



**VARIACIONES ALÓMETRICAS
CUANTITATIVAS DE LA FORMA DE
CABEZA Y CUERPO DE LARVAS DE *Pseudis
paradoxa* (AMPHIBIA: ANURA) DE CUATRO
LOCALIDADES VENEZOLANAS Y UNA
COLOMBIANA, UTILIZANDO MÉTODOS DE
MORFOMETRÍA GEOMÉTRICA**

**ALLOMETRIC QUANTITATIVE VARIATIONS OF THE
SHAPE OF HEAD AND BODY OF LARVAE OF *Pseudis
paradoxa* (AMPHIBIA: ANURA) FROM FOUR LOCALITIES
OF VENEZUELA AND ONE OF COLOMBIA, USING
MORPHOMETRY GEOMETRIC METHODS**

Claudia Patricia Camacho Rozo*

Recepción 15/03/2012
Evaluación 15/05/2012
Aprobado 11/06/2012

Resumen

Mediante el uso del método de morfometría geométrica y el análisis de componentes principales, se cuantificaron los patrones de cambio ontogénico en el contorno externo de la cabeza y el cuerpo de diecisiete ejemplares larvales de *Pseudis paradoxa*. Con fotografías digitales y mediante el método de cerchas, se determinaron las coordenadas cartesianas en doce hitos homólogos y se describieron veinticinco variables interhitos anatómicos homólogos (distancias). El análisis permitió valorar la relativa importancia de variables en la descripción de los cambios de la forma y del crecimiento, y el cálculo de los coeficientes alométricos. En las larvas estudiadas de *Pseudis paradoxa*, se

* Bióloga UPTC, Maestría (c) Instituto de Zoología y Ecología Tropical, Universidad Central de Venezuela. Unidad de Conservación en Anfibios, Terrario de Caracas, Parque Generalísimo Francisco de Miranda, Caracas, Venezuela. Correo electrónico: claopatty07@gmail.com

observó que en el desarrollo ontogénico, el cuerpo presenta reducciones del tamaño y la forma en la parte anterior y alargamientos o ensanchamientos hacia la parte media. Las modificaciones en la forma corporal fueron más notorias en los ejemplares con extremidades expuestas, donde se determinaron áreas reducidas y de alto crecimiento. Así mismo, se evidencian divergencias en la forma en ejemplares de la especie, procedentes de algunas localidades. Ello puede determinar la importancia del método, como herramienta para abordar el problema taxonómico de las especies, como en el caso de *Pseudis paradoxa*, que tiene amplia distribución zoogeográfica.

Palabras clave: *Pseudis paradoxa*, alometría, ontogenia, morfometría geométrica.

Abstract

Geometric morphometric methods and main component analysis were used to quantify patterns of ontogenetic change in the external contour of head and body of seventeen larval samples of *Pseudis paradoxa*. With digital pictures and using the method of trusses, we determined the Cartesian coordinates in twelve homologous landmarks and described 25 anatomical homologous inter landmarks variables (distances). The analysis allowed us to assess the relative importance of each variable in the description of the changes of shape and growth, and the calculation of allometric coefficients. In the studied larvae of *Pseudis paradoxa*, it was observed that in the ontogenetic development, the body presents reductions of the size and shape in the front, and lengthening or widening towards the middle part. Changes in body shape were stronger in samples with exposed limbs, where small areas with high growth were determined. Likewise, divergences are evident in the shape in samples of the species, coming from some locations. This can determine the importance of the method, as a tool to address the taxonomic problem of species, as in the case of *Pseudis paradoxa*, which has wide zoogeographical distribution.

Keywords: *Pseudis paradoxa*, allometry, ontogeny, geometric morphometrics.



Introducción

La morfometría geométrica (MG) se define como la unión entre la biología, la geometría y la estadística [1], convirtiéndose en una herramienta útil para el estudio y cuantificación de las estructuras fenotípicas, dentro de los estudios sistemáticos y taxonómicos. La descripción cuantitativa de los organismos, permite el estudio comparativo entre y dentro de grupos de organismos y localidades geográficas, el desarrollo, las modificaciones de la forma biológica por efectos ambientales, genéticos o históricos [2 - 4]. En comparación con la morfometría tradicional, la MG es más útil para el estudio de la variación morfológica a nivel subespecífico, a partir de la forma (shape) y el tamaño (size) de una estructura, basada en el análisis multivariado de colecciones escasamente integradas de distancias, ángulos y proporciones [5,6].

Mediante la cuantificación de características morfológicas, se pretende detectar cambios de la forma en varias direcciones y separar los diferentes componentes del cambio del tamaño y de la forma, los cuales son expresados por medio del análisis de componentes principales y del análisis procrustes [7, 4]. El tamaño y su variación, son atributos de todos los organismos que influyen aspectos de su existencia, en maneras frecuentemente predecibles [6].

Es importante resaltar que la morfometría geométrica es una herramienta muy novedosa en la rama de la herpetología y aun más en el trabajo con larvas de anuros, ya que han sido muy pocos los estudios aplicados que se han efectuado con esta técnica y los que han sido publicados [8 - 11]. Por eso, se consideró importante el uso de esta técnica para generar un aporte en el conocimiento sobre las diferencias morfométricas en algunas poblaciones de *Pseudis paradoxa*.

Pseudis paradoxa es ampliamente distribuida en el continente suramericano [12 - 15] y ha sido considerada por Lynch (com person.) (2008) como un complejo de especies. Estas se asocian a grandes cuerpos de aguas lénticas en áreas abiertas [16, 17], por lo que presentan adaptaciones morfológicas para este tipo de vida, como ojos protuberantes, miembros inferiores robustos, palmeaduras grandes y con bastante tejido en las patas [18, 19]. Los renacuajos adquieren durante su desarrollo ontogenético un tamaño

mayor que los adultos, lo cual tiene relación con su larga fase de crecimiento y posteriormente con la fase de reducción de tamaño [18, 17].

Las larvas de *Pseudis paradoxa* tienen un cuerpo ovalado en la superficie dorsal y globular triangular en los flancos laterales. Los elementos condrocraqueales no son visibles dorsalmente. Los ojos son relativamente pequeños, en disposición lateral. Las narinas son redondeadas y pequeñas, en posición anterior, con borde liso y proyectado. Los renacuajos de *P. paradoxa* presentan cambios ontogenéticos relacionados con la coloración corporal y la aparición de un par de canales o surcos cefálicos, en disposición anteroposterior que parten de las narinas y se localizan entre el borde medio dorsal y cada uno de los ojos [17].

El espiráculo es corto y en posición siniestra, el tubo del espiráculo es externo, presenta una pared interna con poca altura. El tubo ventral o cloacal es largo, en posición media abdominal; este se encuentra en una configuración medio marginal, es decir, fusionado a la aleta ventral de la cola.

La musculatura caudal alcanza el extremo distal, el cual es agudo. Pese a su fuerte coloración oscura, son notables los miómeros a lo largo de la base de la cola y parte proximal de la musculatura caudal. Las aletas caudales tienen margen convexo y ligeramente iguales a la musculatura caudal en la mitad de su longitud (Figura 1A, b).

El disco oral se ubica en la parte anterior, con un margen de papilas pequeñas y biseriadas, las cuales presentan un diastema rostral. Presencia de algunas papilas submarginales y picos completamente queratinizados. El margen de los picos no presenta grandes proyecciones sino sierras diminutas y romas. Fórmula dental: 2(2)/3(1); presentando un espacio en la segunda hilera de dientes anteriores (A2) y otro en la primera hilera de dientes posteriores (P1) (Figura 1c).

En la presente investigación se utilizan métodos multivariados y geométricos y cuantitativos, para caracterizar los patrones de variación intraespecífica de la forma de la cabeza y el cuerpo de larvas de *P. paradoxa* de diferentes localidades.



Variaciones Alométricas Cuantitativas de la forma de cabeza y cuerpo de larvas de *Pseudis Paradoxa* (amphibia: anura) de cuatro Localidades Venezolanas y una Colombiana, Utilizando Métodos de Morfometría Geométrica

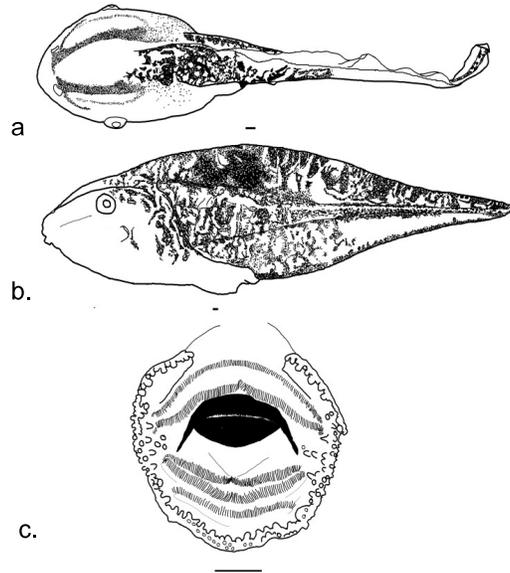


Figura 1. Renacuajo de *Pseudis paradoxa*. a. Vista dorsal, b. Vista lateral y c. Disco oral [17].

Materiales y métodos

Se estudió una muestra de diecisiete renacuajos de *Pseudis paradoxa*, de los cuales doce especímenes reposan en el Museo de Historia Natural La Salle (MHNLS), y cinco en el Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia (ICN-UNAL). Las localidades revisadas son: **Venezuela:** Estado Apure, el Hato el Frío, las Ventanas, Caño Guaritico, MHNLS 16236 (tres ejemplares); Estado Bolívar, Río Cuyuní, San Martín de Turumbón (Anacoco), MHNLS 7875, 7706, 7903 (cuatro ejemplares); Estado Zulia, Río El Palmar, Orilla del Río Palmar, Bomba de la Hacienda Grano de Oro, MHNLS 16979 (tres ejemplares); Estado Guárico, Esteros de Camaguán MHNLS (sin catalogar) (2dosedejemplares). **Colombia:** Casanare, Yopal, vereda Tacarimena, finca Moravia, Estero San Martín, ICN 54845, ICN 54812 (cinco ejemplares).

Comparativamente, a cada uno de los renacuajos se le describió la posición de los ojos, del espiráculo, el tubo anal, la posición y forma de las narinas,

el número de hileras de dientes presentes, espacios, placas mandibulares, la forma y queratinización de los picos, la distribución de las papilas y la coloración de cada ejemplar [20]. Se registraron las medidas de longitud total (LT) y longitud del cuerpo (LCP) [21], usando un calibrador de 0.1 mm de precisión. Se observó la morfología externa de los ejemplares, el disco oral, la fórmula dental y los estadios de desarrollo larvarios, a partir de la Tabla de Gosner [22].

Digitalización de ejemplares

Cada uno de los ejemplares fue fotografiado con una cámara Lumix-Panasonic DMC- LS 80 de 8.1 mega pixeles, con el fin de conseguir la digitalización de los renacuajos para la posterior obtención de medidas morfométricas. Se seleccionaron y describieron doce hitos o puntos homólogos, sobre la cabeza y cuerpo de los renacuajos (Figura 2), los cuales fueron replicados en cada uno de los ejemplares objeto de estudio.

Los hitos anatómicos homólogos establecidos en cada ejemplar, fueron: 1) punta del hocico, 2) inicio del surco cefálico, 3) proyección del punto central del ojo sobre el surco cefálico, 4) proyección sobre la aleta dorsal, del borde posterior del ojo, 5) final surco cefálico, 6) proyección del hito 5 sobre aleta dorsal, 7) borde superior de la salida del cuerpo de los miembros posteriores, 8) borde inferior de la salida del cuerpo de los miembros posteriores, 9) inicio de cloaca, 10) proyección del hito 5 sobre el borde ventral del cuerpo, 11) proyección del extremo anterior del espiráculo sobre el borde ventral del cuerpo, 12) proyección del hito 2 sobre el borde ventral del cuerpo. La ubicación de los hitos homólogos se hizo con el programa *Thin Plate Spline* versión 2 (TPS DIGITAL) [6]. Se obtuvo una matriz con las coordenadas cartesianas de los hitos homólogos, para analizar los cambios en la forma de cada estructura por medio del desplazamiento de puntos específicos, llamados hitos en el contorno [6, 23].



Variaciones Alométricas Cuantitativas de la forma de cabeza y cuerpo de larvas de *Pseudis Paradoxa* (amphibia: anura) de cuatro Localidades Venezolanas y una Colombiana, Utilizando Métodos de Morfometría Geométrica

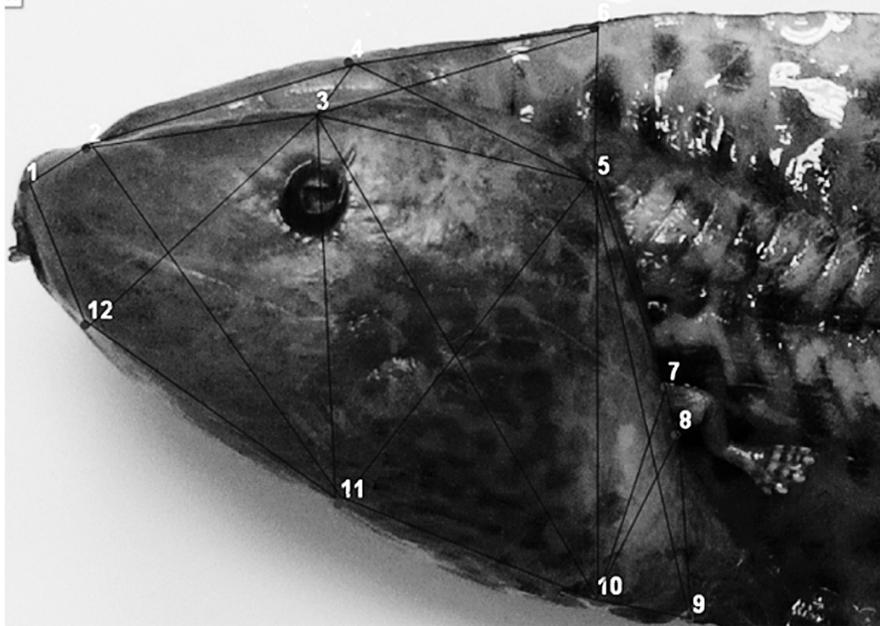


Figura 2. Diagrama de un renacuajo de *P. paradoxa*, mostrando la localización de los hitos anatómicos homólogos (1-12) y las distancias de interhitos que conforman las cerchas y sus diagonales internas en el contorno externo de la cabeza y el cuerpo.

Análisis de las coordenadas de los hitos

Por medio del *software* Morfometría Geométrica (MOG) versión 0.77 [24], se analizó el desplazamiento de las coordenadas de la forma promedio y las diferentes deformaciones en áreas de cada uno de los ejemplares. Se utilizó el *software* Palaeontological Statistics (PAST) versión 1.90, para la transformación de las coordenadas de los doce interhitos anatómicos homólogos a distancias Procrustes. Se hizo un análisis de componentes principales de las variables de conformación, teniendo en cuenta la variación del tamaño a lo largo del componente (CP) I de cada uno de los ejemplares. El cual se interpreta como variaciones en el tamaño de los ejemplares, donde la longitud y la mayor varianza de los renacuajos, explican la mayor proporción de la variabilidad posible. Los demás componentes fueron interpretados como la expresión de la forma (Tabla 1), donde se seleccionaron en total, 25 distancias.

VARIABLE	HITOS	DESCRIPCIÓN DE LA VARIABLE
D1	1- 2	Punta del hocico - Inicio surco cefálico
D2	1 - 12	Punta del hocico - Proyección del hito 2 sobre parte ventral del cuerpo
D3	2 - 3	Inicio surco cefálico - Proyección punto central del ojo sobre el surco cefálico
D4	2 - 4	Inicio surco cefálico - Proyección sobre aleta dorsal, parte posterior del ojo
D5	2 - 11	Inicio surco cefálico - Proyección del extremo anterior del espiráculo sobre el borde ventral del cuerpo
D6	3 - 4	Proyección punto central del ojo sobre el surco cefálico- Proyección sobre aleta dorsal parte posterior del ojo
D7	3 - 5	Proyección punto central del ojo sobre el surco cefálico - Final surco cefálico
D8	3 - 6	Proyección punto central del ojo sobre el surco cefálico - Proyección del hito 5 sobre aleta dorsal
D9	3 - 10	Proyección punto central del ojo sobre el surco cefálico - Proyección del hito 5 sobre el borde ventral del cuerpo
D10	3 - 11	Proyección punto central del ojo sobre el surco cefálico - Proyección extremo anterior del espiráculo sobre parte ventral del cuerpo
D11	3 - 12	Proyección punto central del ojo sobre el surco cefálico - Proyección del hito 2 sobre el borde ventral del cuerpo
D12	4 - 5	Proyección sobre aleta dorsal parte posterior del ojo - Final surco cefálico
D13	4 - 6	Proyección sobre aleta dorsal parte posterior del ojo- Proyección del hito 5 sobre aleta dorsal
D14	5 - 6	Final surco cefálico - Proyección del hito 5 sobre aleta dorsal
D15	5 - 7	Final surco cefálico - Borde superior de la salida del cuerpo de los miembros posteriores
D16	5 - 9	Final surco cefálico - Inicio de cloaca
D17	5 - 10	Final surco cefálico - Proyección del hito 5 sobre el borde ventral del cuerpo
D18	5 - 11	Final surco cefálico - Proyección extremo anterior del espiráculo sobre parte ventral del cuerpo
D19	7 - 8	Borde superior de la salida del cuerpo de los miembros posteriores - Parte inferior a salida de miembros posteriores



Variaciones Alométricas Cuantitativas de la forma de cabeza y cuerpo de larvas de *Pseudis Paradoxa* (amphibia: anura) de cuatro Localidades Venezolanas y una Colombiana, Utilizando Métodos de Morfometría Geométrica

D20	7 – 10	Borde superior de la salida del cuerpo de los miembros posteriores- Proyección del hito 5 sobre el borde ventral del cuerpo
D21	8 – 9	Parte inferior a salida de miembros posteriores - Inicio de cloaca
D22	8 – 10	Parte inferior a salida de miembros posteriores - Proyección del hito 5 sobre el borde ventral del cuerpo
D23	9 – 10	Inicio de cloaca - Proyección del hito 5 sobre el borde ventral del cuerpo
D24	10 – 11	Proyección del hito 5 sobre el borde ventral del cuerpo - Proyección extremo anterior del espiráculo sobre parte ventral del cuerpo
D25	11 – 12	Proyección extremo anterior del espiráculo sobre parte ventral del cuerpo - Proyección del hito 2 sobre el borde ventral del cuerpo

Tabla 1. Medidas morfométricas del plano dorsal de la región cefálica y corporal de la larva de *Pseudis paradoxa*

Resultados y discusión

Análisis de Procrustes

A partir de los ajustes de rotación, traslación, dilatación y escalamiento de todas las muestras, realizados en el programa MOG versión 0.77, se obtuvieron las matrices de valores de coordenadas para cada hito, las cuales, con el programa PAST, proyectaron las configuraciones de hitos de cada ejemplar, en un morfo-espacio bidimensional. Las diferencias de la forma externa de los renacuajos de *Pseudis paradoxa*, se muestran por las deformaciones y las tonalidades oscuras o claras de las cuadrículas que definen a los organismos en este espacio (Figuras 3-6). De esta manera, en la Figura 3 se observan las diferentes variaciones de la forma durante el crecimiento relativo de los ejemplares del Estado Apure (Venezuela) y que son explicados por los hitos 1-2 y 7-8 (áreas blancas) en relación con la media. Las zonas donde se observa una reducción o contracción en las cuadrículas, representan el menor crecimiento relativo (color negro), las cuales están explicadas por los hitos 2-3, 6-7, 8-9, 9-10 y 11-12.

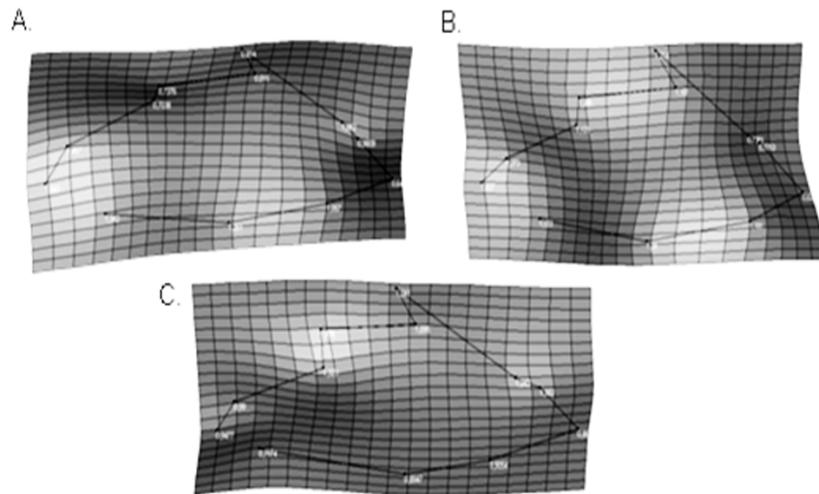


Figura 3. Patrón de cambio corporal a partir de la comparación con la forma promedio de los doce hitos anatómicos con los ejemplares de *Pseudis paradoxa*, procedentes del Estado Apure (Venezuela).

Por otra parte, en el análisis de los ejemplares del Estado Bolívar (Figura 4), se observa una amplia variación en las deformaciones de la forma con relación a la media, durante el crecimiento relativo. De esta manera se puede observar cómo en las figuras 4 A, C y D se manifiestan variaciones en los hitos 2 y 3; en los hitos 6 y 7 (Figuras 4 A y B); puntos 7 y 8, presentes en las figuras 4 B, C y D; y por último, los hitos 11 y 12 se registran en las Figuras 4A, C y D.

Así mismo, en los hitos 4, 5 y 6 de las Figuras 4 A, B y C se presenta un menor crecimiento relativo, aunque también se observan variaciones entre los hitos 10 y 11 en los cuatro ejemplares evaluados, se aprecia una mayor reducción y deformación de la cuadrícula en los ejemplares A y C. El crecimiento de los puntos 1 y 12 en C y D, coinciden con el valor en la media, pero en la Figura 4A se presenta crecimiento, contrario a la reducción en B.

Al comparar las variaciones en la forma de las larvas del Estado Zulia (Venezuela) y Casanare (Colombia) (Figuras 5 y 7), se evidencian algunos cambios reduccionales y de crecimiento en la forma en los ejemplares, pero estos presentan conformaciones muy cercanas o similares a la forma media.



Variaciones Alométricas Cuantitativas de la forma de cabeza y cuerpo de larvas de *Pseudis Paradoxa* (amphibia: anura) de cuatro Localidades Venezolanas y una Colombiana, Utilizando Métodos de Morfometría Geométrica

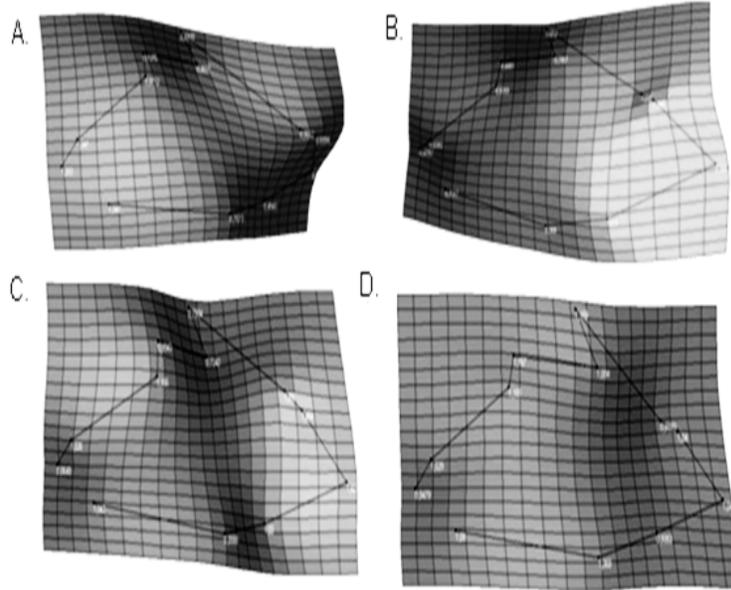


Figura 4. Patrón de cambio corporal a partir de la comparación con la forma promedio de los doce hitos anatómicos en los ejemplares de *Pseudis paradoxa* procedentes del Estado Bolívar (Venezuela).

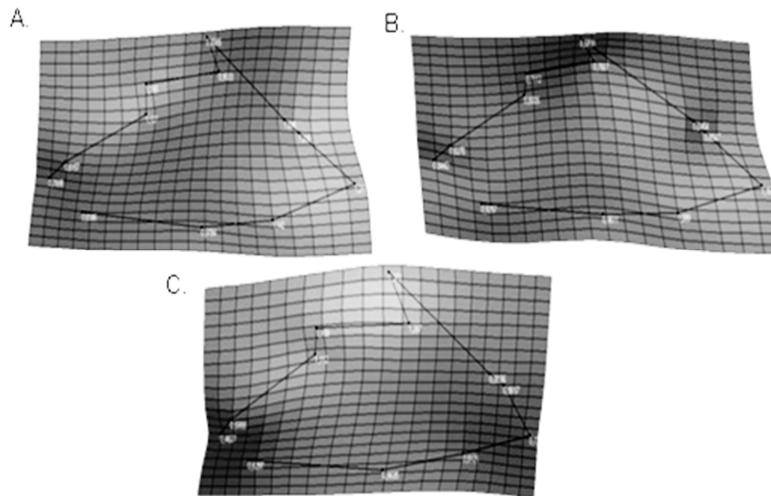


Figura 5. Patrón de cambio corporal a partir de la comparación con la forma promedio de los doce hitos anatómicos en los ejemplares de *Pseudis paradoxa* del Estado Zulia (Venezuela).

Entre los dos ejemplares evaluados del Estado Guárico (Figura 6), se registran diferencias en las variaciones de la forma, por lo cual no coinciden sus patrones reduccionales y de crecimiento. El ejemplar A presenta el mismo patrón de variación en la forma que el observado en uno de los ejemplares del Estado Bolívar (Figura 6A).

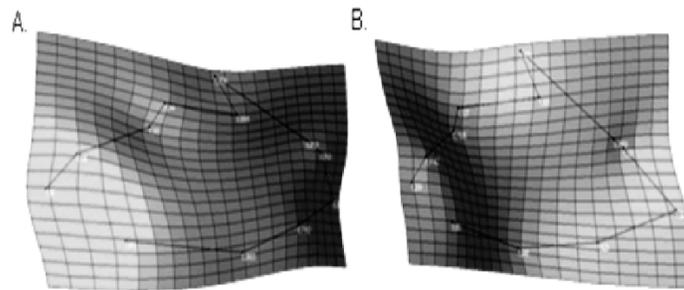


Figura 6. Patrón de cambio corporal a partir de la comparación con la forma promedio de los doce hitos anatómicos, en los ejemplares de *Pseudis paradoxa* del Estado Guárico (Venezuela).

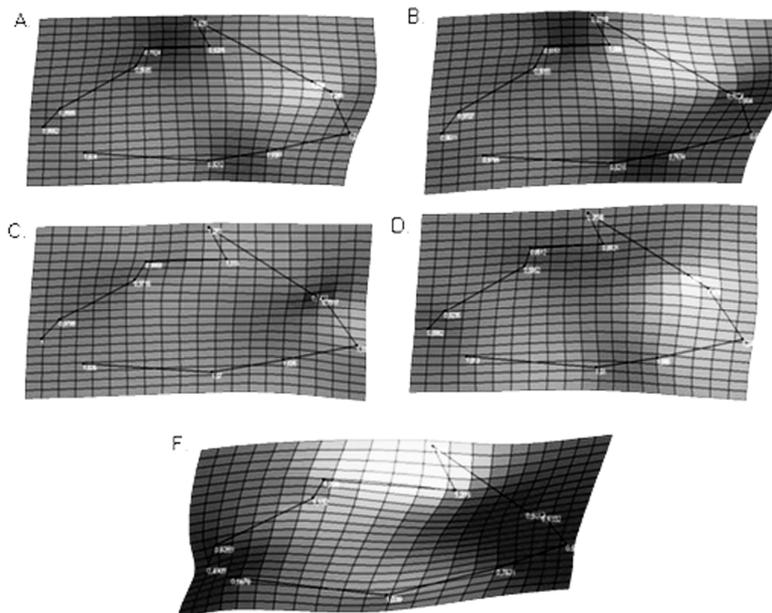


Figura 7. Patrón de cambio corporal a partir de la comparación con la forma promedio de los doce hitos anatómicos en los ejemplares de *Pseudis paradoxa* de Casanare (Colombia).



Por otra parte, la distribución de tamaños de los centroides no muestran los valores medios, lo que indica que existen diferencias altamente significativas. Así, los especímenes de los Estados Zulia, Guárico y Apure, manifiestan una amplia distribución a lo largo de la escala de tamaños; en tanto que las larvas procedentes del Estado Guárico y el departamento de Casanare, registran en sus centroides, valores en escalas media y máxima de los tamaños.

Los valores de coeficientes alométricos para cada variable (Tabla 2), permiten diferenciar algunos valores, tanto inferiores como superiores a 1.0. Al respecto, Gamboa y López [25] indican que los valores superiores a 1.0, son alometrías positivas; los inferiores a 1.0, alometrías negativas y los iguales a 1.0, señalan un crecimiento isométrico.

De esta manera, se registraron los efectos alométricos de cada una de las distancias (Tabla 2), los cuales se encuentran representados por el componente uno, con una variación del 67,56 % de alometrías positivas del total de las distancias entre los hitos anatómicos homólogos. Se observan, así, patrones de variación ontogenética dentro de la relación entre el coeficiente de cada variable en el primer componente y la medida de los demás componentes con esta variable.

Así mismo, las alometrías positivas se distribuyen en la región cefálica (parte anterior), exceptuando el hocico (distancia 1-2) y toda la región más posterior del cuerpo (hitos 7, 8, y 9) (Tabla 2). Ello indica que estas regiones están creciendo a una tasa mayor con relación al resto de las variables, en direcciones tanto dorsoventrales como anteroposteriores. El 32,44 % de las alometrías negativas representadas por las distancias D1, D7, D8, D9, D12, D13 y D24 (Tabla 2), se ubicaron en la región corporal anterior sobre la aleta dorsal, siendo evidentes las reducciones proporcionales durante el crecimiento ontogenético. Se evidencia cómo con el método de morfometría geométrica se puede verificar el crecimiento y la reducción de partes específicas del cuerpo y la cabeza de los renacuajos de *P. paradoxa*, lo cual mantiene correspondencia con las descripciones de los estadios de desarrollo ontogenético, según Gosner [22]. Con la aplicación de las herramientas de morfometría geométrica en el presente estudio, se evidencia de qué manera, mediante la valoración de patrones alométricos, es posible identificar el cambio de caracteres morfológicos durante las etapas de crecimiento y

desarrollo ontogénico de los animales en general y para el caso particular de *P. paradoxa*, en función del tiempo y de las interacciones con el medio.

Variable	Coficiente	2.5 %	97.5 %
D1	-247.4	-251.4	234.4
D2	214.2	-116.7	125.6
D3	172.9	-75.83	57.52
D4	125.5	-48.74	45.55
D5	61.98	-48.35	49.27
D6	31.63	-52.18	49.41
D7	-416.5	-192.6	167.4
D8	-336.5	-139.1	108.7
D9	-8.541	-14.61	16.03
D10	88.7	-35.17	43.17
D11	105.1	-34.36	38.56
D12	-424.3	-197.2	176.3
D13	-452.5	-198.6	149.3
D14	-267.6	-141.9	116.7
D15	244.7	-86.33	100.4
D16	215.6	-107.2	121.4
D17	184.6	-79.89	103.9
D18	56.36	-36.31	39.53
D19	180.7	-77.16	90.77
D20	203.1	-103.6	131.8
D21	162.6	-131.3	155.3
D22	217.4	-122.9	142.1
D23	285.1	-195	220.9
D24	-473	-200.5	162.7
D25	101.2	-46.09	40.51

Tabla 2. Coeficientes alométricos multivariados de las distancias de interhitos homólogos que presentan la conformación de *Pseudis paradoxa*.



Por otra parte, al comparar los resultados obtenidos en el análisis de Procrustes (Figuras 3-7) con el efecto alométrico de cada una de las distancias, se nota una concordancia en las áreas con mayor variación de la forma durante el crecimiento. Cabe anotar que los resultados obtenidos en el análisis de Procrustes se basaron en la forma promedio, por lo cual se apreció un crecimiento relativo mayor o menor en la región anterior corporal sobre la aleta dorsal en los ejemplares. Si estos hubieran sido evaluados a partir del ejemplar más pequeño u ontogenéticamente más joven, se habría observado el patrón con mayor claridad.

Análisis de componentes principales

El análisis de componentes principales de la matriz de covarianza de los logaritmos de las 25 distancias interpuntos homólogos en los 17 ejemplares evaluados, mostró los siguientes resultados: el porcentaje total acumulado de la variación total explicada por los cuatro primeros componentes, fue aproximadamente igual 88.0778% (Tabla 3). El primer componente principal explicó el 39.393% de la variación morfológica de la muestra (Tabla 3) y presentó valores de cargas similares y signos iguales (negativo), lo cual es consistente con lo que Bonilla y López [1] llaman un componente de tamaño, ya que este se relaciona con la variación en el tamaño y sus coeficientes como coeficientes alométricos [5]. Los componentes 2 y 3 fueron cizallados para eliminar el efecto residual del tamaño y así representar la variación de la forma de los organismos, independientemente del tamaño. El segundo componente resume el 27.065% de la variabilidad, mostrando así las deformaciones más locales, principalmente en la parte media del cuerpo del renacuajo. El tercer y cuarto componente muestran un porcentaje de 13.632% y 7.9878% respectivamente, de la covariación de los datos.

Los valores absolutos de las cargas en los componentes 1,2, 3 y 4, muestran un comportamiento de naturaleza bipolar (Tabla 4), donde se observan claramente las variables que constituyen la variación en la forma corporal entre las cinco localidades de distribución de *Pseudis paradoxa*. Estas distancias, en el componente 2, están dadas por: proyección punto central del ojo sobre el surco cefálico—final surco cefálico, proyección punto central del ojo sobre el surco cefálico—proyección del hito 5 sobre aleta dorsal, proyección sobre aleta dorsal parte posterior del ojo—final surco cefálico, proyección sobre aleta dorsal parte

posterior del ojo—proyección del hito 5 sobre aleta dorsal, proyección del hito 5 sobre el borde ventral del cuerpo—proyección extremo anterior del espiráculo sobre parte ventral del cuerpo. Las distancias en el componente 3 están dadas por: inicio surco cefálico—proyección punto central del ojo sobre el surco cefálico, inicio de cloaca—proyección del hito 5 sobre el borde ventral del cuerpo. Las distancias en el componente 4 fueron: inicio surco cefálico—proyección punto central del ojo sobre el surco cefálico, inicio surco cefálico—proyección sobre aleta dorsal parte posterior del ojo, final surco cefálico—borde superior de la salida del cuerpo de los miembros posteriores, proyección extremo anterior del espiráculo sobre parte ventral del cuerpo—proyección del hito 2 sobre el borde ventral del cuerpo.

Pc	Varianza (Eigenvalue)	% de la Varianza Total
1	0.0132958	39.393
2	0.00913494	27.065
3	0.00460092	13.632
4	0.00269602	7.9878
5	0.00109731	3.2512
6	0.00101377	3.0036
7	0.00060995	1.8072
8	0.00050698	1.5021
9	0.00031922	0.9458
10	0.00025323	0.75028
11	0.0001009	0.29895
12	7.25E-05	0.21477
13	3.22E-05	0.095372
14	1.30E-05	0.03856
15	2.98E-06	0.0088409
16	1.82E-06	0.0053837
17	1.28E-32	3.79E-29
18	1.08E-67	3.19E-64
19	0	0
20	0	0

Tabla 3. Varianzas y porcentajes de cada uno de los componentes principales.



Variaciones Alométricas Cuantitativas de la forma de cabeza y cuerpo de larvas de *Pseudis Paradoxa* (amphibia: anura) de cuatro Localidades Venezolanas y una Colombiana, Utilizando Métodos de Morfometría Geométrica

Variable	Componente 1	Componente 2	Componente 3	Componente 4
D1	-0.07266	0.04545	-0.2521	0.009952
D2	0.06368	0.03311	-0.5447	-0.1416
D3	0.02772	0.3027	0.2935	-0.03536
D4	0.0244	0.3008	0.3021	-0.09162
D5	0.02708	0.2719	-0.3181	-0.2557
D6	0.005247	0.0005862	0.02804	-0.03219
D7	-0.2852	-0.2008	-0.02691	-0.06562
D8	-0.2377	-0.2592	0.102	-0.03797
D9	0.02444	-0.108	-0.2933	-0.09394
D10	0.1106	0.1508	-0.2633	-0.2575
D11	0.06611	0.2374	0.001266	-0.05991
D12	-0.2782	-0.1485	-0.02253	-0.04909
D13	-0.2459	-0.2579	0.08455	0.03296
D14	-0.1219	-0.0007836	0.04766	-0.1642
D15	0.2186	0.0784	-0.1155	0.6443
D16	0.4219	-0.2462	-0.0008334	0.2128
D17	0.335	-0.1823	-0.1314	0.09376
D18	0.1374	-0.1136	-0.05124	-0.07726
D19	0.01991	0.03721	0.003438	-0.02944
D20	0.267	-0.1523	0.07061	-0.3225
D21	0.1961	-0.2677	0.06103	-0.3639
D22	0.2643	-0.1186	0.1151	-0.2257
D23	0.2944	-0.2119	0.3033	-0.08759
D24	-0.2388	-0.2951	-0.02612	0.02054
D25	0.01188	0.3144	0.1902	-0.1319

Tabla 4. Cargas de los cuatro primeros componentes principales de las variables analizadas (distancias en cerchas) correspondientes a *Pseudis paradoxa*. Se resaltan las variables que más contribuyen con la variabilidad del componente.

Al comparar cuantitativamente los componentes 2, 3 y 4 y los patrones de forma de la cabeza y el cuerpo de *P. paradoxa* de las cinco localidades, se observa un patrón de variación de la forma entre ellos bastante uniforme, por lo cual se minimizaron los efectos del tamaño en los ejemplares objeto de estudio.

Igualmente, el análisis registra una tendencia de crecimiento positivo sobre la región cefálica (Tabla 4 y Figura 8), pese a que en otras regiones del cuerpo se representan las cargas más pequeñas numéricamente, pero, de igual manera, son importantes. Por otra parte, los patrones reduccionales o de aumento en la forma, pueden ser considerados como parte del desarrollo ontogenético de estos organismos, los cuales son evidentes mediante los resultados obtenidos en el análisis de componentes principales.

El componente 2 (Figura 8A) muestra una alta variabilidad en la distribución de las cargas tanto positivas como negativas, donde el crecimiento positivo está dado sobre la región cefálica, la cual cambia en función de la proyección o crecimiento del surco cefálico, la longitud de la aleta dorsal y del vientre (D25). Del mismo modo, se presentan algunas diferencias menos evidentes en otras regiones del cuerpo. Finalmente, en el componente 3 (Figura 8B) se identifica una alta variabilidad en cada una de las distancias evaluadas, siendo mayor en la región corporal.

El morfo-espacio se encuentra definido por los datos evaluados en los componentes 2 y 3 (Figura 9) y los valores de las cargas de las variables que se presentan en la Tabla 3. En la Figura 9 se puede observar que las variables D3, D4 y D25 están relacionadas con los valores altos del componente 2, y las distancias D4 y D23 se relacionan con los valores altos del componente 3; las variables D2 y D9 (valores bajos del componente 3). Del análisis se infiere que el componente 2 está relacionado dorsoventralmente con la forma de la región cefálica, y el componente 3 con la forma de la región cefálica sobre el hocico e inicio del área corporal.

Adicionalmente, la Figura 9 indica cómo los ejemplares evaluados del Estado Zulia y de Casanare-Colombia, presentan una correlación más estrecha en la forma y en su agrupación, debido a que ellos coinciden en las variables D3, D4 y D23.

Los ejemplares de las localidades anteriormente descritas comparten algunas variaciones en la forma con algunos de los ejemplares del estado Bolívar, pero estos, a su vez, presentan independencia en otros ejemplares, los cuales se asocian a otras variables. De igual manera, esta localidad demuestra una mínima correlación entre cada uno de los ejemplares, a partir de la dispersión

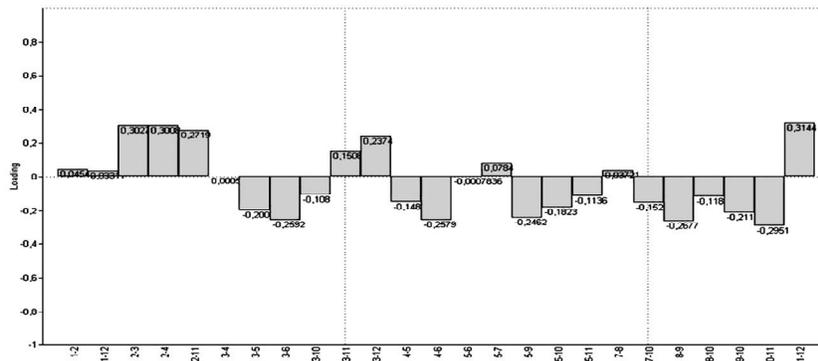


Variaciones Alométricas Cuantitativas de la forma de cabeza y cuerpo de larvas de *Pseudis Paradoxa* (amphibia: anura) de cuatro Localidades Venezolanas y una Colombiana, Utilizando Métodos de Morfometría Geométrica

(Figura 9) y el análisis anteriormente efectuado para la variación de la forma de cada uno de los ejemplares (Figuras 3-7), presentándose patrones de crecimiento o reducción, que guardan relación con el estadio ontogenético y la edad de cada uno de los ejemplares evaluados.

Los renacuajos del Estado Apure se relacionaron entre ellos de manera independiente frente a los de otras localidades (Figura 9). De las diferencias establecidas, alrededor de once variables se relacionan, las cuales se asocian a la configuración de la forma en la región corporal. De ello se infiere que, posiblemente, los renacuajos de *Pseudis paradoxa* provenientes del Estado Apure, presentan entre sí, patrones similares en el crecimiento a lo largo de la ontogenia.

Los renacuajos evaluados del Estado Guárico no mostraron relación con los de los otros Estados ni entre ellos mismos, por lo cual se dificulta su observación en la gráfica. Además, como en esta localidad se evaluó un número escaso de especímenes, se recomienda que para definir algún tipo de hipótesis de relación entre ejemplares por localidad, debe estudiarse un mayor número, y así obtener gráficos con patrones de crecimiento relacionados con el lugar.



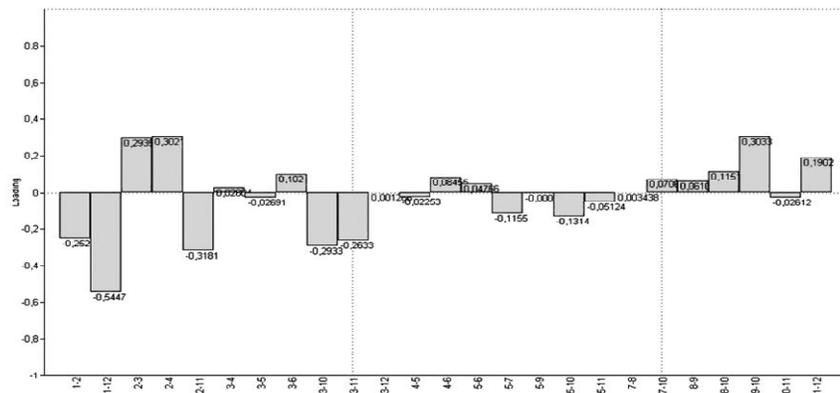


Figura 8. Cargas de los componentes principales: A) componente 2. B) Componente 3, de las variables analizadas (distancias en cerchas) correspondientes a las cinco localidades de distribución de *P. paradoxa*. En el eje horizontal se indican los hitos homólogos y en el vertical, las cargas de los componentes.

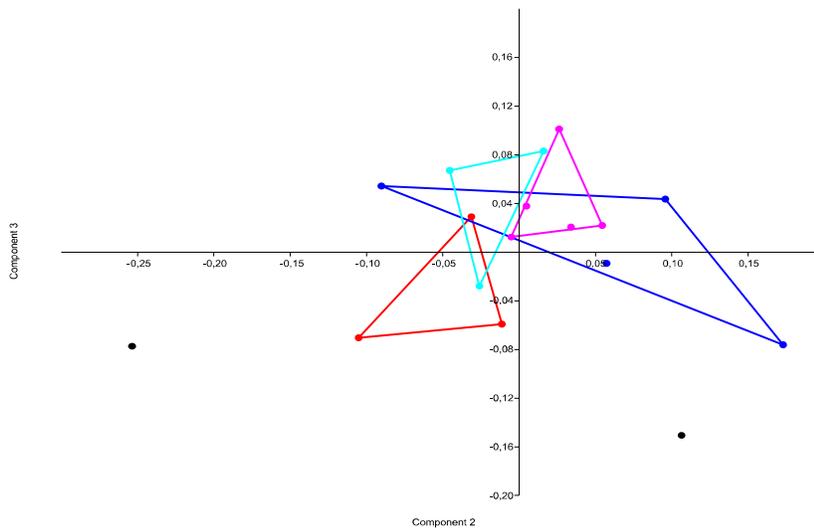


Figura 9. A) Espacio morfológico definido en el análisis de componentes principales de 25 distancias interhitos homólogos, en 17 ejemplares de *Pseudis paradoxa*. De color gris: Estado Apure, vino tinto: Estado Bolívar, de color verde: Estado Zulia, de color negro: Estado Guárico, y fucsia: Casanare-Colombia.



Conclusiones

La morfometría geométrica es una herramienta con fundamentos estadísticos que ha generado algunos cuestionamientos sobre el complejo de especies de *Pseudis paradoxa*, observándose algunas diferencias en la forma de los renacuajos de las cinco localidades de Venezuela y Colombia. La morfometría geométrica permite la recopilación de información del tamaño y la conformación de una estructura u organismo de manera independiente de los factores ambientales [26]; por tanto, facilita la recolección de datos útiles de las variaciones fenotípicas que reflejan posibles cambios en el genotipo, que luego pueden ser corroborados bajo técnicas moleculares [27, 28].

Según Páez [27], cuando se comparan organismos pertenecientes a diferentes grupos o que se desarrollaron en distintos entornos espaciales o ecológicos, es frecuente que exista variación intraespecífica o pueda encontrarse que hay más de una especie involucrada, pero actualmente se desconocen ciertamente las razones por las que puede estar dada la variabilidad. En el caso particular de los renacuajos de *Pseudis paradoxa*, se han podido observar algunos caracteres individuales, que pueden llevar a confusiones con otras larvas, por lo que al estudiar un conjunto de caracteres, deben ser considerados como entidades propias, lo cual se podría explicar a partir de las fuerzas selectivas que actúan sobre la especie.

El análisis de la información con los métodos de morfometría geométrica y de componentes principales sobre renacuajos de *P. paradoxa* de cinco diferentes localidades, presenta evidencias de que en organismos de la misma especie, con desarrollo en diferentes entornos espaciales o ecológicos, se registran variaciones morfométricas entre dichas poblaciones.

En el reconocimiento y descripción de los hitos homólogos, fue posible determinar doce puntos alrededor de la región cefálica y corporal de los ejemplares objeto de estudio. Según Jaramillo [26], en morfometría geométrica se usa el término de puntos anatómicos homólogos para referirse a puntos que son fácilmente reconocibles en cada una de las estructuras biológicas analizadas.

Por otra parte, puede considerarse que las diferencias en el tamaño se deban a un crecimiento desigual (fisiología) o al estadio de desarrollo en que se encontraban los ejemplares objeto de estudio. Adicionalmente cabe anotar que muchos de los renacuajos estudiados se encontraban en un notorio estado de deterioro, debido a protocolos deficientes de conservación, lo cual dificultó la toma de datos y la obtención de un mayor número de organismos para evaluar.

Referencias

- [1] A. Bonilla & H. López, "Diferenciación morfológica cuantitativa de las especies del genero *Gephyrocharax* Eigenmam 1912 (Pisces: Characidae: Glandulocaudinae) de Venezuela", *Acta biol.Venez*, vol. 21 nº 2, pp. 1-10, 2001.
- [2] F.L. Bookstein, "Foundations of Morphometrics", *Annual Review of Ecology and Systematics*, vol. 13, nº 1, pp. 451-470, 1982.
- [3] F.L. Bookstein, B. Chernoff, R. L. Elder, J.M. Humphries, G. R. Smith & R. E. Strauss, "Morphometricsin Evolution Biology". Special publication of the Academy of Natural Scienciens of Philadelphia, 1985.
- [4] F. J. Rohlf & M. Corti, "Morphometric analysis of old world talpidae (Mammalia, Insectivora) using partial warp scores", *Systematic Biology*, vol. 45, pp. 344-362, 1996.
- [5] F. L. Bookstein, "A standard formula for the uniform shape component", in *Advances in Morphometrics*, L. F. Marcus, M. Corti, A. Loy, D. Slice & G. Naylor Eds. Nueva York, 1996, pp. 153-168.
- [6] F. J. Rohlf, "TPS dig, Version 1.18" [online]. Department of ecology and evolution state University of New York Stony Brook, NY. 2009. Retrieved from: <http://life.bio.sunysb.edu/morph/index.html>.
- [7] M. L. Zelditch, D. L. Swiderski, H. D. Sheets & W.L. Fink, "Geometric morphometrics for biologists: A primer". New York and London: Elsevier Academic Press, 2004, pp. 437.
- [8] S. Marques de Souza, "Taxonomia do gênero *Leposoma* (Squamata, Gymnophthalmidae) nabacia do rio Madeira, Amazonas, Brazil, e o papel dos ríos navariacao morfológica de *Leposoma osvaldoi* Avila - Pires, 1995". Instituto Nacional de pesquesias da Amazonia. Universidade Federal Do Amazonas, Programa integrado de Pós-graduacao em biología tropical e recusus naturais, 2007.
- [9] A. Malvasio, J. M. Do Nascimento-Rocha, H. Dias Santos, A. Gomes de Ataídes & T. C. Gonçalves Portelinha, "Morfometria e histologia das gônadas de



Variaciones Alométricas Cuantitativas de la forma de cabeza y cuerpo de larvas de *Pseudis Paradoxa* (amphibia: anura) de cuatro Localidades Venezolanas y una Colombiana, Utilizando Métodos de Morfometría Geométrica

- machos e fêmeas recém-eclodidos de *Podocnemis expansa* e *Podocnemis unifilis* (Testudines, Podocnemididae)”, *Capa*, vol. 34, nº 1, 2012.
- [10] D. De M. Silva, A. D. Da Cruzei, R.P. Bastosiii, M. P. De C. Telles & J. A. F. Diniz-Filho, “Morphometric and genetic differentiation among populations of *Eupemphix nattereri* (Amphibia, Anura, Leiuperidae) from central Brazil”, *Iheringia, Sér. Zool.*, vol. 98, nº 4, dic., 2008.
- [11] J. V. Buskirk, “Natural variation in morphology of larval amphibians: Phenotypic plasticity in nature?”, *Ecol mono*, vol. 79, pp. 681-705, 2009.
- [12] W. Duellman & L. Trueb, “Biology of amphibians”. USA: McGraw Hill, 1986, pp. 696.
- [13] D. R. Frost, *Amphibian Species of the World: an Online Reference. Version 5.5* New York, USA. 2011. Retrieved from <http://research.amnh.org/vz/herpetology/amphibia/> American Museum of Natural History.
- [14] A. A. Garda & D. C. Cannatella. “Phylogeny and biogeography of paradoxical frogs (Anura, Hylidae, Pseudae) inferred from 12S and 16S mitochondrial DNA”, *Molecular Phylogenetics and Evolution*, vol. 44, pp. 104-114, 2007.
- [15] Amphibian web, Information on amphibian biology and conservation. [webapplication]. Berkeley, California: Amphibia Web. 2009. Retrieved from <http://amphibiaweb.org/>.
- [16] J.D. Lynch, “The amphibians of the lowland tropical rainforests”. In Duellman, W.E. (Ed). *South American Herpeto fauna: it is original, evolution and dispersal*. The Museum of Natural History. Kansas: The Kansas University, 1979, pp 189- 215.
- [17] C. P. Camacho-Rozo, Composición larval de anuros y caracterización de microhábitats en lagunas tropicales semipermanentes y charcos temporales de sabana en la época de altas lluvias, municipio de Yopal, Casanare. Trabajo de grado. Modalidad investigación. Requisito para optar al título de Bióloga, Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia, Facultad de Ciencias Básicas, Escuela de Ciencias Biológicas, Tunja, Boyacá, 2008, pp. 130.
- [18] H. Pough, R. Andreaws, J. Calde, M. Crump, A. Savitzky & K. Wells, *Herpetology*. USA: Prentice Hall Upper Saddle River, 2004, pp. 420.
- [19] K. Wells, *The ecology and behavior of amphibians*. University of Chicago Press, 2007 pp. 1300
- [20] K.Lips, J. Rehacer, B. Young & R. Ibáñez, *Amphibiam Manual*. Society for study of amphibians and reptiles. *Herpetological circulars*, 2001.
- [21] R. McDiarmid & R. Altig, 1999. *Tadpoles. The biology of anuran larvae*. Chicago and London: The University of Chicago Press, pp. 444.

- [22] K. Gosner, "A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification", *Herpetological*, vol. 16, 1960.
- [23] J. P. Dujardin, MOG (Morfometría Geométrica) versión 0.71. Institut de Recherches pour le Développement (IRD), Montpellier-France, 2005. Disponible en: <http://www.mpl.ird.fr/morphometrics/>
- [24] E. Herrera-Márquez & H. López. "Morfometría geométrica de dos morfotipos de *Pimelodus blochii* valenciennes, 1840 (Siluriformes: Pimelodidae) en Venezuela". Universidad del Zulia, Maracaibo, Venezuela, *Boletín del Centro de Investigaciones Biológicas*, vol. 39, nº 3, 2005, pp. 217- 248.
- [25] J. F. Gamboa & H. López, Variaciones alométricas cuantitativas de la forma corporal de *Mylossoma duriventre* (Characiformes, Characidae) de los llanos de Venezuela, Utilizando métodos de morfometría geométrica", *Acta biológica Venezolana*, vol. 24, nº 1, pp. 21-34, 2004.
- [26] N. Jaramillo & J. Dujardin, "Análisis morfométrico: significado biológico del tamaño y la conformación". In F. Guhl & C. J. Schofield, Eds. *Proceedings fourth international workshop on population genetics and control of Triatominae*, Cartagena de Indias. Bogotá Colombia: Universidad de los Andes, 2002, pp. 151-166.
- [27] X. Páez Colasante, "Estudio morfogeométrico del complejo opercular de huevos eclosionados del género *Rhodnius*". Trabajo de grado. Modalidad investigación. Requisito para optar al título de Bióloga, Universidad de los Andes, Facultad de Ciencias, Departamento de Biología. Laboratorio de Entomología "Herman Lent", Bogotá. 2008.
- [28] C. Alfonsi, H. López & J.E. Pérez, "Caracterización genética y morfológica de las poblaciones de *Cyprinodon orbis* (Atherinomorpha: Cyprinodontidae) en Chacopata y Laguna de los Patos, Venezuela", *Rev. Biol. Trop.*, vol. 51, Supl. 4, pp. 7-15, 2003.