

## Morfometría geométrica y el estudio evolutivo de la forma

Ceferino Varón González

Faculty of Life Sciences, University of Manchester, Michael Smith Building, Oxford Road, Manchester, M13 9PT, UK  
E-mail: ceferino.vg@gmail.com

### RESUMEN

La forma es actualmente uno de los rasgos fenotípicos más utilizados en estudios de evolución. Esto se debe, en parte, al conjunto de técnicas tan precisas que actualmente están disponibles para el análisis la forma. Todas ellas constituyen la disciplina conocida como morfometría geométrica. En este artículo se lleva a cabo una breve revisión de los métodos propios de morfometría geométrica, prestando especial atención a sus posibilidades en el estudio de la simetría, la alometría y la integración. Además, se pretende que este manuscrito sirva de ayuda para aquellas personas que se inicien en el área, haciendo referencia a algunas publicaciones de científicos españoles y con una sección sobre distintos cursos, manuales y software disponibles. *eVOLUCIÓN 10(1): 59-68 (2015)*.

**Palabras Clave:** Morfometría geométrica, Simetría, Alometría, Integración, Morfoespacio, Fenotipo, Evolución.

### ABSTRACT

Shape is one of the phenotypic characters that is more commonly used in studies about evolution. This is due to, partly, the group of accurate methods that are available to analyse it. All of them form the field known as geometric morphometrics. This article is a brief review about the methods used in geometric morphometrics, paying special attention to its possibilities in the study of symmetry, allometry and integration. Hopefully this article may also help those people recently introduced to the discipline. Readers can find references to some publications done by spanish scientists and a final section about different available workshops, books and computer software. *eVOLUCIÓN 10(1): 59-68 (2015)*.

**Key Words:** Geometric morphometrics, Symmetry, Allometry, Integration, Morphospace, Phenotype, Evolution.

### Introducción

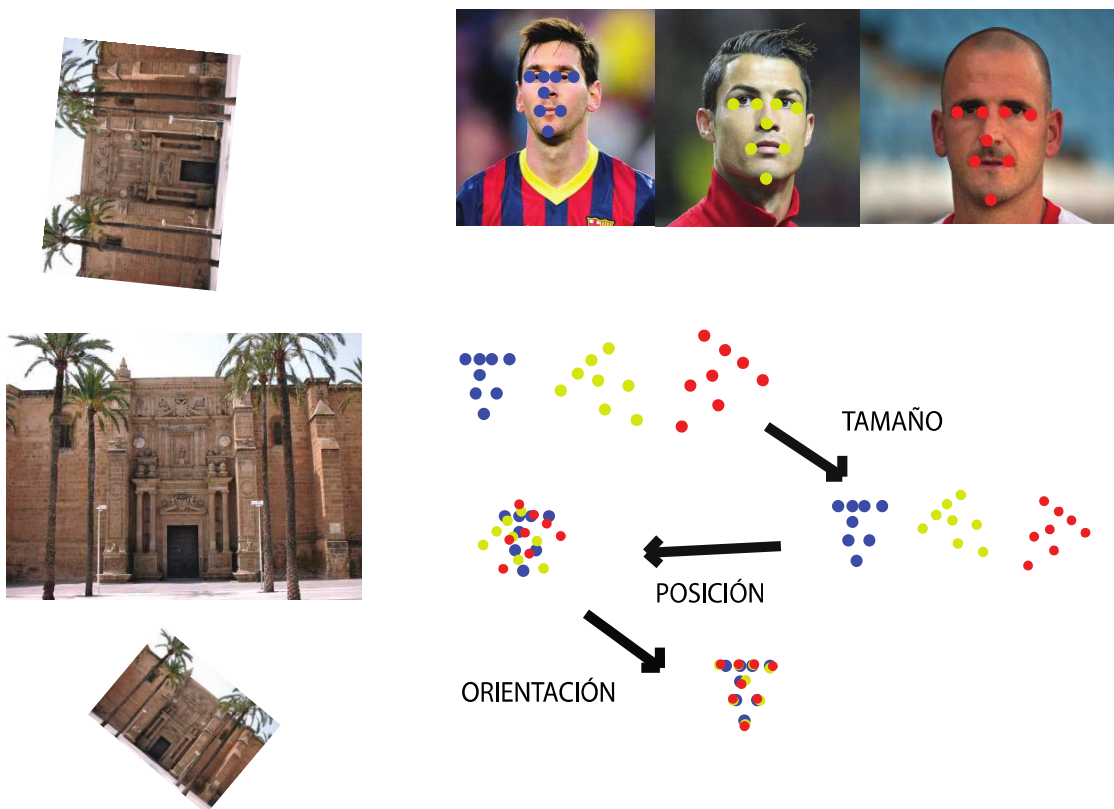
Todos tenemos un concepto bastante intuitivo y muy práctico a la hora de pensar en lo que es la forma. Es lo que utilizamos para reconocer a las personas o cuando vemos fotografías: desecharmos el tamaño, dónde estamos viendo la fotografía y su orientación (si está tumbada o de pie) y nos quedamos con el resto de la información visual (Fig. 1). Técnicamente podemos definir la forma como todas las propiedades geométricas de un objeto exceptuando tamaño, posición y orientación (Kendall 1984).

La disciplina que caracteriza la forma de manera cuantitativa se conoce como morfometría. Tradicionalmente la forma ha sido una propiedad difícil de estudiar por los problemas en su definición conceptual y sus dificultades metodológicas. Para ello se han utilizado un conjunto de mediciones lineales (por ej. ancho y largo) en distintas partes de los organismos que caracterizan las estructuras de interés. La morfometría basada en mediciones lineales y/o ángulos es conocida hoy como morfometría

tradicional. Sin embargo, en los últimos treinta años la morfometría tradicional ha sido sustituida progresivamente por un nuevo conjunto de técnicas que estudian la variabilidad de un conjunto de puntos que describen la estructura de interés. Este tipo de morfometría recibe el nombre de morfometría geométrica, pues en las nuevas variables se conserva la información geométrica de las estructuras biológicas.

El desarrollo de la morfometría geométrica ha crecido en paralelo a su uso en estudios de todo tipo, no sólo (aunque predominantemente) evolutivos. Actualmente se puede encontrar morfometría geométrica con frecuencia en la literatura médica, donde formas diferentes a las comunes en ocasiones se utilizan como indicadores de enfermedad (Plomp et al. 2015). También en estudios biomecánicos (O'Higgins y Milne 2013), donde se estudia la relación entre forma y desempeño en determinadas estructuras anatómicas e incluso en sociología (Muñoz-Reyes et al. 2012).

En este artículo se hace una breve revisión sobre las posibilidades que ofrece el área de la morfometría geométrica en el estudio de la



**Fig. 1.** Con las tres figuras de la izquierda podemos experimentar cómo inconscientemente reconocemos en las tres fotografías el mismo monumento (la catedral de Almería), aunque estén en distintas posiciones, con distintas orientaciones y tamaños. Este es el proceso que llevamos a cabo de manera explícita en la superimposición Procrusto (derecha). En nuestros tres casos de ejemplo, Messi, Ronaldo y Fernando Soriano, elegimos ocho landmarks homólogos entre especímenes. Entonces, en fases sucesivas eliminamos la variación en tamaño, posición y orientación. La variación final entre los hitos, que es la variación en forma, será el sustrato para los análisis posteriores.

evolución de la forma y su importancia en biología, haciendo especial énfasis en los estudios más recientes. Se comienza con una breve explicación sobre los datos que utiliza la morfometría y las ideas sobre las que se sustenta. Posteriormente, se comentarán los principales aspectos en los que el estudio de la forma ha jugado un papel principal: en el estudio de la simetría, la alometría y la integración. Este artículo tiene como fin también que sea de ayuda a aquellos investigadores que hayan comenzado a interesarse por el área recientemente. A lo largo del manuscrito, se citarán algunas de las publicaciones en las que se ha utilizado la morfometría geométrica y donde ha habido una presencia de investigadores españoles, espero que esto también sirva para que aquellas personas que comienzan en el área encuentren nombres conocidos a los que pedir ayuda si la necesitaran. Pido disculpas de antemano por aquellos trabajos que no cito, ya que aquí sólo se dan unas pinceladas sobre el tema y no se ha pretendido hacer una revisión exhaustiva. Al final del artículo se incluye un apartado con cursos, software disponible para aplicar estas técnicas y foros dónde acudir si se desea conocer más.

### ¿Cómo se estudia la forma en morfometría geométrica?

En morfometría geométrica la forma se define a través de una serie de puntos, llamados 'landmarks', que se pueden localizar de manera precisa en todos los individuos que se van a analizar y que guardan una correspondencia entre individuos. En estudios de evolución esta correspondencia es evolutiva, esto es, se establece una hipótesis de homología entre los landmarks localizados entre los distintos individuos. Ejemplos típicos de hitos son los puntos de intersección entre venas en las alas de las moscas o puntos de intersección de suturas en cráneos (Fig. 1). Así, mientras que en estudios de biomecánica se podrían tomar como landmarks distintas partes análogas del ala de murciélagos y aves, en estudios de evolución no. Existen otras maneras de definir la forma, que se utilizan sobre todo en aquellas estructuras donde no hay puntos que pueden ser localizados precisamente, por ejemplo en estructuras con superficies lisas y redondeadas. Entre estos métodos destaca el uso de semilandmarks (Bookstein 1997), puntos que son homólogos geoméricamente: por ejemplo, se puede utilizar una serie de semilandmarks definidos como una serie de puntos igualmente

distribuidos a lo largo de una curva. Estos nuevos puntos implican el uso de otras técnicas morfométricas que son utilizadas con frecuencia pero que en realidad se sustentan sobre la misma base: el análisis de la variabilidad de una serie de puntos homólogos. Cabe decir que el uso de semilandmarks es fuente de debate, pues en algunos sectores se considera que a pesar de lo extendido de su uso, con esta definición de la forma se ignora la homología evolutiva y por tanto los resultados pierden sentido biológico (Klingenberg 2008).

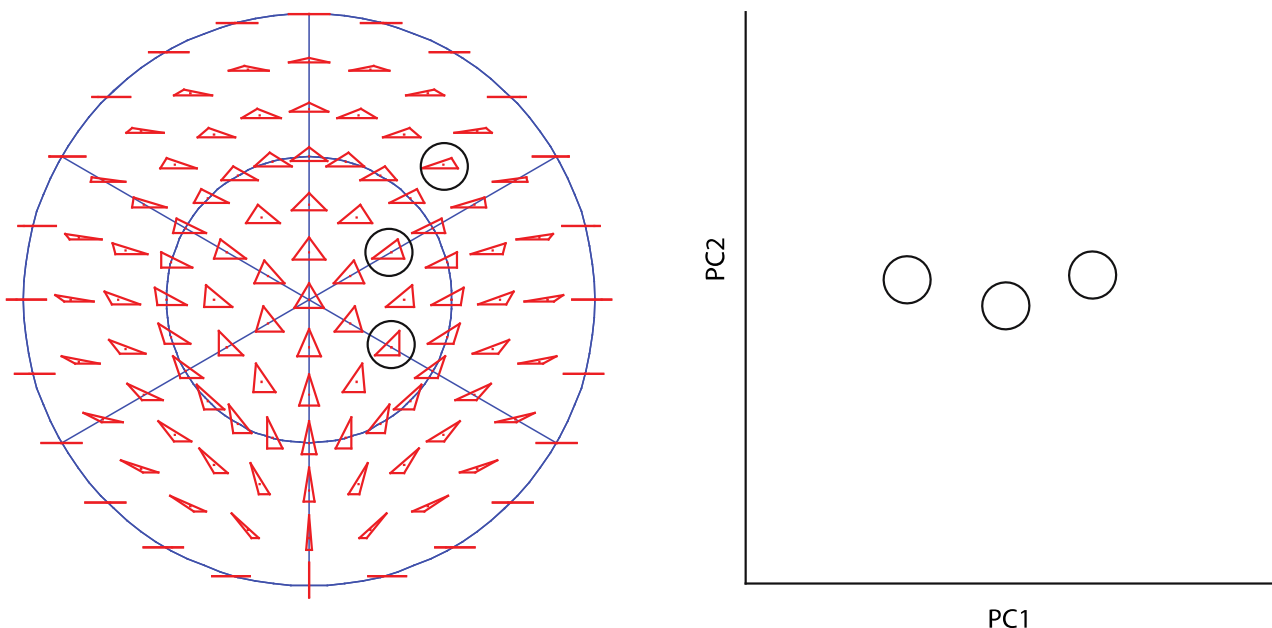
Una vez elegidos estos landmarks se estandariza el tamaño, la posición y la orientación de todos los individuos de manera que la distancia entre landmarks correspondientes en distintos organismos quede minimizada. Este proceso es conocido como superimposición Procrusto (Fig. 1). Existen diversos métodos de superposición, aunque este es el método mayoritario y da soporte al resto de técnicas de morfometría geométrica. Después tan solo queda obtener su posición en base a un sistema de coordenadas arbitrario, de manera que en estudios en dos dimensiones (p. ej. alas de mosca) obtendremos la posición de cada landmark con dos coordenadas (x, y) y en estudios en tres dimensiones (por ej. cráneos) con tres (x, y, z) (Fig. 1).

A partir de aquí, se trabaja con una idea abstracta: el morfoespacio. El morfoespacio es un espacio donde cada punto representa una forma (Fig. 2). El número de dimensiones de este espacio es igual al número de variables utilizadas (menos cuatro grados de libertad perdidos en la superimposición para estudios en dos dimensiones y siete en estudios en tridimensionales)

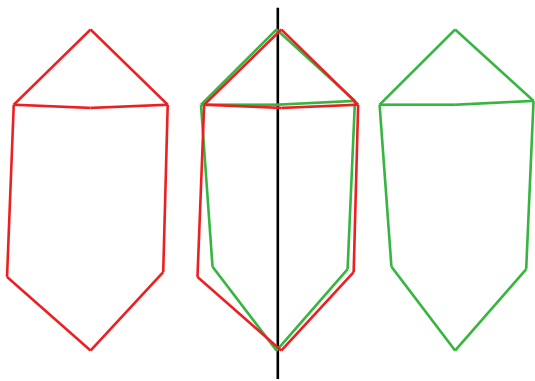
(Dryden y Mardia 1998). A partir de aquí se trabaja en dicho espacio, con los distintos especímenes representados en él como puntos y donde cada dimensión representa una variable (Fig. 2). Con métodos propios de estadística multivariante se estudia en este espacio la variación en forma de los especímenes. Por ejemplo, el análisis de componentes principales es comúnmente utilizado para visualizar la muestra en un nuevo sistema de coordenadas (Fig. 2). En realidad, muchos de estos métodos no son más que la extensión de métodos cuantitativos habituales en estadística univariante como la regresión, ANOVA o correlaciones.

### Morfometría geométrica y evolución

En cada número nuevo de las principales revistas sobre evolución aparecen nuevos estudios que utilizan morfometría geométrica para cuantificar la forma de estructuras biológicas con diferentes objetivos. En esta sección haremos un breve resumen del uso de la morfometría para abordar tres aspectos del fenotipo sumamente interesantes para entender la forma desde la perspectiva evolutiva: la simetría, la alometría y la integración. En ningún caso se restringen los estudios de morfometría a estos tres aspectos, sino que con frecuencia se han utilizado en, por ejemplo, la identificación de procesos selectivos (Gómez et al. 2006). De hecho, ha habido publicaciones que utilizan morfometría con una gran relevancia histórica (Herrera 1993) y/o gran impacto (Barluenga et al. 2006; Salazar-Ciudad y Marín-Riera 2013) que por falta de espacio no analizaremos.



**Fig. 2.** A la izquierda tenemos el morfoespacio de Kendall (1985). Es el morfoespacio que se produce para la forma de los triángulos, cada punto de este espacio representa un triángulo. Para tres hitos en dos dimensiones ( $2 \times 3 - 4$ ), este morfoespacio tiene 2 dimensiones (por lo que podemos representarlo aquí). Podemos imaginar que nuestros especímenes son los tres triángulos redondeados en el morfoespacio. Si sobre nuestros triángulos superimpuestos ejecutamos un análisis de componentes principales (PCA) obtendremos una figura como la de la derecha. La posición de los puntos cambiará pero las distancias entre ellos se mantendrán, puesto que el PCA rota el morfoespacio para conseguir nuevas dimensiones independientes entre sí y que acumulan progresivamente la mayor varianza posible.



**Fig. 3.** A la izquierda y a la derecha podemos ver dos figuras simétricas diferentes. En la figura central las vemos superpuestas y con el eje de simetría representado. El análisis de asimetría estudia la distribución de las diferencias entre ambos lados con respecto a la configuración media (no representada). Si estas diferencias son completamente aleatorias, la distribución se centrará en 0 (la media). Esto se conoce como asimetría fluctuante. Si la distribución se centra en otro valor (el de una diferencia concreta en la forma), obtendremos asimetría direccional.

### Simetría

Una de las características que se han estudiado con frecuencia mediante el uso de la morfometría geométrica es la simetría de las estructuras (Klingenberg et al. 2002). El interés en la simetría radica por un lado en que existen estructuras simétricas en la gran mayoría de los organismos animales y vegetales, por lo que es una propiedad muy común en la naturaleza. Por otro lado, porque la simetría es una consecuencia de procesos biológicos complejos, que a través de ella se pueden estudiar (Savriama et al. 2012). El análisis de estructuras simétricas constituye una magnífica oportunidad para estudiar la generación de la forma de las estructuras y por extensión, el origen ontogénico y evolutivo del fenotipo. Paradójicamente, sin embargo, la simetría perfecta no existe en la naturaleza y a la hora de hacer estudios empíricos ha de usarse una aproximación diferente. Lo que se estudia en morfometría es la asimetría, la diferencia entre lo observado y un concepto, la simetría perfecta (Fig. 3, 4). De los tres tipos de simetría existentes, asimetría fluctuante, asimetría direccional y antiasimetría, aquí se describirán los dos primeros, mayoritarios en la literatura (Parés-Casanova y Bravi 2014).

La asimetría fluctuante es la desviación aleatoria de la simetría perfecta. Por tanto, esta ocurre cuando la asimetría de las estructuras se da en cualquier dirección del morfoespacio con igual probabilidad. El estudio de esta asimetría ha sido el centro de atención en numerosos estudios de morfometría durante décadas, incluyendo estructuras tan complejas como el cerebro (Gómez-Robles et al. 2013). La justificación central para este interés ha sido siempre que las estructuras simétricas son estructuras sin variación genética

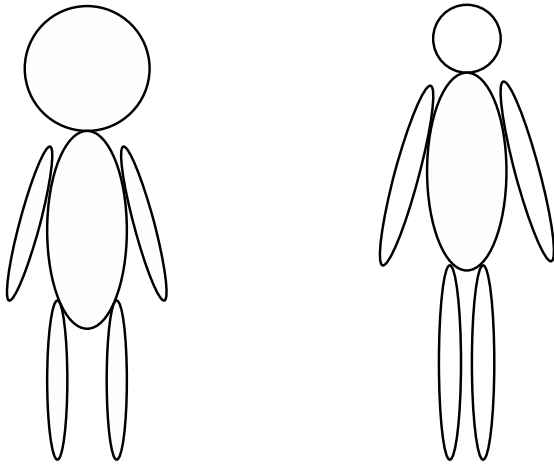
ni del medio en que se desarrollan (puesto que las células de ambas partes usan el mismo genoma y prácticamente el mismo entorno). Por tanto, esta variación entre un lado y otro se debería a ruido del desarrollo, ya que en la formación de las estructuras la maquinaria celular e histológica es más o menos precisa a la hora de llevar a cabo el fenotipo descrito en el genoma (Ludoški et al. 2014; Lazić et al. 2015). Imaginen que se les da el plano (genoma) de una catedral simétrica (estructura) a dos cuadrillas de albañiles (maquinaria celular) con los mismos materiales (mismo ambiente). La diferencia final entre las dos partes simétricas de la catedral será culpa de los albañiles, puesto que el plano será el mismo y los materiales también.

Sin embargo, en la naturaleza se ha encontrado con frecuencia una asimetría no aleatoria, sino en un sentido concreto. Es el tipo de simetría que se conoce como direccional (Savriama et al. 2012). Ocurre por ejemplo con la forma del corazón, cuya parte izquierda está más engrosada porque tiene una función ligeramente diferente a la parte derecha. Una parte de una estructura puede entonces tener una forma sistemáticamente distinta a su simétrica para que el desempeño del organismo sea óptimo. La importancia de este hecho es que la existencia de asimetría direccional niega el papel único del desarrollo en la variabilidad en estructuras simétricas, como ha sido demostrado también en otros estudios (Rego et al. 2006). En todo caso queda mucho por hacer en el estudio de la simetría y es un área que se encuentra en un momento interesantísimo, pues existen todavía bastantes incógnitas. Entre ellas, por qué se ha encontrado con tanta frecuencia asimetría direccional en la naturaleza y el sustrato genético de las asimetrías (Fernández Iriarte et al. 2003; Santos et al. 2005).



**Fig. 4.** Imagen tomada en la Alhambra, donde los 17 tipos de simetría están representados. (Imagen tomada de: Grünbaum, B. 2006. What symmetry groups are present in the Alhambra. *Notices of the AMS* 53: 670-673.)





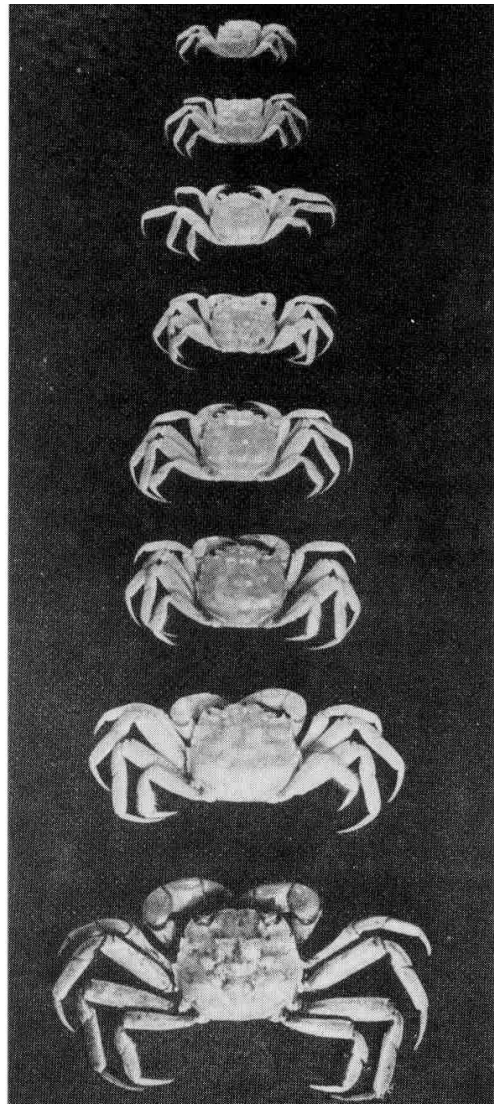
**Fig. 5.** ¿Cuál de las dos formas representa a un bebé y cuál a un adulto? El tamaño es el mismo, pero las proporciones son diferentes. Efectivamente, la forma de la izquierda se acerca más a la de un bebé, puesto que la cabeza es proporcionalmente más grande con respecto a tronco y extremidades. El análisis de alometría nos permite predecir la forma que el bebé tendrá cuando crezca (o el tamaño que el adulto tenía de bebé) y eliminar por tanto el efecto del tamaño. Si superimpusiéramos estas dos formas tal como están, la diferencia en tamaño estaría eliminada pero su influencia sobre la forma no.

### Alometría

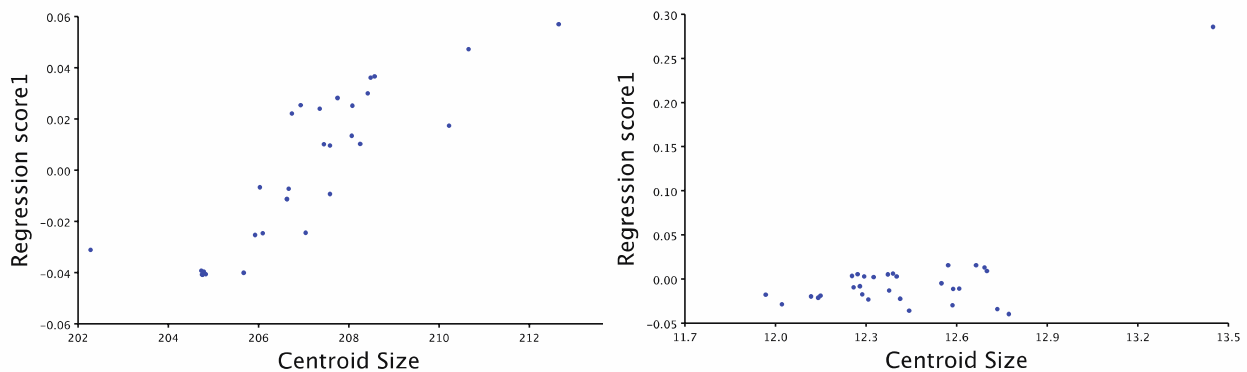
Mientras que el desarrollo es fundamental en la generación y explicación de la simetría en los organismos (Heuzé et al. 2012), en estudios de ontogenia la alometría es con diferencia el factor que más se ha estudiado (Bastir y Rosas 2004; Rodríguez-Mendoza et al. 2011). La alometría es un concepto clásico que relaciona el tamaño con las proporciones corporales (la forma) (Leonart et al. 2000; Mitteroecker et al. 2013). El ejemplo más común es el del desarrollo de los seres humanos y otros animales: mientras que los niños pequeños tienen una cabeza y un tronco proporcionalmente grande con respecto a las extremidades, conforme crecen desarrollan más el tamaño de sus extremidades hasta que se llega a la proporción adulta (Fig. 5, 6). Definimos entonces la alometría como la covariación entre tamaño y forma.

En morfometría geométrica, la magnitud utilizada como tamaño es el tamaño centroide (Bookstein 1991), la suma de las distancias desde los hitos hasta el centroide (o centro de gravedad) de la estructura. Esta medida es tan válida como cualquier otra (por ej. superficie o longitud), sobre todo porque el mismo concepto de tamaño puede ser resbaladizo cuando hablamos de diferentes formas. Por ejemplo, ¿es más grande una serpiente de tres metros o una cabra? La respuesta depende de lo que entendamos por tamaño. En todo caso, este no es el peor problema que se puede afrontar. Cuando se estudian proteínas, por ejemplo, cambios en el plegamiento pueden producir cambios drásticos en el tamaño del centroide para una misma proteína (Fig. 7). Afortunadamente los especímenes que estudiamos son casi siempre más homogéneos y todas las medidas son equivalentes.

Normalmente se ha utilizado un análisis de regresión multivariante para testar la relación entre el tamaño del centroide y la forma (Fig. 7). De ahí podemos obtener una recta de regresión que explicaría la forma esperada para cada tamaño según el modelo ajustado. Cuando el tamaño explica toda la variación en forma, la diferencia en la forma entre diferentes especímenes es simplemente debida a la variación en tamaño y por tanto unos serán sólo versiones más grandes de otras. Aunque este ejemplo es exagerado, en estudios de dimorfismo sexual la alometría puede jugar un papel importante (Rosas y Bastir 2002; Kaliontzopoulou et al. 2008; Outomuro et al. 2013). A nivel macroevolutivo, la alometría puede utilizarse en estudios de heterocronía. Por ejemplo, un estudio relativamente reciente demostró cómo los cráneos de las aves en realidad son cráneos juveniles de dinosaurios. Son por tanto un ejemplo de pedomorfosis (Bhullar et al. 2012).



**Fig. 6.** Serie de crecimiento de un ejemplar de *Cyrtograpsus angulatus*. Se puede observar cómo las extremidades se van haciendo proporcionalmente más grandes con el tamaño. (Imagen tomada de: Petriella, A.M. y Boschi, E.E. 1997. Crecimiento en crustáceos decápodos: resultados de investigaciones realizadas en Argentina. *Investig. Mar.* 25: 135-157.)



**Fig. 7.** Ejemplos de análisis de alometría para un grupo de serín proteasas, donde el eje de las x representa el tamaño centroide y el de las y distintas formas. En la imagen de la izquierda, donde se han utilizado las proteínas completas, podemos observar una gran conservación en el tamaño centroide y una clara covariación entre tamaño y forma (alometría). En la imagen de la derecha, donde sólo usamos el centro activo de estas proteínas, podemos ver cómo una de ellas tiene un tamaño centroide mucho mayor. Esto se debe probablemente a algún desplegamiento de la zona, ya que esta proteína es una forma inactiva de una proteína presente entre las otras.

Con los residuales de la recta de regresión entre tamaño y forma obtendríamos el componente de la forma que no es explicado por la variación en tamaño. Con frecuencia se utilizan los residuales para saber si la variación en forma independiente de la variación en tamaño sigue ciertos patrones ya que aunque en la superimposición Procrustes se elimina el tamaño, no se elimina el efecto que este produce sobre la forma (Fig. 7).

### Integración y modularidad

La alometría con frecuencia produce una respuesta coordinada entre distintas partes de una estructura. En aves existe un cambio sistemático en forma debido al tamaño, haciéndose con el aumento en tamaño más pequeña la parte posterior del cráneo y más grande la cara anterior (incluyendo el pico) (Klingenberg y Marugán-Lobón 2013). La dependencia estadística en la posición de distintos hitos se conoce como integración. La alometría es un factor integrador frecuente (Vallejo-Marín et al. 2014).

Por un lado, la integración ocurre porque la forma de distintas partes de un organismo está condicionada por un mismo grupo de genes (pleiotropía) y procesos de desarrollo comunes y por lo tanto no pueden evolucionar de manera independiente. Por otro lado, la forma tiene en muchas estructuras una función y por tanto la posición de distintas partes del organismo es susceptible de covariar para que la estructura se mantenga funcional (Fig. 8). Este es el caso concreto del esqueleto craneodental de los mamíferos con régimen carnívoro, pues recientemente se ha demostrado que la covariación entre la mandíbula y el cráneo en este grupo es probablemente gobernada por selección (Figueirido et al. 2013). Además, este hecho suele estar relacionado con el hábitat en el que los organismos viven (Figueirido et al. 2010; De Esteban-Trivigno 2011; Gómez-Robles y Polly

2012; Figueirido et al. 2013; Martín-Serra et al. 2014; Pérez-Barrales et al. 2014; Gómez et al. 2015).

A este respecto existe un estudio con un material inigualable, el grupo de calaveras de Hallstat (Austria): un conjunto de cráneos humanos en los que se conoce su genealogía. Se estudió el grado de variación entre distintas partes del cráneo humano y el grado de variación genética en la población. Se vio cómo pese a existir una cantidad significativa de variación genética, la forma de los cráneos está muy integrada: no hay partes del cráneo cuya variación sea relativamente independiente a la variación en el resto (Martínez-Abadías et al. 2009). La evolución entonces de algunas estructuras del cráneo humano moldeó también el resto del cráneo (Martínez-Abadías et al. 2012).

Lo contrario a la integración, es decir, la independencia entre estructuras (relativa, puesto que todas las estructuras tienen cierto grado de dependencia) se llama modularidad. Los módulos son divisiones dentro de la estructura de interés que evolucionan de manera relativamente independiente entre sí (Fig. 9). Estos módulos suelen estar formados por varios hitos. Desde otro punto de vista la modularidad puede verse como un grupo de hitos integrados entre sí pero relativamente independientes con respecto a otro grupo de hitos. La estructura modular por tanto significa independencia entre dos partes de una estructura, lo que puede implicar independencia funcional, genética y/o del desarrollo. Esto es interesante porque una estructura modular confiere más flexibilidad a la evolución de la estructura, permitiéndola cambiar en muchos más sentidos.

Sin embargo, la presencia de modularidad es menos frecuente de lo que podría pensarse. Probablemente porque normalmente las estructuras bajo estudio suelen ser pequeñas y unidades funcionales, como cráneos, escápulas, o alas

(Figueirido et al. 2013; Klingenberg y Marugán-Lobón 2013). En cualquier caso parece que a un nivel mayor, en distintas estructuras del organismo, también hay un cierto nivel de integración (Martin-Serra et al. 2014).

### Software disponible y otros recursos

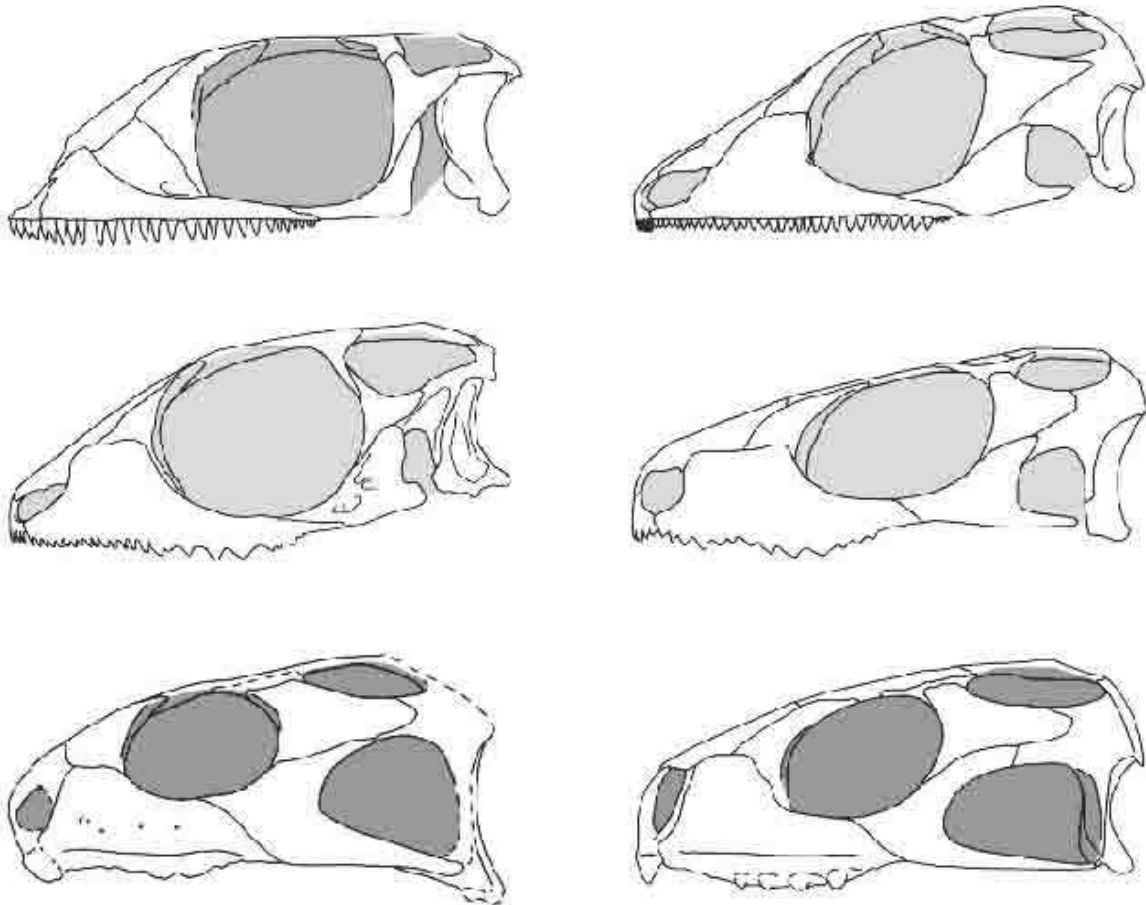
Para aquellas personas interesadas en aplicar estas técnicas existen muchos lugares donde encontrar información más detallada y profunda sobre morfometría geométrica, en esta sección enumeramos sólo los más populares.

En cuanto a **manuales**, existen desde los más tradicionales, con una base matemática y estadística más detallada (y que por tanto requieren una base previa en estos campos) como el libro de Dryden y Mardia 'Statistical Shape Analysis' (1998) o el manual de Bookstein 'Morphometric Tools for Landmark Data: Geometry and Biology' (1991). Existen otros más especializados en la aplicación de las técnicas de morfometría (Claude 2008; Elewa 2010) y algún otro más específico sobre algún tema concreto en morfometría (MacLeod y Forey 2002). El último manual completo sobre morfometría geométrica, con una visión por tanto más actualizada, es el libro de Miriam Zelditch y colaboradores (Zelditch et al. 2012). Para una revisión sobre el estado de la morfometría geométrica en la

actualidad se publicó un excelente libro en 2013 con revisiones sobre distintos áreas dentro de la morfometría (<http://www.italian-journal-of-mammalogy.it/issue/view/405>).

Con relativa frecuencia suelen aparecer números especiales de algunas revistas con temáticas concretas en los que se pueden encontrar muchos artículos sobre morfometría geométrica, como el número especial del año pasado sobre integración en *Philosophical Transactions of the Royal Society* (<http://rstb.royalsocietypublishing.org/content/369/1649.toc>).

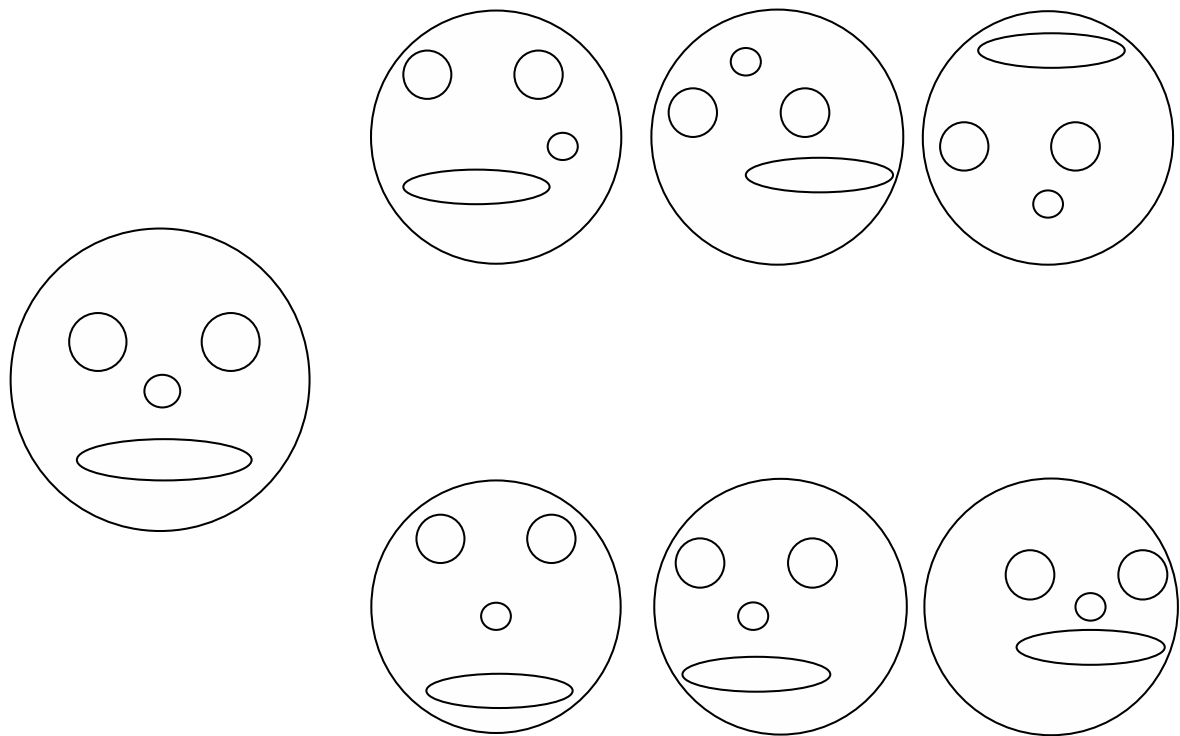
En cuanto a **cursos y otros recursos** donde recibir ayuda de otros científicos, existen muchos en distintas universidades (algunos online). En cuanto a cursos sólo mencionaré los cursos organizados por la empresa catalana *Transmitting Science* (<http://www.transmitting-science.org/category/courses-and-workshops/geometric-morphometrics/>) que ofrece desde workshops introductorios a la morfometría geométrica hasta otros sobre aspectos mucho más concretos del área como integración y ahora algunos sobre estadística multivariante. Por otro lado, existe una lista de distribución conocida como *Morphomet* (<http://www.morphometrics.org/morphmet.html>) donde casi diariamente se plantean y se responden dudas de cualquier tipo y nivel relacionadas con el área.



**Fig. 8.** Cráneos de lagartos. Se puede observar cómo la dentición está adaptada a una alimentación diferente, y a su vez esta dentición covaría con el resto del cráneo.

(Imagen editada de: Jones, M.E.H. 2008. Skull shape and feeding strategy in *Sphenodon* and other Rynchocephalia (Diapsida: Lepidosauria). *J. Morphol.* 269: 945-966.)





**Fig. 9.** A la izquierda, podemos ver una estructura con ojos, nariz y boca que representa la forma media de una población. Arriba, tres especímenes de una población donde ojos, nariz y boca son módulos diferentes y por tanto independientes entre sí. Abajo, tres especímenes donde estos tres módulos están también muy integrados entre sí y por tanto sus posiciones relativas siempre son muy parecidas.

En cuanto a **software disponible** se pueden destacar tres paquetes diferentes. Por un lado están los paquetes desarrollados por el laboratorio de Jim Rohlf conocidos como TPS (<http://life.bio.sunysb.edu/morph/>), especialmente útiles a la hora de adquirir las coordenadas de los hitos una vez tomadas las fotografías. Por otro lado, los paquetes para R desarrollados por Dean Adams et al.: (<http://www.public.iastate.edu/~dcadams/software.html>), con las ventajas que el software de código abierto tiene. Por último, el software *MorphoJ* desarrollado por Chris Klingenberg ([http://www.flywings.org.uk/MorphoJ\\_page.htm](http://www.flywings.org.uk/MorphoJ_page.htm)), muy utilizado también.

### Agradecimientos

Me gustaría agradecer en primer lugar a la SESBE, y en concreto a José Martín y Pilar López, la oportunidad de colaborar en la revista. Además, debo agradecer la colaboración de Borja Figueirido en la revisión del manuscrito en estadios preliminares, cuyas sugerencias han ayudado a mejorar sustancialmente la calidad del mismo. También a un revisor anónimo y a José Martín por sus sugerencias.

### REFERENCIAS

- Barluenga, M., Stölting, K.N., Salzburger, W., Muschick, M. y Meyer, A. 2006. Sympatric speciation in Nicaraguan crater lake cichlid fish. *Nature* 439: 719-723.
- Bastir, M. y Rosas, A. 2004. Comparative ontogeny in humans and chimpanzees: Similarities, differences and paradoxes in postnatal growth and development of the skull. *Ann. Anat.* 186: 503-509.
- Bhullar, B.S., Marugán-Lobón, J., Racimo, F., Bever, G.S., Rowe, T.B., Norell, M.A. et al. 2012. Birds have pedomorphic dinosaur skulls. *Nature* 487: 223-226.
- Bookstein, F. 1991. *Morphometric Tools for Landmark Data: Geometry and Biology*. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Bookstein, F. 1997. Landmarks methods for forms without landmarks: morphometrics of group differences in outline shape. *Med. Image Anal.* 1: 225-243.
- Claude, J. 2008. *Morphometrics with R*. Springer, New York.
- De Esteban-Trivigno, S. 2011. Ecomorphology of extinct xenarthrans: Analysis of the mandible using geometric morphometrics Methods. *Ameghiniana* 48: 381-398.



- Dryden, I.L. y Mardia, K.V. 1998. *Statistical Shape Analysis*.: John Wiley & Sons, New York.
- Elewa, A.M. 2010. *Morphometrics for Nonmorphometricians*. Springer.
- Fernández Iriarte, P., Céspedes, W. y Santos, M. 2003. Quantitative-genetic analysis of wing form and bilateral asymmetry in isochromosomal lines of *Drosophila suboscuro* using Procrustes methods. *J. Genet.* 82: 95-113.
- Figueirido, B., Serrano-Alarcón, F.J., Slater, G. J. y Palmqvist, P. 2010. Shape at the cross-roads: homoplasy and history in the evolution of the carnivoran skull towards herbivory. *J. Evol. Biol.* 23: 2579-2594.
- Figueirido, B., Tseng, Z.J.J. y Martín-Serra, A. 2013. Skull shape evolution in durophagous carnivorans. *Evolution* 67: 1976-1993.
- Gómez, J.M., Perfectti, F. y Camacho, J.P.M. 2006. Natural selection on *Erysimum mediohispanicum* flower shape: Insights into the evolution of zygomorphy. *Am. Nat.* 168: 531-545.
- Gómez, J.M., Perfectti, F. y Lorite, J. 2015. The role of pollinators in floral diversification in a clade of generalist flowers. *Evolution* 69: 863-878.
- Gómez-Robles, A., Hopkins, W.D., y Sherwood, C.C. 2013. Increased morphological asymmetry, evolvability and plasticity in human brain evolution. *Proc. R. Soc. B.-Biol. Sci.* 280: 20130575.
- Gómez-Robles, A. y Polly, P.D. 2012. Morphological integration in the hominin dentition: Evolutionary, developmental, and functional factors. *Evolution* 66: 1024-1043.
- Herrera, C.M. 1993. Selection on floral morphology and environmental determinants of fecundity in a hawk moth-pollinated violet. *Ecol. Monogr.* 63: 251-275.
- Heuzé, Y., Martínez-Abadías, N., Steila, J.M., Senders, C.W., Boyadjiev, S.A., Lo, L.J. et al. 2012. Unilateral and bilateral expression of a quantitative trait: asymmetry and symmetry in coronal craniosynostosis. *J. Exp. Zool. B Mol. Dev. Evol.* 318: 109-122.
- Kaliontzopoulou, A., Carretero, M.A. y Llorente, G.A. 2008. Head shape allometry and proximate causes of head sexual dimorphism in *Podarcis* lizards: joining linear and geometric morphometrics. *Biol. J. Linn. Soc.* 93: 111-124.
- Kendall, D.G. 1984. Shape manifolds, procrustean metrics, and complex projective spaces. *Bull. London Math. Soc.* 16: 81-121.
- Kendall, D.G. 1985. Exact distributions for shapes of random triangles in convex sets. *Adv. Appl. Probab.* 17: 308-329.
- Klingenberg, C.P. 2008. Novelty and "homology-free" morphometrics: what's in a name? *Evol. Biol.* 35: 186-190.
- Klingenberg, C.P., Barluenga, M. y Meyer, A. 2002. Shape analysis of symmetric structures: Quantifying variation among individuals and asymmetry. *Evolution* 56: 1909-1920.
- Klingenberg, C.P. y Marugán-Lobón, J. 2013. Evolutionary covariation in geometric morphometric data: analyzing integration, modularity, and allometry in a phylogenetic context. *Syst. Biol.* 62: 591-610.
- Lazić, M.M., Carretero, M.A., Crnobrnja-Isailovic, J. y Kaliontzopoulou, A. 2015. Effects of environmental disturbance on phenotypic variation: an integrated assessment of canalization, developmental stability, modularity, and allometry in lizard head shape. *Am. Nat.* 185: 44-58.
- Leonart, J., Salat, J. y Torres, G. J. 2000. Removing allometric effects of body size in morphological analysis. *J. Theor. Biol.* 205: 85-93.
- Ludoški, J., Djuracic, M., Pastor, B., Martínez-Sánchez, A.I., Rojo, S. y Milankov, V. 2014. Phenotypic variation of the housefly, *Musca domestica*: amounts and patterns of wing shape asymmetry in wild populations and laboratory colonies. *Bull. Entomol. Res.* 104: 35-47.
- MacLeod, N. y Forey, P.L. 2002. *Morphology, Shape and Phylogeny*. CRC Press, London.
- Martin-Serra, A., Figueirido, B., Pérez-Claros, J. A. y Palmqvist, P. 2014. Patterns of morphological integration in the appendicular skeleton of mammalian carnivores. *Evolution* 69: 321-340.
- Martínez-Abadías, N., Esparza, M., Sjøvold, T., González-José, R., Santos, M. y Hernández, M. 2009. Heritability of human cranial dimensions: comparing the evolvability of different cranial regions. *J. Anat.* 214: 19-35.
- Martínez-Abadías, N., Esparza, M., Sjøvold, T., Gonzalez-Jose, R., Santos, M., Hernández, M. et al. 2012. Pervasive genetic integration directs the evolution of human skull shape. *Evolution* 66: 1010-1023.
- Mitteroecker, P., Gunz, P., Windhager, S. y Schaefer, K. 2013. A brief review of shape, form and allometry in geometric morphometrics, with applications to human facial morphology. *Hystrix* 24: 59-66.
- Muñoz-Reyes, J.A., Gil-Burmann, C., Fink, B. y Turiegano, E. 2012. Facial asymmetry and aggression in Spanish adolescents. *Pers. Individ. Dif.* 53: 857-861.
- O'Higgins, P. y Milne, N. 2013. Applying geometric morphometrics to compare changes in size and shape arising from finite elements analyses. *Hystrix* 24: 126-132.
- Outomuro, D., Dijkstra, K.D.B. y Johansson, F. 2013. Habitat variation and wing coloration affect wing shape evolution in dragonflies. *J. Evol. Biol.* 26: 1866-1874.

- Parés-Casanova, P.M. y Bravi, R. 2014. Directional and fluctuating asymmetries in domestica sheep skulls. *J. Zool. Biosci. Res.* 1: 11-17.
- Pérez-Barrales, R., Simón-Porcar, V.I., Santos-Gally, R. y Arroyo, J. 2014. Phenotypic integration in style dimorphic daffodils (*Narcissus*, Amaryllidaceae) with different pollinators. *Phil. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 369: 20130258.
- Plomp, K.A., Viðarsdóttir, U.S., Weston, D.A., Dobney, K. y Collard, M. 2015. The ancestral shape hypothesis: an evolutionary explanation for the occurrence of intervertebral disc herniation in humans. *BMC Evol. Biol.* 15: 68.
- Rego, C., Matos, M. y Santos, M. 2006. Symmetry breaking in interspecific *Drosophila* hybrids is not due to developmental noise. *Evolution* 60: 746-761.
- Rodríguez-Mendoza, R., Muñoz, M. y Saborido-Rey, F. 2011. Ontogenetic allometry of the bluemouth, *Helicolenus dactylopterus dactylopterus* (Teleostei: Scorpaenidae), in the Northeast Atlantic and Mediterranean based on geometric morphometrics. *Hydrobiol.* 670: 5-22.
- Rosas, A. y Bastir, M. 2002. Thin-plate spline analysis of allometry and sexual dimorphism in the human craniofacial complex. *Am. J. Phys. Anthropol.* 117: 236-245.
- Salazar-Ciudad, I. y Marín-Riera, M. 2013. Adaptive dynamics under development-based genotype-phenotype maps. *Nature* 497: 361-364.
- Santos, M., Fernández Iriarte, P. y Céspedes, W. 2005. Genetics and geometry of canalization and developmental stability in *Drosophila subobscura*. *BMC Evol. Biol.* 5: 7.
- Savriama, Y., Gómez, J.M., Perfectti, F. y Klingenberg, C.P. 2012. Geometric morphometrics of corolla shape: dissecting components of symmetric and asymmetric variation in *Erysimum mediohispanicum* (Brassicaceae). *New Phytol.* 196: 945-954.
- Vallejo-Marín, M., Walker, C., Friston-Reilly, P., Solís-Montero, L. y Iqic, B. 2014. Recurrent modification of floral morphology in heterantherous *Solanum* reveals a parallel shift in reproductive strategy. *Phil. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 369: 20130256.
- Zelditch, M.L., Swiderski, D.L. y Sheets, H.D. 2012. *Geometric Morphometrics for Biologists: a Primer*. Academic Press, San Diego.

### Información del Autor

Ceferino Varón González es doctor en Evolución por la Universidad de Manchester. Su tesis trata sobre morfometría geométrica y macroevolución y ha sido supervisada por el Prof. Chris Klingenberg. En este contexto, ha trabajado tanto en biología teórica como en estudios empíricos de distintos filos animales y vegetales y en proteínas. Ha colaborado como profesor asistente en distintos cursos sobre morfometría geométrica y evolución, tanto presenciales como online, en España y Reino Unido.