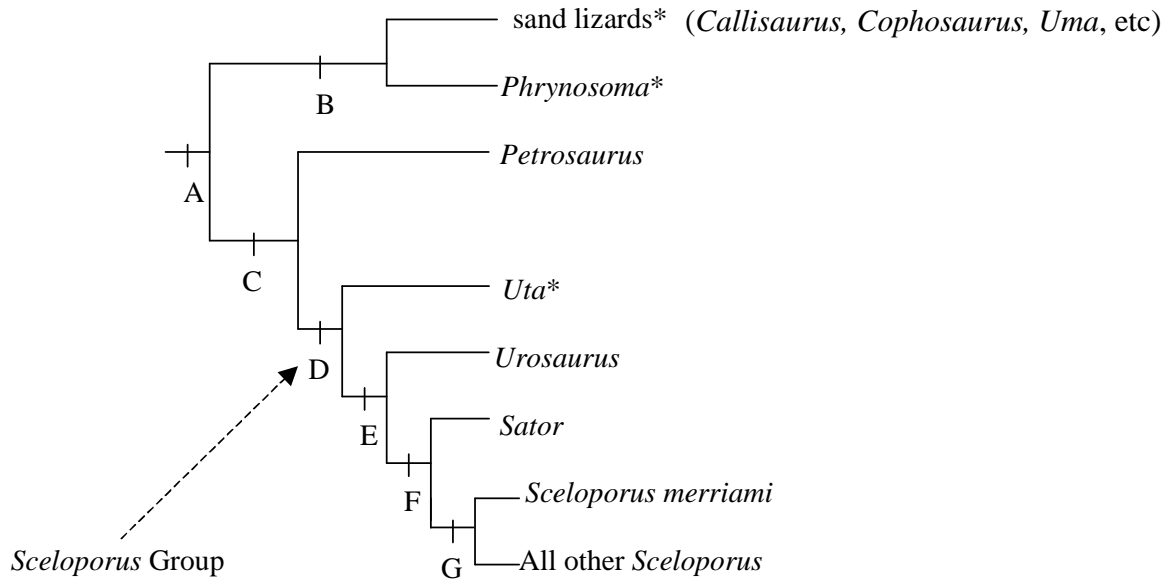
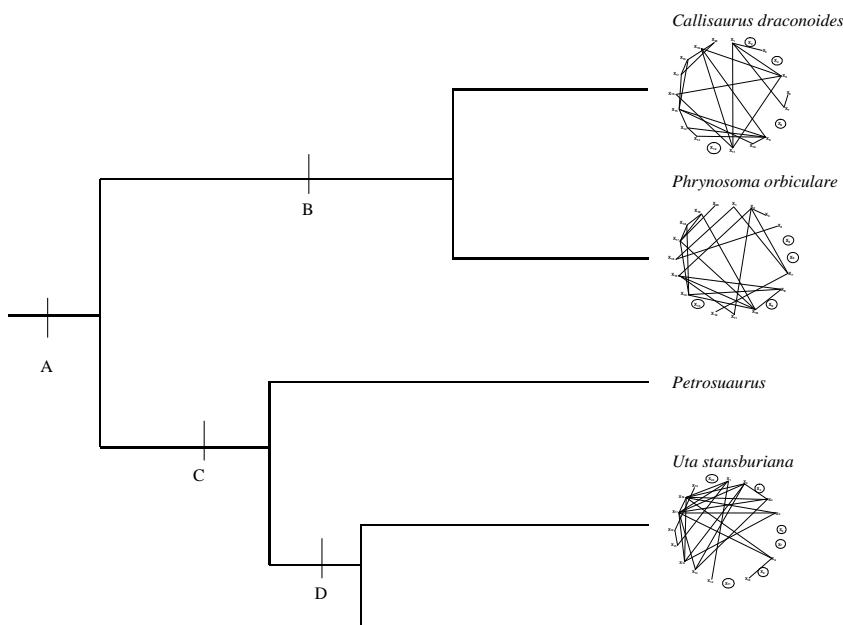


Fig. 8:

a) Filogenia hipotética de la familia Phrynosomatidae según Weins (1993, modificado de su Fig. 2). Los taxa considerados en este estudio se encuentran marcados con asterisco.



b) Mapas de los modelos morfométricos de las tres especies estudiadas sobre una sección del árbol de Weins (1993).



Es importante mencionar que la estructura de los modelos morfométricos constituidos por un sistema de ecuaciones lineales simultáneas (MMSELS), ha sido diseñada tomando en cuenta su capacidad para inferir la mayor cantidad posible de las variables consideradas a partir de una o dos del mismo conjunto. Es posible construir los sistemas de ecuaciones con una estructura matemáticamente más elegante en la cual se incluyan únicamente el número de ecuaciones que contengan al conjunto de variables consideradas en el modelo. Sin embargo, esto le restaría capacidad de inferencia ya que se limitaría el uso de la red de correlaciones que las variables establecen entre sí. Esta red contiene rutas que permiten inferir el valor de las variables de los sistemas, en efecto dominó, partiendo de una o dos, (véanse los mapas de los MMSELS, Figuras. 5-7). Si se comparan visualmente los MMSELS de las tres especies (Cuadros 2-3) es posible identificar algunas diferencias y semejanzas entre ellos. En el MMSELS de *Callisaurus draconoides* 16 de las 20 variables están correlacionadas con al menos otras dos del conjunto de variables y se presentan 46 correlaciones estadísticamente significativas. En el MMSLES de *Phrynosoma orbiculare* 16 variables se relacionan con la menos otras dos y se presentan 44 correlaciones estadísticamente significativas. En el caso del MMSELS de *Uta stansburiana* 14 variables se relacionan al menos con otras dos y se presentan 50 correlaciones estadísticamente significativas. La red de correlaciones entre las variables de *Callisaurus draconoides* permiten la formulación de un modelo morfométrico que consiste en un sistema de 23 ecuaciones lineales simultáneas. Para *Phrynosoma orbiculare* las variables consideradas establecen un conjunto de correlaciones tal que es posible la formulación de un modelo consistente en un sistema de 22 ecuaciones lineales simultáneas. Y en el caso de *Uta stansburiana* se puede construir un modelo que incluya un sistema de 25 ecuaciones lineales simultáneas.

En los modelos para *Callisaurus draconoides* y *Phrynosoma orbiculare*, las variables x_1 (ancho de la cabeza) y x_7 (ancho del tórax) se relacionan de la misma forma, en ambas ecuaciones el signo de las pendientes y su magnitud es similar y lo mismo se observa para las ordenadas al origen; los coeficientes de determinación también son muy parecidos. Las ecuaciones que relacionan las variables x_{17} (LHC) y x_{18} (longitud del cuerpo), presentan pendientes con el mismo signo y de magnitud diferente, las ordenadas al origen son del mismo signo pero diferente magnitud y el coeficiente de determinación en la ecuación de *Callisaurus draconoides* es mayor que en la de *Phrynosoma orbiculare*. En estas especies el signo de la ordenada al origen y la pendiente en las ecuaciones que relacionan a x_{17} (LHC) con x_{20} (longitud de la cola) son iguales, aunque ambos parámetros son diferentes en magnitud en tanto que los coeficientes de determinación son similares. En las ecuaciones que relaciona x_{10} (longitud del radio) con x_{15} (longitud del metatarso) en ambos modelos las pendientes son diferentes en magnitud pero con el mismo signo, en tanto que las ordenadas al origen tiene diferente signo y magnitud similar y los coeficientes de determinación son similares.

En los modelos de *Phrynosoma orbiculare* y *Uta stansburiana* las ecuaciones que describen la relación entre variables x_{14} (longitud de la tibia) y x_{18} (longitud del cuerpo) poseen ordenadas al origen con signo y magnitud diferentes, en tanto que las pendientes tienen igual signo pero diferente magnitud y los coeficientes de determinación son muy similares. En los modelos de esas especies las variables x_{14} (longitud de la tibia) y x_{17} (LHC) presentan ecuaciones en las cuales las pendientes tienen signos iguales y magnitudes similares en tanto que las ordenadas al origen presentan signos y valores diferentes y los coeficientes de determinación son similares. Las ecuaciones para las variables x_{17} (LHC) y x_{18} (longitud del cuerpo) en los modelos de esas especies tiene ordenadas al origen con

igual signo pero diferente magnitud, las pendientes tienen el mismo signo y magnitud muy similar en tanto que los coeficientes de determinación son notablemente diferentes. También se puede observar que las ecuaciones que describen la relación entre las variables x_8 (altura del tórax) y x_{10} (longitud del radio) en los modelos de esas especies presentan ordenadas al origen con igual signo pero diferente magnitud en tanto que las pendientes tienen el mismo signo pero diferente magnitud y los coeficientes de determinación tienen magnitudes similares.

En los modelos para *Callisaurus draconoides* y *Uta stansburiana* las ecuaciones que describe la relación entre las variables x_{17} (LHC) y x_{18} (longitud del cuerpo) presentan ordenadas al origen con el mismo signo pero diferente magnitud, las pendientes tienen el mismo signo y magnitud diferente en tanto que los coeficientes de determinación son muy semejantes.

Todas las ecuaciones contenidas en los MMSELS de las tres especies presentan un coeficiente de determinación $r^2 \geq 0.90$ lo que indica que esos modelos poseen una buena capacidad de inferencia. El MMSELS para *Callisaurus draconoides* permite inferir 15 variables morfométricas disponiendo del valor de una del conjunto que describe su morfología externa, el modelo para *Phrynosoma orbiculare* también tiene capacidad para inferir 15 variables y el de *Uta stansburiana* permite inferir 13 variables morfométricas a partir de una.

En la matriz de la Cuadro 1 se pueden identificar las variables que se relacionan únicamente con otra, en ocasiones es posible incluir dichas variables en el sistema de ecuaciones. Las variables que no se relacionan con ninguna otra también pueden ser identificadas en esa matriz, evidentemente esas variables no se incluyen en el sistema de

ecuaciones de los respectivos MMSELS, en los mapas de los modelos (Figuras 5-7) esas variables se encierran en un círculo. La matriz del Cuadro 1 permite realizar un análisis comparativo rápido de la estructura de los MMSELS al considerar que un número mayor de variables que establecen correlaciones estadísticamente significativas con un $r \geq 0.95$ permiten una mejor descripción de la estructura morfológica.

Cuando se comparan las matrices del número de correlaciones estadísticamente significativas que se establecen entre las variables de la estructura morfológica de las tres especies de lagartijas (Cuadro 1) es posible descubrir algunos indicios de la manera en que se relacionan dichas estructuras. Los patrones de relaciones que establecen las variables morfométricas de la cabeza (ver apéndice 1) con otras variables del conjunto que describe la morfología externa de las especies de lagartijas *Callisaurus draconoides* y *Phrynosoma orbiculare* son más parecidos entre sí que entre cualquiera de ellos y el patrón correspondiente para *Uta stansburiana*. Las relaciones que establecen las variables del tórax con el resto de las variables en las tres especies son diferentes entre sí. En cambio el patrón de relaciones que establecen las variables de los miembros anteriores son más parecidos entre *C. draconoides* y *P. orbiculare* que entre cualquiera de éstas y *U. stansburiana*. En el caso de los miembros posteriores el patrón de relaciones que establecen sus variables con el resto de las del conjunto son semejantes en la estructura morfológica de las tres especies.

Las observaciones acerca del grado de semejanza o diferencia entre las estructuras morfológicas de las tres especies de lagartijas basadas en las matrices del número de correlaciones entre las variables pueden ser corroboradas mediante el análisis visual de los mapas de los MMSELS (Figuras 5-7). El mapa correspondiente a *Callisaurus draconoides*

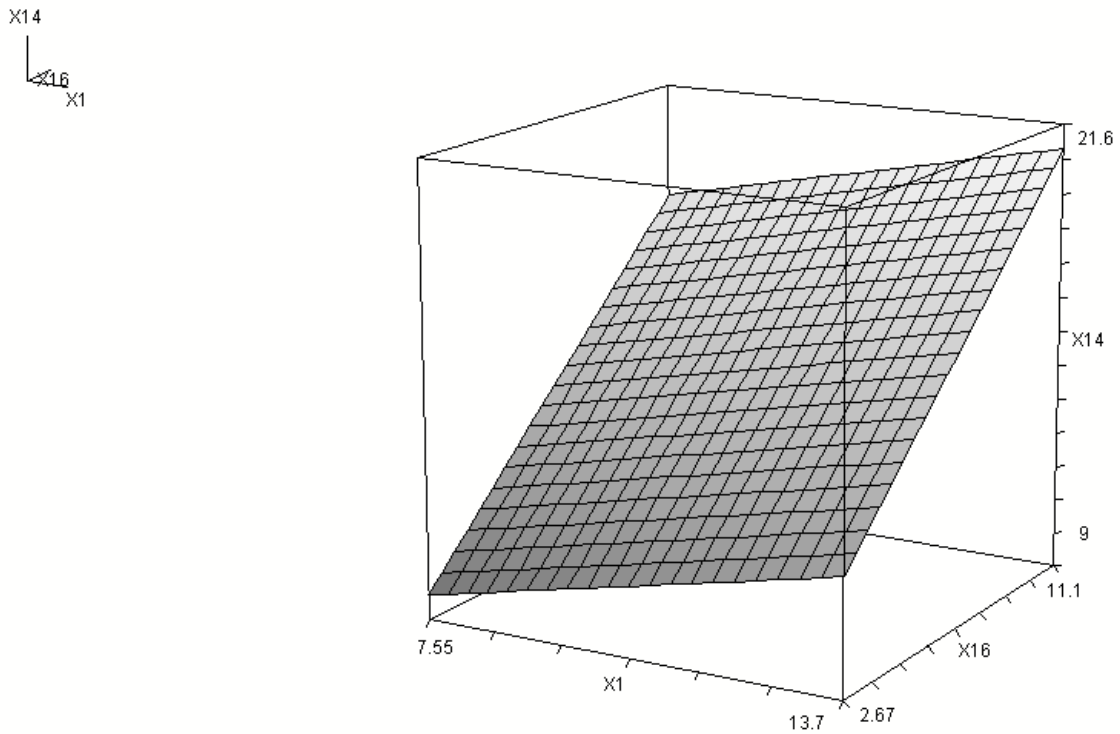
presenta mayor similitud con el de *Phrynosoma orbiculare* que el que cualquiera de ellos presenta con el mapa de *Uta stansburiana*. Puede observarse que para las primeras especies la mayor densidad de relaciones estadísticamente significativas se ubica entre las variables de los miembros anteriores y posteriores con el resto de las variables del conjunto, en cambio en el mapa de *U. stansburiana* dicha densidad es mayor entre las variables de la cabeza, cuerpo y los miembros posteriores con el resto de las variables de su estructura morfológica.

Las conclusiones acerca de la relación entre las estructuras morfológicas de las tres especies de lagartijas pueden contrastarse con la filogenia de Weins (1993) de acuerdo con la cual se espera mayor semejanza entre la estructura morfológica de *Callisaurus draconoides* y la de *Phrynosoma orbiculare* que entre cualquiera de éstas y la de *Uta stansburiana*. En la Figura 8b se muestran los mapas de los MMSELS para las tres especies colocadas sobre una sección de la filogenia propuesta por Weins (1993).

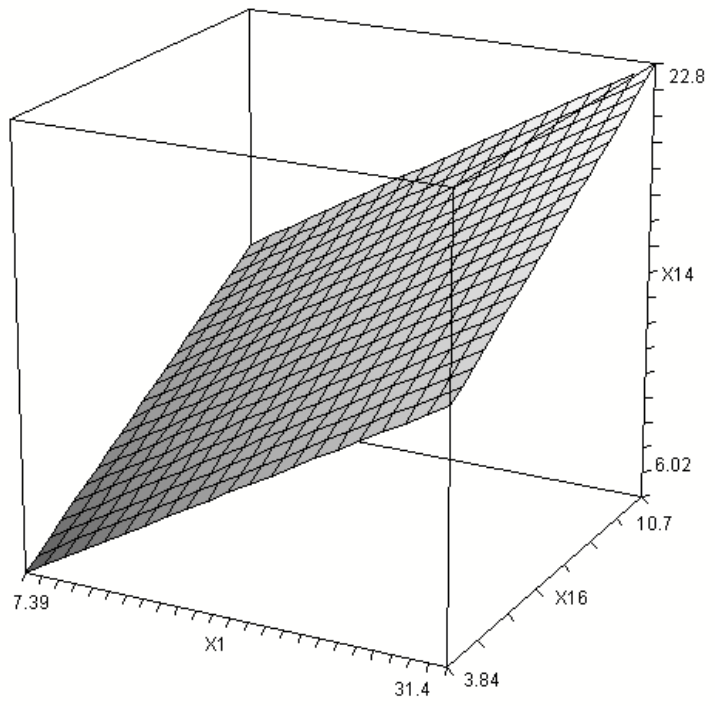
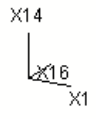
Los MMSELS permiten simular la variabilidad del plan corporal de cada una de las tres especies de lagartijas estudiadas. Partiendo de esa información es posible construir el espacio fenotípico para estos taxa siguiendo lo propuesto por Alberch (1989). Utilizando el modelo morfométrico de cada una de esas especie es posible determinar los límites de su espacio fenotípico tomando en cuenta las relaciones que establecen los elementos de su plan corporal. En la Figura9 se presenta una simplificación del espacio fenotípico de *Callisaurus draconoides*, *Phrynosoma orbiculare* y *Uta stansburiana*, los cuales se encuentran en espacios multidimensionales y por lo tanto se dificulta su representación gráfica, tratando de superar esta limitante en este trabajo se propone utilizar tres variables contenidas en los modelos morfométricos para describir el espacio fenotípico de cada especie en tres dimensiones, tales variables son: ancho de la cabeza (x_1), longitud de la tibia

Fig. 9. Espacios Fenotípicos en 3D para las tres especies de lagartijas. Dada la dificultad para representar un objeto con más de tres dimensiones, se describe el espacio fenotípico con tres variables morfométricas: ancho de la cabeza (x_1), longitud de la tibia (x_{14}) y ancho de la base del miembro posterior (x_{16}). Los valores para estas variables fueron determinados resolviendo el MMSELS de cada especie en el intervalo $\mu \pm 3\sigma$ para LHC. Todos los valores están expresados en mm.

a) Espacio fenotípico de *Callisaurus draconoides*

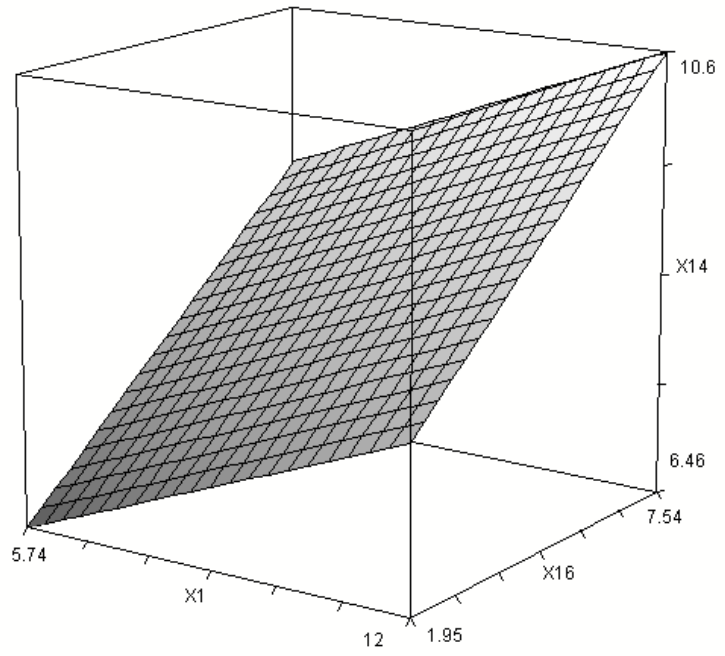


b) Espacio fenotípico de *Phrynosoma orbiculare*



c) Espacio fenotípico de *Uta stansburiana*

X14
X16
X1



(x_{14}) y ancho de la base de los miembros posteriores (x_{16}). El intervalo de valores para las variables consideradas en los tres espacios fenotípicos se tomó en el intervalo $\mu \pm 3\sigma$ para la LHC de cada especie. Los valores de μ y σ para la LHC de cada especie fueron calculados a partir de los datos del apéndice 2. Es notable el hecho de que mientras los espacios fenotípicos para *Callisaurus draconoides* y *Uta stansburiana* están bien definidos en el intervalo $\mu \pm 3\sigma$ para su LHC, el espacio fenotípico de *Phrynosoma orbiculare* únicamente está bien definido en el intervalo $[\mu-2\sigma, \mu+3\sigma]$ para su LHC, esto significa que para que el plan corporal de esta especie se mantenga los individuos debe tener una LHC $> \mu-2\sigma$. La representación gráfica o la manipulación analítica de los MMSELS permiten determinar si una estructura morfológica particular presenta límites al escalamiento, es decir, límites en su espacio fenotípico. Se debe recordar que los MMSELS solo tienen un conjunto solución y que los valores que se encuentran fuera de ese conjunto generan resultados para el sistema de ecuaciones que no son biológicamente coherentes, por ejemplo la magnitud de una variable con signo negativo. Un aspecto importante del empleo de los MMSELS para propósitos de inferencia es que, con base en su mapa, (red de correlaciones entre las variables), es posible determinar la ruta óptima para estimar el valor del mayor número de variables del conjunto que contiene el modelo a partir de una.

Discusión y Conclusiones

El análisis de los MMSELS, (Modelos Morfométricos que consisten en un Sistema de Ecuaciones Lineales Simultáneas), de sus mapas o redes y matrices indican que existen diferencias entre las estructuras morfológicas de las especies de lagartijas *Callisaurus draconoides*, *Phrynosoma orbiculare* y *Uta stansburiana*. Los mapas de los MMSELS para

las tres especies muestran que ellos poseen diferente estructura (diferentes variables) y complejidad (número de correlaciones entre las variables), sin embargo los mapas de *C. draconoides* y *P. orbiculare* son más parecidos entre si que cualquiera de ellos con *U. Stansburiana* (Figuras 5-7). Las variables que incluyen los MMSELS no son las mismas ni aún entre *C. draconoides* y *P. orbiculare* los cuales son taxa hermanos en el mismo clado de acuerdo con la filogenia propuesta por Weins (1993). La densidad de relaciones estadísticamente significativas que presentan las variables de las estructuras morfológicas de las tres especies tampoco presentan un mismo patrón (Cuadro 1). Mientras en *Callisaurus draconoides* la mayor densidad la presentan las variables de los miembros posteriores, los miembros anteriores y la cabeza, en *Phrynosoma orbiculare* además de en esas regiones, se encuentra una densidad relativamente alta en las variables del cuerpo. En el caso de *Uta stansburiana* la mayor densidad de relaciones estadísticamente significativas la presentan las variables de la cabeza, el cuerpo y los miembros posteriores, siendo notable que las variables de los miembros anteriores presentan una densidad marcadamente menor en relación a la que presentan las otras dos especies en esa región.

Una serie de pruebas de hipótesis ($\alpha = 0.05$) se llevaron a cabo siguiendo a Zar (1999) para probar la significancia de la igualdad entre los parámetros de las ecuaciones de regresión para las combinaciones de variables mencionadas en la sección de Resultados (Pág. 47). En los MMSELS de *Callisaurus draconoides* y *Phrynosoma orbiculare* las ecuaciones para las variables: x_1 (ancho de la cabeza) y x_7 (ancho del tórax) son iguales, lo mismo sucede con las ecuaciones para x_{17} (svl) y x_{18} (longitud del cuerpo), esto implica que se puede construir nuevamente esas dos ecuaciones utilizando los datos de ambas especies. Las ecuaciones que relacionan las variables x_{17} (LHC) y x_{20} (longitud de la cola) presentan la misma pendiente pero diferente elevación en ambos MMSELS y las ecuaciones para las

variables x_{10} (longitud del radio) y x_{15} (longitud del metatarso) posee diferente pendiente pero la misma elevación (véase Zar, 1999, Caps. 17 y 18). En los MMSELS para *Phrynosoma orbiculare* y *Uta stansburiana*, las ecuaciones que relacionan los pares de variables x_{14} (longitud de la tibia), x_{18} (longitud del cuerpo); x_{14} (longitud de la tibia), x_{17} (LHC) y x_{17} , x_{18} son iguales por lo tanto también en este caso se pueden volver a construir esas tres ecuaciones utilizando los datos de las dos especies o bien se puede construir un sistema de ecuaciones con los datos de las dos especies que contenga las tres variables involucradas. Las ecuaciones que relaciona las variables x_8 (altura del tórax) y x_{10} (longitud del radio) poseen la misma pendiente pero diferente elevación en ambos modelos. En los MMSELS para *Callisaurus draconoides* y *Uta stansburiana*, las ecuaciones que relacionan las variables x_{17} (svl) y x_{18} (longitud del cuerpo) poseen la misma pendiente pero diferente elevación. Aún cuando el número de ecuaciones comunes entre *Callisaurus draconoides* y *Phrynosoma orbiculare* es menor que las que son comunes para *P. orbiculare* y *U. stansburiana*, el número de variables que contienen las ecuaciones de la primera pareja es mayor que para esta última.

El presente estudio está enfocado al análisis de la estructura morfológica más que al de la forma. La primera esta definida por el conjunto de relaciones que se establecen entre las partes de un organismo en tanto que la segunda se refiere a la percepción que se tiene de la estructura morfológica modificada por la presencia de grasa, escamas, plumas o pelo e inclusive algunas estructuras constituidas por uno o más de esos elementos.

Es posible plantear que las relaciones entre los elementos de una estructura morfológica están establecidas de tal manera que si esas relaciones cambian, la estructura morfológica puede cambiar. Con base en esta idea se propone que las diferencias en las relaciones que se establecen entre las variables de las estructuras morfológicas de *Callisaurus*

draconoides, *Phrynosoma orbiculare* y *Uta stansburiana* indican que existe una diferenciación sus planes corporales. Las relaciones entre estas tres especies determinadas a partir de las diferencias en las relaciones que establecen las variables de sus respectivas estructuras morfológicas y por el análisis de los MMSLES son representadas en la Figura 8b. Aún cuando en su forma son diferentes, en sus planes corporales *Callisaurus draconoides* y *Phrynosoma orbiculare* presentan una mayor similitud entre sí que la de cualquiera de ellos con el plan corporal de *Uta stansburiana*, porque la forma en que se asocian los elementos de sus estructuras morfológicas es más parecida entre si que entre cualquiera de ellas y la forma en que se relacionan los elementos de la estructura morfológica de *Uta stansburiana*.

Como resultados de su análisis filogenético, basado en el análisis de caracteres como la osteología, patrón de escamas, anatomía, coloración, cariotipo y comportamiento, Weins (1993) establece que los géneros *Callisaurus* y *Phrynosoma* son taxa hermanos y distan filogenéticamente del grupo *Sceloporus* al cual pertenece el género *Uta*. Las conclusiones a las que se ha arribado con base en el análisis de las relaciones existentes entre los elementos que constituyen la estructura morfológica de las especies *Callisaurus draconoides*, *Phrynosoma orbiculare* y *Uta stansburiana* concuerdan con la filogenia de Weins ya que la estructuras morfológicas de las dos primeras especies son más parecidas entre sí que cualquiera de ellas con la estructura morfológica de *Uta stansburiana*.

Los resultados del presente estudio sugieren que los modelos morfométricos basados en sistemas de ecuaciones simultáneas pueden ser utilizados como una alternativa a los métodos multivariados convencionales para analizar la estructura morfológica. Mientras los métodos multivariados convencionales permiten determinar los cambios en conjuntos de variables morfométricas cuando el tamaño corporal varía, el método que aquí se propone

permite analizar los cambios en la estructura morfológica cuando cualquiera de las variables del conjunto cambia, esto se debe a que éste método está basado en la concepción de que los seres vivos son sistemas y por lo tanto, si conocemos la forma en que se relacionan sus partes, podemos estimar el efecto que tendrá el cambio en una variable sobre las restantes del sistema.

Los MMSELS poseen algunas características que no podemos identificar en los modelos multivariados convencionales, por ejemplo la habilidad para establecer los límites al escalamiento de una estructura morfológica completa, o en otras palabras, establecer los límites del espacio fenotípico de un taxón dado. Un MMSELS está constituido por un sistema de ecuaciones, no por un grupo de ecuaciones tomadas al azar, lo que implica que existe sólo un cierto conjunto de valores que son soluciones para el sistema. Este conjunto solución representa valores para los cuales todas las relaciones entre las variables morfométricas que describe el sistema de ecuaciones se cumplen. Por lo, tanto la estructura morfológica que describe el sistema de ecuaciones sólo es biológicamente coherente cuando las variables morfológicas involucradas toman los valores del conjunto solución. En el caso de los MMSELS formulados para cada una de las especies estudiadas se probaron valores que satisfacen a sus respectivos sistemas de ecuaciones, valores del conjunto solución de cada sistema, y esto permitió construir los espacios fenotípicos para cada especie (Figura 9). Para *Callisaurus draconoides* se generaron los valores para las tres variables consideradas en su espacio fenotípico introduciendo valores para x_9 , longitud del húmero, en su sistema de ecuaciones; para *Phrynosoma orbiculare* se utilizó como variable generatriz la x_{10} , longitud del radio y para *Uta stansburiana* se utilizó la x_{17} , LHC. Con la finalidad de hacer comparables los tres espacios fenotípicos, se tomaron valores para las

variables que los describen en el intervalo $\mu \pm 3\sigma$ para LHC. De esta manera los tres espacios fenotípicos fueron probados en el mismo intervalo para LHC y al compararlos resultó interesante el hecho de que los espacios fenotípicos para *Callisaurus draconoides* y *Uta stansburiana* se extiende por debajo de $\mu-3\sigma$ para LHC, en tanto que para *Phrynosoma orbiculare* el límite inferior de su espacio fenotípico se encuentra en $\mu-2\sigma$ para LHC. Con valores menores a este límite, 36 mm, el sistema de ecuaciones de esta especie no queda resuelto satisfactoriamente desde el punto de vista biológico ya que algunas variables toman valores negativos. Los tres sistemas de ecuaciones son resueltos satisfactoriamente por valores que rebasan el límite superior que inicialmente se estableció en $\mu \pm 3\sigma$, esto implica que estructuralmente no existe límite para el tamaño de los individuos de las tres especies, posiblemente el límite del tamaño que observamos en la naturaleza esté determinado por la selección natural. Con base en lo anterior se propone que en el límite inferior del espacio fenotípico de *C. draconoides* y *U. Stansburiana* es menor a $\mu-3\sigma$ para LHC, en tanto que en el límite inferior del espacio fenotípico de *Phrynosoma orbiculare* es $\mu-2\sigma$ para LHC.

Una característica de los MMSELS es que permiten la identificación de las bases biológicas para la diferenciación de dos o más planes corporales. Por ejemplo, en el caso de las tres especies de lagartijas el análisis de los MMSELS y de sus mapas permiten establecer que las variables: x_1 (ancho de la cabeza), x_8 (ancho del tórax), x_{17} (LHC) y x_{18} (longitud del cuerpo) se relacionan de manera similar en la estructura corporal de *Callisaurus draconoides* y *Phrynosoma orbiculare*.

La piedra angular para la expansión del modelo alométrico que hemos presentado, la cual constituye la base para la formulación de modelos morfométricos constituidos por un

sistema de ecuaciones simultáneas, es el reconocimiento de que las características de un sistema vivo son de tipo constitutivo (ver página 17). Esta expansión no resuelve todos los problemas que tradicionalmente se han enfrentado al analizar la estructura morfológica considerando múltiples variables, como cualquier otro modelo presenta limitaciones, pero ayuda a resolver algunos tan importantes como la caracterización del espacio fenotípico para un taxón dado.

Este tipo de modelo puede ser utilizado tanto por biólogos teóricos como por aquellos que abordan temas en el campo de la morfología, la anatomía comparada, la paleontología, etc. Sus bases son principios de la Teoría de Sistemas y de la Morfología Comparada ampliamente aceptados. Algunas cualidades que favorecen su uso son la facilidad de cómputo basada en una matemática simple y la posibilidad de extender sus aplicaciones al estudio de las relaciones entre los elementos de cualquier sistema.

Literatura citada:

Alberch, P. 1989. The logic of monsters: Evidence for internal constraint in development and evolution. *Geobios mémoire spécial* No.12:21-57.

Albrecht, G.H., B.R. Gelvin and S.E. Hartman. 1993. Ratios as a size adjustment in morphometrics. *American Journal of Physical Anthropology* 4: 441-468.

Anton, H. 1976. *Elementary Linear Algebra*. John Wiley & Sons, Inc. U.S.A.

Aranda, A. A., 1997. *La Complejidad y la Forma Fondo de Cultura Económica*. México. 175 p.

Batterham, A.M., K.P. George and D.R. Mullineaux (1997). Allometric scaling of left ventricular mass by body dimensions in males and females. *Medicine and Science in Sports and Exercise* 2: 181-186.

Batschelet, E.1973. *Introduction to Mathematics for life Scientists*. Springer-Verlag. New York, USA. pp. 57-60, 74-81 y 189-193.

Beldade, P., K. Koops & P. M. Brakefield. 2002. Developmental constraints versus flexibility in morphological evolution. *Nature* 416: 844-847.

Berge, Ch., X. Penin. 2004. Ontogenetic allometry, heterocrony and interspecific differences in the skull of African apes, using tridimensional Procrustes analysis. *Am. Jour. of Physical Anthropology* 124:124-138.

Birch, J.M. (1999). Skull allometry in the marine toad, *Bufo marinus*. *Journal of Morphology* 2: 115-126.

Bookstein, F.L.,1989. Principal warps: Thin.plate splines and the decomposition of deformations. *IEEE Transactions on Pattern Analysis and Machine Intelligence* 11(6), 567-585.

Braun, E. 1999. *Caos, fractales y cosas raras*. Fondo de Cultura Económica. México. 154 p.

Brown, D. D., 1993. *Models in Biology*. John Wiley & Sons. England. 1-75 pp.

Castellano, S. and C. Giacoma. 1998. Morphological variation of the green toad, *Bufo viridis*, in Italy: A test of causation. *Journal of Herpetology* 4: 540-550.

Covert, M.W., I. Famili and B. O. Palsson. 2003. Identifying constraints that govern cell behavior: A key to Conceptual to computational models in biology?. *Biotechnology and Bioengineering* 84(7): 763-772.

Daniel, W.W., 1974. Biostatistics. Foundation for Analysis in the Health Sciences. John Wiley & Sons, Inc. U.S.A. Chapter 8.

Darveau, C.A., R.K. Suarez, R.D. Andrews and P.W. Hochachka. 2002. Allometric cascade as a unifying principle of body mass effects on metabolism. *Nature* 417: 131-132.

Dodds, P.S., D.H. Rotham and J.S. Weitz (2001). Re-examination of the “3/4-law” of metabolism. *Journal of Theoretical Biology* 1: 9-27.

Dreyer, O. and Puzio, R. Allometric scaling in plants and animals. 2001. *Math Biol* 43(2): 144-156.

Dudley, C. A. B., 1977. Mathematical and biological interrelations. John Wiley & Sons. England. 1- 153 pp.

Futuyma, D.J. 1986. *Evolutionary Biology*. 2a Ed. Sinauer Associates Inc. U. S. A. pp. 285-307.

George, K. P., S. Sharma, A. Batterham, G. Whyte and W. McKenna. 2001. Allometric analysis of the association between cardiac dimensions and body size variables in 464 junior athletes. *Clinical Science (London, England:1979)* 1: 47-54.

Goodrich, S. E., 1986. *Studies on the Structure and Development of Vertebrates*. The University of Chicago Press. Facsimile of the 1930 edition. USA. Caps. 213- 356 pp.

Gunther, B. and E. Morgado. (1996). Allometric algorithms. *Biological Research* 4: 345-359.

Harrison, G. L. 1993. *Kinetic Theory of living pattern*. Cambridge University Press. USA. 1-84 pp.

Heusner, A.A., (1991). Size and power in mammals. *The Journal of Experimental Biology* 160: 25-54.

Hildebrand, M. and G.E. Goslow. 1995. *Analysis of Vertebrate Structure*. 5a. Ed. John Wiley and Sons, Inc. U.S.A. PP. 69-72.

Hollander, J., CD. Adams and K. Johannesson. 2006. Evolution of adaptation through allometric shifts in a marine snail. *Evolution; International Journal of Organic Evolution* 12: 2490-7.

Huxley, J.S., 1932. *Problems of Relative Growth*. Methuen. London.

Jacob, F. 1982. *El juego de lo posible*. Ediciones Grijalbo. España.

Jolicoeur, P. 1963. The multivariate generalization of the allometry equation. *Biometrics*. 19(3), 497-499.

Jolicoeur, P. 1989. A simplified model for bivariate complex allometry. *Journal of Theoretical Biology*. 140,41-49.

Kaandorp, A. J. 1994. *Fractal Modelling Growth and Form in Biology*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg. Germany. 1-126 pp.

Keita, S.O. 2004. Exploring northeast african metric craniofacial variation at the individual level: a comparative study using principal components analysis. *American Journal of Human Biology* 16(6), 679-689.

Larson, P. M. 2002. Chondrocranial development in larval *Rana sylvatica* (Anura: Ranidae): Morphometric analysis of cranial allometry and ontogenetic shape change. *Journal of Morphology* 252(2), 131-144.

Lele, S., Richtsmeier, J.T. 1991. Euclidean distance matrix analysis: a coordinate-free approach for comparing biological shapes using landmark data. *American Journal of Physical Anthropology* 86(3), 415-427.

Lieberman DE, Carlo J, Ponce de Leon M, Zollikofer CP. 2007. A geometric morphometric analysis of heterochrony in the cranium of chimpanzees and bonobos. *Journal of Human Evolution* Jan 5; [Epub ahead of print]

Lindsted, L., and P.J. Schaeffer. 2002. Use of allometry in predicting anatomical and physiological parameters in mammals. *Laboratory Animals* 1: 1-19.

Lleonart, J., J. Salat and G.J. Torres. 2000. Removing allometric effects of body size in morphological analysis. *Journal of Theoretical Biology* 1: 85-93.

O'higgins, P. 2000. The of morphological variation in the hominid fossil record: biology, landmarks and geometry. *J Anat* 197(1):103-120.

Pough E.H. 1998. *Herpetology*. Prentice Hall. U.S.A. pp. 227-234.

McNamara, K. J. 1995. *Evolutionary Change and Heterochrony*. John Wiley & Sons Inc. England. pp.107-156.

Neville, A. C. 1976. *Animal Asymmetry*. The Camelot Press Ltd, Southampton. Edition. Great Britain. 60 p.

Nevill, A.M. 1994. The need to scale for differences in body size and mass: an explanation of Kleiber's 0.75 exponent. *Journal of Applied Physiology* 6: 2870-2873.

Nevill, A.M. and R.L. Holder. 1995. Scaling, normalizing and per ratio standards: an allometric modeling approach. *Journal of Applied Physiology* 3: 1027-1031.

Nyhart, L.K. 1995. *Biology Takes Form*. The University of Chicago Press. USA. 1-65 pp.

Patterson, C. 1982. Morphological characters and homology. pp. 21-74. In K. A. Joyse & A.E. Friday (eds.) *Problems of phylogenetic reconstruction*. Academic Press. London.

Reyment, R.A. 1997. Evolution of shape in Oligocene and Miocene Notocarinovalva (Ostracoda, Crustacea): A multivariate statistical study. *Bulletin of Mathematical Biology* 59(1), 63-87.

Reiss, M. J. 1989. *The allometry of growth and reproduction*. Cambridge University Press. Great Britain. 177 p.

Rosner, B. 2000. *Fundamentals of Biostatistics*, 5th edition. Duxbury, Thompson Learning. USA. Chapter 12.

Russell, E. S., 1982. *Form and Function a contribution to the history of animal morphology*. The University of Chicago Press. Reprint of the originally published: London: J. Murray 1916. USA. ix - xxxix , 1-132 pp.

Sánchez, G.F., Miramontes V.P. y Gutiérrez S.J.L., (Coords). 2002. *Clásicos de la biología matemática*. Siglo Veintiuno Editores. México.

Schmidt-Nielsen, K. (1989). *Scaling, Why is Animal Size so Important?*. Cambridge University Press. USA.

Schwenk, K. and G. P. Wagner. 2001. Function and the evolution of phenotype stability: connection pattern to process. *Amer. Zool.* 41: 552- 563.

Steyn, M., E. Pretorius and L. Hutten. 2004. Geometric morphometric analysis of the greater sciatic notch in South Africans. *Homo: internationale Zeitschrift für die vergleichende Forschung am Menschen* 3:197-206.

Taplin, L. E. 1989. Historical zoogeography of the Eusuchian Crocodylians: A physiological perspective. *Amer. Zool.* 29: 885- 901.

Taylor, J.V., DiBennardo, R. 1980. Cranial capacity/cranial base relationships and prediction of vault form: a canonical correlation analysis. *American Journal of Physical Anthropology* 53(1),151-158.

Thompson, W. D., 1979. *On the Growth and Form*. Vol. I. Cambridge University Press. Reprint of the 1942 2a edition. Great Britain. 1-89, 216-242 pp.

Von Bertalanffy, L. 2001. Teoría General de Sistemas. Fondo de Cultura Económica. 13ª. Reimpresión. México. 311 p.

Waddington, H. C. (editor), 1976. Hacia una biología Teórica. Alianza Editorial. Traducción de la 1ª edición por International Union of Biological Sciences & Edinburg University Press 1968. España. 1-197 pp.

Weins, J.J., 1993. Phylogenetic Relationships of Phrynosomatid Lizards and Monophyly of the Sceloporus Group. *Copeia*. 2, 287 – 299.

Wagner, G. P. 1988. The significance of developmental constraints for phenotypic evolution by Natural Selection. pp. 222-229. In G. de Jong. (ed). Population Genetics and Evolution. Springer-Verlag. Berlin.

Wagner, G. P. 1989. The origin of morphological characters and the biological basis of homology. *Evolution* 43(6): 1157- 1171.

Weichert, Ch. K. 1977. Elementos de Anatomía de los Cordados. McGraw-Hill. México.

West, G.B., J.H. Brown and B.J. Enquist. 1999. The fourth dimension of life: fractal geometry and allometric scaling of organisms. *Science* 284(5420):1677-9.

Wong, W.W., N.F. Butte, A.C. Hergenroeder, R. B. Hill, J.E. Stuff and E.O. Smith (1996). Are basal metabolic rate prediction equations appropriate for female children and adolescents?. *Journal of Applied Physiology* 6: 2407-2414.

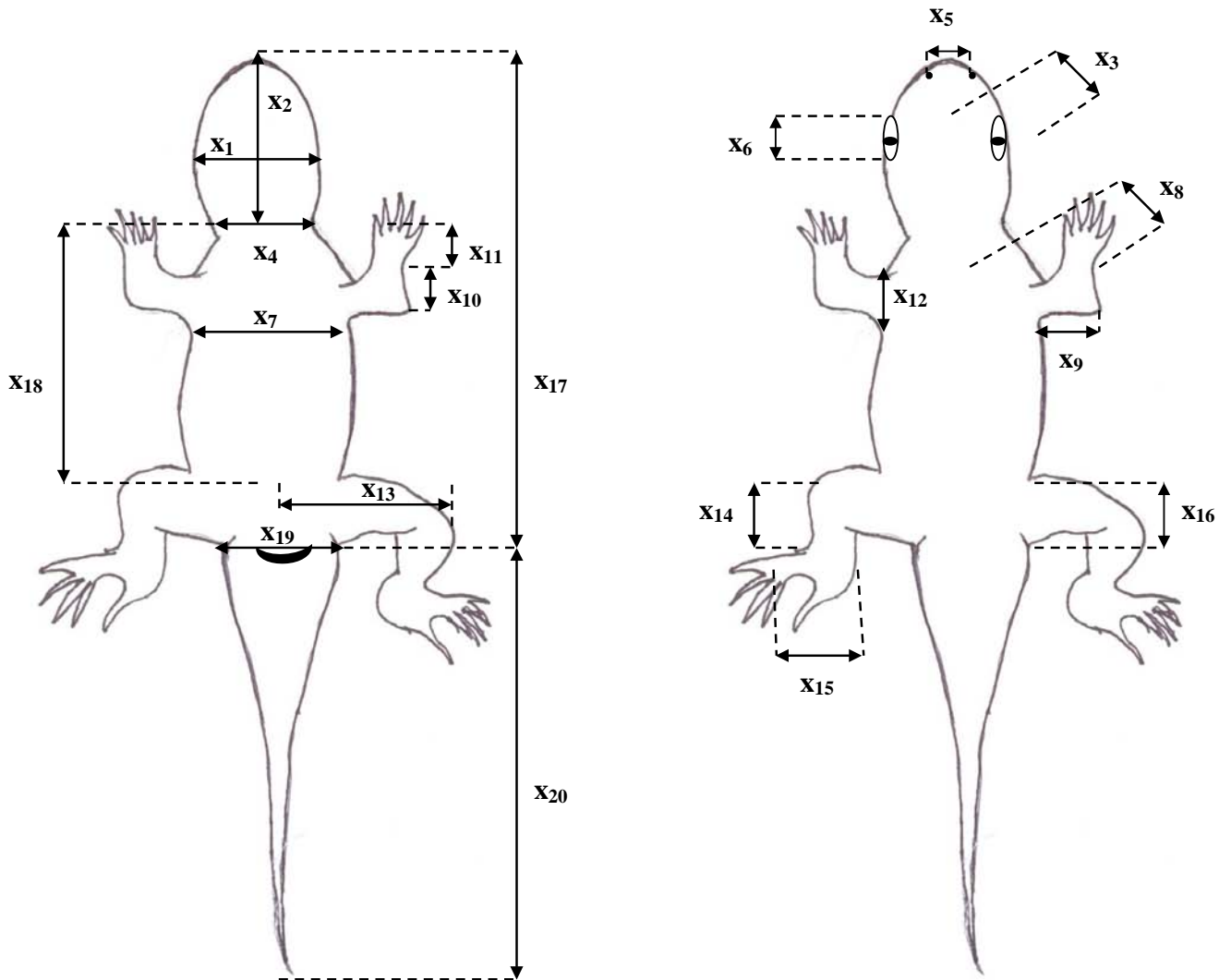
Zar, J.H., 1999. Biostatistical Analysis. Prentice Hall, Inc. U.S.A.

Zelditch, M. L (ed). 2001. Beyond Heterocrony. Wiley-Liss. U.S.A. pp. vii, 15-21.

Zelditch, M.L., Swiderski, D.L., Sheets, H.D. and Fink, W.L. 2004. Geometric Morphometrics for biologists: A primer. Elsevier Academic Press. U.S.A. Chapters 1-6.

Zúñiga, V.J.J., Reznick, D.N. and Johnson, J. B. 2007. Habitat predicts reproductive superfetation and body shape in the livebearing fish *Poeciliopsis turrubarensis*.

Apéndice 1: Variables Morfométricas para describir la morfología externa de *Callisaurus draconoides*, *Phrynosoma orbiculare* y *Uta stansburiana*.



x_1 : ancho de la cabeza, x_2 : longitud de la cabeza, x_3 : altura de la cabeza, x_4 : ancho del cuello, x_5 : distancia entre fosas nasales, x_6 : eje mayor del ojo, x_7 : ancho del tórax, x_8 : altura del tórax, x_9 : longitud del húmero, x_{10} : longitud del radio, x_{11} : longitud del metacarpo, x_{12} : ancho de la base del miembro anterior, x_{13} : longitud del fémur, x_{14} : longitud de la tibia, x_{15} : longitud del metatarso, x_{16} : ancho de la base del miembro posterior, x_{17} : longitud hocico - cloaca, x_{18} : longitud del cuerpo, x_{19} : ancho de la base de la cola, x_{20} : longitud de la cola.

Apéndice 3: Estadística básica para las medias de los valores del conjunto de variables contenidas en los modelos morfométricos de las tres especies de lagartijas.

a) *Callisaurus draconoides*

(El número de columna corresponde al número de la variable morfométrica)

Summary Statistics

	Col_1	Col_10	Col_11	Col_12	Col_13
Count	6	6	6	6	6
Average	10.6383	10.2517	4.38167	3.30167	17.0017
Variance	0.748697	1.4335	0.353937	0.226017	2.31206
Standard deviation	0.865273	1.19729	0.594926	0.475412	1.52054
Minimum	9.68	8.05	3.75	2.77	14.26
Maximum	11.76	11.33	5.31	3.89	18.78
Std. skewness	0.17295	-1.44362	0.690457	0.249274	-1.22902
Std. kurtosis	-0.871092	1.31341	-0.267805	-1.16359	1.26121
Sum	63.83	61.51	26.29	19.81	102.01

	Col_14	Col_15	Col_16	Col_17	Col_18
Count	6	6	6	6	6
Average	15.8167	9.995	6.88833	62.7667	38.3683
Variance	2.55207	2.11355	1.22798	32.8964	8.60566
Standard deviation	1.59752	1.45381	1.10814	5.73554	2.93354
Minimum	13.02	7.47	6.06	54.45	33.96
Maximum	17.87	11.65	8.79	69.92	41.94
Std. skewness	-0.951654	-0.967476	1.32036	-0.15568	-0.344737
Std. kurtosis	1.12833	0.802249	0.242513	-0.4389	-0.358578
Sum	94.9	59.97	41.33	376.6	230.21

	Col_19	Col_2	Col_20	Col_3	Col_4
Count	6	6	6	6	6
Average	9.11167	16.2583	77.2667	7.82167	8.37333
Variance	0.967177	1.24398	80.8641	0.794377	0.845787
Standard deviation	0.983451	1.11534	8.99245	0.891278	0.919667
Minimum	7.86	14.82	63.6	6.59	7.0
Maximum	10.73	17.33	86.27	8.86	9.43
Std. skewness	0.706017	-0.365015	-0.566685	-0.165599	-0.434119
Std. kurtosis	0.42675	-1.19653	-0.563361	-0.667292	-0.562489
Sum	54.67	97.55	463.6	46.93	50.24

	Col_5	Col_6	Col_7	Col_8	Col_9
Count	6	6	6	6	6
Average	2.75833	5.25333	11.58	9.40167	14.1433
Variance	0.191377	0.690307	0.94376	1.48394	2.72563
Standard deviation	0.437466	0.830847	0.971473	1.21817	1.65095
Minimum	2.36	4.45	10.59	7.75	11.38
Maximum	3.46	6.46	12.73	10.51	16.4
Std. skewness	0.963357	0.563544	0.300168	-0.533949	-0.603771
Std. kurtosis	-0.242223	-0.808825	-1.2389	-1.00447	0.867659
Sum	16.55	31.52	69.48	56.41	84.86

b) *Phrynosoma orbiculare*

(El número de columna corresponde al número de la variable morfométrica)

Summary Statistics

	Col_1	Col_10	Col_11	Col_12	Col_13
Count	5	5	5	5	5
Average	17.026	10.608	5.218	4.648	15.624
Variance	2.83528	0.64472	0.25357	0.20952	2.68268
Standard deviation	1.68383	0.802945	0.503557	0.457734	1.63789
Minimum	15.38	9.73	4.47	3.99	13.56
Maximum	19.83	11.51	5.71	5.22	17.8
Stnd. skewness	1.36321	0.0353286	-0.787509	-0.341885	0.106469
Stnd. kurtosis	1.27816	-1.24896	-0.164195	0.225476	-0.3143
Sum	85.13	53.04	26.09	23.24	78.12

	Col_14	Col_15	Col_16	Col_17	Col_18
Count	5	5	5	5	5
Average	12.734	6.884	6.594	69.214	42.822
Variance	1.26293	0.18548	0.20773	32.1857	10.9281
Standard deviation	1.1238	0.430674	0.455774	5.67325	3.30577
Minimum	11.43	6.32	6.19	63.89	39.6
Maximum	13.92	7.38	7.33	75.67	46.77
Stnd. skewness	0.00145657	-0.302682	1.15865	0.263845	0.47556
Stnd. kurtosis	-1.21152	-0.730382	0.788117	-1.35108	-1.34726
Sum	63.67	34.42	32.97	346.07	214.11

	Col_19	Col_2	Col_20	Col_3	Col_4
Count	5	5	5	5	5
Average	11.566	17.576	37.036	11.618	12.426
Variance	1.27793	0.98088	34.1359	0.90657	1.01018
Standard deviation	1.13046	0.990394	5.84259	0.95214	1.00508
Minimum	10.56	16.22	30.28	10.28	11.4
Maximum	12.81	18.82	44.72	12.62	14.06
Stnd. skewness	0.494513	-0.258627	0.286164	-0.482247	1.18797
Stnd. kurtosis	-1.4772	-0.152979	-0.692283	-0.458522	0.979585
Sum	57.83	87.88	185.18	58.09	62.13

	Col_5	Col_6	Col_7	Col_8	Col_9
Count	5	5	5	5	5
Average	3.172	4.604	19.876	15.118	14.068
Variance	0.02952	0.10878	3.73563	4.11242	0.95547
Standard deviation	0.171814	0.329818	1.93278	2.02791	0.977481
Minimum	2.95	4.25	17.17	12.78	12.64
Maximum	3.35	5.03	22.56	17.35	15.11
Stnd. skewness	-0.290189	0.0603685	-0.018999	-0.288423	-0.695508
Stnd. kurtosis	-0.944726	-0.815073	0.666093	-1.22311	-0.203337
Sum	15.86	23.02	99.38	75.59	70.34

c) *Uta stansburiana*

(El número de columna corresponde al número de la variable morfométrica)

Summary Statistics

	Col_1	Col_10	Col_11	Col_12	Col_13
Count	5	5	5	5	5
Average	8.874	5.888	2.684	2.492	11.604
Variance	0.41103	0.14597	0.01113	0.05552	0.68023
Standard deviation	0.641116	0.38206	0.105499	0.235627	0.824761
Minimum	8.16	5.33	2.62	2.25	10.55
Maximum	9.79	6.34	2.87	2.81	12.48
Std. skewness	0.510671	-0.545539	1.89742	0.243025	-0.234437
Std. kurtosis	-0.242631	0.109823	2.02327	-0.648744	-0.953874
Sum	44.37	29.44	13.42	12.46	58.02

	Col_14	Col_15	Col_16	Col_17	Col_18
Count	5	5	5	5	5
Average	8.526	5.164	4.744	46.622	28.324
Variance	0.17573	0.19078	0.29043	7.98312	2.87518
Standard deviation	0.419202	0.436784	0.538916	2.82544	1.69564
Minimum	7.91	4.81	4.18	42.68	26.11
Maximum	8.98	5.79	5.39	50.0	30.47
Std. skewness	-0.68402	0.793495	0.327151	-0.29421	0.0181993
Std. kurtosis	-0.103208	-0.640797	-1.22665	-0.19151	-0.385325
Sum	42.63	25.82	23.72	233.11	141.62

	Col_19	Col_2	Col_20	Col_3	Col_4
Count	5	5	5	5	5
Average	6.14	14.196	70.236	5.486	7.084
Variance	0.35125	0.67693	37.8425	0.11603	0.31163
Standard deviation	0.592663	0.822758	6.15163	0.340632	0.558238
Minimum	5.34	13.1	59.7	5.12	6.35
Maximum	6.77	14.98	75.2	5.91	7.62
Std. skewness	-0.276265	-0.358231	-1.62603	0.330399	-0.29665
Std. kurtosis	-0.648003	-0.834855	1.57279	-1.08688	-0.873226
Sum	30.7	70.98	351.18	27.43	35.42

	Col_5	Col_6	Col_7	Col_8	Col_9
Count	5	5	5	5	5
Average	2.094	4.814	9.454	7.14	9.0
Variance	0.01078	0.06373	0.30763	0.45395	0.60745
Standard deviation	0.103827	0.252448	0.554644	0.673758	0.779391
Minimum	1.94	4.59	8.81	6.15	7.92
Maximum	2.23	5.23	10.2	7.88	10.0
Std. skewness	-0.381215	1.31091	0.313589	-0.582393	-0.151756
Std. kurtosis	0.791996	1.03817	-0.554765	-0.00550458	0.0610486
Sum	10.47	24.07	47.27	35.7	45.0

Apéndice 4: Coeficiente de correlación para pares de variables morfométricas utilizadas para la construcción de los modelos morfométricos de las tres especies de lagartijas (Solo se presenta una muestra del total de coeficientes calculados el cual corresponde al número de combinaciones de las 20 variables tomadas de 2 en 2).

a) *Callisaurus draconoides*

El número de columna corresponde al número de la variable morfométrica, inmediatamente debajo de éste se encuentra el coeficiente de correlación. El valor entre paréntesis corresponde al número de pares de datos usados para calcular el coeficiente y el tercer número es el valor de p.

Correlations

	Col_1	Col_10	Col_11	Col_12	Col_13
Col_1		0.8157 (6) 0.0478	0.9728 (6) 0.0011	0.7625 (6) 0.0779	0.7446 (6) 0.0895
Col_10	0.8157 (6) 0.0478		0.8136 (6) 0.0489	0.5894 (6) 0.2182	0.9163 (6) 0.0102
Col_11	0.9728 (6) 0.0011	0.8136 (6) 0.0489		0.6013 (6) 0.2067	0.7976 (6) 0.0573
Col_12	0.7625 (6) 0.0779	0.5894 (6) 0.2182	0.6013 (6) 0.2067		0.3485 (6) 0.4984
Col_13	0.7446 (6) 0.0895	0.9163 (6) 0.0102	0.7976 (6) 0.0573	0.3485 (6) 0.4984	
Col_14	0.8106 (6) 0.0504	0.9446 (6) 0.0045	0.8609 (6) 0.0277	0.4211 (6) 0.4057	0.9900 (6) 0.0001
Col_15	0.8486 (6) 0.0327	0.9891 (6) 0.0002	0.8709 (6) 0.0239	0.5555 (6) 0.2525	0.9221 (6) 0.0089
Col_16	0.9036 (6) 0.0135	0.6888 (6) 0.1302	0.9630 (6) 0.0020	0.4955 (6) 0.3175	0.6616 (6) 0.1524
Col_17	0.9245 (6) 0.0083	0.9368 (6) 0.0059	0.9140 (6) 0.0108	0.7252 (6) 0.1029	0.8167 (6) 0.0473
Col_18	0.9287 (6) 0.0074	0.9426 (6) 0.0048	0.9088 (6) 0.0121	0.7433 (6) 0.0904	0.8414 (6) 0.0357
Col_19	0.9289 (6) 0.0074	0.8648 (6) 0.0262	0.9789 (6) 0.0007	0.5338 (6) 0.2754	0.8673 (6) 0.0252
Col_2	0.5339 (6) 0.2752	0.7658 (6) 0.0759	0.5906 (6) 0.2171	0.3535 (6) 0.4919	0.5825 (6) 0.2251
Col_20	0.8580 (6) 0.0288	0.9252 (6) 0.0082	0.8144 (6) 0.0485	0.7876 (6) 0.0629	0.7675 (6) 0.0748
Col_3	0.9570 (6) 0.0027	0.9091 (6) 0.0120	0.9355 (6) 0.0061	0.6928 (6) 0.1271	0.8284 (6) 0.0416

b) *Phrynosoma orbiculare*

El número de columna corresponde al número de la variable morfométrica, inmediatamente abajo se encuentra el coeficiente de correlación. El valor entre paréntesis corresponde al tamaño de la muestra y el tercer número es el valor de p.

Correlations

	Col_1	Col_10	Col_11	Col_12	Col_13
Col_1		0.8208 (5) 0.0886	0.7912 (5) 0.1109	0.9105 (5) 0.0317	0.6048 (5) 0.2799
Col_10	0.8208 (5) 0.0886		0.9446 (5) 0.0155	0.8698 (5) 0.0553	0.7890 (5) 0.1126
Col_11	0.7912 (5) 0.1109	0.9446 (5) 0.0155		0.9177 (5) 0.0280	0.7953 (5) 0.1077
Col_12	0.9105 (5) 0.0317	0.8698 (5) 0.0553	0.9177 (5) 0.0280		0.8409 (5) 0.0744
Col_13	0.6048 (5) 0.2799	0.7890 (5) 0.1126	0.7953 (5) 0.1077	0.8409 (5) 0.0744	
Col_14	0.7461 (5) 0.1476	0.9768 (5) 0.0042	0.8602 (5) 0.0614	0.7553 (5) 0.1398	0.7175 (5) 0.1724
Col_15	0.8438 (5) 0.0723	0.9759 (5) 0.0045	0.9854 (5) 0.0021	0.9053 (5) 0.0345	0.7464 (5) 0.1474
Col_16	0.9484 (5) 0.0139	0.8648 (5) 0.0584	0.8217 (5) 0.0879	0.8252 (5) 0.0854	0.4842 (5) 0.4086
Col_17	0.7375 (5) 0.1549	0.9791 (5) 0.0036	0.8831 (5) 0.0471	0.8087 (5) 0.0975	0.8326 (5) 0.0801
Col_18	0.7875 (5) 0.1138	0.9162 (5) 0.0288	0.7474 (5) 0.1465	0.7570 (5) 0.1384	0.7488 (5) 0.1453
Col_19	0.8034 (5) 0.1015	0.9531 (5) 0.0121	0.8449 (5) 0.0716	0.8539 (5) 0.0656	0.8665 (5) 0.0574
Col_2	0.8695 (5) 0.0555	0.9113 (5) 0.0313	0.9632 (5) 0.0084	0.8986 (5) 0.0381	0.6366 (5) 0.2481
Col_20	0.6543 (5) 0.2310	0.9416 (5) 0.0168	0.9009 (5) 0.0369	0.8225 (5) 0.0873	0.9198 (5) 0.0269
Col_3	0.7493 (5) 0.1449	0.8140 (5) 0.0936	0.9176 (5) 0.0280	0.7923 (5) 0.1100	0.4972 (5) 0.3941
Col_4	0.9346 (5) 0.0199	0.7158 (5) 0.1739	0.7520 (5) 0.1426	0.8105 (5) 0.0962	0.3754 (5) 0.5335
Col_5	0.7333 (5) 0.1586	0.6575 (5) 0.2279	0.5676 (5) 0.3183	0.7891 (5) 0.1126	0.8423 (5) 0.0734

c) *Uta stansburiana*

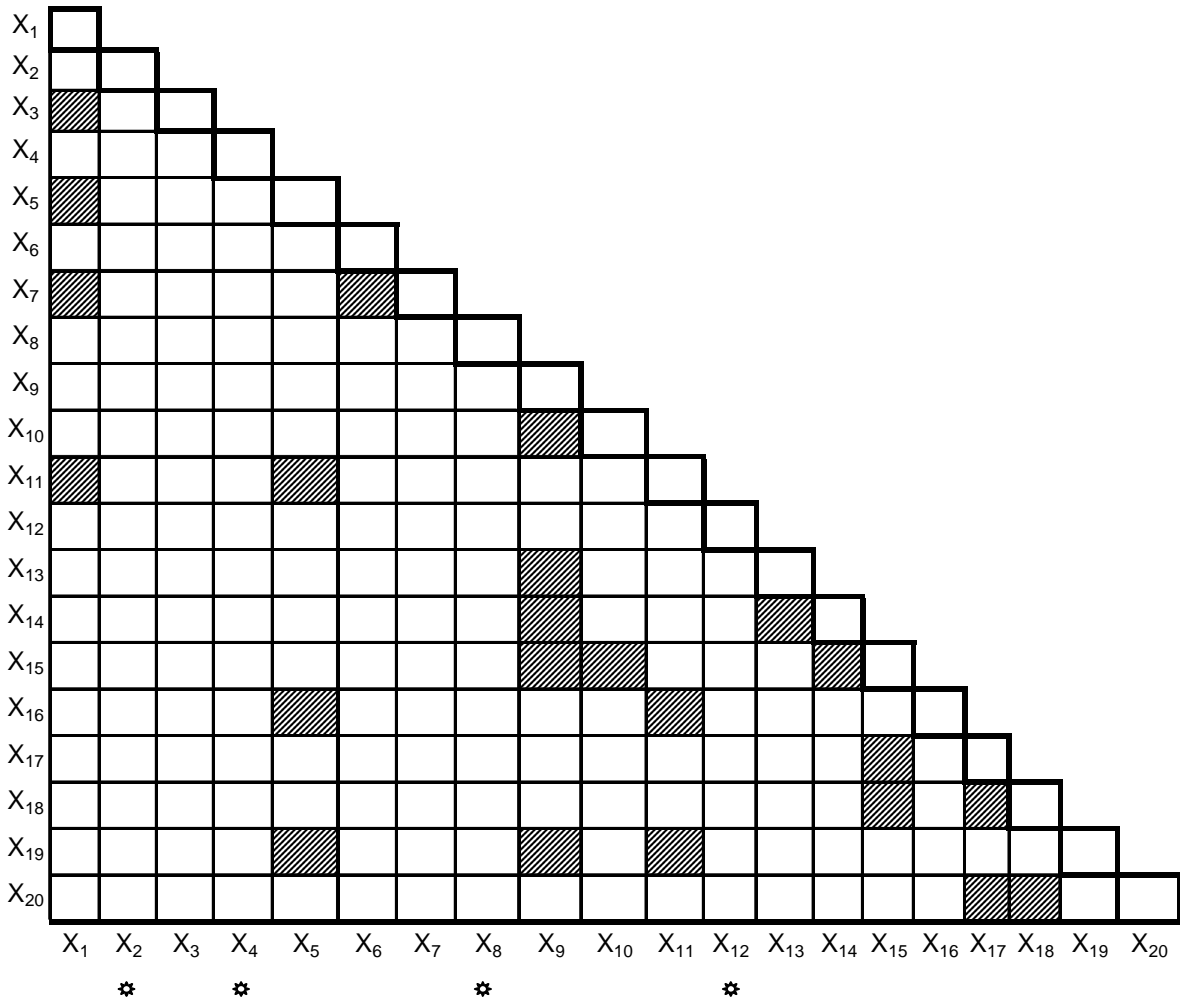
El número de columna corresponde al número de la variable morfométrica, inmediatamente abajo se encuentra el coeficiente de correlación. El valor entre paréntesis corresponde al tamaño de la muestra y el tercer número es el valor de p.

Correlations

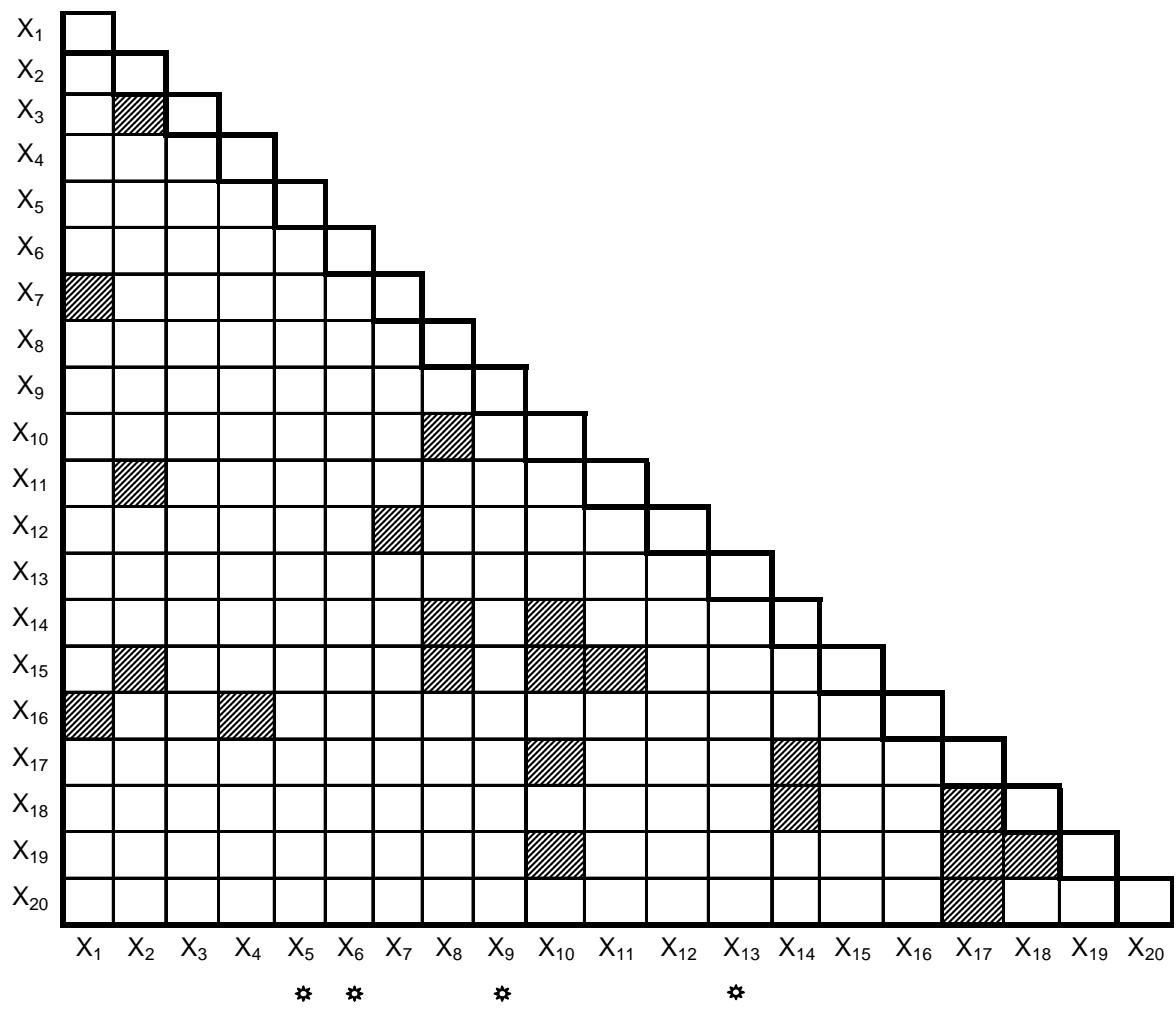
	Col_1	Col_10	Col_11	Col_12	Col_13
Col_1		0.8539 (5) 0.0655	0.6927 (5) 0.1948	0.9787 (5) 0.0037	0.9101 (5) 0.0319
Col_10	0.8539 (5) 0.0655		0.5814 (5) 0.3039	0.7451 (5) 0.1484	0.7846 (5) 0.1160
Col_11	0.6927 (5) 0.1948	0.5814 (5) 0.3039		0.6352 (5) 0.2495	0.3356 (5) 0.5808
Col_12	0.9787 (5) 0.0037	0.7451 (5) 0.1484	0.6352 (5) 0.2495		0.9082 (5) 0.0329
Col_13	0.9101 (5) 0.0319	0.7846 (5) 0.1160	0.3356 (5) 0.5808	0.9082 (5) 0.0329	
Col_14	0.9412 (5) 0.0170	0.8570 (5) 0.0635	0.4674 (5) 0.4274	0.9371 (5) 0.0188	0.9478 (5) 0.0142
Col_15	0.9651 (5) 0.0078	0.7849 (5) 0.1158	0.7168 (5) 0.1730	0.9320 (5) 0.0211	0.8673 (5) 0.0568
Col_16	0.9351 (5) 0.0197	0.6934 (5) 0.1942	0.5647 (5) 0.3213	0.9345 (5) 0.0199	0.9156 (5) 0.0291
Col_17	0.9699 (5) 0.0063	0.9179 (5) 0.0279	0.5468 (5) 0.3402	0.9330 (5) 0.0206	0.9517 (5) 0.0126
Col_18	0.9758 (5) 0.0045	0.9294 (5) 0.0223	0.5977 (5) 0.2871	0.9246 (5) 0.0246	0.9367 (5) 0.0189
Col_19	0.8207 (5) 0.0887	0.4875 (5) 0.4049	0.3742 (5) 0.5349	0.8674 (5) 0.0568	0.8749 (5) 0.0521
Col_2	0.9345 (5) 0.0199	0.8207 (5) 0.0886	0.3919 (5) 0.5141	0.9284 (5) 0.0227	0.9962 (5) 0.0003
Col_20	0.6302 (5) 0.2544	0.7266 (5) 0.1644	-0.0153 (5) 0.9806	0.6200 (5) 0.2646	0.8100 (5) 0.0965
Col_3	0.7351 (5) 0.1570	0.7497 (5) 0.1446	0.4054 (5) 0.4983	0.6324 (5) 0.2522	0.7713 (5) 0.1267
Col_4	0.9362 (5) 0.0192	0.8235 (5) 0.0866	0.3978 (5) 0.5072	0.9270 (5) 0.0234	0.9967 (5) 0.0002
Col_5	0.9326 (5) 0.0208	0.9418 (5) 0.0167	0.6258 (5) 0.2588	0.8856 (5) 0.0457	0.8455 (5) 0.0712

Apéndice 5: Matriz de correlaciones entre pares de variables morfométricas, (marcadas con cuadros oscuros), utilizadas para la construcción de los modelos morfométricos de las tres especies de lagartijas. Todos los valores para $r \geq 0.95$ con signo positivo y $p < 0.05$. Las variables marcadas con el signo* no se correlacionan con ninguna otra.

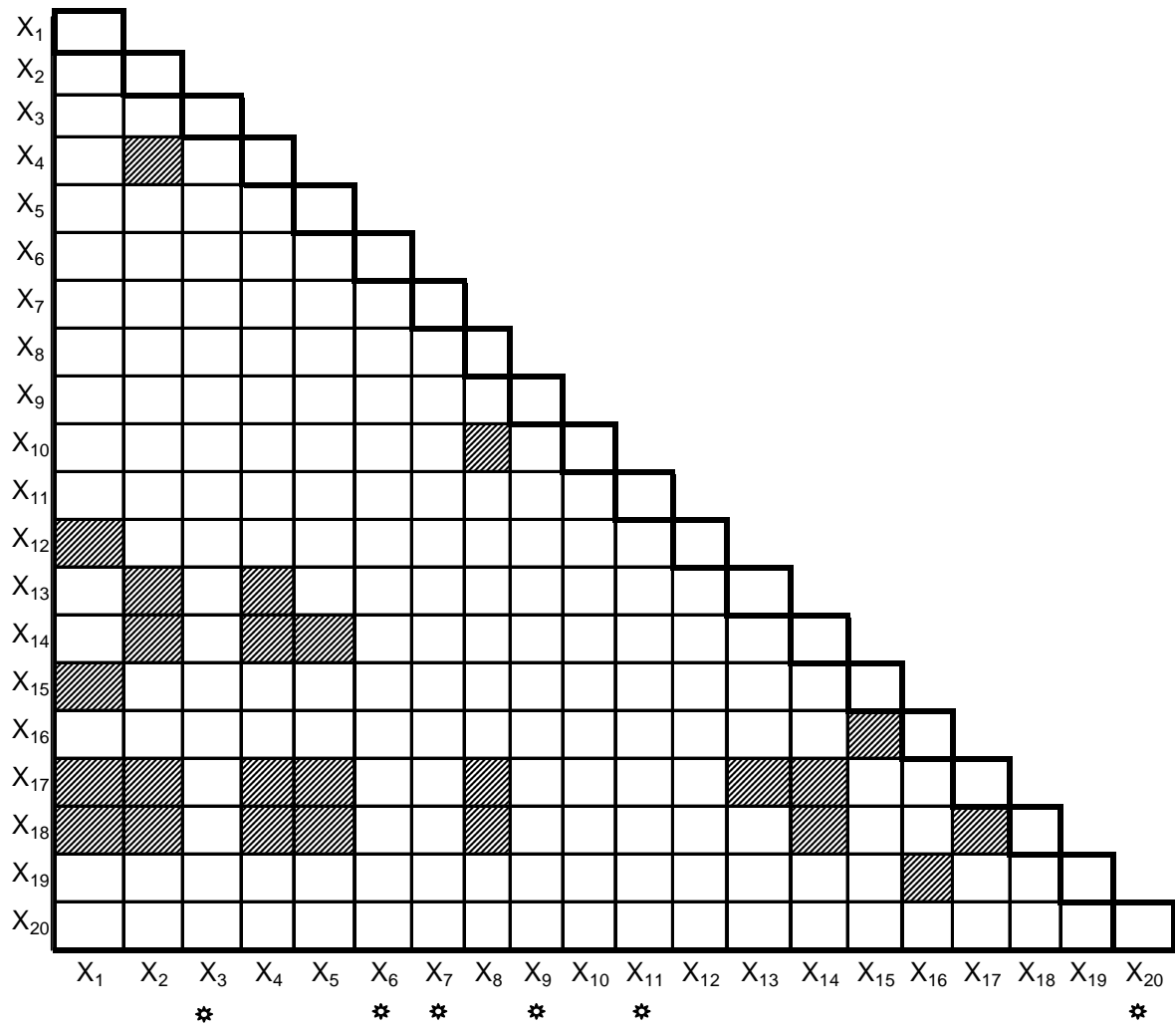
a) *Callisaurus draconoides*



b) *Phrynosoma orbiculare*



c) *Uta stansburiana*



Capítulo II: Análisis de los cambios en el plan corporal de un taxón en su área de distribución.

A multivariate generalization of the allometric model based on systems theory applied to the analysis of morphometric variability.

Juan R. Cázares¹, Fausto R. Méndez De la Cruz² and Pedro Miramontes³.

¹Departamento de Ecología Evolutiva, Instituto de Ecología. Universidad Nacional Autónoma de México. A. P. 70 - 275. C. P. 04510. México, D. F. México.

²Laboratorio de Herpetología, Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. A. P. 70-153. C. P. 04510. México, D. F. México.

³Departamento de Matemáticas. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. A. P. C.P. 04510. México, D. F. México

Corresponding author: Juan Rivera-Cázares cazaresrj@yahoo.com.mx

Key words: Multivariate Allometry, Morphometric Models, Morphometry, Morphological Variability, *Bufo viridis*.

Abstract

Diverse mathematical models that analyze biological form have been developed in the past. The structure of these models vary from simple (ratios) to complex (multivariate models) and their inference abilities are also variable. Some techniques used to analyze form only permit the description of variation between individuals (principal component analysis) or the differentiation of groups (canonical variate analysis). Some models (allometric) are reductionist because they only analyze changes between two morphometric variables of the total group that form the morphological structure without considering it as a system. Others simultaneously include the changes of all these variables without taking into account how they relate (models based in landmarks).

This research was based in conceiving the concept of biological form as a system which enabled us to derive a multivariate morphometric model that consists of a system of simultaneous equations that we applied to the analysis of the intraspecific morphological variation of the green toad *Bufo viridis*. This model can be considered as a generalization of the allometric model. The conclusions of another research in relation to the geographical patterns of morphometric variation of this species are contrasted with the conclusions obtained from the analysis of the transformations in the morphological structure of the green toads of the same populations determined by the morphometric models exposed in this paper.

Introduction

The study of biological form has been important since ancient times and the existence of diverse body plans in living beings has been one of the most interesting subjects in biology of all times. Aristotle and other greek philosophers established the basis for formal studies of corporal structure that practically remained without changes during many centuries until the Middle Ages when an interest in this topic resurged. Since then a continuous progress in the research of morphological variation developed reaching one of its highest moments during the first half of the nineteenth century when important advancements in the study of anatomy and comparative morphology took place. It was in this period of time when the school of rationalist morphologists evolved (Aranda, 1977, Miramontes y Gutiérrez, 2002). The application of mathematics to the study of biological form surged at the end of the nineteenth century with the investigations that originated the concept of allometry. Since the beginning of the twentieth century until our present times mathematical research in the study of biological form and its relation with function has developed notably catalyzed by the application of techniques for multivariate analysis and by concepts such as the General Systems Theory (von Bertalanffy, 1968) and Fractal Geometry (West, et al. 1999).

The allometric equation of Huxley $Y = bX^a$ is commonly used to relate morphological or physiological variables with size or body mass (Heusner, 1991; Nevill, 1994; Gunter and Morgado, 1996). One of the most important applications of this equation is the capacity to scalate, to predict a characteristic of an organism based on another when its size is modified (Schmidt-Nielsen, 1984; Batterham *et al.*, 1997; Lindsted and Schaeffer, 2002).

However, the allometric model only relates two variables at a time. Jolicoeur (1963) shows the importance that the allometric equation has had in studying relative growth and

transformations of form during development. He cites Simpson, Roe and Lewontin who state that it is not evident how to extend the allometric equation to include more than two variables. He mentions that various attempts have been made to generalize this equation, among them, those that employ multiple regression and the first principal component of the correlation matrix of logarithms. This author proposes a generalization of the allometric model based in the first principal component of the covariance matrix of logarithms.

Zelditch *et al* (2004, Ch.1) state that in their beginnings geometric morphometrics was not related to the analysis of biological form but during our present times diverse landmark-based techniques that permit to visualize differences between complex structures have been developed. These authors did an important revision of the methods for the analysis of biological form called superimposition methods where they show their advantages and disadvantages (Ch.5). Reyment (1997) mentions that the development of techniques in geometric morphometrics is mainly due to Bookstein, who is also the author of the thin-plate spline technique (Bookstein, 1989).

Next we will refer to some examples of the multivariate methods for the quantitative analysis of biological form as well as to some their applications:

Canonical correlation analysis: Taylor (1980) employed this method to test a hypothetical relation between the vault form and the cranial capacity relative to length of the chondrocranium. He found that in terms of explained variation the highest covariance between the vault and the chondrocranium variables was size. He concludes that the hypothesis that the vault form is determined by the facial longitude is not sustainable because both characters are not related.

Complex allometry: Jolicoeur, (1989) proposed a model based in the Gompertz growth curve to describe cases of bivariate complex allometry, in which variables are not proportional to powers of each other as in the case of simple allometry. This author proposes a hypothesis test derived from his model. He presents some cases in which his model is applied to mammals, fishes and reptiles.

Euclidean distance matrix analysis (EDMA): Lele (1991) states that a biological form consists of size and shape. He criticizes the studies that compare forms by employing landmarks and proposes a method based on the matrix of euclidean distance that represents the form of an object. He applies this method by analyzing the morphological differences between normal children and infants affected by the Crouzon and Apert syndromes.

Principal Components Analysis : Keita (2004) applied an analysis of principal components to the study of human skulls of Europe, northeast Africa and other parts of this Continent. He found that the first component captures variation due to skull size in all regions.

Geometric morphometrics: Larson (2002) used geometric morphometrics to analyze quantitatively changes in form related to body size in a series of larvae of *Rana sylvatica*. The geometric morphometric analysis based on 11 chondrocranial landmarks revealed that body size explains a quarter or a third of total form variation. He concludes that the anuran chondrocranium is not a static structure during premetamorphosis and development.

The present study develops a method that establishes simultaneously the quantitative relations between multiple morphometric variables of organisms with a complete or partial isometric growth to obtain a system of simultaneous linear equations that constitutes a model with high descriptive and inferential capacities. In the case of organisms with complete allometric growth the same methodology can be applied after calculating the logarithms of the values of the group of variables. Morphometric Models that consist of a

System of Simultaneous Linear Equations (MMSSLE) for each of the three groups of populations of *Bufo viridis* are obtained. And the relation that exists between these groups of populations as a function of their morphological resemblance is proposed.

We do not pretend that our proposal of a morphometric model based in a system of equations is superior to the conventional multivariate methods. Our goal is to offer an alternative tool for the quantitative analysis of morphological structures to which we attribute some properties as the capacity to predict the complete set of variables contained in the model from one or two of them or the ability to determine the limits of the morphometric field of a morphological structure. The model consists of a system of equations that only is valid for a set solution and, therefore, establishes the limits in which a total structure or part of it can be modified without changing its form radically.

Furthermore, math employed in the formulation of models based in systems of linear equations is not as complex as the one used in conventional multivariate methods.

Prior morphometric analysis *Bufo viridis*

Castellano and Giacoma (1998) analyzed the interpopulational variation of morphometric characters observed in 10 Italian populations of the green toad *Bufo viridis*. These authors initially considered that variations in form and size exist and, thus, tried to establish their causes. They propose a hypothesis which considers that climatic and geographical factors are the causal agents of the variation found among populations. In their conclusions they state that obvious morphological differentiation exists among the populations of the continent and the islands due mainly to body size. The assumed correlation among morphological and climatic factors disappears when these are evaluated in the continental

populations. However, the importance of the geographical distance as a determinant factor in gene flow and consequently in the morphological variation is emphasized. An important feature of the study of Castellano and Giacomini related to this investigation is that it finds that morphological variation among all the populations exhibits a pattern that is related to geographical factors. They built a dendrogram (Fig. 6a) in which we can find that, with the exception of the population of Pelestrina, the other 9 populations form three homogeneous groups that can be ordered according to their morphometric external characters (Fig. 1).

The models

George Cuvier (Russell, 1982. Ch.3) established important conclusions about the relations between the parts of a living being. In his principle of correlation he establishes the possibility of reconstructing the complete structure of an organism from a single part if its corporal structure is comprehended. The mathematical expression of this principle is identified in this work with the purpose of formulating a morphometric model that consists of a system of simultaneous equations that can be used to estimate the largest number of variables of a bauplan based on a single variable.

Ludwing von Bertalanffy stated that the characteristics of a living system are of a constitutive type. Thus, to understand it, it is necessary to know, apart from the parts that form it, the relations that exist among them (von Bertalanffy, 1968. Ch. 3). This implies that an approach based on systems can be applied to a morphometric analysis and, consequently, that the construction of a morphometric model for a particular bauplan that includes the relations between its parts is possible. Considering the proposal of von Bertalanffy (Chap.3), that states that a system can be defined mathematically by a system of

simultaneous equations, our model should consist of a system of simultaneous equations with both descriptive and inferential possibilities.

Based on the concept of a living system of von Bertalanffy, this paper pretends to establish a system of simultaneous linear equations that constitutes a morphometric model for *Bufo viridis*. This new structure of a morphometric model can be contemplated as an extension of the allometric one that includes many variables. Among the desirable characteristics of this type of morphometric model are: (a) the ability to describe in a precise manner, the bauplan from which it was derived, (b) the capacity to infer from the value of a single variable the morphology of individuals or groups of individuals of the same taxa whose structure corresponds to the bauplan from which the model was constructed is also desirable, and (c) the model must be sensible to changes in the relations among morphological variables which should be reflected in modifications in the structure of its equations (signs and values of its parameters). This implies that a transformation in form would cause a modification in the system of equations of the model and a change in this system would indicate a transformation in the form of the biological system.

This study considers that growth after the larval stage of organisms of the *Bufo* genera is a particular case of the allometric growth, specifically an isometric one, a conception shared by other authors such as Birch (1999). Based on the latter conception, this investigation tries to identify the relations among a group of variables that have been established as appropriate to describe the external morphology in this species, and expresses formally these relations by a system of linear simultaneous equations. The idea that in certain instances, as in those cases where an isometric growth is analyzed, relations between the different parts of an organism be expressed with linear equations instead of allometric ones has been proposed by some authors (Reiss, 1989.Ch.1). However, other investigators like

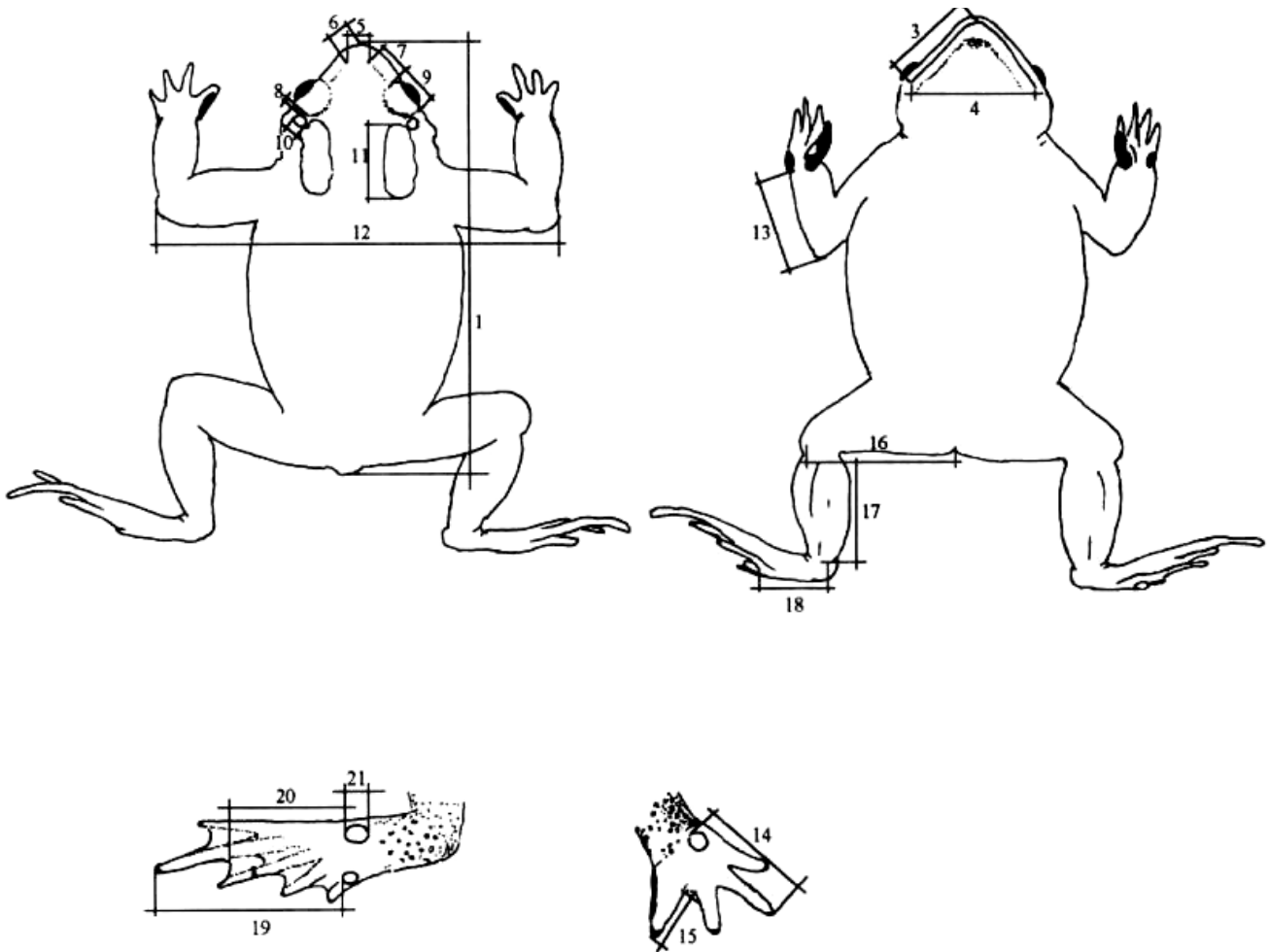
Schmidt-Nielsen (1984) state that organisms do not grow isometrically and, consequently, they consider that allometric equations should be employed when morphological or physiological variables are scaling.

The data of nine of the ten populations (Appendix 1) studied by Castellano and Giacoma (1998) that inhabit the western region of their area of distribution were used by these authors to analyze the patterns of geographical variation in form and size of the green toad *Bufo viridis*. These data represent the means of the nineteen variables of external morphology that were considered (Fig. 1). Following Castellano and Giacoma, the nine populations were ordered according to the structure of the dendrogram they proposed (Fig. 6a). The groups formed in this way were: Group I: Pellice, Isolabella and Vadol, Group II: Leverano, Calopezzati and Maremma, and Group III: Barratz, Portoscuso and Cirindinu. This grouping corresponds, with the exception of Maremma, to the natural geographical arrangement of the populations (Fig. 2).

Once established that all variables exhibited a normal distribution, for each group of populations the correlation coefficient of each of all the paired combinations of the nineteen variables was determined. Normality of the variables is sought because a model of correlation is applied in which any variable of a pair can be regressed on the other one, no distinction exists among them and, therefore, once obtaining the regression equation that associates both variables the value of one can be inferred from the value of the other one. This is valid if the values of the inferred variable are normally distributed for each value of the other variable. Both variables should have a normal distribution because any variable can be regressed on the other one (Daniel, 1974. Ch. 8).

Only the combinations that presented a statistically significant correlation coefficient ($p < 0.05$) according to the least significant difference (LSD) method, (Rosner, 2000. Ch. 12)

Fig. 1: Morphometric variables of the body plan of *Bufo viridis*. Modified from Castellano and Giacoma (1998). The numbers identified with the variables in this study are indicated in parenthesis.



1 SVL, snout-vent length (X_1); 3 LHEAD, length of the head (X_2); 4 WHEAD, width of the head (X_3); 6 NOSTIP, tip to nostril distance (X_4); 7 NOSEYE, nostril to eye distance (X_5); 8 EYETYM, eye-tympanum distance (X_6); 9 DEYE, diameter of the eye (X_7); 10 DTYM, diameter of the tympanum (X_8); 11 LPAR, length of the parotid glands (X_9); 12 WGRASP, distance between the elbows (X_{10}); 13 RADUL, length of the radioulna (X_{11}); 14 LHAND, length of the hand (X_{12}); 15 LIFING, length of the first finger of the hand (X_{13}); 16 LFEM, length of the femur (X_{14}), 17 LTIB, length of the tibia (X_{15}); 18 LTARS, length of the tars (X_{16}); 19 LFOOT, length of the foot (X_{17}); 20 WEB extension (X_{18}); 21 LMET, length of the metatarsal tubercle (X_{19}).

Fig. 2: Distribution of *Bufo viridis* populations under study. Taken from Castellano and Giacoma (1998).



were included. Considering that determining the significance of the correlation coefficients of all the combinations of 19 variables taken two by two in each group of populations implied a great amount of hypothesis tests for a same group of data, a Bonferroni multiple-comparisons procedure was applied to adjust the alpha level of significance according to Rosner (2000). Afterward, a hypothesis test was applied to evaluate the significance of the correlation coefficient (Daniel, 1974 & Zar, 1999). The statistical significant correlations identified with the LSD method were the same than those determined after applying the Bonferroni procedure. In Appendix 2a – 2c the results of the combinations of variables included in the models for the groups of populations are presented. The same situation was found for the statistical non significant correlations after applying the Bonferroni procedure.

Solely the statistically significant combinations that exhibited a $r \geq 0.95$ were used because the model requires a considerable inferential capacity. With the obtained equations from regressions, a morphometric model for each group of populations was constructed. Only the equations in which the morphometric variables relate to at least two other variables were considered. This implies that each morphometric variable in the system of simultaneous equations should appear at least in two equations. A map of relations among the analyzed variables for each group of populations was constructed.

It is reasonable to assume that the morphometric models that are presented in this paper for the three groups of populations analyzed by Castellano and Giacoma (1998) consist of a system of simultaneous linear equations because this system have a set solution and, thus, the equations are not independent from one another (Anton 1976. Ch. 1). These models were compared in the number of variables that they exhibit, in the number of statistically

significant correlations that they present, in their structural differences (values and signs of their parameters) and in the structure of their respective maps. Based on this analysis the degree of morphological differentiation among the three groups of populations under study was determined.

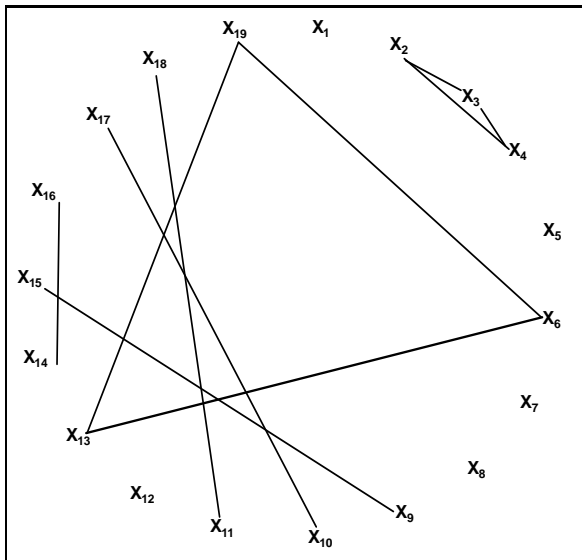
Results

The morphometric models that consist of a system of simultaneous linear equations (MMSSLE), obtained by the method previously described, for the three groups of populations and their respective maps are presented in Figures 3 to 5. It is important to establish that the structure of these MMSSLE has been designed considering their capability to infer the determination of the largest amount of morphometric variables based solely on the knowledge of one or few variables. It is possible to build the system of simultaneous equations in a more elegant manner in which only the necessary equations that contain the group of variables considered in the model would be included. However, this would diminish the possibility of optimizing the routes that the relations among the variables generate and that are used to infer the value of the different variables from one or few variables (see the maps of the MMSSLE, Figs. 3 to 5). The differences in structure of the MMSSLE are evident. In the morphometric models of Group I only 6 variables are related with at least two other variables and 10 correlations are statistically significant. In the MMSSLE of Group II, 17 variables are related with at least two other ones and 45 correlations are statistically significant. And in Group III 14 variables relate to at least two other ones and 24 correlations are significant.

Fig. 3: Morphometric model constituted by two submodels, and map of relations among morphometric variables of Group I of populations of *Bufo viridis*: Pellice (n = 45), Isolabella (n = 13) y Vadol (n = 18). N = 76.

Submodel 1	r^2	p
Ec.1 $\mathbf{X}_{13} = - 10.184 + 4.927 * \mathbf{X}_{19}$	0.999	0.032
Ec.2 $\mathbf{X}_{13} = -13.686 + 9.060 * \mathbf{X}_6$	0.999	0.006
Ec.3 $\mathbf{X}_{19} = - 0.702 + 1.835 * \mathbf{X}_6$	0.998	0.026

Submodel 2	r^2	p
Ec.1 $\mathbf{X}_2 = 4.356 + 0.502 * \mathbf{X}_3$	0.998	0.028
Ec.2 $\mathbf{X}_2 = 8.912 + 1.243 * \mathbf{X}_4$	0.997	0.032
Ec.3 $\mathbf{X}_3 = 9.072 + 2.477 * \mathbf{X}_4$	0.999	0.004



Variable	Name
\mathbf{X}_1	Snout-vent length (SVL)
\mathbf{X}_2	Length of the head (LHEAD)
\mathbf{X}_3	Width of the head (WHEAD)
\mathbf{X}_4	Tip-to-nostril distance (NOSTIP)
\mathbf{X}_5	Nostril-eye distance (NOSEYE)
\mathbf{X}_6	Eye-tympanum distance (EYETYM)
\mathbf{X}_7	Diameter of the eye (DEYE)
\mathbf{X}_8	Diameter of the tympanum (DTYM)
\mathbf{X}_9	Length of parotid glands (LPAR)
\mathbf{X}_{10}	Elbow to Elbow distance (WGRASP)
\mathbf{X}_{11}	Elbow to wrist distance (RADUL)
\mathbf{X}_{12}	Length of the hand (LHAND)
\mathbf{X}_{13}	Length of the first finger (LIFING)
\mathbf{X}_{14}	Length of the femur (LFEM)
\mathbf{X}_{15}	Length of the tibia (LTIB)
\mathbf{X}_{16}	Length of tars (LTARS)
\mathbf{X}_{17}	Length of the foot (LFOOT)
\mathbf{X}_{18}	Web extension (WEB)
\mathbf{X}_{19}	Length of the metatarsal tubercle (LMET)

Fig. 4: Morphometric model and map of relations among morphometric variables of Group II of populations of *Bufo viridis*: Leverano (n = 19), Callopezzati (n = 11) and Maremma (n = 21). N = 51.

	r^2	p
Ec.1 $X_1 = 17.009 + 14.656 * X_8$	0.998	0.030
Ec.2 $X_1 = 15.970 + 3.580 * X_9$	0.997	0.034
Ec.3 $X_1 = - 19.772 + 3.541 * X_{14}$	0.998	0.027
Ec.4 $X_1 = - 3.282 + 3.414 * X_{15}$	0.999	0.006
Ec.5 $X_1 = -2.147 + 5.470 * X_{16}$	0.998	0.029
Ec.6 $X_1 = - 4.920 + 3.672 * X_{18}$	0.999	0.019
Ec.7 $X_1 = -18.811 + 3.984 * X_3$	0.998	0.003
Ec.8 $X_8 = - 0.072 + 0.244 * X_9$	0.999	0.003
Ec.9 $X_8 = -1.484 + 0.093 * X_{10}$	0.998	0.025
Ec.10 $X_8 = -1.376 + 0.233 * X_{15}$	0.998	0.023
Ec.11 $X_8 = -1.492 + 0.250 * X_{18}$	0.999	0.011
Ec.12 $X_8 = -2.432 + 0.271 * X_3$	0.998	0.027
Ec.13 $X_9 = - 5.784 + 0.380 * X_{10}$	0.999	0.022
Ec.14 $X_9 = - 5.332 + 0.951 * X_{15}$	0.998	0.027
Ec.15 $X_9 = - 5.810 + 1.024 * X_{18}$	0.999	0.014
Ec.16 $X_9 = - 9.653 + 1.110 * X_3$	0.997	0.030
Ec.17 $X_{10} = - 29.765 + 11.230 * X_{13}$	0.995	0.047
Ec.18 $X_{10} = 1.327 + 2.498 * X_{15}$	0.994	0.048
Ec.19 $X_{10} = 0.035 + 2.692 * X_{18}$	0.997	0.036
Ec.20 $X_{11} = - 5.630 + 0.917 * X_{14}$	0.998	0.028
Ec.21 $X_{11} = -1.070 + 1.417 * X_{16}$	0.998	0.026
Ec.22 $X_{11} = - 5.704 + 1.446 * X_2$	0.999	0.009
Ec.23 $X_{11} = 1.025 + 6.730 * X_6$	0.999	0.015
Ec.24 $X_{12} = -7.186 + 3.125 * X_{13}$	0.999	0.019
Ec.25 $X_{12} = - 0.688 + 0.547 * X_{17}$	0.999	0.007
Ec.26 $X_{12} = 1.061 + 4.204 * X_{19}$	0.996	0.042
Ec.27 $X_{13} = 2.082 + 0.175 * X_{17}$	0.999	0.012
Ec.28 $X_{14} = 4.703 + 0.962 * X_{15}$	0.997	0.034
Ec.29 $X_{14} = 4.974 + 1.545 * X_{16}$	0.999	0.002
Ec.30 $X_{14} = 4.259 + 1.034 * X_{18}$	0.995	0.046
Ec.31 $X_{14} = - 0.017 + 1.572 * X_2$	0.997	0.037
Ec.32 $X_{14} = 0.322 + 1.123 * X_3$	0.998	0.031
Ec.33 $X_{14} = 7.308 + 7.315 * X_6$	0.996	0.043
Ec.34 $X_{15} = 0.345 + 1.601 * X_{16}$	0.997	0.036
Ec.35 $X_{15} = - 0.484 + 1.076 * X_{18}$	0.999	0.013
Ec.36 $X_{15} = - 4.548 + 1.167 * X_3$	0.999	0.003
Ec.37 $X_{16} = - 0.459 + 0.669 * X_{18}$	0.994	0.048
Ec.38 $X_{16} = - 3.234 + 1.018 * X_2$	0.997	0.035
Ec.39 $X_{16} = - 3.008 + 0.727 * X_3$	0.997	0.033
Ec.40 $X_{16} = 1.508 + 4.737 * X_6$	0.996	0.040
Ec.41 $X_{17} = 3.220 + 7.681 * X_{19}$	0.994	0.048
Ec.42 $X_{18} = - 3.765 + 1.084 * X_3$	0.999	0.016
Ec.43 $X_{19} = - 0.786 + 0.767 * X_7$	0.998	0.027
Ec.44 $X_2 = 4.653 + 4.655 * X_6$	0.999	0.006
Ec.45 $X_4 = - 0.825 + 1.025 * X_7$	0.995	0.043

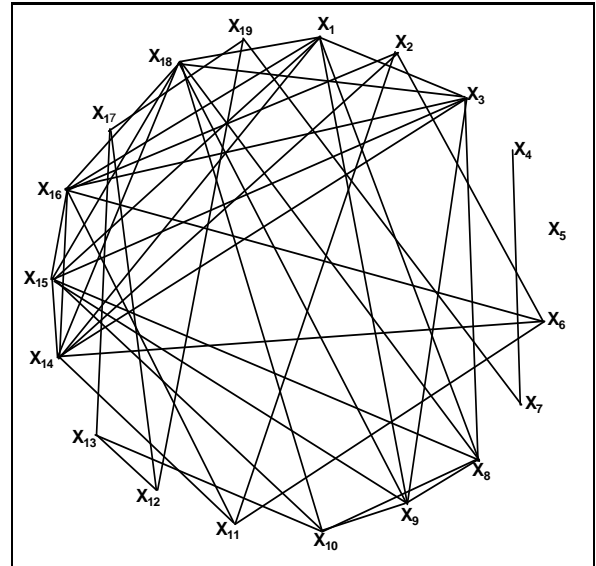
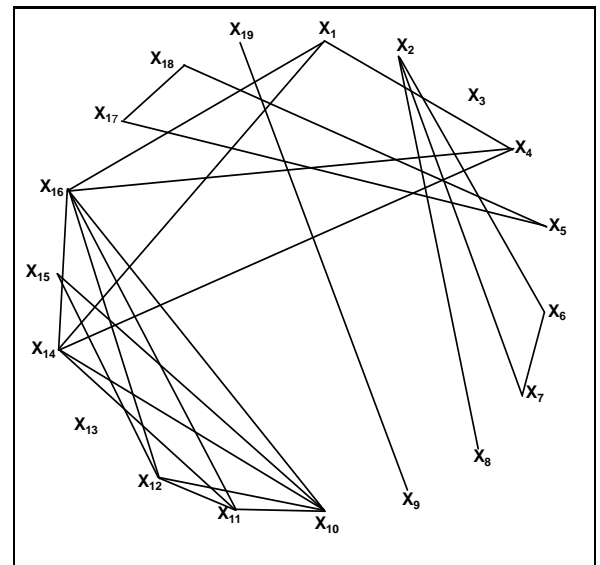


Fig. 5: Morphometric model constituted by a principal submodel and two secondary ones, and map of relations among morphometric variables of Group III of populations of *Bufo viridis*: Barratz (n = 19), Portoscuso (n = 19) and Cirindinu (n = 18). N = 56.

Principal model		r^2	p
Ec.1 ... $X_1 = 4.651 + 2.513 * X_{14}$		0.997	0.034
Ec.2 ... $X_1 = 13.635 + 4.325 * X_{16}$		0.996	0.040
Ec.3 ... $X_1 = -58.705 + 24.541 * X_4$		1.000	0.005
Ec.4 ... $X_{10} = 0.050 + 3.123 * X_{11}$		1.000	0.009
Ec.5 ... $X_{10} = -41.156 + 5.623 * X_{12}$		0.999	0.017
Ec.6 ... $X_{10} = -1.941 + 2.200 * X_{14}$		0.996	0.039
Ec.7 ... $X_{10} = -11.768 + 3.076 * X_{15}$		0.996	0.042
Ec.8 ... $X_{10} = 5.856 + 3.792 * X_{16}$		0.998	0.032
Ec.9 ... $X_{11} = -13.177 + 1.800 * X_{12}$		0.998	0.026
Ec.10 ... $X_{11} = -0.651 + 0.705 * X_{14}$		0.998	0.030
Ec.11 ... $X_{11} = 1.850 + 1.215 * X_{16}$		0.999	0.023
Ec.12 ... $X_{12} = 5.212 + 0.548 * X_{15}$		0.998	0.026
Ec.13 ... $X_{12} = 8.382 + 0.673 * X_{16}$		0.994	0.049
Ec.14 ... $X_{14} = 3.560 + 1.722 * X_{16}$		1.000	0.007
Ec.15 ... $X_{14} = -25.037 + 9.735 * X_4$		0.996	0.038
Ec.16 ... $X_{16} = -16.582 + 5.649 * X_4$		0.995	0.045
Secondary model 1			
Ec.1 ... $X_2 = -16.174 + 12.051 * X_6$		0.999	0.022
Ec.2 ... $X_2 = 3.034 + 2.172 * X_7$		1.000	0.002
Ec.3 ... $X_6 = 1.595 + 0.180 * X_7$		0.999	0.020
Ec.4 ... $X_8 = -3.250 + 0.406 * X_2$		0.994	0.049
Secondary model 2			
Ec.1 ... $X_{17} = -5.275 + 1.794 * X_{18}$		0.999	0.020
Ec.2 ... $X_{17} = -19.063 + 10.808 * X_5$		0.999	0.019
Ec.3 ... $X_{18} = -7.685 + 6.024 * X_5$		1.000	0.001



The relations among the variables in Group I (Fig. 6a) permit the formulation of two morphometric submodels that consist, each one, of a system of simultaneous linear equations. The first one has 3 equations that contain 3 variables, and the second one consists of 3 equations with 3 variables (Fig. 3). For Group II the variables establish a group of relations in such a way that it is possible to formulate a model that consists of a system of 45 simultaneous linear equations that include 18 of the 19 variables considered in the analysis of the morphometric variability of *Bufo viridis* (Fig. 4). And in the case of Group III we can build a principal morphometric model that includes a system of 16 equations that contain 8 of the 19 variables and two other secondary models, one with 4 equations and 4 variables, and the other one with 3 equations and 3 variables. The two secondary models present different variables, not only in respect to one another but also in relation to the principal model (Fig. 5).

All the equations contained in the MMSSLE of the three groups of populations exhibit a high determination coefficient $r^2 > 0.99$ that indicates a large inference capability of the models.

Apart from the morphometric models, this paper presents for each group of populations a matrix with the number of statistically significant correlations that each variable exhibits with other ones at $r \geq 0.95$ (Appendix 3). In this matrix the variables that only relate to one other variable are indicated, which occasionally are included in the system of equations. The variables that do not relate to other ones are also exhibited, which obviously can not be included in the model. These matrices permit a quick comparative analysis of the structure of the MMSSLE by considering that a large amount of interrelated variables and

statistically significant correlations with an $r \geq 0.95$ permit a better description of the biological form based on the system of morphometric variables considered.

The group of variables employed by Castellano and Giacoma (Appendix 1) allow the description of the external morphology of *Bufo viridis*. This was proven by elaborating an MMSSLE with the total data of 9 of the 10 populations reported by these authors and considered in this study. A model with 18 morphometric variables was obtained with 107 statistically significant correlations between them and 107 equations that present a determination coefficient of $r^2 > 0.90$. With the exception of variable 13 (size of the first finger), all the 18 variables relate to one another in such a way that by knowing the value of only one of them it is possible to predict the value of the rest.

The matrix that exhibits the number of correlations for each variable in this general model for all populations of the green toad is shown in Appendix 3. When this matrix is compared with each of the other ones that correspond to the different models of the group of populations, one finds that the matrix of Group II is the most similar to the general one. This suggests that the group of variables proposed by Castellano and Giacoma (1998) describe the external morphology of the organisms of Group II adequately. But these variables do not describe in a complete manner the morphology of the individuals of Group I because in the map of the MMSSLE for this group, two independent circuits are observed, one formed by the variables X_2 , X_3 and X_4 , and the other one by X_6 , X_{13} and X_{19} . In each one of these circuits it is possible to infer the values of all the variables from a single one by utilizing the respective morphometric submodels. However, this can not be done for variables that are external to the respective circuit. This is the case of variables X_1 , X_5 , X_7 , X_8 and X_{12} . The pairs of variables: X_9 , X_{15} ; X_{10} , X_{17} ; X_{11} , X_{18} and X_{14} , X_{16} are only related

to each other. Furthermore, the map of the MMSSLE for Group III (Fig. 5) resembles the map of the MMSSLE for Group II (Fig. 4). Both maps exhibit a similar number of variables that correlate with at least two other variables, 14 and 17 respectively. However, the map of the MMSSLE of Group III shows statistical significant correlations that represent 53% of the ones exhibited by the map of the MMSSLE of Group II. As in the case of the map for Group I, in Group III variables X_5 , X_{17} and X_{18} , form a circuit, and variables X_2 , X_6 , X_7 , and X_8 form a structure similar to a ringlet or curl. The variables contained in those circuits are only related among them. Thus, for these submodels the inference is limited to the prediction of the variables included in a particular circuit determined by the knowledge of the value of one of those variables. Variables X_3 and X_{13} do not exhibit a correlation with any other variable, while variables X_9 and X_{19} only show a significant correlation between themselves. Thus, to estimate one of these variables it is necessary to know the value of the other one.

The MMSSLE for Group III have a greater inferential capacity than those of Group I. However, they have a smaller efficiency than those that correspond to Group II, in which it is possible to obtain values for 17 of the 19 variables from the knowledge of only one of these variables. Variable X_5 (nostril-eye distance) can not be inferred because it does not present a statistically significant correlation with any variable from Group II populations.

The analysis of the MMSSLE of the different groups of populations permits to contrast the conclusions of Castellano and Giacoma (1998) about the relation that exists among the groups of populations of *Bufo viridis* in function of their morphological resemblance. The groups of populations proposed by these authors were identified in the dendrogram that they present (Fig. 6a). And in a similar diagram the positions of the same groups are

located according to the analysis of the morphometric models realized in the present study (Fig. 6b).

The obtained morphometric models permit the simulation of possible variation of the morphological structure of toads that belong to the different groups of populations. This means that morphometric space for each one of the morphological structures of the three groups of populations can be developed.

The descriptive capacity that the MMSSL possess is evident in the model of Group II that contains 18 of the 19 variables considered, which permits the description of the external morphology of *Bufo viridis* (Fig. 1). The inferential ability that these models exhibit is also manifested in the MMSSLE of Group II, which predicts 17 of the 19 variables from the knowledge of the value of any variable except X_5 . The capacity of the MMSSLE to reflect in their structure changes of biological forms is demonstrated by the fact that, given a set of variables that describe the external morphology of a taxon, in this case of the species *Bufo viridis*, the morphometric models exhibit differences as a function of the dissimilarities that exist between the morphologies they represent and, consequently, of the number of the morphometric variables they include, and of the relations among these variables.

An important aspect of the employment of MMSSLE for inferential purposes is that, given their map, it is possible to determine the optimal route to estimate the value of one or more variables from the value of another one.

Fig. 6a: Dendrogram for the group of populations of *Bufo viridis* based on their morphometric similarities according to Castellano and Giacoma (1998).

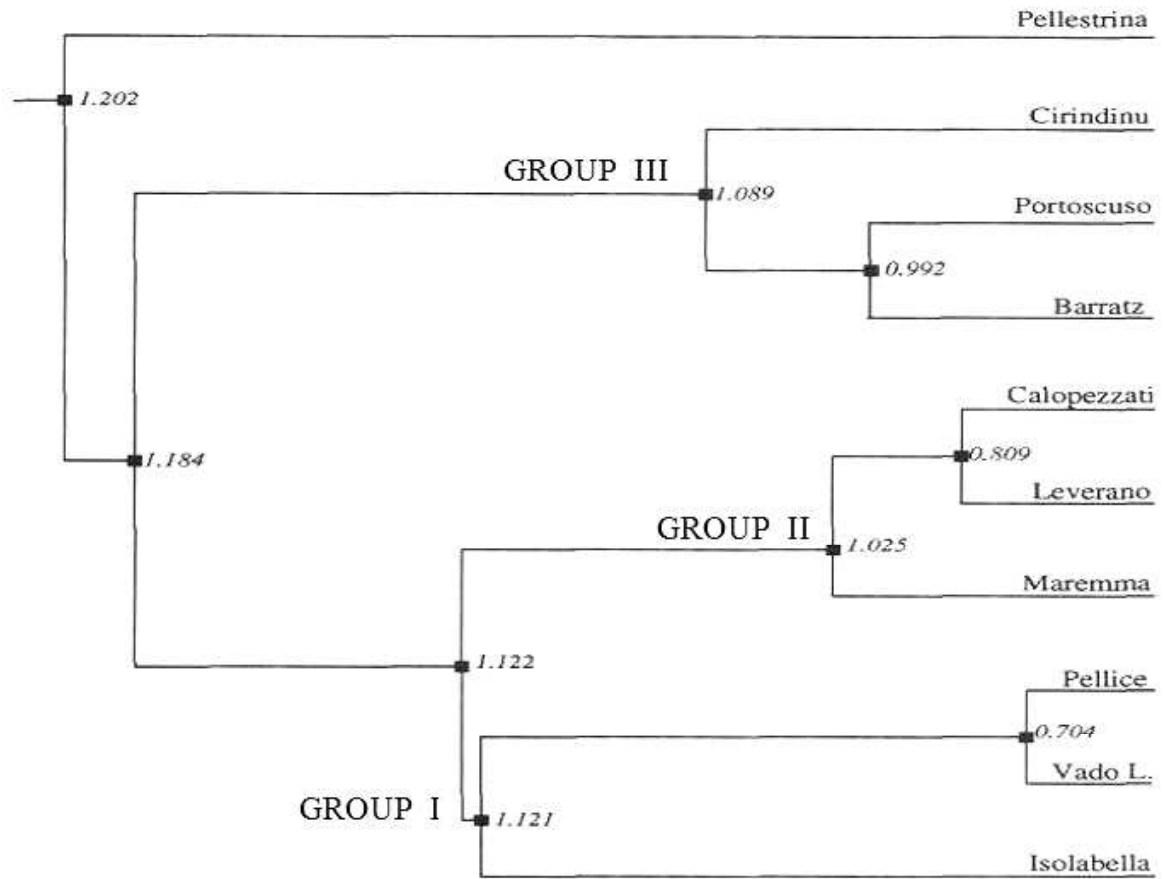
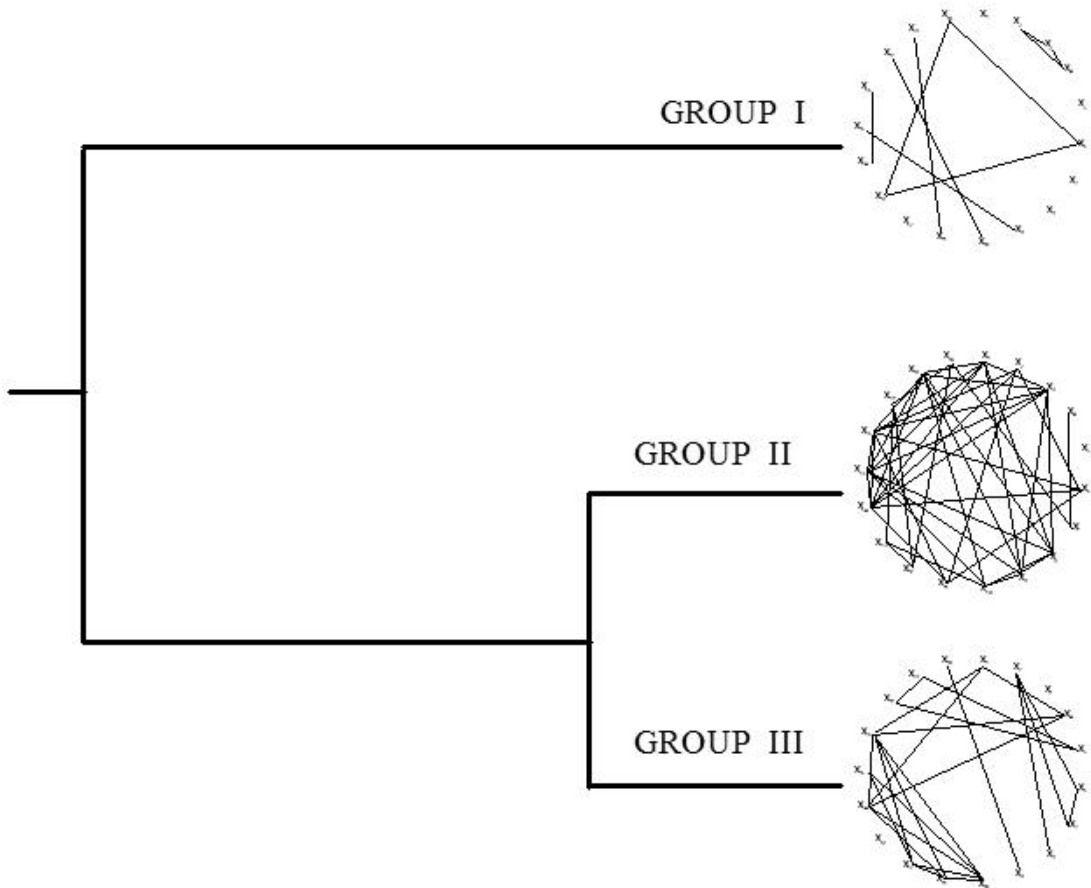


Fig. 6b: Relations among the groups of populations of *Bufo viridis* proposed by Castellano and Giacoma (1998) as a function of the similarities and differences that they exhibit in their corporal plan that is reflected in their respective morphometric models (MMSSLE) and maps.



Discussion and Conclusions

Our analysis pretends to determine the level in which the morphological differentiation among populations of the green toads occurs, apart from the differences that these organisms exhibit in relation to their size.

The analysis of the MMSSLE, (Morphometric Models that consist of a System of Simultaneous Linear Equations), for the different groups of populations, of their maps and matrices indicate differences among them. The 6 variables present in the MMSSLE of Group I are also found in the MMSSLE of Group II. However, the way in which these variables combine in both models is different in all cases. The maps of the MMSSLE for both groups show that they have a very different structure (different combinations of the same morphometric variables) and complexity (number of correlations among variables contained in each model). Considering that in the present study it has been confirmed that the group of variables proposed by Castellano and Giacoma (1998), describe the external morphology of *Bufo viridis* at the level of species in the area under study, the differences indicate that both groups exhibit morphological differentiation.

It can be stated that the relations between morphological variables are well established in such a way that if these relations change, the form could be modified. Based on this idea it is possible to establish that dissimilarities in the relations among the morphometric variables for Groups I and II (Appendix 3), indicate that a morphological differentiation exists among these groups.

Variables X_2 , X_4 and X_6 of the MMSSLE of Group I are found in the MMSSLE of Group III but, as in the prior case, the way in which they combine is different in both models. The morphological differentiation among both groups of populations is also reflected in the

maps of the models (number of variables and statistically significant correlations). This seems to indicate that Group III is better described by the group of variables referred by Castellano and Giacoma (1998) than Group I (Figs. 3 and 5), which also shows that morphological differences exist among them.

Does the degree of differentiation that Group I has suffered cause that relations between parts in the morphological structure are now not congruent with the ones obtained for an isometrical growth? If this is true maybe allometric equations will better describe this structure. This would explain why so few linear correlations were obtained between morphometric variables in this Group. From another point of view, it is possible that the type of growth in *Bufo viridis* can vary. It has been reported that in anurans a mixture of isometric and allometric growth can be presented in a same individual (Larson, 2002). In other cases, during development of certain reptiles, isometric or allometric growth can vary in organisms of the same species that live in different habitats or between individuals of the same species with different gender and maturity state that coexist in a same habitat (Hollander, 2006).

When the model for Group II is compared with the models for Group III (Figs. 4 and 5), a different situation is found. They present 14 common variables: X_1 , X_2 , X_4 , X_6 , X_7 , X_8 , X_{10} , X_{11} , X_{12} , X_{14} , X_{15} , X_{16} , X_{17} , and X_{18} . The pairs of variables X_1 , X_{14} ; X_1 , X_{16} ; X_{10} , X_{15} ; X_{11} , X_{14} ; X_{11} , X_{16} ; X_{14} , X_{16} and X_2 , X_6 are associate in the same manner in both cases. A series of hypothesis tests were realized following Zar (1999) to prove the significance of equality between the parameters of the regression equations for the combinations of variables mentioned before. Results presented in Appendix 4 show that the combination of variables: X_1 , X_{14} ; X_{14} , X_{16} and X_2 , X_6 present significantly different slopes ($\alpha = 0.05$) in the MMSSLE of Groups II and III. On the other hand, elevations and slopes for the

combinations: $X_1, X_{16}; X_{10}, X_{15}; X_{11}, X_{14}$ and X_{11}, X_{16} are not significantly different. This implies that the relations among the variables: SVL – Length of the Tars (see Fig. 1); Elbow to Elbow distance – Length of the Tibia; Elbow to Wrist distance – Length of the Femur and Elbow to Wrist distance – Length of the Tars, are similar in Groups II and III and, therefore, that these groups present a morphological resemblance in those characters. The maps of both models indicate that Group III presents a structure that tends to the one that exhibits Group II more than the structure present in Group I. However, the differences among the MMSSLE of Group II and III are evident. In Group II the variables that describe the body, head and limbs of the populations of *Bufo viridis* are contained in only one model (Fig. 4). In the MMSSLE of Group III, the variables X_1 and X_4 of the head and those that describe the limbs and the body are associated to constitute the principal MMSSLE; 4 of the 9 variables of the head are isolated forming the first of the secondary MMSSLE and variables X_{17}, X_{18} y X_5 are associated forming the second secondary MMSSLE (Fig. 5). These results seem to indicate relative independence of the variation that exists in the structure of the face of the islander toads, Group III, in relation to the variation found in body and limbs. However, in the individuals of Group II the modifications in the value of one variable of the head, limb or body influence with a “domino effect” the value of the other variables of the corporal structure with the exception of the nostril-eye distance.

The relations between the three groups of populations of *Bufo viridis*, determined by the differences in the interrelations among the morphometric variables that presents each group and by the analysis of the MMSSLE, is shown in Fig. 6b. In their corporal plans Groups II and III have a greater similarity between themselves than with Group I, because the quantity and form of the relations that exist in their elements is greater. Obviously this conclusion differs with the one proposed by Castellano and Giacoma (1998), who found a

greater morphological proximity between Groups I and II, which led them to propose these groups as sister clades in their dendrogram, as can be observed in Fig. 6a.

The conclusions stated in the present study are consistent with the observations by Castellano and Giacoma (1998) that show that the morphological variation of *Bufo viridis* presents a north-south pattern in the area under study. Therefore, it seems more probable that Groups II and III share a greater number of relations among the elements of their morphological structure than the ones that each group exhibits with Group I (see Fig. 2). This relation between Groups II and III is made more evident by the fact that it is possible to elaborate a single MMSSLE for both groups that contain variables svl, length of tarsi, elbow to elbow distance, length of tibia, elbow to wrist distance and length of femur. On the other hand, the value of body size as a source of morphological variation mentioned by Castellano and Giacoma (1998) does not seem to be very relevant in an analysis of the relations among the parts of the body structure of the populations of *Bufo viridis*. A variable related to body size, such as X_1 , that indicates svl (snout to vent length), presents a different number of statistically significant correlations with other variables in each Group, even when we compare Groups II and III in which the relation between SVL and X_{16} , Length of Tarsi, is the same. Consequently, its importance differs in each MMSSLE. This variable seems to be more important in Group II than in Group III, which corresponds to the island populations (Fig.1). Other variable that is associated with size is X_{12} , elbow to elbow distance, which seems to have a similar importance in the models of Groups II and III, where it relates in the same manner with the femur and tibia, and a small importance for Group I where it only relates with X_{17} , length of Foot. This does not indicate that the groups do not present differences in size, as can be corroborated (Appendix 1). However, the

differences in size do not imply morphological differences because the growth of *Bufo viridis*, after the larval stage, is isometric.

The results of this study prove that morphometric models based on a system of simultaneous equations can be used to analyze morphological structure as an alternative to conventional multivariate methods. While some conventional multivariate methods can detect the changes in groups of morphometric variables when body size varies, our method can analyze the transformations in morphological structure when any of the variables of the system changes. This is possible because our method is based in the idea that living beings are systems and, therefore, if we know the way in which their parts relate we can predict the effect that a modification in a variable has on the remaining ones of the system. MMSSLE present some characteristics that we can not identify in multivariate models, for example, the ability to establish limits when scaling a morphological structure. A MMSSLE is constituted by a system of equations, not by a group of equations randomly taken, which implies that only a certain set of values that solve the system exist. This set solution represents values for which all relations between the morphometric variables that describe the system of equations are fulfilled. Therefore, the morphological structure that describes the system of equations only is biological coherent when the morphological variables involved take the values of the set solution. Other proper characteristic of the MMSSLE is that they permit the identification of the biological basis for the differentiation of two or more morphological structures. In the case of the groups of populations of the green toad the analysis of MMSSLE and their maps led to establish that variables: svl, length of tars, elbow to elbow distance, length of tibia, elbow to wrist distance and length of femur relate in a similar way in Groups II and III and in a different manner between these groups and Group I. Furthermore, this analysis permitted to establish that it is

possible to structure a same MMSSLE for Groups II and III that contains the mentioned variables. That is, not only did we find the basis that explains differences and similarities between the groups of populations but also the way in which these basis are related which, in the case of the green toad, led us to realize same inferences for Groups II and III.

The foundation stone for the generalization of the allometric model that we have presented is the recognition that the characteristics of a living system are of a constitutive type. This generalization doesn't resolve all the problems that traditionally appear when analyzing biological form with multiple variables, as other models it has its limits, but it helps to resolve some of them.

This type of model can be employed by theoretical biologists and by researchers dedicated to morphology, comparative anatomy, paleontology, etc. It is based in principles of Systems Theory and Comparative Morphology that are widely accepted. Some qualities that favor its use are an easy computation based in simple math and the possibility of extending its applications to the study of relations between elements of any system.

Acknowledgments.-We thank Daniel Piñero for his helpful revisions and comments and Gloria Ruiz Castro and Juan Carlos Zamora Cunningham for their help in preparing the original manuscript.

Literature cited

- Aranda, A.A. (1997). La complejidad y la forma. Fondo de Cultura Económica.. México.
- Anton, H. (1976). Elementary Linear Algebra. John Wiley & Sons, Inc. U.S.A.
- Batterham, A.M., K.P. George and D.R. Mullineaux (1997). Allometric scaling of left ventricular mass by body dimensions in males and females. *Medicine and Science in Sports and Exercise* 2: 181-186.
- Berge, C. and X. Penin. 2004. Ontogenetic allometry, heterochrony, and interspecific differences in the skull of African apes, using tridimensional Procrustes analysis. *American Journal of Physical Anthropology* 2:124-38.
- Birch, J.M. (1999). Skull allometry in the marine toad, *Bufo marinus*. *Journal of Morphology* 2: 115-126.
- Bookstein, L.F. (1989). Principal warps: Thin plate splines and the decomposition of deformations. *IEEE Transactions on Pattern Analysis and Machine Intelligence* 6:567-585.
- Castellano, S. and C. Giacoma (1998). Morphological variation of the Green Toad, *Bufo viridis*, in Italy: A test of causation. *Journal of Herpetology* 4: 540-550.
- Daniel, W. (1974). Biostatistics. Foundation for Analysis in the Health Sciences. John Wiley & Sons, Inc. U.S.A.
- Gunther, B. and E. Morgado. (1996). Allometric Algorithms. *Biological Research* 4: 345-359.
- Heusner, A.A. (1991). Size and power in mammals. *The Journal of Experimental Biology* 160: 25-54.
- Hollander, J., CD. Adams and K. Johannesson. (2006). Evolution of adaptation through allometric shifts in a marine snail. *Evolution; International Journal of Organic Evolution*. 12: 2490-7.
- Jolicoeur, P.(1963). The multivariate generalization of the allometry equation. *Biometrics* 19: 497-499.
- Jolicoeur, P. (1989). A simplified model for bivariate complex allometry. *Journal of Theoretical Biology* 1:41-9.
- Keita, S.O. (2004). Exploring northeast African metric craniofacial variation at the individual level: a comparative study using principal components analysis. *American Journal of Human Biology* 6: 679-689.

Larson, P. M. (2002). Chondrocranial development in larval *Rana sylvatica* (Anura: *Ranidae*): Morphometric analysis of cranial allometry and ontogenetic shape change. *Journal of Morphology* 2: 131-144.

Lele, S., and J. T. Richtsmeier. (1991). Euclidean distance matrix analysis: a coordinate-free approach for comparing biological shapes using landmark data. *American Journal of Physical Anthropology* 3: 415-427.

Lieberman DE, Carlo J, Ponce de Leon M, Zollikofer CP. (2007). A geometric morphometric analysis of heterochrony in the cranium of chimpanzees and bonobos. *Journal of Human Evolution* Jan 5; [Epub ahead of print]

Lindsted, L., and P.J. Schaeffer. (2002). Use of allometry in predicting anatomical and physiological parameters in mammals. *Laboratory Animals* 1: 1-19.

Mandarim de Lacerda, C.A. (1993). Growth of the body in early fetuses studied by multivariate analysis. *Italian Journal of Anatomy and Embryology* 2: 141-150.

Sánchez, G.F., Miramontes V.P. y Gutiérrez S.J.L. (Coords). (2002). Clásicos de la biología matemática. Siglo veintiuno editores. México.

Nevill, A.M. (1994). The need to scale for differences in body size and mass: an explanation of Kleiber's 0.75 exponent. *Journal of Applied Physiology* 6: 2870-2873.

Reiss, J.M. (1989). *The Allometry of Growth and Reproduction*. Cambridge University Press. U.K.

Reyment A. R. (1997). Evolution of shape in Oligocene and Miocene Notocarinovalva (Ostracoda, Crustacea): A multivariate statistical study. *Bulletin of Mathematical Biology* 1: 63-87.

Rosner, B. 2000. *Fundamentals of Biostatistics* . 5 ed. Duxbury, Thompson Learning. USA.

Russell, E.S. (1982). *Form and Function. A Contribution to the History of Animal Morphology*. The University of Chicago Press. U.S.A.

Schmidt-Nielsen, K. (1984). *Scaling, Why is Animal Size so Important?*. Cambridge University Press. USA.

Steyn, M., E. Pretorius and L. Hutten. (2004). Geometric morphometric analysis of the greater sciatic notch in South Africans. *Homo: internationale Zeitschrift für die vergleichende Forschung am Menschen* 3:197-206.

Taylor, J.V. and R. DiBennardo. (1980). Cranial capacity/cranial base relationships and prediction of vault form: a canonical correlation analysis. *American Journal of Physical Anthropology* 1:151-158.

Von Bertalanffy, L. (1968). General System Theory: Foundations, Developments, Applications. G. Braziller. U.S.A.

West, G.B., J.H. Brown and B.J. Enquist. (1999). The fourth dimension of life: fractal geometry and allometric scaling of organisms. *Science* 284(5420):1677-9.

Wu R., Hou W. (2006). A hyperspace model to decipher the genetic architecture of developmental processes: allometry meets ontogeny. *Genetics* 1:627-37.

Zar, J. (1999). Biostatistical Analysis. Prentice Hall, Inc. U.S.A.

Zelditch, *et al.*(2004). Geometric Morphometrics for biologists: A primer. Elsevier Academic Press. U.S.A.

Appendix 1: Values for the morphometric variables of *Bufo viridis*. Modified from Castellano and Giacoma (1998).

	SVL		LHEAD		WHEAD		NOSTIP		NOSEYE		EYETYM		DEYE	
	mean	sd	mean	sd	mean	sd	mean	sd	mean	sd	mean	sd	mean	sd
Pellice n=45	63.53	3.81	14.97	0.80	20.94	1.12	4.79	0.30	4.15	0.23	2.33	0.27	5.65	0.33
Isobella n=13	82.60	7.79	14.61	1.41	20.42	2.33	4.59	0.49	4.31	0.33	2.42	0.31	5.35	0.69
Vaddi n=18	82.12	7.31	14.71	1.48	20.84	1.63	4.67	0.41	4.21	0.32	2.32	0.22	5.72	0.71
Leverano n=10	73.91	4.49	16.87	1.21	23.18	1.45	5.42	0.30	4.88	0.31	2.58	0.31	6.08	0.41
Callopezzati n=11	71.81	6.14	16.56	1.47	22.74	2.02	5.07	0.41	5.01	0.63	2.56	0.37	5.78	0.45
Maremma n=21	63.41	5.92	14.94	1.33	20.84	1.65	4.72	0.39	4.31	0.36	2.21	0.23	5.40	0.48
Barratz n=19	80.24	6.75	16.20	1.55	26.00	2.45	5.68	0.42	5.18	0.41	2.85	0.42	6.08	0.76
Portoscuso n=19	85.82	6.43	19.74	1.12	28.12	1.73	5.89	0.39	5.20	0.28	2.98	0.20	7.69	0.47
Cirindinu n=18	75.02	4.30	16.26	0.90	24.87	1.25	5.45	0.36	4.81	0.29	2.86	0.26	7.01	0.29

	DTYM		LPAR		WGRASP		RADUL		LHAND		LIFIN		LFEM	
	mean	sd	mean	sd	mean	sd	mean	sd	mean	sd	mean	sd	mean	sd
Pellice n=45	3.25	0.31	13.65	1.18	50.78	3.62	15.94	1.17	15.51	0.94	7.43	0.46	23.87	1.62
Isobella n=13	3.25	0.50	13.04	1.94	49.86	8.23	15.67	2.10	15.53	1.67	8.24	0.30	23.60	3.91
Vaddi n=18	3.13	0.44	12.39	1.61	49.57	6.07	15.69	1.74	15.36	1.56	7.33	1.04	22.90	2.78
Leverano n=10	3.87	0.45	16.14	1.27	57.83	3.08	18.42	1.38	17.28	1.33	7.82	0.58	26.28	1.72
Callopezzati n=11	3.72	0.41	15.51	1.61	56.81	6.37	18.22	1.86	16.53	1.27	7.60	0.61	26.93	2.75
Maremma n=21	3.17	0.43	13.27	1.40	50.20	6.50	15.90	1.62	15.11	1.48	7.13	0.74	23.48	2.54
Barratz n=19	4.17	0.48	16.79	1.71	64.66	6.37	20.73	1.74	18.88	1.56	7.92	0.80	30.21	3.10
Portoscuso n=19	4.77	0.42	18.82	1.64	68.80	4.19	22.03	1.20	19.54	1.06	7.60	0.71	32.23	2.35
Cirindinu n=18	4.14	0.44	16.32	1.01	59.38	3.10	19.01	1.12	17.87	0.99	7.13	0.48	27.94	1.68

	LTIB		LTARS		LFOOT		WEB		LMET	
	mean	sd	mean	sd	mean	sd	mean	sd	mean	sd
Pellice n=45	19.63	1.27	12.07	0.75	28.57	2.04	18.33	1.29	3.57	0.37
Isobella n=13	19.38	2.87	11.96	1.92	27.93	3.88	17.64	3.21	3.74	0.61
Vaddi n=18	19.11	2.12	11.56	1.66	27.50	3.39	17.63	2.16	3.66	0.49
Leverano n=10	22.51	0.91	13.79	0.97	32.84	1.88	21.40	1.46	3.87	0.31
Callopezzati n=11	21.98	2.35	13.57	1.54	31.51	3.41	20.85	2.14	3.89	0.59
Maremma n=21	19.54	2.04	11.96	1.38	26.88	3.14	18.62	2.18	3.35	0.36
Barratz n=19	25.03	2.72	15.49	1.54	36.92	3.88	23.40	2.70	4.40	0.54
Portoscuso n=19	26.12	1.88	16.84	1.10	37.85	2.45	24.00	1.64	4.65	0.50
Cirindinu n=18	23.09	1.22	14.15	0.76	32.64	2.35	21.29	1.98	4.33	0.41

Appendix 2. Application of the Bonferroni multiple-comparisons procedure to adjust the alpha level of significance to the significance tests of the correlation coefficients obtained with the combination of the 19 morphometric variables compared 2 by 2 in each group of populations of *Bufo viridis*.

a) Group I

	Variables	r	t	p _{LSD}	p _{Bonferroni}
Submodel I					
1	X ₁₃ - X ₁₉	0.9987	19.59	0.0324	< 0.05
2	X ₁₃ - X ₆	1.0000	223.61	0.0060	< 0.01
3	X ₁₉ - X ₆	0.9991	23.55	0.0264	< 0.05
Submodel II					
1	X ₂ - X ₃	0.9990	22.34	0.0279	< 0.05
2	X ₂ - X ₄	0.9987	19.59	0.0319	< 0.05
3	X ₃ - X ₄	1.0000	223.61	0.0040	< 0.01

b) Group II:

	Variables	r	t	P _{LSD}	P _{Bonferroni}
1	X ₁ - X ₈	0.9989	21.30	0.0300	< 0.05
2	X ₁ - X ₉	0.9986	18.88	0.0335	< 0.05
3	X ₁ - X ₁₄	0.9991	23.55	0.0273	< 0.05
4	X ₁ - X ₁₅	0.9999	70.71	0.0065	< 0.01
5	X ₁ - X ₁₆	0.9989	21.30	0.0294	< 0.05
6	X ₁ - X ₁₈	0.9995	31.61	0.0191	< 0.05
7	X ₁ - X ₃	1.0000	223.61	0.0032	< 0.01
8	X ₈ - X ₉	1.0000	223.61	0.0035	< 0.01
9	X ₈ - X ₁₀	0.9992	24.98	0.0251	< 0.05
10	X ₈ - X ₁₅	0.9993	26.71	0.0235	< 0.05
11	X ₈ - X ₁₈	0.9999	70.71	0.0108	< 0.05
12	X ₈ - X ₃	0.9991	23.55	0.0268	< 0.05
13	X ₉ - X ₁₀	0.9994	28.85	0.0216	< 0.05
14	X ₉ - X ₁₅	0.9991	23.55	0.0269	< 0.05
15	X ₉ - X ₁₈	0.9997	40.82	0.0143	< 0.05
16	X ₉ - X ₃	0.9989	21.30	0.0303	< 0.05
17	X ₁₀ - X ₁₃	0.9973	13.58	0.0465	< 0.05
18	X ₁₀ - X ₁₅	0.9971	13.10	0.0485	< 0.05
19	X ₁₀ - X ₁₈	0.9984	17.66	0.0359	< 0.05
20	X ₁₁ - X ₁₄	0.9991	23.55	0.0277	< 0.05
21	X ₁₁ - X ₁₆	0.9992	24.98	0.0256	< 0.05
22	X ₁₁ - X ₂	0.9999	70.71	0.0093	< 0.01
23	X ₁₁ - X ₆	0.9997	40.82	0.0149	< 0.05
24	X ₁₂ - X ₁₃	0.9996	35.34	0.0190	< 0.05
25	X ₁₂ - X ₁₇	0.9999	70.71	0.0069	< 0.01
26	X ₁₂ - X ₁₉	0.9978	15.05	0.0419	< 0.05
27	X ₁₃ - X ₁₇	0.9998	49.99	0.0120	< 0.05
28	X ₁₄ - X ₁₅	0.9986	18.88	0.0338	< 0.05
29	X ₁₄ - X ₁₆	1.0000	223.61	0.0021	< 0.01
30	X ₁₄ - X ₁₈	0.9973	13.58	0.0464	< 0.05
31	X ₁₄ - X ₂	0.9983	17.13	0.0370	< 0.05
32	X ₁₄ - X ₃	0.9989	21.30	0.0305	< 0.05
33	X ₁₄ - X ₆	0.9978	15.05	0.0426	< 0.05
34	X ₁₅ - X ₁₆	0.9984	17.66	0.0360	< 0.05
35	X ₁₅ - X ₁₈	0.9998	49.99	0.0126	< 0.05
36	X ₁₅ - X ₃	1.0000	223.61	0.0034	< 0.01
37	X ₁₆ - X ₁₈	0.9971	13.10	0.0486	< 0.05
38	X ₁₆ - X ₂	0.9985	18.24	0.0349	< 0.05
39	X ₁₆ - X ₃	0.9987	19.59	0.0326	< 0.05
40	X ₁₆ - X ₆	0.9980	15.79	0.0404	< 0.05
41	X ₁₇ - X ₁₉	0.9971	13.10	0.0489	< 0.05
42	X ₁₈ - X ₃	0.9997	40.82	0.0160	< 0.05
43	X ₁₉ - X ₇	0.9991	23.55	0.0272	< 0.05
44	X ₂ - X ₆	1.0000	707.11	0.0056	< 0.01
45	X ₄ - X ₇	0.9977	14.72	0.0432	< 0.05

c) Group III:

	Variables	r	t	p _{LSD}	p _{Bonferroni}
Principal Model					
1	$X_1 - X_{14}$	0.9986	18.88	0.0337	< 0.05
2	$X_1 - X_{16}$	0.9980	15.79	0.0403	< 0.05
3	$X_1 - X_4$	1.0000	223.61	0.0045	< 0.01
4	$X_{10} - X_{11}$	0.9999	70.71	0.0089	< 0.01
5	$X_{10} - X_{12}$	0.9997	40.82	0.0167	< 0.05
6	$X_{10} - X_{14}$	0.9982	16.64	0.0385	< 0.05
7	$X_{10} - X_{15}$	0.9978	15.05	0.0423	< 0.05
8	$X_{10} - X_{16}$	0.9987	19.59	0.0319	< 0.05
9	$X_{11} - X_{12}$	0.9992	24.98	0.0257	< 0.05
10	$X_{11} - X_{14}$	0.9989	21.30	0.0296	< 0.05
11	$X_{11} - X_{16}$	0.9993	26.71	0.0230	< 0.05
12	$X_{12} - X_{15}$	0.9992	24.98	0.0256	< 0.05
13	$X_{12} - X_{16}$	0.9971	13.10	0.0486	< 0.05
14	$X_{14} - X_{16}$	0.9999	70.71	0.0066	< 0.01
15	$X_{14} - X_4$	0.9982	16.64	0.0381	< 0.05
16	$X_{16} - X_4$	0.9975	14.12	0.0447	< 0.05
Submodel 1					
17	$X_2 - X_6$	0.9994	28.85	0.0221	< 0.05
18	$X_2 - X_7$	1.0000	223.61	0.0019	< 0.01
19	$X_6 - X_7$	0.9995	31.61	0.0202	< 0.05
20	$X_8 - X_2$	0.9971	13.10	0.0488	< 0.05
Submodel 2					
21	$X_{17} - X_{18}$	0.9995	31.61	0.0196	< 0.05
22	$X_{17} - X_5$	0.9996	35.34	0.0190	< 0.05
23	$X_{18} - X_5$	1.0000	223.61	0.0005	< 0.01

Appendix 3: Matrix with the number of statistically significant correlations ($p < 0.05$) with $r > 0.95$ that each variable exhibits in the MMSSLE of the three groups of populations proposed by Castellano and Giacoma (1998).

	N = 174 3 Groups	N = 76 North Group I	N = 42 South-Center Group II	N = 56 Islands Group III
Variable	No. Correlations	No. Correlations	No. Correlations	No. Correlations
X_1	14	0	7	3
X_2	15	2	4	3
X_3	16	2	7	0
X_4	13	2	1	3
X_5	2	0	0	2
X_6	6	2	4	2
X_7	6	0	2	2
X_8	15	0	6	1
X_9	13	1	6	1
X_{10}	13	1	5	5
X_{11}	13	1	4	4
X_{12}	16	0	3	4
X_{13}	0	2	3	0
X_{14}	15	1	8	5
X_{15}	13	1	8	2
X_{16}	13	1	8	6
X_{17}	13	1	3	2
X_{18}	14	1	8	2
X_{19}	4	2	3	1

Appendix 4: Comparison of the parameters of equations common to the MMSSLE of the groups of populations II and III.

Subsystem of equations that are found in the MMSSLE of Groups II and III

	MMSLE GROUP II	MMSLE GROUP III
Combination 1:	Ec. 3 ... $X_1 = -19.772 + 3.541 * X_{14}$	Ec. 1 ... $X_1 = 4.651 + 2.513 * X_{14}$
Combination 2:	Ec. 5 ... $X_1 = -2.147 + 5.470 * X_{16}$	Ec. 2 ... $X_1 = 13.635 + 4.325 * X_{16}$
Combination 3:	Ec. 18 ... $X_{10} = 1.327 + 2.498 * X_{15}$	Ec. 8 ... $X_{10} = -11.768 + 3.076 * X_{15}$
Combination 4:	Ec. 20 ... $X_{11} = -5.630 + 0.917 * X_{14}$	Ec. 11... $X_{11} = -0.651 + 0.705 * X_{14}$
Combination 5:	Ec. 21 ... $X_{11} = -1.070 + 1.417 * X_{16}$	Ec. 12 ... $X_{11} = 1.850 + 1.215 * X_{16}$
Combination 6:	Ec. 29 ... $X_{14} = 4.974 + 1.545 * X_{16}$	Ec. 15 ... $X_{14} = 3.560 + 1.722 * X_{16}$
Combination 7:	Ec. 44 ... $X_2 = 4.653 + 4.655 * X_6$	Ec. 1(SM1)... $X_2 = -16.174 + 12.051 * X_6$

Hypothesis test (alpha = 0.05) for the slope and elevation of the combination of morphometric variables common to the MMSSLE of Groups II and III (see Zar, 1999)

Slope

$H_0: \beta_1 = \beta_2$

$H_A: \beta_1 \neq \beta_2$

Elevations

H_0 : The two population regression lines have the same elevation.

H_A : The two population regression lines do not have the same elevation.

	H_0	H_A	p
Combination 1:	Reject		$0.05 > p > 0.02$
Combination 2:		Reject	$0.1 > p > 0.05$
Combination 3:		Reject	$p > 0.20$
Combination 4:		Reject	$0.10 > p > 0.05$
Combination 5:		Reject	$0.20 > p > 0.10$
Combination 6:	Reject		$0.02 > p > 0.01$
Combination 7:	Reject		$p < 0.01$

	H_0	H_A	p
		Reject	$p > 0.20$
		Reject	$p > 0.20$
		Reject	$0.20 > p > 0.10$
		Reject	$p > 0.20$

Analysis:

According to this analysis the following relations are the same in both groups of populations.

- Combination 2: SVL - Length of the Tars
- Combination 3: Elbow to Elbow distance - Length of the Tibia
- Combination 4: Elbow to Wrist distance - Length of the Femur
- Combination 5: Elbow to Wrist distance - Length of the Tars

Relations 1, 6 and 7 present different slopes in both groups of populations.

- Combination 1: SVL - Length of the Femur
- Combination 6: Length of the Femur - Length of the Tars
- Combination 7: Length of the Head - Eye-Tympanum distance

Variable	Name
X_1	SVL
X_2	Windth of the head
X_6	Length of the hand
X_{10}	Elbow to Elbow distance
X_{11}	Elbow to Wrist distance
X_{14}	Length of the Femur
X_{15}	Length of the Tibia
X_{16}	Length of the Tars

Capítulo III: Caracterización del espacio fenotípico de un taxón.

¿Las relaciones entre los elementos de un plan corporal determinan su espacio fenotípico?. Un análisis sistémico.

Relations among the elements of a body plan determine its phenotypic space?
A systemic analysis.

Juan Rivera^{1*}, Pedro Miramontes², Fausto Méndez³ y Daniel Piñero¹

¹ Departamento de Ecología Evolutiva, Instituto de Ecología. Universidad Nacional Autónoma de México. A. P. 70 - 275. C. P. 04510. México, D. F. México.

² Departamento de Matemáticas. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. C.P. 04510. México, D. F. México.

³ Laboratorio de Herpetología, Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. A. P. 70-153. C. P. 04510. México, D. F. México.

* Juan Rivera: cazaresj@yahoo.com.mx

Dr. Juan Rivera
Departamento de Ecología Evolutiva
Instituto de Ecología.
Universidad Nacional Autónoma de México.

Chamela, Jalisco a 5 de marzo de 2009.

Estimado Dr. Juan Rivera,

Después de revisar la versión corregida de su trabajo "¿Las relaciones entre los elementos de un plan corporal determinan su espacio fenotípico? Un análisis sistémico." con clave RMB 362, le informo que su manuscrito ha sido aceptado para su publicación en nuestra revista y aparecerá en el próximo número disponible. En cuanto tengamos las pruebas de galeras se las haremos llegar para una última revisión.

Atentamente,



Dr. Andrés García Aguayo
Editor Asociado

Resumen

Se analizaron las relaciones cuantitativas entre los elementos del plan corporal de *Uta stansburiana* para evaluar su influencia sobre la estructura y los límites del espacio fenotípico de esta especie. Se desarrolló una metodología basada en la concepción de los organismos como sistemas, las relaciones entre los elementos del plan corporal se describen mediante un sistema de ecuaciones simultáneas (SES), del tipo $x_i = mx_j + b$, en donde x_i y x_j son variables morfométricas y m y b son constantes. Este sistema se utilizó para simular la variación fenotípica de *U. stansburiana* y para caracterizar su espacio fenotípico. Los resultados indican que la estructura y los límites del espacio fenotípico de un taxón son propiedades emergentes del sistema que constituye el plan corporal, tales propiedades pueden ser consideradas como restricciones internas, las cuales actúan conjuntamente con la selección natural generando espacios fenotípicos discontinuos. La importancia del presente estudio radica en ofrecer una opción para definir y analizar el espacio fenotípico de un taxón desde una perspectiva sistémica, lo cual puede ser útil para plantear y probar hipótesis relacionadas con los factores causales de dicho espacio.

Palabras clave: Variabilidad morfológica, restricciones internas, morfometría sistémica, *Uta stansburiana*.

Introducción

Se ha propuesto que los límites de la diversidad fenotípica no se explican únicamente por la acción de la selección natural sino que, además, existen restricciones internas que impiden el desarrollo de los organismos más allá de las limitantes impuestas por la presencia de caracteres seleccionados en contra (Arnold, 1992). La acción de las restricciones internas se evidencia por el hecho de que, del conjunto total de formas posibles para un taxón dado, sólo se observa un subconjunto en la naturaleza, aún para fenotipos evidentemente no aptos. Al conjunto de todos los fenotipos posibles para un taxón se le ha denominado espacio fenotípico (Alberch, 1989). Schlichting y Pigliucci (1998) han planteado que la evolución fenotípica está moldeada por la acción conjunta de la selección natural y las restricciones genéticas. Sin embargo no existe consenso con respecto a este planteamiento, Shanahan (2008), opina que aunque la selección y las restricciones han sido aceptadas como distintas causas del cambio evolutivo, tal distinción no es tan clara y que difícilmente se puede considerar a las restricciones internas como un conjunto de causas para explicar la evolución fenotípica.

Pigliucci (2007) menciona que en las dos últimas décadas el estudio de las restricciones se ha basado en la idea de que las correlaciones genéticas entre pares de caracteres cuantitativos puede ser utilizadas para inferir la estructura genética del fenotipo, estas correlaciones pueden ser analizadas utilizando las matrices G (Scott et al., 2002; Bégin y Roff, 2003). Basándose en las conclusiones de autores como Houle (1991), según las cuales las correlaciones genéticas no necesariamente identifican restricciones ya que diferentes patrones de epistasis pueden producir diferentes medidas de aparente covarianza genética, Pigliucci ha criticado este enfoque y concluye que las relaciones genéticas no

siempre permiten inferir la estructura genética de los rasgos fenotípicos, aunque pueden sugerir relaciones funcionales las cuales deben ser probadas por métodos diferentes a los estadísticos. Se ha analizado la estructura del espacio fenotípico de algunos taxa con base en el análisis de un número limitado de caracteres morfométricos con lo cual se ha logrado la reducción de la dimensionalidad por ejemplo Kendrick (2007), considerando solo dos variables, estudió el espacio fenotípico de ciertos crinoideos.

Raup y Michelson (1965), representaron el espacio fenotípico de moluscos con concha enrollada utilizando cuatro dimensiones, Alberch (1989) y Pigliucci (2007) han dibujado al espacio fenotípico como una gráfica en dos dimensiones generada por un número igual de variables. En ambos tipos de gráficas es evidente la existencia de zonas vacías en las cuales las combinaciones de las variables del espacio fenotípico no existen, Alberch (op. cit.) ha propuesto que estos vacíos se deben a la acción de las restricciones internas dado que en los sistemas teratológicos que él estudió los efectos de la selección natural están manifiestos y a pesar de ello solo se observan ciertos tipos de dichos sistemas. Considerando lo anterior, resulta interesante tratar de elucidar las causas que gobiernan la estructura de los espacios fenotípicos dado que esto es la clave para explicar la diversidad morfológica.

En este estudio se diferencia el concepto de forma biológica, la apariencia y estructura de un organismo (Lele y Richtsmeier, 2001), del de plan corporal, la arquitectura básica de un ser vivo, el arreglo anatómico distintivo de sus elementos estructurales fundamentales (Meyer et al., 2005). Tal distinción se hace considerando que el segundo concepto queda definido por las relaciones entre los elementos que lo constituyen, en tanto que el primero es el aspecto del plan corporal cuando tiene incorporados elementos tales como plumas, pelo, escamas o grasa acumulada, en el caso de los animales. De acuerdo con

esto, la forma de un organismo es la descripción de su aspecto externo en tanto que la descripción del número y el arreglo espacial de las partes que lo constituyen es su plan corporal. En el presente trabajo se seleccionó una especie de lagartijas porque la ausencia de elementos como los ya mencionados, pelo, plumas, etc., posibilita que el análisis de la forma se aproxime al análisis del plan corporal dado que se puede apreciar y medir directamente gran parte de los elementos de éste. El taxón cuyo espacio fenotípico se caracterizó en el presente estudio es *Uta stansburiana*, Grismer (2002) describe a esta especie como una lagartija pequeña, los adultos llegan a alcanzar hasta 69 mm de longitud hocico – cloaca (LHC), con patrón de coloración muy variable, cabeza triangular, longitud de la cola aproximadamente 1.6 veces la LHC, con escaso dimorfismo sexual, la diferenciación entre hembras, machos y juveniles suele basarse en el color. Se distribuye ampliamente en Baja California y sus islas en el Océano Pacífico. Es una especie generalista terrestre, encontrándose desde el nivel del mar hasta los 2,400 m de altura, en hábitats tales como matorral costero, comunidades de chaparral, bosques de coníferas, dunas y otras zonas áridas. Es depredadora de una amplia variedad de artrópodos y consume poco material vegetal.

Se pretende dar respuesta a la pregunta planteada en el título de este trabajo mediante el análisis cuantitativo de las relaciones entre los elementos que conforman el plan corporal de *U. stansburiana*. Cuando este análisis se realiza con enfoque sistémico, es posible expresar dichas relaciones mediante un sistema de ecuaciones simultáneas (SES) (Von Bertalanffy, 2001).

Utilizando el SES se puede obtener una descripción del espacio fenotípico de ese taxón, al resolverlo para el intervalo de valores $\mu \pm 3\sigma$ de una sus variables.

Materiales y Métodos

Para analizar las relaciones cuantitativas entre los elementos del plan corporal de *U. stansburiana* se midieron organismos procedentes de la colección nacional de anfibios y reptiles del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México los cuales fueron colectados en 5 sitios de la distribución de esa especie ubicados en Baja California Norte, Baja California Sur y Sonora, Estados del Noroeste de México. Para cada sitio se tomó aleatoriamente una muestra de 6 lagartijas, la muestra total fue de 30 organismos. Tomando en cuenta que el propósito en este estudio es inferir el espacio fenotípico a nivel de especie en el muestreo total se tomó un número de organismos representativo aún cuando en cada sitio el tamaño de muestra es pequeño. En los individuos de cada muestra se midieron 20 variables que describen la morfología externa y el plan corporal de *U. stansburiana*, de acuerdo con la justificación que presentamos al final de la Introducción para utilizar en este estudio una especie de lagartijas como modelo, en total se obtuvieron 600 datos morfométricos. Se utilizó un vernier con precisión de 0.01 mm. Todas las mediciones fueron realizadas por el mismo investigador para evitar la variación producida por la apreciación de dos o más observadores con respecto a la misma medición (Lee, 1990).

Se llevó a cabo el análisis estadístico univariado para la totalidad de los datos de cada una de las 20 variables morfométricas. Se calculó la media y la desviación estándar para las muestras de valores de estas variables en cada uno de los 5 sitios muestreados. Se integraron muestras de $n = 5$ medias para cada variable. Se calcularon los estadísticos básicos: media, error estándar, cuadrado del error estándar, índice de asimetría y curtosis para cada una de estas muestras. Para el análisis estadístico se utilizaron las medias de las

variables dado que, de acuerdo con el teorema del límite central, ese estadístico se distribuye normalmente y ésta es una condición necesaria para validar la inferencia estadística y para utilizar el modelo de regresión o el de correlación (Daniel, 2006). Para analizar las relaciones entre pares de variables morfométricas se utilizó el modelo de correlación en el cual ambas variables son aleatorias, no existe una relación de dependencia entre ellas como sucede en el análisis de regresión. Sin embargo, bajo el modelo correlación es posible obtener una ecuación de regresión para dos variables cuando ambas varían aleatoriamente (Daniel, op. cit.). Dicha ecuación no describe la relación entre una variable dependiente y otra independiente, sino la relación entre dos variables cuyos valores fueron obtenidos de unidades de asociación, los ejemplares de lagartijas.

Nuestro análisis estadístico con enfoque sistémico de la relaciones entre los elementos del plan corporal de *U. stansburiana* se inició con el cálculo del coeficiente de correlación (r), para 12 modelos matemáticos diferentes, de cada una de las 190 combinaciones que se obtuvieron al combinar las 20 variables morfométricas de esa especie tomadas por parejas. De esos modelos se seleccionó el lineal porque cumplió con los siguientes criterios previamente establecidos: a) Es un modelo en el que las regresiones tienen un $r \geq 0.95$ con $p < 0.05$, b) Es el más simple de los modelos que cumplen con el inciso anterior y c) Aplica a todas las combinaciones de variables utilizadas para caracterizar el espacio fenotípico. La selección de las combinaciones con $r \geq 0.95$ y $p < 0.05$, de acuerdo con el método de la mínima diferencia significativa (LSD por sus siglas en inglés), se realizó basándose en la conceptualización de los organismos como sistemas, de acuerdo con la cual las relaciones entre los elementos del plan corporal pueden ser descritas mediante un sistema de ecuaciones simultáneas (SES), siguiendo a Von Bertalanffy (2001). Dado que se desea conocer la variabilidad total de ese plan corporal, es

necesario que el SES posea una buena capacidad para inferir nuevos valores para la totalidad de las variables que contiene partiendo de un valor para cualquiera de ellas, esto se logra cuando en las ecuaciones de tal sistema $r \geq 0.95$ y por tanto $r^2 \geq 0.90$ debido a que la fracción no explicada de la variabilidad total de la variable que se infiere es: $(1 - r^2) \leq 0.1$ (Zar, 1999). Para todos los pares de variables seleccionados de la manera antes descrita, se obtuvieron las ecuaciones de regresión lineal bajo el modelo de correlación, dichas ecuaciones son del tipo $x_i = mx_j + b$, en donde x_i y x_j son variables morfométricas, m y b son constantes.

Considerando que durante la determinación de la significancia de los coeficientes de correlación para todas las combinaciones de las 20 variables se realizó una gran cantidad de pruebas de hipótesis sobre un mismo conjunto de datos, se aplicó el procedimiento de comparaciones múltiples de Bonferroni para ajustar el nivel de significancia de α de acuerdo con Rosner (2000), y posteriormente se utilizó la estadística de prueba t para evaluar la significancia de los coeficientes de correlación (Zar, 1999; Daniel, 2006). Las correlaciones identificadas como estadísticamente significativas mediante el método LSD fueron las mismas que las encontradas en esa condición después de aplicar la corrección de Bonferroni.

La propuesta de que el conjunto de ecuaciones obtenido como se ha descrito anteriormente constituye un sistema de ecuaciones simultáneas (SES), queda validada por el hecho de que existe un conjunto de valores que satisface simultáneamente a todas esas ecuaciones, estos valores constituyen el conjunto solución para el SES. El conjunto solución puede ser determinado por cualquier método analítico, por ejemplo el de eliminación de Gauss-Jordan (Anton, 1985) ó bien por ensayo y error sustituyendo un valor para cualquiera de las variables en el SES y observando si quedan satisfechas todas sus

ecuaciones. Las relaciones entre las variables contenidas en el SES obtenido se representaron gráficamente mediante una red en la cual se conectan aquellas variables, (nodos), que se relacionan con $r \geq 0.95$ y $p < 0.05$. Siguiendo a Boccaletti et al. (2006), se determinaron algunos parámetros característicos para esta red tales como el grado promedio por nodo el cual corresponde al número de conexiones que en promedio tiene cada nodo de la red; la distancia promedio entre dos nodos, también llamada longitud característica, es el promedio de las distancias entre los nodos interconectados en una red; el coeficiente de cohesión promedio es el promedio de la fracción de nodos que se conectan a otro y que están conectados entre sí y el diámetro que representa la distancia máxima entre dos nodos en una red. La razón por la se incluyeron los parámetros básicos para la red que describe las relaciones entre los elementos del plan corporal de *U. stansburiana* es que permiten caracterizarla y además compararla con otras redes similares, dado que son valores reconocidos y aceptados para informar acerca de las propiedades de la red a partir de la cual fueron calculados. Estos parámetros constituyen una manera sintética de presentar información acerca de las características de una red.

El SES, se utilizó para definir la estructura y los límites del espacio fenotípico de *U. stansburiana*. Para tal efecto, se resolvió dicho sistema para un conjunto de valores contenidos en el intervalo $\mu \pm 3\sigma$ para la variable longitud hocico – cloaca, (LHC), considerando que en ese intervalo se ubica el 99.7% de los valores que puede tomar esta variable (Daniel, 2006), los valores para μ y σ de la LHC se determinaron con base en los datos del Cuadro 1. Sin embargo, los valores de esta variable utilizados para resolver el SES son diferentes a los del Cuadro 1 para evitar el efecto circular con las inferencias realizadas. Dada la imposibilidad de representar el espacio fenotípico con todas las variables del sistema de ecuaciones simultáneas (SES), se tomaron al azar 3 de esas

variables y sus valores se graficaron en un sistema tridimensional. Analizando los valores utilizados para construir esta gráfica, la cual corresponde a una parte del espacio fenotípico, fue posible ampliar el intervalo de valores para la LHC hasta encontrar aquél para el cual el SES ya no tiene soluciones biológicamente coherentes, por ejemplo cuando presenta valores negativos para una o más de sus variables, este valor de LHC señala los límites del espacio fenotípico.

Resultados

Las medias y las desviaciones estándar para las muestras de valores de las 20 variables que describen la morfología externa de *U. stansburiana* se presentan en el Cuadro 1. En la Figura 1 se señalan dichas variables. En el Cuadro 2 se presentan los resultados de la estadística básica para las muestras de medias de cada una de las variables consideradas en este estudio. El Cuadro 3 muestra el sistema de ecuaciones simultáneas (SES), construido a partir de las 25 relaciones entre pares de variables que cumplen con los criterios enunciados en la metodología, $r \geq 0.95$ y $p < 0.05$. El número de variables que contiene dicho sistema es 14 en lugar de las 20 consideradas al inicio del estudio. La explicación a esto se encuentra en la Figura 2, la cual corresponde a la red de relaciones entre las variables que describen la morfología de *U. stansburiana* al nivel de $r \geq 0.95$, puede observarse que las variables x_3 , x_6 , x_7 , x_9 , x_{11} , y x_{20} no se relacionan con el resto de las del conjunto y por lo tanto no se incluyeron en el SES. En dicha red se puede observar que la mayor densidad de relaciones se establece entre las variables de tres regiones corporales de *U. stansburiana*: cabeza, cuerpo y miembros posteriores. Los valores

Cuadro 1: Media y desviación estándar (en mm) para variables de la morfología externa de *Uta stansburiana* en algunos sitios de su distribución.

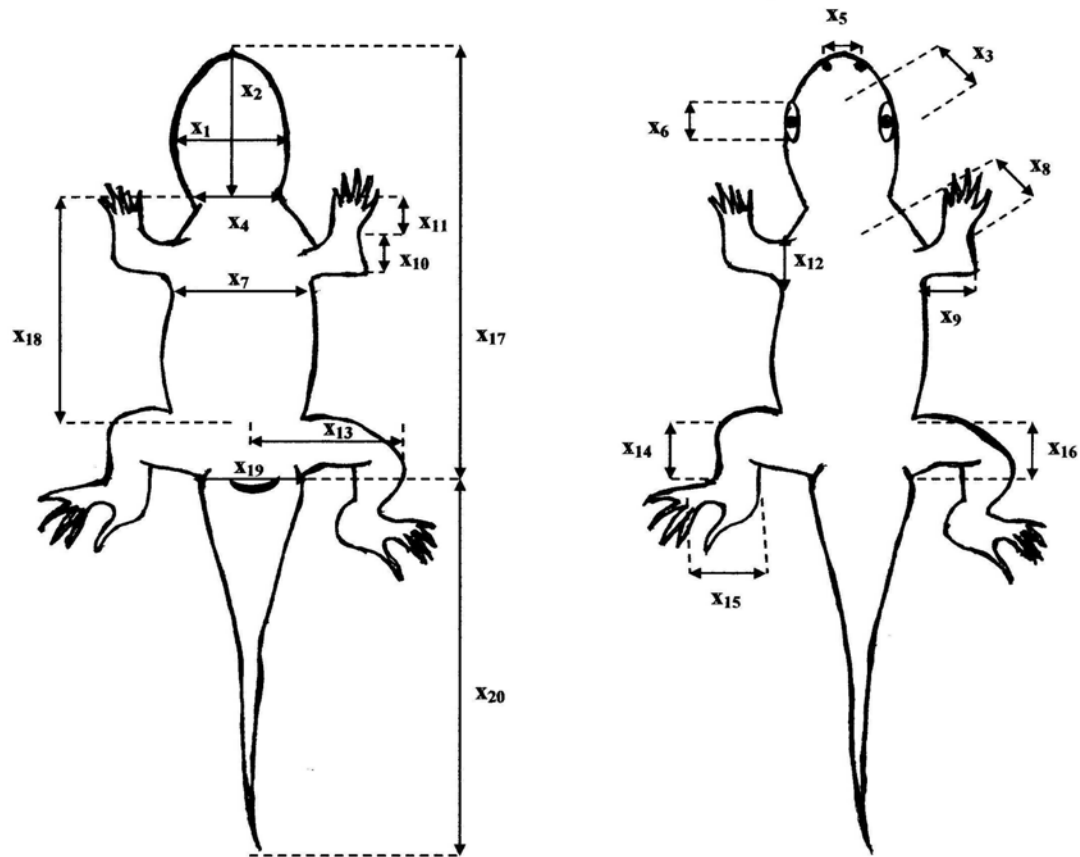
Estado /Población.	X ₁		X ₂		X ₃		X ₄		X ₅	
	media	d. e.	media	d. e.	media	d. e.	media	d. e.	media	d. e.
BCS. Islas: Espíritu Santo, Monserrat, etc.n = 6	9.19	1.19	14.97	1.57	5.91	0.96	7.62	0.87	2.12	0.26
BCS. Península. Cabo San Lucas y otros n = 6	8.16	0.92	13.10	1.78	5.24	0.62	6.35	0.81	1.94	0.33
SONORA.Continente.El Pinacate n = 6	8.79	1.23	14.27	1.96	5.12	0.66	7.11	1.07	2.10	0.40
BCN.Islas: Ángel de la Guarda y otras n = 6	8.44	0.81	13.66	1.26	5.39	0.74	6.72	0.53	2.08	0.16
BCN. Isla Rasa n = 6	9.79	1.23	14.98	1.70	5.77	0.89	7.62	1.06	2.23	0.24

Estado /Población.	X ₆		X ₇		X ₈		X ₉		X ₁₀	
	media	d. e.	media	d. e.	media	d. e.	media	d. e.	media	d. e.
BCS. Islas: Espíritu Santo, Monserrat, etc.n = 6	5.23	0.22	9.09	1.54	7.62	1.42	10.00	1.07	6.06	0.84
BCS. Península. Cabo San Lucas y otros n = 6	4.78	0.31	8.81	1.53	6.15	1.03	7.92	0.80	5.33	0.60
SONORA.Continente.El Pinacate n = 6	4.83	0.43	9.80	1.14	6.90	1.44	8.77	1.40	5.72	0.69
BCN.Islas: Ángel de la Guarda y otras n = 6	4.59	0.55	9.37	1.01	7.15	1.58	8.87	1.39	5.99	0.88
BCN. Isla Rasa n = 6	4.64	0.45	10.20	1.34	7.88	1.15	9.44	0.63	6.34	0.74

Estado /Población.	X ₁₁		X ₁₂		X ₁₃		X ₁₄		X ₁₅	
	media	d. e.	media	d. e.	media	d. e.	media	d. e.	media	d. e.
BCS. Islas: Espíritu Santo, Monserrat, etc.n = 6	2.62	0.67	2.60	0.28	12.48	1.44	8.77	1.02	5.45	0.68
BCS. Península. Cabo San Lucas y otros n = 6	2.66	0.44	2.25	0.48	10.55	1.34	7.91	1.15	4.82	0.72
SONORA.Continente.El Pinacate n = 6	2.62	0.37	2.53	0.47	11.66	2.19	8.65	1.33	4.95	0.67
BCN.Islas: Ángel de la Guarda y otras n = 6	2.65	0.35	2.27	0.30	11.02	0.94	8.32	0.50	4.81	0.78
BCN. Isla Rasa n = 6	2.87	0.52	2.81	0.69	12.31	1.17	8.98	0.68	5.79	0.81

Estado /Población.	X ₁₆		X ₁₇		X ₁₈		X ₁₉		X ₂₀	
	media	d. e.	media	d. e.	media	d. e.	media	d. e.	media	d. e.
BCS. Islas: Espíritu Santo, Monserrat, etc.n = 6	5.23	0.85	48.52	3.48	29.49	2.10	6.77	0.97	75.20	19.08
BCS. Península. Cabo San Lucas y otros n = 6	4.34	0.71	42.68	4.54	26.11	2.76	5.83	0.86	59.70	6.94
SONORA.Continente.El Pinacate n = 6	4.58	0.89	46.45	6.94	27.90	5.46	6.10	0.89	73.89	5.12
BCN.Islas: Ángel de la Guarda y otras n = 6	4.18	0.48	45.46	3.17	27.65	2.99	5.34	1.07	70.68	8.74
BCN. Isla Rasa n = 6	5.39	1.11	50.00	5.58	30.47	3.90	6.66	0.94	71.71	17.33

Figura 1: Variables de la morfología externa de *Uta stansburiana* utilizadas para determinar su espacio fenotípico.



x_1 : ancho de la cabeza, x_2 : longitud de la cabeza, x_3 : altura de la cabeza, x_4 : ancho del cuello, x_5 : distancia entre fosas nasales, x_6 : eje mayor del ojo, x_7 : ancho del tórax, x_8 : altura del tórax, x_9 : longitud del húmero, x_{10} : longitud del radio, x_{11} : longitud del metacarpo, x_{12} : ancho de la base del miembro anterior, x_{13} : longitud del fémur, x_{14} : longitud de la tibia, x_{15} : longitud del metatarso, x_{16} : ancho de la base del miembro posterior, x_{17} : longitud hocico - cloaca, x_{18} : longitud del cuerpo, x_{19} : ancho de la base de la cola, x_{20} : longitud de la cola.

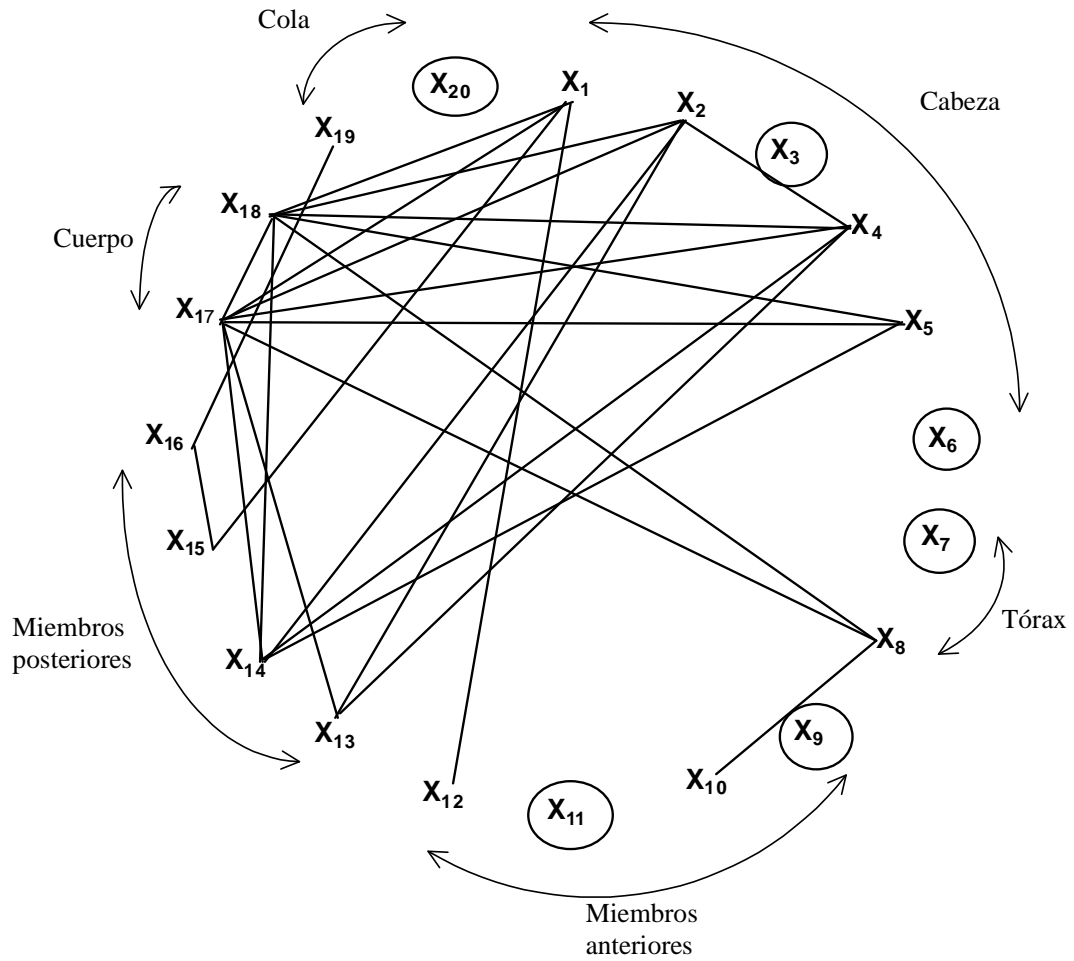
Cuadro 2. Estadística básica para muestras de medias de variables de la morfología externa de *Uta stansburiana*.

var	n	average	variance	std dev	std skewness	std kurtosis
x ₁	5	8.9	0.4	0.6	0.5	-0.2
x ₂	5	14.2	0.7	0.8	-0.4	-0.8
x ₃	5	5.5	0.1	0.3	0.3	-1.1
x ₄	5	7.1	0.3	0.6	-0.3	-0.9
x ₅	5	2.1	0.0	0.1	-0.4	0.8
x ₆	5	4.8	0.1	0.3	1.3	1.0
x ₇	5	9.5	0.3	0.6	0.3	-0.6
x ₈	5	7.1	0.5	0.7	-0.6	0.0
x ₉	5	9.0	0.6	0.8	-0.1	0.1
x ₁₀	5	5.9	0.2	0.4	-0.5	0.1
x ₁₁	5	2.7	0.0	0.1	1.9	2.0
x ₁₂	5	2.5	0.1	0.2	0.2	-0.6
x ₁₃	5	11.6	0.7	0.8	-0.2	-1.0
x ₁₄	5	8.5	0.2	0.4	-0.7	-0.1
x ₁₅	5	5.2	0.2	0.4	0.8	-0.6
x ₁₆	5	4.7	0.3	0.5	0.3	-1.2
x ₁₇	5	46.6	8.0	2.8	-0.3	-0.2
x ₁₈	5	28.3	2.9	1.7	0.0	-0.4
x ₁₉	5	6.1	0.4	0.6	-0.3	-0.6
x ₂₀	5	70.2	37.8	6.2	-1.6	1.6

Cuadro 3. Sistema de ecuaciones simultáneas (SES), construido con variables morfométricas de *Uta stansburiana*.

		r^2	p
Ec. 1	$X_1 = 2.238 + 2.663 * X_{12}$	0.96	0.004
Ec. 2	$X_1 = 1.559 + 1.417 * X_{15}$	0.93	0.008
Ec. 3	$X_1 = -1.386 + 0.220 * X_{17}$	0.94	0.006
Ec. 4	$X_1 = -1.576 + 0.369 * X_{18}$	0.95	0.005
Ec. 5	$X_2 = 3.759 + 1.473 * X_4$	1.00	0.0000
Ec. 6	$X_2 = 2.665 + 0.994 * X_{13}$	0.99	0.000
Ec. 7	$X_2 = -2.052 + 1.906 * X_{14}$	0.94	0.006
Ec. 8	$X_2 = 0.986 + 0.283 * X_{17}$	0.95	0.005
Ec. 9	$X_2 = 1.041 + 0.464 * X_{18}$	0.92	0.011
Ec. 10	$X_4 = -0.744 + 0.675 * X_{13}$	0.99	0.000
Ec. 11	$X_4 = -3.887 + 1.287 * X_{14}$	0.93	0.007
Ec. 12	$X_4 = -1.880 + 0.192 * X_{17}$	0.95	0.005
Ec. 13	$X_4 = -1.867 + 0.316 * X_{18}$	0.92	0.010
Ec. 14	$X_5 = 0.074 + 0.237 * X_{14}$	0.92	0.011
Ec. 15	$X_5 = 0.443 + 0.035 * X_{17}$	0.93	0.008
Ec. 16	$X_5 = 0.444 + 0.058 * X_{18}$	0.91	0.013
Ec. 17	$X_8 = -3.053 + 1.731 * X_{10}$	0.96	0.003
Ec. 18	$X_8 = -3.581 + 0.230 * X_{17}$	0.93	0.008
Ec. 19	$X_8 = -3.782 + 0.386 * X_{18}$	0.94	0.006
Ec. 20	$X_{13} = -1.348 + 0.278 * X_{17}$	0.91	0.013
Ec. 21	$X_{14} = 1.747 + 0.145 * X_{17}$	0.96	0.003
Ec. 22	$X_{14} = 1.855 + 0.236 * X_{18}$	0.91	0.012
Ec. 23	$X_{15} = 1.419 + 0.790 * X_{16}$	0.95	0.005
Ec. 24	$X_{16} = -0.610 + 0.872 * X_{19}$	0.92	0.010
Ec. 25	$X_{17} = -0.284 + 1.656 * X_{18}$	0.99	0.001

Figura 2: Red de relaciones entre las 20 variables utilizadas para describir la morfología externa de *Uta stansburiana*.



característicos calculados para la red de la Figura 3 son: grado promedio = 2.5, distancia promedio = 2.5, coeficiente de cohesión promedio = 0.29 y diámetro de la red = (10, 19)6.

En el Cuadro 4 se presentan los valores calculados para 13 de las 14 variables que contiene el SES partiendo de valores del intervalo $\mu \pm 3\sigma$ para la 14^a variable, la LHC. La Figura 3 es una representación gráfica tridimensional de una parte del espacio fenotípico de *U. stansburiana* construida con 51 valores para cada una de las variables: ancho de la cabeza (x_1), longitud de la tibia (x_{14}) y ancho de la base del miembro posterior (x_{16}).

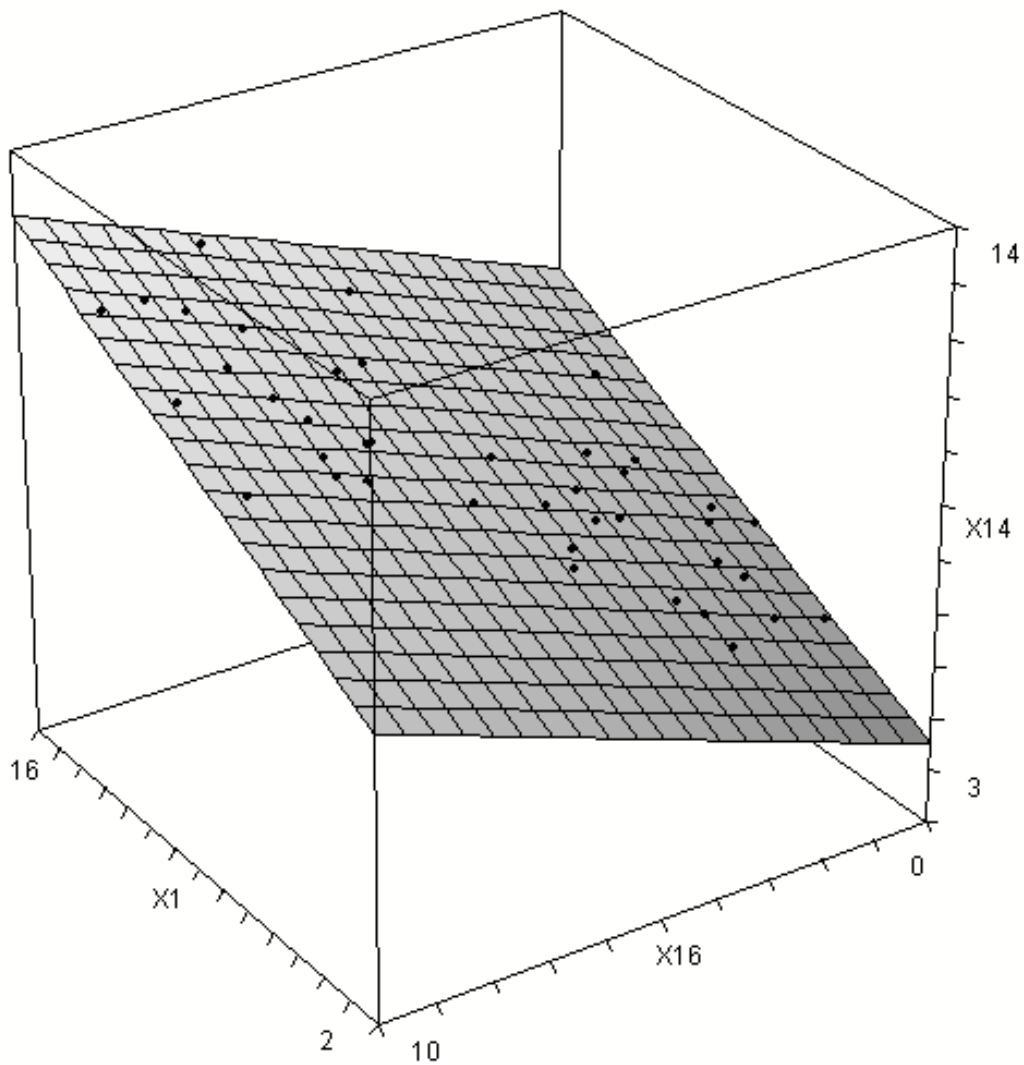
Discusión

Las relaciones cuantitativas entre los elementos que constituyen el plan corporal de *U. stansburiana*, han sido expresadas mediante un sistema de ecuaciones simultáneas (SES), en congruencia con lo establecido en la teoría general de sistemas (Von Bertalanffy, 2001). Como se mencionó en la Metodología esas ecuaciones son lineales pero no necesariamente tiene que ser así, el modelo matemático para expresar la relación entre las variables puede tener otra forma si cumple con los criterios de selección del modelo que establecimos en la Metodología. Utilizando este SES como instrumento exploratorio fue posible simular la variabilidad total esperada para el plan corporal básico, el *bauplan*, de *U. stansburiana* y, en consecuencia, definir la estructura y los límites del espacio fenotípico de ese taxón desde una perspectiva sistémica cuando se consideran únicamente las relaciones entre variables con $r \geq 0.95$. Sin embargo considerando que el tamaño de la muestra es un factor crítico para estudios de este tipo, nuestro trabajo puede presentar algunas

Cuadro 4. Valores de las variables del sistema de ecuaciones simultáneas (SES) calculados a partir de un conjunto de valores contenidos en el intervalo $\mu \pm 5\sigma$ para la longitud hocico-cloaca (LHC).

Variable morfométrica:		Valores en mm									
1	Ancho de la cabeza	$X_1 =$	3.7	...	8.5	8.7	8.9	9.1	9.3	...	14.1
2	Longitud de la cabeza	$X_2 =$	7.5	...	13.7	13.9	14.2	14.5	14.7	...	20.9
3	Ancho del cuello	$X_4 =$	2.5	...	6.7	6.9	7.1	7.3	7.4	...	11.6
4	Distancia entre fosas nasales	$X_5 =$	1.3	...	2.0	2.1	2.1	2.1	2.2	...	2.9
5	Altura del tórax	$X_8 =$	1.7	...	6.7	6.9	7.1	7.4	7.6	...	12.6
6	Longitud del radio	$X_{10} =$	2.7	...	5.6	5.8	5.9	6.0	6.1	...	9.0
7	Ancho base miemb anterior	$X_{12} =$	0.5	...	2.3	2.4	2.5	2.6	2.6	...	4.5
8	Longitud del fémur	$X_{13} =$	5.0	...	11.1	11.3	11.6	11.9	12.1	...	18.2
9	Longitud de la tibia	$X_{14} =$	5.1	...	8.2	8.4	8.5	8.7	8.8	...	12.0
10	Long del metatarso	$X_{15} =$	1.5	...	4.9	5.0	5.2	5.3	5.5	...	8.8
11	Acho base miemb posterior	$X_{16} =$	0.1	...	4.4	4.6	4.7	4.9	5.1	...	9.4
12	Longitud del cuerpo	$X_{18} =$	14.0	...	27.2	27.7	28.3	28.9	29.5	...	42.6
13	Ancho base de la cola	$X_{19} =$	0.8	...	5.7	5.9	6.1	6.4	6.6	...	11.5
14	Longitud hocico-cloaca (LHC)	$X_{17} =$	22.9	...	44.7	45.7	46.6	47.6	48.5	...	70.3
			-5σ	...	-0.4 σ	-0.2 σ	μ	0.2σ	0.4σ	...	5σ

Figura 3: Representación tridimensional de una parte del espacio fenotípico de *Uta stansburiana* construido a partir de los valores para las variables x_1 (ancho de la cabeza), x_{14} (longitud de la tibia) y x_{16} (ancho de la base del miembro posterior) contenidos en el Cuadro 4. Las ternas de valores están representadas por los puntos sobre el plano.



limitaciones debido al número de organismos que utilizamos para describir la variabilidad a nivel de especie, este aspecto tendrá que ser considerado cuidadosamente en estudios futuros. El conocimiento de la estructura y los límites de un espacio fenotípico marcan la pauta para el planteamiento y prueba de hipótesis dirigidas a explicar las características de dicho espacio con base en procesos biológicos subyacentes.

La representación gráfica de las relaciones entre las variables del plan corporal de *U. stansburiana* al nivel de $r \geq 0.95$, la red de la Figura 2, permite establecer que los elementos de las regiones corporales: cabeza, cuerpo y miembros posteriores, presentan la mayor densidad de relaciones, esto quizá se pueda asociar al nicho ecológico de *U. stansburiana*, dado que esta especie se desplaza caminando, corriendo e inclusive puede escalar rocas (Nafis, 2002). Entonces, parece necesario que los elementos de las regiones antes mencionadas estén fuertemente interrelacionados formando un eje que permita estos tipos de locomoción. La misma red también permite visualizar que, partiendo de cualquiera de las variables que contiene, es posible calcular valores para el resto utilizando el SES dada la interconexión entre dichas variables. Esto se puede apreciar en el Cuadro 4, en el cual se presentan los valores para 13 de las 14 variables que contiene la red de la Figura 2, calculados a partir de valores de la LHC, (la 14^a variable), en el intervalo de $\mu \pm 5\sigma$ utilizando el SES. La elección de esta variable es arbitraria, ya que se pudo partir de cualquiera de las 14 variables para resolver el SES. El grado promedio de los nodos de la red indica que cada una de las variables del SES se relaciona en promedio con otras 2.5 variables, esto favorece la inferencia del valor de una variable determinada ya que está comunicada con al menos otras dos variables. El 29% de éstas, en promedio, se relaciona entre sí de acuerdo con el valor del coeficiente de cohesión promedio, este valor representa la probabilidad de que las variables que se relacionan con otra, se relacionen entre sí. La

distancia promedio entre los nodos de la red significa que para llegar de una variable a otra, en promedio, se tiene que pasar por 2.5 variables. Las variables x_{10} y x_{19} son los nodos más distantes entre sí, se requiere pasar por 6 variables para llegar de un nodo a otro, ambos determinan el diámetro de la red.

La elección de las tres variables con base en cuyos valores se construyó la gráfica que representa una parte del espacio fenotípico de *U. stansburiana*, Fig. 3, es arbitraria, se pudo tomar cualquiera de las 364 ternas que se obtienen al combinar 14 variables de 3 en 3. Dicha gráfica representa todos los fenotipos de esa especie que son biológicamente posibles a diferencia del espacio fenotípico definido por Raup y Michelson (1965) en el cual se representan todos los fenotipos geoméricamente posibles, esto implica que el espacio fenotípico restringido caracterizado con nuestra metodología está contenido en el espacio fenotípico posible de Raup y Michelson. Sin embargo ambos tipos de espacios fenotípicos comparten la característica de ser discontinuos ya que en cada uno de ellos las áreas que representan los fenotipos observados en la naturaleza están interrumpidas por áreas vacías. Esto confirma las observaciones de autores como Kendrick (2007), en relación a la discontinuidad del espacio fenotípico de ciertos taxa animales. La importancia que tiene calcular los valores con base en los cuales se generará la gráfica que representa una parte del espacio fenotípico de *U. stansburiana* utilizando el SES, es que dichos valores no son independientes ni aleatorios, están ligados a los valores de las 11 variables que no aparecen en la gráfica de la Figura 3, cada una de estas variables ocultas influye en los valores que pueden tomar las variables x_1 , x_{14} y x_{16} . Se puede ilustrar lo anterior considerando que el valor que toma la variable de un nodo de la red de la Figura 2 determina los valores de las variables de los otros nodos manteniendo una configuración específica en la cual cada elemento del plan corporal presenta un tamaño particular, si el

tamaño de uno de estos elementos cambia, se produce un cambio automático en el tamaño de los otros generando una nueva configuración. Cada una de las configuraciones que permiten la interrelaciones entre los elementos del plan corporal representa un fenotipo, una variación del *bauplan*, el conjunto de configuraciones constituye el espacio fenotípico. La parte del espacio fenotípico de *U. stansburiana* representada en la Figura 3, puede verse como la punta de un iceberg cuyo cuerpo, el espacio fenotípico completo, se encuentran en un espacio de 14 dimensiones, el mismo número de nodos en la red de la Figura 2 y del número de variables que contiene el SES del Cuadro 3. Se pueden utilizar las 364 combinaciones de 3 variables para obtener igual número de puntas del iceberg en 3 dimensiones. La Figura 3 muestra que el espacio fenotípico de la *U. stansburiana* está limitado, en el Cuadro 4 se encuentran los valores para las 14 variables con base en los cuales se ha descrito dicho espacio, los valores del extremo izquierdo marcan el límite inferior de esas variables mientras que los valores del extremo derecho no corresponden al límite superior. Como se mencionó en la metodología, la caracterización del espacio fenotípico de *U. stansburiana* se inició resolviendo el SES para valores de la variable longitud hocico-cloaca (LHC) contenidos en el intervalo $[\mu \pm 3\sigma]$, la razón para esto es que este intervalo contiene el 99.7% de los valores que puede tomar la LHC (Daniel, 2006). Sin embargo se encontró que el SES tiene un conjunto de soluciones mayores a cero en el intervalo $[(\mu - 5\sigma), (\mu + \infty))$ para esa variable, lo que implica que únicamente está definido el límite inferior del espacio fenotípico en tanto que el superior no existe. Estos resultados parecen congruentes con la biología de *U. stansburiana* ya que en las lagartijas, como en otros reptiles el crecimiento no cesa a lo largo de su vida aunque en la edad adulta es más lento (Maneyro y Meneghel, 2002). No obstante en condiciones naturales el límite superior de la LHC se aproxima a $\mu + 5\sigma$ de acuerdo con los datos reportados por Grismer (2002),

por esta razón los valores para construir el espacio fenotípico representado en la Fig. 3 se acotaron en el intervalo para la LHC $[\mu \pm 5\sigma]$. Es importante mencionar que aún cuando se evitó el uso de los datos de la LHC contenidos en el Cuadro 1 para no incurrir en circularidad al momento de inferir los valores para las otras variables contenidos en el Cuadro 4, al dividir el intervalo $[\mu \pm 5\sigma]$ de esa variable en segmentos de 0.2σ se obtuvieron 51 valores, con base en los cuales se caracterizó el espacio fenotípico de *U. stansburiana*, 50 de esos valores son diferentes a los del Cuadro 1, el valor restante es igual al primer valor para la LHC de ese cuadro. El hecho de que el intervalo $[\mu \pm 5\sigma]$ sea cerrado en su límite superior parece indicar que aún cuando potencialmente los individuos de esta especie pueden crecer indefinidamente, su tamaño está restringido por la selección en contra que ejercen factores ambientales como la depredación y la competencia y factores internos como el incremento en sus requerimientos energéticos. Al resolver el SES para el intervalo de valores para la LHC antes mencionado, se obtuvieron los límites de las otras variables del espacio fenotípico de *U. stansburiana*, (ver Cuadro 4), al igual que en aquella variable, los límites inferiores quedaron definidos pero los superiores se acotaron al definir el límite superior de LHC. Para las variables con las que se construyó el espacio fenotípico antes mencionado, Fig. 3, los intervalos de valores son: ancho de la cabeza x_1 $[\sim (\mu \pm 4.87\sigma)]$, longitud de la tibia x_{14} $[\sim (\mu \pm 3.66\sigma)]$ y ancho de la base del miembro posterior x_{16} $[\sim (\mu \pm 5.75\sigma)]$, estos intervalos contienen más del 99.7% de los valores que pueden tomar estas tres variables (Daniel, 2006).

El enfoque del presente trabajo no está dirigido a determinar las causas que explican todas las características de un espacio fenotípico sino al análisis de su estructura y sus límites, dos propiedades resultantes del carácter sistémico de los seres vivos. Pigliucci (2007), ha manifestado en relación al estudio de las causas para explicar los espacios

fenotípicos, que el puro análisis estadístico no es suficiente para inferir propiedades biológicas, aunque lo contrario es más plausible, conociendo detalladamente una característica biológica se pueden realizar inferencias razonables acerca de la forma de su descripción estadística. Coincidimos con este autor en el sentido de que las relaciones funcionales subyacentes a los espacios fenotípicos, sus causas, deben de ser probadas con métodos diferentes a los matemáticos, ya que los resultados de éstos suelen tener los mismos problemas que presenta el “teatro de sombras” de Shipley (2000), en el cual diferentes procesos causales pueden generar el mismo resultado estadístico y por lo tanto no es posible inferir directamente los primeros a partir del segundo. Sin embargo, la estructura y los límites de un espacio fenotípico son propiedades que se pueden deducir con base en el análisis sistémico del plan corporal sin contradicción con la propuesta de Pigliucci (2007). Por otra parte, como se menciona al principio de este análisis, el conocimiento de características de los espacios fenotípicos tales como su estructura y sus límites puede permitir plantear y aún probar hipótesis relacionadas con sus procesos causales. En el presente caso, la caracterización del espacio fenotípico de *U. stansburiana* puede conducir al planteamiento de hipótesis para explicar, por ejemplo, por qué en los organismos que se encuentran en el límite inferior del espacio fenotípico, (Figura 3), han desaparecido virtualmente algunos caracteres como los miembros posteriores y la cola, (véase el Cuadro 4), en tanto que otros como los miembros anteriores y el volumen torácico han disminuido en grado extremo mientras la longitud del cuerpo sólo se ha reducido a la mitad del valor de la media poblacional.

Nuestro análisis de las relaciones entre los elementos del plan corporal de *U. stansburiana* sugiere que la estructura y los límites del espacio fenotípico de un taxón son propiedades emergentes del sistema constituido por su plan corporal y resultan de las

interacciones entre los elementos de éste. Tales interacciones pueden ser consideradas como restricciones internas las cuales, junto con la selección natural, pueden explicar por qué la variabilidad biológica está acotada. En el caso del espacio fenotípico de *U. stansburiana*, estas restricciones explican la ausencia de organismos por debajo de su límite inferior, mientras que la selección natural y otras restricciones internas pueden explicar por qué no observamos en la naturaleza organismos pertenecientes a la zona cercana a ese límite, (aproximadamente en $\mu-5\sigma$ para LHC), los cuales hemos mencionado al final del párrafo anterior. También la selección natural y otras restricciones pueden explicar por qué el límite superior del espacio fenotípico está acotado aproximadamente en 69 mm (Grismer, 2002), aún cuando las interacciones entre los elementos del plan corporal no establecen tal restricción.

Considerando que cualquier metodología nueva debe establecer claramente la información adicional que permite obtener en relación a la que generan las metodologías convencionales, en este trabajo hemos intentado evidenciar que nuestra metodología permite establecer las características estructurales del espacio fenotípico de un taxón partiendo de las propiedades estructurales de su plan corporal a diferencia de las metodologías propuestas por autores como Raup y Michelson (1965) y Kendrick (2007) entre otros. El espacio fenotípico que se obtiene utilizando la nueva metodología no está constituido por todos los organismos geoméricamente posibles, como en el definido por Raup y Michelson (1965), sino por todas las formas biológicamente posibles. Una consecuencia de esto es que el espacio fenotípico que hemos descrito en este estudio es más restringido que el de Raup y Michelson pero al igual que éste es discontinuo porque contiene zonas vacías y zonas ocupadas por los organismos que observamos en la naturaleza.

De acuerdo con lo anterior, la metodología que se presenta en este trabajo es apropiada para caracterizar y analizar el espacio fenotípico n-dimensional de un taxón y consideramos que marca la pauta para proponer una nueva orientación en el estudio cuantitativo de la forma biológica cuyo carácter sea holístico, una morfometría sistémica continuadora de otros enfoques como la morfometría geométrica (Zelditch, et. al., 2004). Sin embargo se hacen necesarios nuevos estudios que examinen hipótesis concretas para corroborar la utilidad de dicha metodología.

Agradecimientos

A Víctor Hugo Reynoso Rosales por permitirnos el acceso a los ejemplares de la Colección de Anfibios y Reptiles del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México y por su constante interés en el avance del presente trabajo. A Gloria Estela Ruiz Castro, Juan Carlos Zamora Cunningham, Antonio Neme Castillo y Álvaro Chaos Cador por su apoyo en la preparación del manuscrito. A los Revisores anónimos de la Revista Mexicana de Biodiversidad por sus sugerencias y comentarios.

Literatura citada

- Alberch, P. 1989. The logic of monsters: Evidence for internal constraint in development and evolution. *Geobios, mémoire spécial* 12:21-57
- Anton, H. 1985. *Introducción al álgebra lineal*. Limusa, México. 356 p.
- Arnold, S. J. 1992. Constraints on phenotypic evolution. *The American Naturalist* 140: S85–S107.
- Bégin, M. y A. D. Roff. 2003. The constancy of the G matrix through species divergence and the effects of quantitative genetic constraints on phenotypic evolution: a case study in crickets. *Evolution; international journal of organic evolution* 57:1107-1120.

Boccaletti, S., V. Latora, Y. Moreno, M. Chavez y D. U. H. Wang. 2006. Complex networks: structure and dynamics. *In* Physics Reports 424, I. Procaccia (ed). Elsevier, USA. p. 175-308

Daniel, W. W. 2006. Bioestadística. Base para el análisis de las ciencias de la salud. Limusa Wiley, México. 755 p.

Grismer, L. 2002. Amphibians and reptiles of Baja California, including its pacific islands and the islands in the Sea of Cortés. University of California Press. 399 p.

Houle, D. 1991. Genetic covariance of fitness correlates: what genetic correlations are made of and why it matters. *Evolution* 45: 630 – 648.

Kendrick, C. D. 2007. Theoretical morphology of the crinoids cup. *Paleobiology* 33: 337-350.

Lee, J. C. 1990. Sources of extraneous variation in studies of meristic characters: the effects of size and interobserver variation. *Systematic Zoology* 39:36-41.

Lele, R. S. y J. T. Richtsmeier. 2001. An invariant approach to statistical analysis of shapes. Chapman & Hall/CRC, U.S.A. 326 p.

Maneyro, M. y M. Menegel. 2002. Reptiles. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 14 p.

Meyer, C. S., S. Minnich, J. Moneymaker, P. A. Nelson y R. Seelke. *Explore Evolution*. <http://www.exploreevolution.com/glossary.php>. 28 de Junio 2005.

Nafis, G. California Reptiles and Amphibians. <http://www.californiaherps.com>. 10 de Abril 2002.

Pigliucci, M. 2007. Finding the Way in Phenotypic Space: The Origin and Maintenance of Constraints on Organismal Form. *Annals of Botany* 6: 1-6.

Raup D. M. y A. Michelson. 1965. Theoretical morphology of the coiled shell. *Science* 147: 1294–1295.

Rosner, B. 2000. Fundamentals of Biostatistics. Duxbury, Thompson Learning, U.S.A. 783 p.

Scott, J. S., P. C. Phillips y D. Houle. 2002. Comparative quantitative genetics: evolution of G matrix. *Trends in ecology* 17: 320-327.

Shanahan, T. 2008. Why don't zebras have machine guns? Adaptation, selection, and constraints in evolutionary theory. *Studies in history and philosophy of biological and biomedical sciences* 39: 135-146.

Shipley, B. 2000. Cause and correlation in biology: a user's guide to path analysis, structural equations and causal inference. Cambridge University Press, U.K. 316 p.

Schlichting, C.D. y M. Pigliucci. 1998. Phenotypic evolution, a reaction norm perspective. Sinauer, Sunderland, Massachusetts. 387 p.

Von Bertalanffy, L. 2001. Teoría General de Sistemas. Fondo de Cultura Económica, México. 311 p.

Zelditch, M. L., D. L. Swiderski, H. D. Sheets y W. L. Fink. 2004. Geometric Morphometrics for biologists: A primer. Elsevier Academic Press, New York. 443 p.

Zar, J. H. 1999. Biostatistical Analysis. Prentice Hall Inc., U.S.A. 929 p.