



¿Es posible caracterizar el espacio fenotípico a partir de las relaciones entre elementos de un plan corporal? Un análisis sistémico en la lagartija *Uta stansburiana*

Is it possible to characterize the phenotypic space from the relationship among the elements of a body plan? A systemic analysis in the lizard *Uta stansburiana*

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

¹Departamento de Ecología Evolutiva, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado postal 70-275, 04510 México, D. F., México.

²Departamento de Matemáticas, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado postal 70-399, 04510 México, D. F., México.

³Laboratorio de Herpetología, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado postal 70-153, 04510 México, D. F., México.

*Correspondencia: cazaresrj@yahoo.com.mx

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 sistema; 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 considerarse 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*.

Abstract. Quantitative relationships among the elements of the body plan of *Uta stansburiana* were analyzed to evaluate their influence on the structure and limits of its phenotypic space. A methodology based on conceiving organisms as systems was developed. The relations among the elements of the body plan are described by a system of simultaneous equations (SES) of the type $x_i = mx_j + b$, where x_i and x_j are morphometric variables, and m and b are constants. This system was employed to simulate the phenotypic variation of *U. stansburiana* and to characterize its phenotypic space. The results indicate that the structure and limits of the phenotypic space of a taxon are emergent properties of the system that constitutes the body plan. These properties can be considered internal constraints, which act jointly with natural selection generating discontinuous phenotypic spaces. In this paper we propose a methodology that defines and analyzes with a systemic approach the phenotypic space of a taxon. This may be useful for proposing and testing hypothesis related with the causal factors of this space.

Key words: morphological variability, internal constraints, systemic morphometry, *Uta stansburiana*.

Introducción

Se ha planteado 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 porque del conjunto total de formas posibles para un taxón dado, en la naturaleza sólo se observa un subconjunto, aún para fenotipos evidentemente no aptos. Al conjunto de todos los

fenotipos posibles para un taxón se le denomina espacio fenotípico (Alberch, 1989). Schlichting y Pigliucci (1998) plantean 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 aun cuando la selección y las restricciones han sido aceptadas como distintas causas del cambio evolutivo, tal distinción no es tan clara y que difícilmente las restricciones internas se pueden considerar como un conjunto de causas para explicar la evolución fenotípica.

Pigliucci (2007) menciona que en las 2 últimas décadas el estudio de las restricciones se ha basado en la idea de que las correlaciones genéticas entre pares de caracteres cuantitativos pueden ser utilizadas para inferir la estructura genética del fenotipo, estas correlaciones pueden analizarse 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 epistasia pueden producir diferentes medidas de aparente covarianza genética, Pigliucci (2007) 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 probarse con métodos diferentes a los estadísticos. Se ha analizado la estructura del espacio fenotípico de algunos taxones 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 sólo 2 variables, estudió el espacio fenotípico de ciertos crinoideos.

Raup y Michelson (1965) representaron el espacio fenotípico de moluscos con concha enrollada utilizando 4 dimensiones; Alberch (1989) y Pigliucci (2007) han dibujado el espacio fenotípico como una gráfica en 2 dimensiones, generada por un número igual de variables. En ambos tipos de gráfica es evidente la existencia de zonas vacías en las cuales las combinaciones de las variables del espacio fenotípico no existen. Alberch (1989) sugiere 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 manifestos y a pesar de ello sólo 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 concepto 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 estos conceptos, 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 lagartija 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 pueden 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 esta especie como una lagartija pequeña, los adultos llegan a medir 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 2400 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, Universidad Nacional Autónoma de México, los cuales

fueron recolectados en 5 de los sitios donde se distribuye esta especie, ubicados en Baja California, 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 de este estudio es inferir el espacio fenotípico al nivel de especie, en el muestreo total se tomó un número de organismos representativo, aun cuando la muestra de cada sitio es pequeña. 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 se presenta al final de la Introducción para utilizar en este estudio una especie de lagartija como modelo. En total se obtuvieron 600 datos morfométricos. Se empleó un vernier con precisión de 0.01 mm; las mediciones fueron realizadas por un mismo investigador para evitar la variación producida por la apreciación de 2 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 ese estadístico, de acuerdo con el teorema del límite central, 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 de correlación es posible obtener una ecuación de regresión para 2 variables cuando ambas varían aleatoriamente (Daniel, 2006). Dicha ecuación no describe la relación entre una variable dependiente y otra independiente, sino la relación entre 2 variables cuyos valores fueron obtenidos de unidades de asociación, los ejemplares de lagartijas.

El 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 con 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 describirse mediante un sistema de ecuaciones simultáneas (SES), según 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, lo que 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 que se obtuvo 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 todas esas ecuaciones y 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), o 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 2 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 2 nodos en una red. La razón por la que 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 compararla con 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 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. Dichas variables se señalan en la figura 1. 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 $p < 0.05$. Dicho sistema contiene 14 en lugar de las 20 variables consideradas al inicio del estudio. La explicación se encuentra en la figura 2, que corresponde a la red de relaciones entre las variables que describen la morfología de *U. stansburiana*; en el 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 3 regiones corporales de *U. stansburiana*: cabeza, cuerpo y miembros posteriores. Los valores 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 14ª 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}).

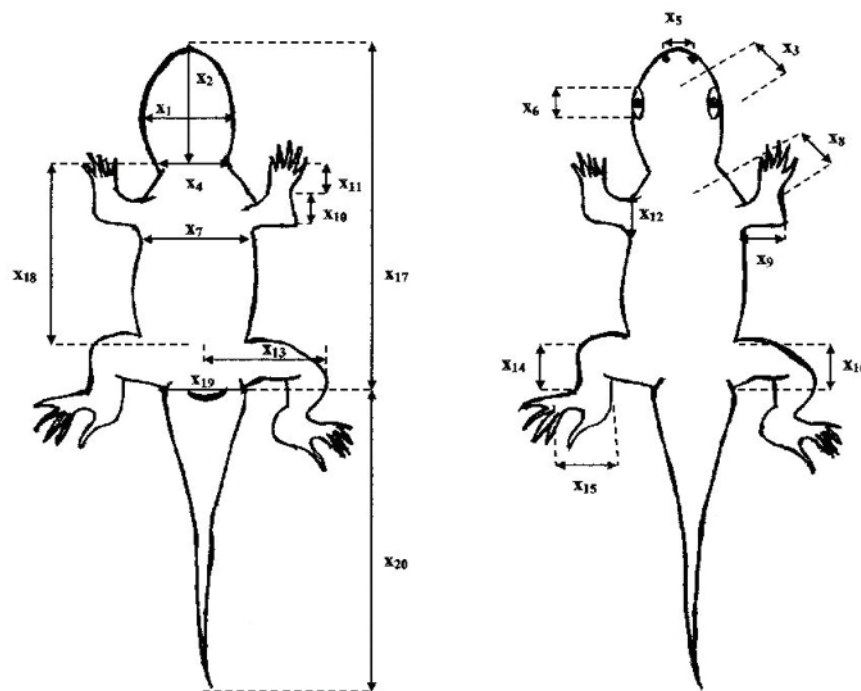
Discusión

Las relaciones cuantitativas entre los elementos que constituyen el plan corporal de *U. stansburiana* se han expresado 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 establecido 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, este trabajo puede presentar algunas limitaciones debido al número de organismos que se utilizaron para describir la variabilidad en el nivel de especie, aspecto que deberá considerarse cuidadosamente en estudios futuros. El conocimiento de la

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

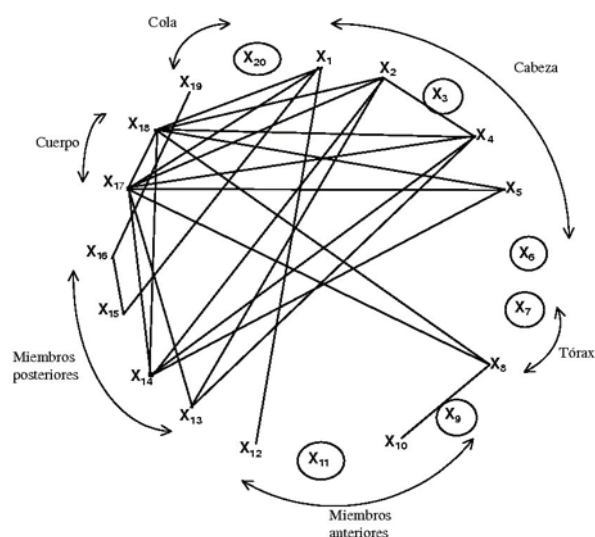
Estado/ Población	n	x_1		x_2		x_3		x_4		x_5	
		media	d.e	media	d.e	media	d.e	media	d.e	media	d.e
BCS. Islas: E. Sto., Mnst, etc.	6	9.19	1.19	14.97	1.57	5.91	0.96	7.62	0.87	2.12	0.26
BCS. Cabo San Lucas y otros	6	8.16	0.92	13.10	1.78	5.24	0.62	6.35	0.81	1.94	0.33
SONORA. El Pinacate	6	8.79	1.23	14.27	1.96	5.12	0.66	7.11	1.07	2.10	0.40
BC. Islas: Ángel de G., etc.	6	8.44	0.81	13.66	1.26	5.39	0.74	6.72	0.53	2.08	0.16
BC. Isla Rasa	6	9.79	1.23	14.98	1.70	5.77	0.89	7.62	1.06	2.23	0.24
Estado/ Población	n	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: E. Sto., Mnst, etc.	6	5.23	0.22	9.09	1.54	7.62	1.42	10.00	1.07	6.06	0.84
BCS. Cabo San Lucas y otros	6	4.78	0.31	8.81	1.53	6.15	1.03	7.92	0.80	5.33	0.60
SONORA. El Pinacate	6	4.83	0.43	9.80	1.14	6.90	1.44	8.77	1.40	5.72	0.69
BC. Islas: Ángel de G., etc.	6	4.59	0.55	9.37	1.01	7.15	1.58	8.87	1.39	5.99	0.88
BC. Isla Rasa	6	4.64	0.45	10.20	1.34	7.88	1.15	9.44	0.63	6.34	0.74
Estado/ Población	n	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: E. Sto., Mnst, etc.	6	2.62	0.67	2.60	0.28	12.48	1.44	8.77	1.02	5.45	0.68
BCS. Cabo San Lucas y otros	6	2.66	0.44	2.25	0.48	10.55	1.34	7.91	1.15	4.82	0.72
SONORA. El Pinacate	6	2.62	0.37	2.53	0.47	11.66	2.19	8.65	1.33	4.95	0.67
BC. Islas: Ángel de G., etc.	6	2.65	0.35	2.27	0.30	11.02	0.94	8.32	0.50	4.81	0.78
BC. Isla Rasa	6	2.87	0.52	2.81	0.69	12.31	1.17	8.98	0.68	5.79	0.81
Estado/ Población	n	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: E. Sto., Mnst, etc.	6	5.23	0.85	48.52	3.48	29.49	2.10	6.77	0.97	75.20	19.08
BCS. Cabo San Lucas y otros	6	4.34	0.71	42.68	4.54	26.11	2.76	5.83	0.86	59.70	6.94
SONORA. El Pinacate	6	4.58	0.89	46.45	6.94	27.90	5.46	6.10	0.89	73.89	5.12
BC. Islas: Ángel de G., etc.	6	4.18	0.48	45.46	3.17	27.65	2.99	5.34	1.07	70.68	8.74
BC. Isla Rasa	6	5.39	1.11	50.00	5.58	30.47	3.90	6.66	0.94	71.71	17.33

*(BCS, Baja California Sur. Islas: Espíritu Santo, Monserrat, etc.; BC, Baja California. Islas: Ángel de la Guarda, etc.).

**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 del 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*

Variable	n	μ_x	σ_x^2	$\sqrt{\sigma_x^2}$	Asimetría	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

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

estructura y los límites de un espacio fenotípico marcan la pauta para el planteamiento y prueba de hipótesis dirigidos 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

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

		r^2	p
Ec. 1 ...	$X_1 = 2.24 + 2.66 \cdot X_{12}$	0.96	0.004
Ec. 2 ...	$X_1 = 1.56 + 1.42 \cdot X_{15}$	0.93	0.008
Ec. 3 ...	$X_1 = -1.39 + 0.22 \cdot X_{17}$	0.94	0.006
Ec. 4 ...	$X_1 = -1.58 + 0.37 \cdot X_{18}$	0.95	0.005
Ec. 5 ...	$X_2 = 3.76 + 1.47 \cdot X_4$	1.00	0.000
Ec. 6 ...	$X_2 = 2.67 + 0.99 \cdot X_{13}$	0.99	0.000
Ec. 7 ...	$X_2 = -2.05 + 1.91 \cdot X_{14}$	0.94	0.006
Ec. 8 ...	$X_2 = 0.99 + 0.28 \cdot X_{17}$	0.95	0.005
Ec. 9 ...	$X_2 = 1.04 + 0.46 \cdot X_{18}$	0.92	0.011
Ec. 10 ...	$X_4 = -0.74 + 0.66 \cdot X_{13}$	0.99	0.000
Ec. 11 ...	$X_4 = -3.89 + 1.29 \cdot X_{14}$	0.93	0.007
Ec. 12 ...	$X_4 = -1.88 + 0.19 \cdot X_{17}$	0.95	0.005
Ec. 13 ...	$X_4 = -1.87 + 0.32 \cdot X_{18}$	0.92	0.010
Ec. 14 ...	$X_5 = 0.07 + 0.24 \cdot X_{14}$	0.92	0.011
Ec. 15 ...	$X_5 = 0.44 + 0.04 \cdot X_{17}$	0.93	0.008
Ec. 16 ...	$X_5 = 0.44 + 0.06 \cdot X_{18}$	0.91	0.013
Ec. 17 ...	$X_8 = -3.05 + 1.73 \cdot X_{10}$	0.96	0.003
Ec. 18 ...	$X_8 = -3.58 + 0.23 \cdot X_{17}$	0.93	0.008
Ec. 19 ...	$X_8 = -3.78 + 0.39 \cdot X_{18}$	0.94	0.006
Ec. 20 ...	$X_{13} = -1.35 + 0.28 \cdot X_{17}$	0.91	0.013
Ec. 21 ...	$X_{14} = 1.75 + 0.15 \cdot X_{17}$	0.96	0.003
Ec. 22 ...	$X_{14} = 1.86 + 0.24 \cdot X_{18}$	0.91	0.012
Ec. 23 ...	$X_{15} = 1.42 + 0.79 \cdot X_{16}$	0.95	0.005
Ec. 24 ...	$X_{16} = -0.61 + 0.87 \cdot X_{19}$	0.92	0.010
Ec. 25 ...	$X_{17} = -0.28 + 1.66 \cdot X_{18}$	0.99	0.001

los elementos de las regiones corporales, cabeza, cuerpo y miembros posteriores, presentan la mayor densidad de relaciones, lo que quizá pueda asociarse con el 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.

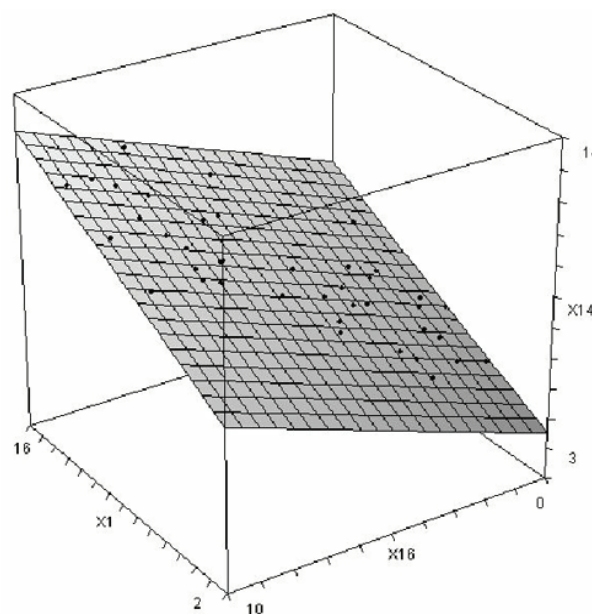
La misma red también permite visualizar que, partiendo de cualquiera de las variables que contiene, es posible calcular valores para el resto utilizando el SES, dada la interconexión entre dichas variables, como se puede apreciar en el Cuadro 4 donde se presentan los valores para 13 de las 14 variables que contiene la red de la Figura 2, calculados a partir de valores de la LHC (la 14ª 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

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

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, lo que favorece la inferencia del valor de una variable determinada, puesto que está comunicada al menos con otras 2 variables. En promedio, el 29% de éstas 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 se tiene que pasar por 2.5 variables en promedio. 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 3 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 como se plantea en la metodología, está contenido en el espacio fenotípico posible de Raup y Michelson. Sin embargo, ambos tipos de espacio fenotípico comparten la característica de ser discontinuos ya que en cada uno, las áreas que representan los fenotipos observados en la naturaleza están interrumpidas por áreas vacías. Esto confirma las observaciones de autores como Kendrick

**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.

(2007), en relación a la discontinuidad del espacio fenotípico de ciertos taxones animales. La importancia de 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 y 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 interrelación 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 encuentra 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 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 Menegel, 2002). No obstante, en condiciones naturales, el límite superior de la LHC se aproxima a $\mu + 5\sigma$, de acuerdo con los datos registrados por Grismer (2002); razón por la cual, los valores para construir el espacio fenotípico representado en la figura 3 se acotaron en el intervalo para la LHC $[\mu \pm 5\sigma]$.

Es importante mencionar que aun cuando se evitó el uso de los datos de la LHC en el Cuadro 1 para no incurrir en circularidad al momento de inferir los valores para las

otras variables contenidas 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 aun 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 así como factores internos, como el incremento en sus requerimientos energéticos. Al resolver el SES para el intervalo de valores para la LHC antes mencionada, se obtuvieron los límites de las otras variables del espacio fenotípico de *U. stansburiana* (véase 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 esas 3 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, propiedades resultantes del carácter sistémico de los seres vivos. Pigliucci (2007) ha manifestado en relación con el 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 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; 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; por ejemplo, para explicar por qué en los organismos que se encuentran en el límite inferior del espacio fenotípico (Fig. 3) han desaparecido virtualmente algunos caracteres, como los miembros posteriores y la cola (Cuadro 4), en tanto que otros, como los miembros anteriores y el volumen torácico, han disminuido en grado extremo mientras que la longitud del cuerpo sólo se ha reducido a la mitad del valor de la media poblacional.

El 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), aun 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 se ha intentado evidenciar que la metodología planteada 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 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 se considera 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, 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, D.F. 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* 57:1107-1120.
- Boccaletti, S., V. Latora, Y. Moreno, M. Chávez y D. U. H. Wang. 2006. Complex networks: structure and dynamics. *In* *Physics Reports* 424, I. Procaccia (ed.). Elsevier, New York. p. 175-308.
- Daniel, W. W. 2006. Bioestadística. Base para el análisis de las ciencias de la salud. Limusa Wiley, México, D.F. 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, Berkeley. 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, London. 326 p.
- Maneyro, M. y M. Menegel. 2002. Reptiles. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, D.F. 14 p.
- Meyer, C. S., S. Minnich, J. Moneymaker, P. A. Nelson y R. Seelke. Explore evolution. <http://www.exploreevolution.com/glossary.php>; 28.VI.2005.
- Nafis, G. California reptiles and amphibians. <http://www.californiaherps.com>; 10.IV.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, Massachusetts. 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. New York. 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, D.F. 311 p.
- Zelditch, M. L., D. L. Swiderski, H. D. Sheets y W. L. Fink. 2004. Geometric morphometrics for biologists: a primer. Elsevier Academic, New York. 443 p.
- Zar, J. H. 1999. Biostatistical analysis. Prentice Hall, Upper Saddle River, New Jersey. 929 p.