

MORFOMETRIA E ESTATÍSTICA MULTIVARIADA
EM BIOLOGIA EVOLUTIVA ¹Sérgio F. dos Reis ²

ABSTRACT

Recent analytical and conceptual developments in multivariate statistics and morphometrics are reviewed. These developments include a modification of principal components analysis, the shear, and the truss networks, a geometric protocol for the generation of variables for statistical analyses. The implications of these techniques for studies of organismal evolution are discussed.

INTRODUÇÃO

A necessidade da utilização de conjuntos multivariados de caracteres no estudo de variação de organismos foi reconhecida há muito tempo por sistematistas e evolucionistas (Gould e Johnston, 1972). A maioria dos esforços iniciais para medir variação ficou, todavia, restrita a poucos caracteres, cujas interrelações nem sempre foram adequadamente avaliadas (Gould e Johnston, 1972). Todavia, o desenvolvimento de métodos de análise multivariada e, em particular, a disponibilidade de "pacotes" estatísticos, permitiu que evolucionistas e sistematistas se dedicassem a problemas relacionados à covariação de caracteres dentro e entre populações (Neff e Marcus, 1980).

A morfometria multivariada tem hoje diversas aplicações em biologia evolutiva. Habitualmente, a análise das funções discriminantes e a análise dos componentes principais são empregadas para detectar variação em caracteres quantitativos e, também, para avaliar padrões de relações fenéticas (Pimentel, 1979, Neff e Marcus, 1980). Estes estudos geralmente avaliam a variação morfométrica dentro das populações e sua relação com a variação entre as populações procurando, frequentemente, relacionar variação ambiental e diferenciação fenotípica. Na maioria dos casos, as relações entre populações são deduzidas a partir dos mesmos dados utilizados nas análises morfométricas, tornando impossível a avaliação independente das relações filogenéticas (Straney e Patton, 1980).

A análise multivariada tem sido empregada também para estudar diferenciação morfométrica no contexto de hipóteses históricas (Straney e Patton, 1980, Patton, 1985). A morfometria tem, nestes estudos, um único papel específico: o de descrever a natureza da variação morfológica, cuja direção da alteração é, então deduzida a partir das relações filogenéticas dos organismos em es-

¹ Trabalho realizado com auxílio financeiro do CNPq (processo no 402265/87.4.ZO).

² Departamento de Parasitologia, UNICAMP, C.P. 6109, Campinas, S.P. 13081.

tudo. Este tipo de estudo é menos comum, pois requer hipóteses filogenéticas deduzidas de fontes diferentes daquelas utilizadas na morfometria. A importância das hipóteses filogenéticas não pode ser diminuída, visto que inferências evolutivas na polaridade das alterações morfológicas somente podem ser feitas em um contexto filogenético (Fink, 1982, Strauss, 1985, Creighton e Strauss, 1986).

A adição de hipóteses filogenéticas ao estudo da evolução morfológica é, sem dúvida, um desenvolvimento positivo em morfometria. Contudo, a morfometria multivariada ainda sofre de restrições conceituais e analíticas, que podem impor limitações à investigação de questões sistemáticas e evolutivas. Os problemas principais, enfrentados pela morfometria, são os seguintes: a determinação de variáveis para serem analisadas, e a transformação destas variáveis em estimativas de diferenças na forma dos organismos. As medições empregadas em morfometria deveriam expressar alterações em estruturas homólogas em diferentes formas, ao passo que os estimadores de forma não deveriam confundir a contribuição do tamanho e da forma para as diferenças encontradas entre os organismos. Estes fundamentos analíticos e conceituais são necessários antes que se tente interpretar a diferenciação e a divergência morfológica a nível organizmico (Bookstein, et al., 1985).

Bookstein e seus colaboradores (1985) resumizam os progressos conceituais e analíticos feitos na morfometria e propõem diversas técnicas para a medição da forma biológica. Estes autores abordam a morfometria sob dois pontos de vista diferentes: no primeiro enfoque, a alteração de forma é modelada como uma deformação, empregando-se os campos tensoriais. Estes métodos foram aplicados com sucesso em estudos de alteração morfológica no crânio de primatas não-humanos e também em deformações ortodônticas do crânio humano (Bookstein, 1982, 1984). No segundo enfoque, as diferenças de forma são estimadas por fatores, os componentes principais, representando tamanho e forma. Este segundo enfoque é mais familiar, pois utiliza medições lineares e álgebra de matrizes, envolvendo a extração de autovalores e autovetores de matrizes de covariâncias ou correlações (Morrison, 1976, Chatfield e Collins, 1980). Existem, todavia, inovações importantes neste enfoque, incluindo modelos para a escolha de medidas, e a definição e a análise estatística do tamanho e da forma que tem implicações fundamentais para a morfometria.

Os objetivos deste artigo são rever brevemente o emprego de análises multivariadas em biologia evolutiva, descrever avanços recentes na metodologia de obtenção de variáveis para estudos morfométricos, bem como modelos de análise multivariada e, finalmente, empregando exemplos com estudos de peixes e mamíferos, demonstrar a importância da morfometria multivariada em estudos de biologia evolutiva.

MEDIÇÕES TRADICIONAIS E REDES DE TRELIÇA

A morfometria sempre contou com um grande número de técnicas estatísticas para manipular medições lineares obtidas das formas biológicas (Pimentel, 1979, Neff e Marcus, 1980). A natureza sofisticada da morfometria multivariada não é acompanhada, contudo, de uma metodologia comparável para determinar

de que modo os caracteres quantitativos devem ser selecionados. Em outras palavras, a morfometria não oferece modelos ou protocolos para a seleção de caracteres.

A importância da seleção de medições foi reconhecida por diversos autores. Por exemplo, Olson e Miller (1958) consideram necessário dissecar crânios de mamíferos antes de selecionar e interpretar medições lineares. O objetivo de Olson e Miller foi definir medições para o crânio dos mamíferos em bases funcionais, sendo que estes autores notam a dificuldade em obter tais medidas. Recentemente, a questão da escolha de medições foi discutida por Cheverud (1982) em um estudo de integração morfológica no crânio de primatas. As medições escolhidas no estudo de Cheverud (1982) refletem resultados teóricos e experimentais sobre função e desenvolvimento do crânio e incluem unidades esqueléticas das regiões frontal, orbital, nasal, oral e mastigatória. Cheverud (1982) também enfatizou a importância da cobertura pelas medições, em termos de área a ser estudada e, também, que as medições deveriam estar restritas a unidades esqueléticas únicas.

Estes esforços, todavia, produziram somente uma idéia aproximada das regras que deveriam ser utilizadas na seleção de caracteres para análises morfométricas. Strauss e Bookstein (1982) analisam, em detalhe, a questão da obtenção de medições em morfometria e discutem os problemas colocados pela falta de metodologia para a escolha de caracteres para estudo. As críticas desses autores podem ser resumidas da seguinte maneira: 1) As medições em sistemas convencionais amostram preferencialmente certos eixos de variação, resultando uma cobertura desigual da forma em estudo. Este erro de amostragem envolve tanto orientação quanto cobertura de área. 2) Muitas medições originam-se em um único ponto, geralmente localizado na extremidade da forma. Tais pontos são geralmente definidos em termos de distâncias máximas e mínimas, e a sua colocação pode não ser homóloga de uma forma para outra. 3) As medições geralmente estendem-se ao longo da forma, abrangendo geralmente várias unidades de crescimento (e.g. ossos), e tendem a ser menos informativas por expressarem covariação média.

Strauss e Bookstein (1982) propõem então um protocolo geométrico de medições, as redes de treliça ("truss networks"), cujas implicações conceituais e práticas são muito importantes. Este sistema de medições é baseado na seleção, a priori, de pontos anatômicos, os marcos, e as distâncias a eles associadas. Pressupõe-se, neste modelo, que os pontos anatômicos (marcos) sejam homólogos de uma forma biológica para outra. A premissa de homologia biológica levanta as questões clássicas, associadas a este conceito (Kluge e Strauss, 1985), mas obviamente não diminui a elegância conceitual deste modelo de medição biológica. O protocolo geométrico das redes de treliça pressupõe, também, que a configuração dos marcos pode ser reconstruída a partir das medidas de distâncias entre os marcos. As propriedades do método decorrem destas duas premissas, e são enumeradas a seguir: 1) As redes de treliça oferecem uma cobertura sistemática e homogênea da forma, em relação a área e os eixos de variação. 2) A configuração dos marcos pode ser arquivada através da reconstrução da forma a partir das medidas de distância entre os marcos. 3) O erro decorrente da obtenção de medidas pode ser estimado acuradamente, podendo ainda ser

repartido pelo método dos quadrados mínimos. 4) Formas médias podem ser construídas a partir de amostras de indivíduos, e os coeficientes gerados por análises multivariadas podem ser representados diretamente nas redes de treliça, para facilitar a interpretação de padrões de diferenciação entre organismos.

Strauss e Bookstein (1982) baseiam suas críticas em esquemas tradicionais de medições empregados em morfometria de peixes. Estas críticas, todavia, aplicam-se igualmente às medições empregadas em morfometria craniana de mamíferos. As medições em morfometria craniana de mamíferos variam bastante em número, mas são semelhantes na cobertura que elas oferecem (DeBlase e Martin, 1977). Diversas medições cranianas originam-se na ponta dos ossos nasal ou basioccipital e cobrem basicamente apenas a linha média do crânio. As medições de largura são limitadas e as dimensões oblíquas e de profundidade praticamente não são representadas. As medições geralmente atravessam diversos ossos, exceto por medições como o comprimento dos ossos nasais. O conjunto de medições tradicionais, empregado em morfometria craniana de mamíferos, apresenta, assim, as desvantagens enumeradas por Strauss e Bookstein (1982). As medições lineares obtidas por sistemas tradicionais são tipicamente longas, e tendem a ser menos informativas que medições curtas, características das redes de treliça, visto que as primeiras cobrem áreas maiores e tendem a expressar covariação média. Além disto, medições curtas contêm informação mais localizada que medições longas e deveriam melhorar a discriminação entre os grupos.

Este aspecto importante das medições obtidas com redes de treliça, foi demonstrado em um estudo comparativo de discriminação entre peixes do gênero *Cottus* (Strauss e Bookstein, 1982). Strauss e Bookstein (1982) demonstram que as redes de treliça melhoram a discriminação entre as espécies de *Cottus*, quando comparada aos esquemas de medições tradicionais empregados em morfometria de peixes. Todavia, ainda mais importante, foi demonstrado que nas espécies de *Cottus*, por eles estudadas, a discriminação é baseada em medições com uma orientação particular ao longo do corpo do peixe, ou seja, as principais direções nas diferenças de forma, entre estes peixes, são orientadas obliquamente em relação ao eixo antero-posterior dos mesmos (Bookstein, 1982, Strauss e Bookstein, 1982). Esta dimensão de variação é coberta pelas medições das redes de treliça, mas raramente é representada em esquemas tradicionais de medição.

Resultados semelhantes foram também obtidos em um estudo de discriminação em roedores do grupo *leucopus* de *Peromyscus* (Reis, Straney e Strauss, em preparo). Neste estudo, o padrão dos coeficientes das variáveis canônicas entre *P. leucopus* e *P. gossypinus* oferece um contraste interessante entre medições tradicionais e redes de treliça. Enquanto o sistema de medições tradicionais indica que o comprimento basal é importante na discriminação destas espécies, as medidas das redes de treliça mostram que, na verdade, o crânio é repartido em duas áreas mais localizadas de importância para a discriminação: a região pós-palatal e a região posterior do diástema. A rede de treliça mostra, assim, áreas particulares do crânio como sendo importantes, áreas estas que eram somente indicadas em termos gerais pelo sistema tradicional de medições. Estes resultados demonstram a importância, para a discriminação entre os taxons, de aspectos localizados da morfologia enfatizados por Strauss e Bookstein (1982), e exemplificam uma das propriedades das redes de treliça. Strauss e Bookstein (1982) argu-

mentam, também, que o arranjo espacial das medições, criado pelas redes de treliça, deveria permitir interpretações de diferenças na forma em termos geométricos. Estes autores utilizam esquemas de medidas tradicionais e a rede de treliças em duas espécies do gênero *Cottus*, e demonstram que, ao contrário das medições tradicionais, as redes de treliça permitem uma interpretação geométrica dos coeficientes dos componentes principais.

Um resultado semelhante foi obtido em um estudo de alometria multivariada de caracteres cranianos em roedores do gênero *Peromyscus* (Reis, Straney e Strauss, em preparo). Neste estudo foram empregados o sistema de medições tradicionalmente utilizado em morfometria craniana de mamíferos (DeBlase e Martin, 1977) e o protocolo geométrico das redes de treliças (Strauss e Bookstein, 1982). Os padrões de alometria multivariada do crânio dos roedores do gênero *Peromyscus* são semelhantes nos dois tipos de medições; todavia, as redes de treliça indicam um padrão de alometria que é mais fácil de ser interpretado que o de medições tradicionais. A maioria das medições da região anterior do crânio (incluindo o rosto e a região anterior do frontal) é positivamente alométrica, ao passo que as medições posteriores de comprimento, largura e as diagonais, têm alometria negativa com relação ao vetor de tamanho geral (i.e., o primeiro componente principal). Este contraste não está bem claro no conjunto de dados obtidos pelo método tradicional, visto que a amostragem de medições é fraca na região posterior do crânio, tanto em termos de área, quanto em eixos de variação. Os coeficientes alométricos, representados nas redes de treliça, fornecem um contraste informativo entre as regiões do crânio que corresponde aproximadamente as unidades esqueléticas orofacial e neurocranial, reconhecidas em anatomia funcional do crânio (Cheverud, 1982, Radinsky, 1985). Este estudo (Reis, Straney e Strauss, em preparo) indica assim, de forma significativa, como deverão ocorrer alterações evolutivas na estrutura de covariância de caracteres cranianos nas espécies de *Peromyscus* estudadas.

ESTATÍSTICA MULTIVARIADA

O padrão de discriminação entre populações e entre espécies podem ser examinados por meio da análise das funções discriminantes com variáveis canônicas (Morrison, 1976, Pimentel, 1979). A separação de grupos, definidos *a priori*, é obtida na análise discriminante através da maximização de uma função da razão entre a matriz de covariâncias entre e dentro dos grupos. Em outras palavras, a razão de duas formas quadráticas, o quadrado médio entre os grupos em relação ao quadrado médio dentro dos grupos, é maximizada de modo a produzir uma função linear cuja razão *F* seja a maior possível (Morrison, 1976). O maior autovalor da razão das formas quadráticas é a solução para o problema de obter a razão *F* máxima, sendo que o autovetor normalizado é associado ao autovalor fornece as constantes para a função linear das variáveis originais (Morrison, 1976). A análise das funções discriminantes aplicada à morfometria multivariada apresenta, todavia, dois aspectos que limitam seriamente a sua utilização em biologia evolutiva. Primeiro, os grupos em estudo precisam ser definidos *a priori* e, segundo, no uso da razão entre matrizes de covariâncias, perde-se informação sobre as correlações entre as variáveis (Humphries et al, 1981). Uma outra técnica

multivariada, a análise dos componentes principais (Morrison, 1976, Pimentel, 1979, Neff e Marcus, 1980) é, todavia, muito mais apropriada para o estudo de problemas em biologia evolutiva. Esta análise emprega a matriz de covariâncias, (ou correlações), e não a razão entre matrizes de covariâncias, sendo potencialmente mais interessante em termos biológicos, visto que as correlações entre caracteres são importantes no processo de alteração evolutiva (Lande e Arnold, 1983, Price et al, 1984). O método dos componentes principais analisa especificamente as relações entre um conjunto de variáveis correlacionadas, transformando-as em um novo conjunto de variáveis não correlacionadas, os componentes principais (Morrison, 1976, Chatfield e Collins, 1980). Dado um número de variáveis correlacionadas com médias X e matriz de covariâncias S , o objetivo é deduzir um novo conjunto de variáveis (os componentes principais) não correlacionadas, cujas variâncias diminuem sucessivamente. Cada uma das variáveis não correlacionadas é uma combinação linear das variáveis originais e um vetor de constantes, a . O primeiro componente principal é a combinação linear, que maximiza a variância para todos os setores de coeficientes (Morrison, 1976). Em outras palavras, o vetor de coeficientes a é escolhido de forma a maximizar as variâncias, sujeito a limitação de que a soma dos quadrados dos elementos do vetor seja igual a 1. Essa maximização dá origem à equação característica (Franklin, 1968) cuja solução é um polinômio de grau p (p = número de variáveis) da matriz de covariâncias S . Uma restrição adicional, i.e., $a_i a_j = 0$, para i diferente de j , é imposta de modo a assegurar a ortogonalidade dos autovetores (Neff e Marcus, 1980). De um modo geral, o primeiro componente é interpretado como um componente que representa o tamanho, e os componentes subsequentes são interpretados como indicadores de diferenças na forma nos organismos estudados (Neff e Marcus, 1980). As diferenças em forma e tamanho entre os organismos são importantes no estudo de questões fundamentais da diferenciação a nível orgânico. A forma adulta de um organismo é o resultado de interações complexas de taxas e variação temporal na expressão de caracteres, cuja trajetória ontogenética determina semelhança ou divergência em tamanho e forma (Alberch et al, 1979, Bonner, 1982, Raff e Kaufman, 1983, Creighton e Strauss, 1986). Contudo, o tamanho e a forma devem ser definidos antes que a importância relativa e a interação destes dois componentes sejam determinadas. A definição do tamanho e da forma têm tido, todavia, uma história de conflito e controvérsia (Neff e Marcus, 1980). As definições estatísticas do tamanho, deduzidas a partir das medições lineares, envolvem tanto o caso univariado, quanto o multivariado. O enfoque univariado à definição do tamanho apresenta problemas estatísticos próprios (Strauss, 1985), embora compartilhe da premissa de que o tamanho pode ser representado por uma única variável (medição) (Bookstein, 1982). O enfoque multivariado, cujas origens estão no modelo fatorial de Sewall Wright (Bookstein, 1982), é representado pelo modelo multivariado de Jolicoeur (1963). Neste modelo, o tamanho é estimado pelo primeiro autovetor de uma matriz de covariâncias dos caracteres, cujas medições foram transformadas para logaritmos.

Todavia, o emprego da análise dos componentes principais no estudo da forma e do tamanho tem, também, gerado problemas conceituais e estatísticos.

Diversos autores têm observado que a denominação dos componentes principais de fatores de forma e de tamanho pode ser arbitrária, visto que a independência entre os componentes é uma consequência da dedução matemática do método dos componentes principais (Morrison, 1976, Neff e Marcus, 1980). Consequentemente, as deduções sobre tamanho e forma, baseadas nestes componentes, podem não ter significado biológico. A aplicação da análise dos componentes principais, no estudo de variação na forma e no tamanho entre grupos de organismos, origina um outro problema, uma vez que o método dos componentes principais foi desenvolvido para analisar variáveis correlacionadas dentro de uma única população (Morrison, 1976, Chatfield e Collins, 1980). Grupos múltiplos podem ser analisados pelos componentes principais, mas este método trata as amostras como um conjunto homogêneo de observações (Neff e Marcus, 1980).

Recentemente, Humphries et al (1981) introduziram uma modificação da análise dos componentes principais como uma técnica de discriminação no contexto do estudo da forma em relação ao tamanho. O tamanho e a forma são considerados como aspectos distintos no modelo e são individualizados nesta análise, isto é, o tamanho não é eliminado da análise nem confundido com a forma, visto que o método define tamanho e forma como componentes distintos. Um fator de tamanho, S , que é correlacionado com grupo, é obtido através da definição do tamanho como um componente intra-grupo, cujos coeficientes são covariâncias com os grupos considerados como uma constante. O componente da forma, H , é uma combinação linear de coeficientes que são iguais a covariâncias parciais, ao passo que as variáveis são controladas em termos de tamanho como um componente intragrupo. Este método de discriminação com dois grupos (tamanho e forma) é denominado discriminação independente do tamanho ou distorção ("shear"). Os dois conjuntos de componentes (o primeiro componente e os componentes subsequentes) representam estimativas do tamanho e da forma no modelo de Humphries et al (1981), e são obtidos através da eliminação do tamanho pela regressão do primeiro componente nos componentes subsequentes. A independência entre o tamanho e a forma é assim obtida pela rotação (na verdade, uma distorção) dos eixos, e não pela imposição de ortogonalidade, como é feito na forma convencional da análise dos componentes principais (Neff e Marcus, 1980). O método da distorção tem sido empregado em alguns estudos de morfometria de peixes e os resultados indicam que a discriminação entre espécies e entre populações é melhorada por este método (Bookstein et al, 1981). Humphries et al (1981) observaram também que as diferenças na forma, deduzidas a partir dos coeficientes dos componentes principais, podem ser interpretadas em um contexto geométrico, interpretação esta que muitas vezes é difícil de ser feita quando a análise das funções discriminantes é utilizada. O método da distorção foi recentemente aplicado com êxito em um estudo de discriminação em duas espécies do gênero *Leporinus*, cuja forma é fortemente dependente do tamanho (Reis et al., 1987).

A análise dos componentes principais pode também ser utilizada para investigar processos de divergência morfológica, empregando o modelo alométrico multivariado de Jolicoeur (1963). É importante observar que, neste modelo, a hipótese nula é a da alteração da forma em função do tamanho (Sweet, 1980), e não a da constância da forma. Em outras palavras, a reassociação das correlações

entre as variáveis, ou seja, a alteração da estrutura de covariâncias, ocorre como uma consequência da alteração do tamanho do organismo como um todo. Quando o primeiro componente pode ser interpretado como um fator de tamanho, os coeficientes das variáveis no componente, são proporcionais aos coeficientes alométricos das variáveis com relação ao tamanho. Os coeficientes das variáveis no primeiro componente são, geralmente, normalizados e interpretados como coeficientes alométricos em relação a uma medida geral de tamanho, estimada pelo primeiro componente principal (Strauss, 1984, 1985, 1987). Os valores destes coeficientes quando maiores que 1 descrevem alometria positiva com relação ao tamanho, ao passo que os valores menores que 1 indicam alometria negativa (Jolicoeur, 1963).

O modelo alométrico multivariado, tendo como hipótese nula a alteração da forma em função do tamanho, é importante pois pode ser utilizado no teste de hipóteses de adaptação. Por exemplo, Strauss (1984) mostrou que as diferenças morfológicas na estrutura trófica, de vários gêneros de peixes da subfamília Haplochrominae, podem ser explicadas em termos de equivalência funcional. Neste caso, os diferentes tipos morfológicos, associados a dietas diferentes, são função da diferença em tamanho dos peixes, tornando desnecessárias explicações reducionistas. Em outras palavras, a alteração da estrutura de covariâncias entre os caracteres do aparelho trófico ocorreu, aparentemente, em resposta à diversificação no tamanho das espécies estudadas, sendo desnecessárias explicações adaptativas envolvendo elementos particulares da estrutura trófica. Este tipo de estudo mostra a importância da análise de alterações evolutivas como um todo, e como questões evolutivas podem ser focalizadas em seu próprio nível de explicação. No caso do estudo de Strauss (1984), perguntas adaptativas podem ser feitas com relação à evolução do tamanho, e não necessariamente com relação à estruturas específicas no aparelho trófico dos haplocromíneos. Resultados semelhantes foram obtidos em um estudo de evolução craniana nos roedores caviíneos (Reis et al, 1988), onde a semelhança craniana é aparentemente determinada por trajetórias ontogenéticas que convergem com o aumento em tamanho no crânio.

Os métodos discutidos neste artigo representam uma mudança na direção da morfometria. O enfoque da morfometria proposto por Bookstein et al (1985) tem um caráter geométrico, cuja origem conceitual prende-se à obra clássica de D'Arcy Thompson (1961). Os métodos que envolvem análises matriciais, bem como aqueles estritamente geométricos, terão certamente um impacto significativo nos estudos de mecanismos e padrões de diversificação a nível organísmico, bem como no estudo de processos de estabilidade evolutiva. Estes dois aspectos da evolução, i.e., alteração e estabilidade, representam questões fundamentais em todos os níveis da biologia evolutiva (Maynard Smith et al, 1985). O trabalho de F. L. Bookstein e seus colaboradores ocupará, sem dúvida, um lugar de destaque na biologia evolutiva ao lado de outros autores como Fischer (1958), Gould (1977) e Kimura (1983).

AGRADECIMENTOS

Agradeço a A. S. Abe, A. J. Antunes, J. Becker, I. Sazima e M. K. dos Reis pelas críticas e sugestões que contribuíram para a melhora do manuscrito.

REFERÊNCIAS

- Alberch, P.; S.J. Gould; G. Oster & D.B. Wake. 1979. Size and shape in ontogeny and phylogeny. *Paleobiology*, 5:296-317.
- Bonner, J.R. 1982. *Evolution and development*. Springer Verlag, N.Y.
- Bookstein, F.L. 1982. Foundations of morphometrics. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 13:451-470.
- Bookstein, F.L. 1984. A statistical method for biological shape change. *J. Theor. Biol.*, 107:475-520.
- Bookstein, F.L.; B. Chernoff; R. Elder; J. Humphreis; G. Smith & R.E. Strauss. 1985. *Morphometrics in evolutionary biology*. Special Publication 15. The Academy of Natural Sciences of Philadelphia, Penn.
- Chatfield, C. & A.J. Collins. 1980. *Introduction to Multivariate Analysis*. Chapman and Hall, London.
- Cheverud, J.M. 1982. Phenotypic, genetic, and environmental morphological integration in the cranium. *Evolution*, 36:499-516.
- Creighton, G.K. & R.E. Strauss. 1986. Comparative patterns of growth and development in cricetine rodents and the evolution of ontogeny. *Evolution*, 40:94-106.
- DeBlase, A.F. & R.E. Martin. 1977. *A manual of mammalogy with keys to the families of the world*. Wm. C. Brown, Co., Dubuque.
- Fink, W.L. 1982. The conceptual relationship between ontogeny and phylogeny. *Paleobiology*, 8:254-264.
- Fischer, R.A. 1958. *The genetic theory of natural selection*. Dover, N.Y.
- Franklin, J. 1969. *Matrix Theory*. Prentice-Hall, Englewood Cliffs.
- Gould, S.J. 1977. *Ontogeny and phylogeny*. Harvard University Press, Cambridge.
- Gould, S.J. & R.F. Johnston. 1972. Geographic variation. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 3:457-498.
- Humphries, J.M.; F.L. Bookstein; B. Chernoff; G. Smith; R. Elder & S.G. Poss. 1981. Multivariate discrimination by shape in relation to size. *Syst. Zool.*, 30:291-308.
- Jolicoeur, P. 1969. The multivariate generalization of the allometry equation. *Biometrics*, 19:497-499.
- Kimura, M. 1983. *The neutral theory of molecular evolution*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Lande, R. & S.J. Arnold. 1983. The measurement of selection on correlated characters. *Evolution*, 37:1210-1226.
- Maynard Smith, J.; R. Burian; S. Kaufman; P. Alberch; J. Campbel; B. Goodwin; R. Lande; D. Raup & L. Wolper. 1985. Developmental constraints and evolution. *Quart. Rev. Biol.*, 60:265-287.

- Morrison, D.F. 1976. **Multivariate statistical methods**. McGraw Hill, N.Y.
- Neff, N.A. & Marcus, L.F. 1980. **A survey of multivariate methods for systematics**. Privately published, N.Y.
- Kluge, A.G. & R.E. Strauss. 1985. Ontogeny and systematics. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 16: 247-268.
- Olson, E.C. & R.L. Miller. 1958. **Morphological integration**. University of Chicago Press, Chicago.
- Patton, J.L. 1985. Population structure and the genetics of speciation in pocket gophers, genus *Thomomys*. *Acta Zool. Fenn.*, 170:109-114.
- Pimentel, R.A. 1979. **Morphometrics**. Kendall/Hunt, Dubuque.
- Price, T.D.; P.R. Grant & P.T. Boag. 1984. Genetic changes in the morphological differentiation of Darwin's ground finches. In: **Population biology and evolution** (Woehrmann, K. & Loeschke, V., eds.). Springer Verlag, N.Y., pp. 97-112.
- Radinsky, L.B. 1985. Approaches in evolutionary morphology: A search for patterns. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 16:1-14.
- Raff, R.A. & T.C. Kaufman. 1983. **Embryos, genes and evolution: The developmental-genetic basis of evolutionary change**. Macmillan, N.Y.
- Reis, S.F. dos; R.A. da Cunha; J.C. Garavello & A.S. Abe. 1987. Discriminação pela forma em relação ao tamanho: Um exemplo com peixes do gênero *Leporinus*. *Ciência e Cultura*, 39:757-761.
- Reis, S.F. dos; J.F. da Cruz & C.J. Von Zuben. 1988. Análise multivariada da evolução craniana em roedores, caviíneos: Convergência de trajetórias ontogenéticas. *Revta bras. Gen.* (no prelo).
- Straney, D.O. & J.L. Patton. 1980. Phylogenetic and environmental determinants of geographic variation of the pocket mouse *Perognathus goldmani* Osgood. *Evolution*, 34: 888-933.
- Strauss, R.E. 1984. Allometry and functional feeding morphology in haplochromine cichlids. In: **Evolution of fish species flocks** (Echelle, A. & Kornfield, I., eds.). University of Maine at Orono Press, Orono, pp. 217-230.
- Strauss, R.E. 1985. Static allometry and variation in body form in the South American catfish genus *Corydoras* (Callichthyidae). *Syst. Zool.*, 34:381-396.
- Strauss, R.E. 1987. On allometry and relative growth in evolutionary studies. *Syst. Zool.*, 36:72-75.
- Strauss, R.E. & F.L. Bookstein. 1982. The truss: Body form reconstruction in morphometrics. *Syst. Zool.*, 31:113-135.
- Sweet, S. 1980. Allometric inference in morphology. *Amer. Zool.*, 20:643-652.
- Thompson, D'A. W. 1961. **On growth and form**, abridged edition. The University Press, Cambridge.