

Relaciones morfométricas de la raya redonda *Urotrygon rogersi*: implicaciones cuantitativas bajo modelos lineales

Morphometric relationships of the round ray *Urotrygon rogersi*:
quantitative implications under linear models

Jose Sergio Hleap^{1,2,3}, Paola Andrea Mejía-Falla¹ y Heiber Cárdenas²

¹Fundación Colombiana para la Investigación y Conservación de Tiburones y Rayas, SQUALUS, Carrera 79 No 6-37, Cali, Colombia. jshleap@squalus.org

²Grupo de Estudios en Genética, Ecología Molecular y Fisiología Animal, Departamento de Biología, Universidad del Valle, A.A. 25360, Cali, Colombia

³Centre for Comparative Genomics and Evolutionary Bioinformatics, Dalhousie University, 5850 College Street, Room 9-B1, Sir Charles Tupper Medical Building, PO BOX 15000, Halifax, NS, B3H 4R2, Canada

Abstract. - *Urotrygon rogersi* is a stingray of the order Myliobatiformes, with benthic habits and trophic preference for crustaceans, is frequently caught in trawling fisheries. Such frequency could change the morphometric relationships (possible associations between variables) in this species; therefore, the 41 morphometric variables more commonly used in batoids were studied. The collinearity and correlation were evaluated among mothers, among offspring and between offspring and mothers. The variables were subject to descriptive statistics, variable transformation, collinearity test, multivariate statistics and linear and polynomial regressions. In this study, 83% of the variables showed collinearity with high values of variance inflation factor (ranging from 5.69 and 606.72), which can affect the phenotypic variance decomposition in quantitative analyses. Despite this, all variables (except 6 in mothers and 4 in pups) were linear, making easier the estimation of quantitative parameters. In 23% of the variables, the residual variance increased with ontogeny. This suggests some morphological integration, that can lead to a genetic integration (and *vice versa*), and finally to an evolutionary integration among the studied morphometric variables. This study contributes to the establishment of the morphometric relationships in batoids, to the correction of quantitative and evolutionary models for this group, and to the definition of probable ontogenetic and micro evolutionary changes that *Urotrygon rogersi* might be subject of.

Key words: Variance inflation factor, morphological integration, morphometric collinearity

Resumen. - *Urotrygon rogersi* es una raya espinosa perteneciente al orden Myliobatiformes, con hábitos bentónicos y preferencia trófica por crustáceos, por lo cual es una especie frecuente en pesquerías de arrastre. Dicha frecuencia podría producir cambios en las relaciones morfométricas (posibles asociaciones entre las diferentes variables) de esta especie. Por esta razón, fueron estudiadas 41 variables morfométricas en batoideos, y se evaluaron la colinealidad y correlaciones en estas variables dentro de madres, dentro de crías y de crías respecto a madres. Estas, fueron sometidas a estadística descriptiva, transformación de variables, prueba de colinealidad, estadística multivariada y regresiones lineales y polinómicas. Este estudio, mostró que el 83% de las variables presentaron colinealidad con altos factores de inflación de varianza (entre 5,69 y 606,72), lo cual podría afectar la descomposición de la varianza fenotípica en análisis cuantitativos. Las variables (excepto 6 en madres y 4 en crías) se comportaron linealmente, permitiendo la estimación de parámetros por medio de modelos de este tipo. En el 23% de las variables, la varianza residual aumentó con la ontogenia, lo que sugiere la existencia de algún grado de integración morfológica que puede llevar a una integración genética o *vice versa* y finalmente, a una integración evolutiva entre las características morfométricas consideradas en este estudio. Este trabajo contribuye al establecimiento de las relaciones entre las variables morfométricas en batoideos, a la corrección de modelos cuantitativos y evolutivos en este grupo, así como, en la definición de posibles cambios ontogenéticos y micro evolutivos que pueden estar sucediendo en *Urotrygon rogersi*.

Palabras clave: Factor de inflación de varianza, integración morfológica, colinealidad morfométrica

INTRODUCCIÓN

Diversos organismos presentan partición de nicho a partir de cambios ontogénicos en su forma y tamaño, lo que les permite optimizar el uso de los recursos disponibles (Wu & Hou 2006). Debido a la importancia de estos cambios, la genética cuantitativa del desarrollo, realiza un esfuerzo importante en la estimación de algunos parámetros cuantitativos relacionados con dichas variables. Sin embargo, la arquitectura de los cambios ontogénicos en la forma corporal y su asociación con la alometría (Wu & Hou 2006), así como las relaciones y la covarianza entre las estructuras corporales, han sido poco estudiados y entendidos.

El punto de partida en cualquier análisis genético es que la evolución fenotípica puede ser modelada usando una expresión explícita de los parámetros descriptores de la selección y de la base heredable de la variación del fenotipo (Falconer & Mackay 1996). Por otra parte, los estudios de genética cuantitativa consideran características medidas en un tiempo determinado, y donde en general, los parámetros utilizados en la descripción de la evolución de las características cambien con la ontogenia (Wilson & Reale 2006). Así mismo, se ha argumentado que la variación fenotípica es producto de las diferencias entre individuos durante los procesos del desarrollo en la ontogenia y que estos procesos modulan dicha variación (Willmore *et al.* 2007). Sin embargo, la síntesis moderna de la evolución falla al no incorporar los procesos reguladores de la variación de las características en la ontogenia, lo que se ha sido considerado como una omisión grave (Schlichting & Pigliucci 1998, Arthur 2004, West-Eberhard 2004) debido a la existencia de evidencia empírica de cambios en el tipo de selección en diferentes estadios del desarrollo (Milner *et al.* 1999). Por otra parte, los componentes de la covarianza genética entre las características, los patrones ontogénicos asociados y la posible respuesta evolutiva que éstos puedan producir, han sido relegados y poco estudiados (Wilson & Reale 2006).

Tradicionalmente, la respuesta a la selección de características cuantitativas (R), se ha relacionado con la heredabilidad realizada en sentido estricto (h^2), mediante la expresión: $R = h^2S$, donde S es el diferencial de selección. Dado que h^2 es la proporción entre la varianza aditiva (V_A) y la varianza fenotípica (V_p), esta puede ser usada como una medida del potencial evolutivo de una población en una generación (Falconer & Mackay 1996, Gillespie 2004). Sin embargo, debido a que es una razón

de varianzas, V_p puede enmascarar a V_A , es más apropiado estandarizar V_A con la media poblacional, como descriptor del potencial de la población al cambio (Houle 1992). La selección en algunas características como el peso corporal medidas en función de la covarianza entre el fenotipo y la adecuación biológica ('fitness'), comúnmente cambian con la edad, pues no son parte estática del fenotipo sino dinámicas en el tiempo (Wilson & Reale 2006). Sin embargo, muchas de ellas pueden covariar con componentes de la adecuación biológica específicos de la edad y puede producir un diferencial ontogénico en la V_A (Snoke & Promislow 2003, Wilson *et al.* 2008). Los regímenes de selección pueden ser específicos de la edad, y las respuestas fenotípicas también pueden depender de la presencia de varianza genética aditiva, cuyos niveles pueden variar durante la ontogenia (Wilson & Reale 2006).

Dado que la heredabilidad y la V_A son estimadas mediante un modelo lineal (análisis de varianza, covarianza y/o regresión), los cambios ontogénicos y la multi-colinealidad entre las variables puede afectar dicha estimación. Así, siempre que dos o más variables, supuestamente independientes, estén altamente correlacionadas, se dificulta evaluar su importancia relativa en la determinación de alguna(s) variable(s) dependiente(s); así mismo, entre mayor sea la correlación entre las variables independientes, mayor será el error de muestreo (Blalock 1963).

De igual forma, la multi-colinealidad y las altas correlaciones entre las variables, afectan las estandarizaciones comúnmente realizadas en biología, como las razones morfométricas, donde una medida (*e.g.*, longitud total) es usada para disminuir o estandarizar el efecto del tamaño de las demás variables. Sin embargo, Albrecht (1978) muestra que si una variable (X_1) se convierte en una razón ($Y = X_1/X_2$), donde el denominador (X_2) no está correlacionado con el numerador (X_1), *Y* sí esta correlacionada con X_2 , lo que demuestra que el uso de razones no elimina totalmente el efecto del tamaño, siendo X_2 el vector que representa dicha variable. Esta situación es cada vez más pronunciada entre mayor sea la correlación entre las variables. En análisis ontogénicos, la multi-colinealidad entre las variables puede variar entre los diferentes estadios, mostrando patrones diferentes en cada nivel etario. Por este motivo, ignorar la colinealidad entre las variables y usar razones morfométricas de las mismas, puede llevar a conclusiones equivocadas, tanto dentro como entre cada estadio del desarrollo.

En rayas del género *Urotrygon* se han realizado pocos estudios sobre el desarrollo, incluyendo una breve mención del arco branquial ventral (Miyake *et al.* 1992) y la existencia de cambios ontogénicos en *Urotrygon microphtalmum*, tendiendo a una modificación de las relaciones morfométricas hacia los organismos más grandes y por ende más adultos (Piorski & Nunes 2000). En *Urotrygon rogersi* (Jordan & Stark 1895), se conocen variables dimórficas y de diferenciación interespecífica (Mejía-Mercado 2006, Torres 2010). Sin embargo, no se conocen los patrones de cambio ontogénico de las relaciones morfométricas (las posibles asociaciones entre las diferentes variables), ni los patrones de multicolinealidad entre variables, lo que dificulta la partición de la varianza fenotípica en sus componentes genético y ambiental, la heredabilidad y la evolucionabilidad. Considerando que la captura incidental del género *Urotrygon* tanto en pesca industrial como en artesanal (con redes de arrastre) es frecuente (Navia *et al.* 2009), la capacidad de prospección de las poblaciones sujetas a dichas presiones puede verse afectada y se requiere del desarrollo de herramientas para un mejor manejo.

El objetivo de este trabajo fue explorar la correlación y multi-colinealidad de las variables morfométricas en rayas, mediante la descomposición de la varianza fenotípica total usando el modelo de regresión lineal madres-progenies. De este modo, se cuantificó el porcentaje de la varianza fenotípica explicado por modelos lineales y por las covarianzas entre algunas medidas morfométricas, y se estimaron los niveles de correlación y multicolinealidad entre dichas variables.

MATERIALES Y MÉTODOS

OBTENCIÓN DE LOS ESPECÍMENES

Las muestras de *Urotrygon rogersi* se obtuvieron de una faena industrial de pesca de camarón en aguas someras realizada en Pasacaballos, Pacífico Nariñense y de faenas artesanales de pesca de camarón realizadas en las localidades de Juanchaco (78°10,445O, 2°56,980N) y la Bocana 78°34,208O, 2°31,103N), Pacífico, centro-sur colombiano. Se capturaron 55 hembras preñadas con embriones (1-2 por hembra, 65 en total) mayores a 7,8 cm de longitud total, las cuales fueron rotuladas y congeladas a -20°C. Este tamaño de muestra es suficiente para estudios de regresión múltiple con una sola variable predictora, un tamaño de efecto anticipado intermedio y un poder estadístico (β) mayor de 80% (tamaño de muestra

mínimo requerido = 54; Soper 2012, Cohen *et al.* 2003). Para certificar el parentesco madre-progenie solamente se consideraron los embriones intrauterinos.

A 30 cm de altura, con una cámara Kodak EasyShare Z712 IS, se tomaron fotografías dorsales y ventrales de las hembras y sus crías (embriones intrauterinos con desarrollo espiracular casi completo > 7,8 cm de longitud total). Las medidas morfométricas, tradicionalmente registradas en el disco de batoideos (Last *et al.* 2008) y las cuales se indican en la Tabla 1, fueron realizadas con el programa de digitalización TpsDigver.2.12 (Rohlf 2008).

ANÁLISIS DE LOS DATOS

Inicialmente, se llevó a cabo la estadística descriptiva de los datos y se comprobó si estos se ajustaban o no a una distribución normal, con una significancia del 95%, mediante las pruebas de normalidad de Shapiro-Wilks (Shapiro *et al.* 1968), Anderson-Darling (Anderson & Darling 1952), Lilliefors (Lilliefors 1967) y la prueba de Jarque-Bera (Jarque & Bera 1980). Se asumió no normalidad en aquellas características donde se rechazara la hipótesis en al menos una de las pruebas, con el fin de tener un estimativo robusto de la normalidad, pues es un supuesto importante en los análisis subsiguientes. Las variables en las que se rechazó la hipótesis de normalidad se transformaron mediante Box-Cox (Box & Cox 1964) optimizando el parámetro de transformación (λ). Posteriormente, se probó la normalidad de los datos transformados, usando los mismos parámetros mencionados anteriormente y fueron excluidas de los análisis aquellas variables en las que la transformación no normalizó la distribución de los datos. Dado que los modelos lineales cuantitativos en poblaciones naturales se basan en la regresión lineal parentales-progenie, otro supuesto importante es la homocedasticidad. Para probar esta última, cada variable de crías fue analizada como variable dependiente de la variable en madres, ajustando el modelo lineal. A partir de este modelo se estimó el error (valor absoluto), el cual se evaluó gráficamente con el valor predicho (del modelo) y se probó la significancia de dicha correlación.

Debido a que la teoría cuantitativa (principalmente genética) se basa en análisis paramétricos, no se consideraron análisis no paramétricos en este estudio.

En las crías, una vez transformados los datos, se promediaron los valores de cada medida de hermanos, con el fin de igualar el número de madres y crías para los análisis posteriores, bajo el modelo de regresión lineal (Falconer & Mackay 1996).

Tabla 1. Medidas morfométricas tomadas digitalmente (en mm) de la zona dorsal y ventral de los especímenes y su abreviación / Morphometric measures (digitally taken in mm) of the dorsal and ventral zone of the specimens and its abbreviation

Medidas de la zona dorsal	Abreviación	Medidas de la zona ventral	Abreviación
Ancho del disco	AD	Longitud Pre Oral	LPOr
Ancho de la cola	AC	Longitud pre-nasal	LPN
Ancho del espiráculo derecho	AEder	Ancho de la boca	AB
Ancho del espiráculo izquierdo	AEizq	Distancia entre primeras hendiduras branquiales	DPHB
Diámetro máximo de la cavidad orbital derecha	DMCOder	Distancia entre últimas hendiduras branquiales	DUHB
Diámetro máximo de la cavidad orbital izquierda	DMCOizq	Distancia entre primera y quinta hendidura branquial (izq)	DPQHBizq
Distancia entre inserciones de aletas pélvicas	DIP	Distancia entre primera y quinta hendidura branquial (der)	DPQHBder
Distancia inter-espiracular	DIE	Distancia inicio boca a inserción pélvica	DBIP
Distancia inter-orbital	DIO	Comisura boca a pélvica (izquierda)	CBPIzq
Distancia del ojo a perfil (derecha)	DOPder	Comisura boca a pélvica (derecha)	CBPder
Distancia del ojo a perfil (izquierda)	DOPIzq	Distancia boca al ano	DBA
Distancia del ojo opuesto a perfil (derecha)	DOOPder	Distancia de comisura bucal al ano (izquierda)	DCBAizq
Distancia del ojo opuesto a perfil (izquierda)	DOOPizq	Distancia de comisura bucal al ano (derecha)	DCBAder
Longitud del hocico al mayor ad (derecha)	LHADder	Distancia entre las narinas	DN
Longitud del hocico al mayor ad (izquierda)	LHADizq	Hocico a inserción pélvica (derecha)	HIPder
Longitud pre-orbital	LPO	Hocico a inserción pélvica (izquierda)	HIPizq
Longitud del disco	LD	Margen anterior de la aleta pélvica (izquierda)	MAAPizq
Longitud del espiráculo (derecha)	LEder	Margen anterior de la aleta pélvica (derecha)	MAAPder
Longitud del espiráculo (izquierda)	LEizq	Margen posterior de la aleta pélvica (izquierda)	MPAPizq
Longitud del ojo (derecha)	LOder	Margen posterior de la aleta pélvica (derecha)	MPAPder
Longitud del ojo (izquierda)	LOizq		

Con base en las variables escogidas se obtuvo y graficó una matriz de correlaciones pareadas de Pearson y se realizó un análisis de agrupamiento jerárquico, usando el algoritmo HCLUST implementado en R (R Development Core Team 2011). También se evaluó la presencia de multicolinealidad a partir de la tolerancia (T) y del factor de inflación de la varianza (VIF); si $T < 0,1$ y $VIF \geq 10$ entonces existe multicolinealidad (Neter *et al.* 1989, Kennedy 1992, Hair *et al.* 1995, Menard 1995, Mason *et al.* 2003). Sin embargo, O'Brien (2007), mostró que estos estimativos deben ser interpretados en contexto con otros factores que influyen la estabilidad de i-ésimo coeficiente de regresión. Además, se llevó a cabo una exploración multivariada mediante un análisis de componentes principales para determinar las variables más explicativas e identificar posibles vectores propios. Posteriormente, se realizaron regresiones por mínimos cuadrados parciales (PLSR) para madres y crías por separado, para analizar la covariación entre medidas bajo el modelo lineal. Este análisis se puede llevar a cabo con muchas variables, altamente correlacionadas y diferentes modelos de respuesta Y (Wold *et al.* 2001). En las regresiones se usaron, de manera progresiva, las tres variables más explicativas como variables independientes y el resto de

las variables como dependientes. Con estos estimativos es posible, *a posteriori*, calcular la heredabilidad mediante el modelo madre - crías usando la fórmula:

$$Y_i = \mu + A + \varepsilon \quad (1)$$

Donde, Y_i es una medida fenotípica dada, μ es la media poblacional, A es el efecto de la medida X_i correlacionada en Y_i y ε es el error. Con base en este modelo, se retiraron los efectos de la medida X_i sobre Y_i , calculando un valor estimado por el modelo (\hat{Y}). El porcentaje de explicación del modelo sobre las medidas, se estimó como la proporción de la varianza de los valores predichos ($V_{\hat{Y}}$) sobre la varianza fenotípica total (V_p). El valor esperado (\hat{Y}_i) menos el observado (Y_i) permite calcular el residual del modelo y la variación del mismo. La comparación de la proporción de varianza explicada en cada modelo (1, 2 y 3 variables) se realizó mediante una prueba de Z para dos proporciones (Fleiss 1981) de forma pareada (1 vs 2 y 2 vs 3), usando $\alpha = 0,05$. De igual forma, se calculó el efecto de las medidas de la madre sobre las crías por medio de PLSR, usando las variables más explicativas de la madre como variables independientes y las más significativas de las crías como variables dependientes. La variación de los R^2 se analizó realizando regresiones no lineales de segundo

y cuarto grado y comparándolas con el modelo lineal mediante una prueba de Z de dos proporciones (Fleiss 1981) de forma pareada (lineal vs cuadrática y cuadrática vs grado 4), usando $\alpha = 0,05$. La regresión de segundo grado se realizó para comprobar efectos epistáticos aditivo por aditivo, los cuales siguen un modelo aproximadamente cuadrático (Cheverud 2000), mientras que la regresión de cuarto grado se realizó para probar si existen trueques (trade offs) entre las variables, pues éstos pueden seguir un patrón cuasi-sinusoidal.

En la Figura 1 se muestra un diagrama de flujo con la secuencia de los análisis estadísticos, los cuales fueron realizados en los programas XLSTAT (Fahmy & Aubry 2009), Statistica 8.0 (StatSoft 2007) y R (R Development Core Team 2011).

RESULTADOS

ESTADÍSTICA DESCRIPTIVA PARA MADRES Y CRÍAS

A partir del análisis de 55 madres grávidas con crías a término, se encontró que las variables MPAPder y LE (derecha e izquierda) presentaron la mayor variación, mientras que DIE, AD, LD, LHADizq y DPHB mostraron el coeficiente de variación más bajo (Tabla 2). DIO, LEizq, AC, DN, DUHB, MAAPizq, MAAPder, no mostraron normalidad y fueron transformadas con Box-Cox cuyos λ optimizados fueron de 0,010, excepto para DN, cuyo λ fue de -1,476.

Se obtuvieron 68 crías a término, las cuales presentaron una mayor variación en AE (ambos lados), LO (ambos lados) y MPAPizq y la menor variación en DBIP, CBP (ambos lados), DBA y DCBA (ambos lados) (Tabla 2). De las 17 variables que no presentaron normalidad (LD, LOder, LOizq, LEder, LEizq, AC, HIPder, HIPizq, DOPder, DOPizq, DIP, DPHB, DPQHBizq, DN, DPQHBder, MAAPder, MPAPizq) 5 no pudieron ser normalizadas luego de la optimización del λ por Box-Cox (LEizq, LEder, HIPizq, DN y DOPizq). La mayor diferencia (en términos de coeficiente de variación) entre madres y crías se presentó en la variable longitud del ojo (LOder y LOizq). Después de la transformación de las variables (y de excluir las no normales), todas presentaron homocedasticidad (valores de las correlaciones entre valores predichos del modelo y errores absolutos no significativamente diferentes de cero, $P > 0,05$).

CORRELACIÓN, MULTICOLINEALIDAD Y RELACIÓN ENTRE LAS VARIABLES DENTRO DE MADRES Y DENTRO DE CRÍAS

Se encontraron valores de correlación (R^2) y VIF altos ($R^2 > 0,9$; $VIF > 10$), así como tolerancias bajas ($< 0,01$) para todas las variables, exceptuando 7 en madres y 2 en crías (Tabla 3), lo que indica niveles altos de multi-colinealidad entre las variables estudiadas.

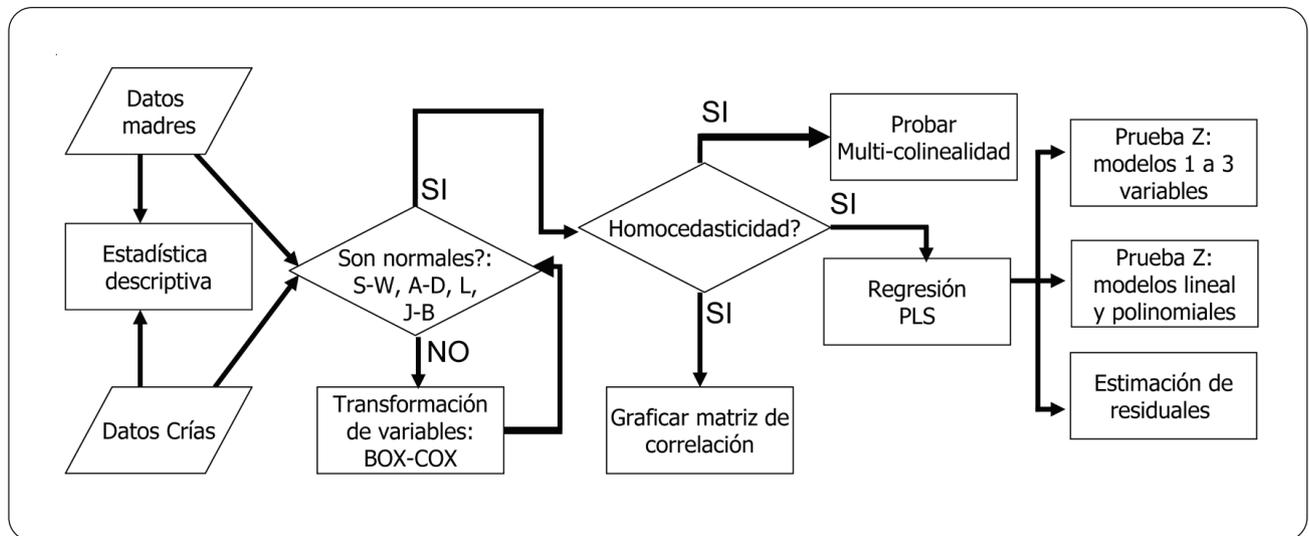


Figura 1. Diagrama de flujo con la secuencia de análisis estadísticos realizados. S-W: prueba de Shapiro-Wilks; A-D: prueba de Anderson-Darling; L: Prueba de Lilliefors; J-B: prueba de Jarque-Bera / Flux diagram of the sequence of performed statistical analyses. S-W: Shapiro-Wilks test; A-D: Anderson-Darling test; L: Lilliefors test; J-B: Jarque-Bera test

Tabla 2. Estadística descriptiva de las variables medidas en las madres (n = 55) y crías (n = 69). Min: Mínimo; Máx.: Máximo; SD: Desviación estándar; S²: Varianza; CV: Coeficiente de variación / Descriptive statistics of the measured variables in mothers (n = 55) and offspring (n = 69). Min: Minimum; Máx.: Maximum; SD: Standard deviation; S²: Variance; CV: Coefficient of variation

Variable	MADRES						CRIAS					
	Mín. (mm)	Máx. (mm)	Media (mm)	SD (mm)	S ² (mm ²)	CV	Mín. (mm)	Máx. (mm)	Media (mm)	SD (mm)	S ² (mm ²)	CV
AD	113,76	178,79	144,47	13,92	193,80	0,10	39,74	83,80	57,63	88,64	9,41	0,16
LD	101,56	164,10	130,68	13,28	176,37	0,10	35,66	70,10	47,26	51,25	7,16	0,15
LHADder	68,46	123,82	92,86	11,52	132,72	0,12	23,66	53,73	36,47	37,41	6,12	0,17
LHADizq	72,58	113,08	94,24	9,66	93,28	0,10	23,93	50,91	36,12	39,25	6,26	0,17
LPO	18,19	38,98	27,41	4,11	16,91	0,15	5,41	16,16	10,21	5,52	2,35	0,23
DIO	13,62	24,42	17,27	2,00	3,99	0,12	3,92	11,98	7,33	3,20	1,79	0,24
LOder	2,99	6,89	4,64	0,79	0,62	0,17	1,00	5,37	2,32	0,56	0,75	0,32
LOizq	2,88	6,89	4,66	0,80	0,64	0,17	1,00	5,78	2,33	0,58	0,76	0,32
DIE	15,42	23,98	20,19	1,91	3,64	0,09	4,48	12,14	8,35	3,11	1,76	0,21
LEder	3,38	9,39	6,51	1,41	1,99	0,22	0,67	4,40	2,32	0,50	0,71	0,30
LEizq	3,89	9,39	6,46	1,43	2,04	0,22	0,67	4,41	2,33	0,49	0,70	0,30
AEDer	3,07	7,45	5,16	0,96	0,93	0,19	0,26	3,43	2,00	0,43	0,66	0,33
AEizq	2,09	7,45	5,14	1,03	1,06	0,20	0,26	3,45	2,01	0,41	0,64	0,32
AC	11,96	27,43	16,76	3,30	10,90	0,20	3,22	12,57	6,62	3,58	1,89	0,28
HIPder	90,10	146,12	119,35	14,05	197,33	0,12	33,85	66,41	45,19	43,36	6,58	0,14
HIPizq	90,54	143,64	117,95	13,19	173,87	0,11	32,18	66,46	44,92	44,52	6,67	0,15
DOoPder	53,65	91,13	70,32	7,45	55,43	0,11	18,49	41,56	28,39	31,58	5,62	0,20
DOoPizq	40,90	86,25	61,63	10,21	104,15	0,16	15,13	44,04	25,55	31,25	5,59	0,22
DOPder	25,17	59,30	40,70	7,76	60,28	0,19	9,23	29,60	15,96	18,30	4,28	0,27
DOPizq	38,11	65,05	48,35	5,80	33,60	0,12	12,44	29,39	19,26	20,03	4,48	0,23
DMCOder	1,81	4,88	3,08	0,61	0,38	0,20	0,55	2,89	1,77	0,17	0,41	0,23
DMCOizq	1,84	4,89	3,13	0,64	0,41	0,20	0,55	2,63	1,74	0,17	0,41	0,23
DIP	24,41	61,41	38,99	7,53	56,69	0,19	10,22	25,19	16,13	13,96	3,74	0,23
LPOr	19,63	33,24	26,14	3,09	9,57	0,12	5,87	15,35	10,34	3,55	1,88	0,18
LPN	14,95	28,39	21,30	3,00	9,00	0,14	4,38	12,79	8,55	3,49	1,87	0,22
AB	11,96	22,21	16,14	2,21	4,89	0,14	3,28	9,23	6,30	1,35	1,16	0,18
DN	10,12	20,10	13,72	1,87	3,49	0,14						
DPHB	28,46	46,62	37,34	3,86	14,87	0,10	9,62	19,48	14,91	4,90	2,21	0,15
DUHB	14,26	30,04	19,74	3,35	11,22	0,17	4,86	12,68	7,80	1,99	1,41	0,18
DPQHBizq	14,04	28,20	19,08	2,72	7,38	0,14	5,43	12,99	8,62	2,02	1,42	0,16
DPQHBder	10,99	28,20	18,74	2,90	8,39	0,15	5,39	13,01	8,70	1,94	1,39	0,16
DBIP	65,52	115,97	88,25	10,22	104,39	0,12	23,53	41,14	32,81	18,10	4,25	0,13
CBPizq	66,77	111,66	88,61	10,27	105,41	0,12	24,94	42,54	33,65	19,17	4,38	0,13
CBPder	67,88	111,93	89,17	9,87	97,36	0,11	24,24	42,53	33,78	19,69	4,44	0,13
DBA	76,78	122,05	96,25	10,44	109,03	0,11	26,20	45,20	35,35	22,02	4,69	0,13
DCBAizq	75,36	121,08	95,58	10,21	104,26	0,11	26,26	45,36	35,44	22,31	4,72	0,13
DCBAder	75,49	123,83	96,01	10,38	107,77	0,11	26,32	45,47	35,57	22,69	4,76	0,13
MAAPizq	15,02	42,14	23,13	4,75	22,55	0,20	3,88	14,45	7,59	4,60	2,14	0,28
MAAPder	14,05	43,48	24,74	4,70	22,09	0,19	4,02	13,89	7,71	4,57	2,14	0,28
MPAPizq	17,04	50,67	30,19	6,52	42,46	0,21	2,23	15,34	7,96	6,69	2,59	0,32
MPAPder	13,85	45,04	30,85	6,94	48,18	0,22	2,57	15,89	8,39	6,18	2,49	0,29

Tabla 3. Colinealidad de las variables estudiadas para madres y crías reflejada en los coeficientes de determinación (R^2), en el factor de inflación de la varianza (VIF) y la tolerancia. N/A: No aplica por falta de normalidad / Collinearity of the studied variables for mothers and offspring, expressed in the determination coefficients (R^2), the variance inflation factor (VIF) and tolerance. N/A: No applicable due to lack of normality

Estadística	Madres			Crías		
	R^2	Tolerancia	VIF	R^2	Tolerancia	VIF
AD	0,994	0,006	169,204	0,996	0,004	241,934
LD	0,954	0,046	21,526	0,993	0,007	136,428
LHADder	0,984	0,016	63,828	0,989	0,011	87,268
LHADizq	0,977	0,023	43,072	0,995	0,005	201,271
LPO	0,966	0,034	29,303	0,955	0,045	22,305
DIO	0,924	0,076	13,091	0,925	0,075	13,409
LOder	0,947	0,053	18,901	0,996	0,004	273,232
LOizq	0,955	0,045	22,399	0,997	0,003	296,410
DIE	0,946	0,054	18,398	0,950	0,050	20,119
LEder	0,978	0,022	45,641	N/A	N/A	N/A
LEizq	0,982	0,018	56,247	N/A	N/A	N/A
AEder	0,986	0,014	70,897	0,992	0,008	132,108
AEizq	0,986	0,014	73,203	0,992	0,008	118,620
AC	0,865	0,135	7,426	0,898	0,102	9,850
HIPder	0,961	0,039	25,448	0,986	0,014	71,494
HIPizq	0,962	0,038	26,150	N/A	N/A	N/A
DOoPder	0,969	0,031	31,953	0,955	0,045	22,345
DOoPizq	0,985	0,015	67,188	0,981	0,019	53,436
DOPder	0,966	0,034	29,221	0,994	0,006	157,129
DOPizq	0,978	0,022	45,843	0,947	0,053	19,044
DMCOder	0,861	0,139	7,191	0,925	0,075	13,311
DMCOizq	0,824	0,176	5,689	N/A	N/A	N/A
DIP	0,937	0,063	15,984	0,935	0,065	15,464
LPOr	0,967	0,033	29,915	0,970	0,030	33,385
LPN	0,947	0,053	18,996	0,951	0,049	20,388
AB	0,866	0,134	7,459	0,812	0,188	5,333
DN	0,920	0,080	12,483	N/A	N/A	N/A
DPHB	0,953	0,047	21,086	0,942	0,058	17,354
DUHB	0,949	0,051	19,568	0,904	0,096	10,405
DPQHBizq	0,962	0,038	26,420	0,987	0,013	77,693
DPQHBder	0,925	0,075	13,337	0,988	0,012	82,123
DBIP	0,976	0,024	41,958	0,994	0,006	161,861
CBPizq	0,978	0,022	45,537	0,996	0,004	233,095
CBPder	0,979	0,021	46,943	0,996	0,004	271,174
DBA	0,998	0,002	481,167	0,995	0,005	214,021
DCBAizq	0,997	0,003	364,963	0,999	0,001	883,556
DCBAder	0,998	0,002	606,718	0,998	0,002	498,541
MAAPizq	0,889	0,111	9,038	0,953	0,047	21,374
MAAPder	0,894	0,106	9,431	0,941	0,059	16,912
MPAPizq	0,878	0,122	8,198	0,915	0,085	11,751
MPAPder	0,915	0,085	11,756	0,920	0,080	12,429

El análisis de componentes principales (ACP) mostró también una alta colinealidad, correlación y covariación entre las variables morfométricas estudiadas. La primera componente del ACP de madres explicó un 51,79% y el de crías un 43,13%, lo que indica una tendencia más pronunciada hacia el componente principal 1 en madres (Fig. 2A), mientras que en crías hay mayor dispersión e influencia del segundo componente (Fig. 2B), sugiriendo, en este último estadio, una mayor relación entre las variables. Aunque no se evidencian diferencias en la distribución de las relaciones de las variables entre ambos estadios del desarrollo (Fig. 2A, B), las variables explicativas sí variaron: en madres fueron AD (4,44%), DBA (4,11%) y DCBAizq (4,07%), mientras que en crías fueron, en su orden, AD (4,69%), LD (4,55%) y HIPder (4,45%).

En la Figura 3A se observan 4 agrupamientos de altas correlaciones entre las variables de madres, mostrando que en este estadio, existen estrechas relaciones entre algunas de las variables evaluadas, principalmente de aquellas variables relacionadas con el largo del disco (LD, CBPder, CBPizq, HIPder, HIPizq), el ancho del mismo, (AD,

HIPder, HIPizq, LHADder) y la cavidad celómica y el desarrollo del ojo (DBIP, DBA, DCBAizq, DCBAder). Este mismo patrón se observa en la figura 3B, entre las variables de crías. Sin embargo, la asociación de las variables es menos fuerte, observándose dos grandes agrupaciones: las relacionadas con las dimensiones mayores del disco (AD, LHADizq, LHADder, HIPizq, HIPder) y las relacionadas con la cavidad celómica; (DIP, DBIP, DBA, DCBAizq, DCBAder).

CORRELACIÓN, COLINEALIDAD Y RELACIÓN ENTRE LAS VARIABLES DE CRÍAS RESPECTO A MADRES

Para probar el posible efecto que puedan tener las variables asociadas a la forma del disco en las madres, sobre las variables asociadas a la forma del disco en las crías, se calcularon las correlaciones entre estos grupos (Fig. 4). El 24% de las variables fueron significativamente diferentes de cero ($P < 0,05$), de las cuales LHADder (crías) y HIPder (madres) presentaron la mayor correlación ($r = 0,499$), mientras que LPO de madres fue la que mostró una menor correlación con DIP de crías ($r = 0,266$). El ancho

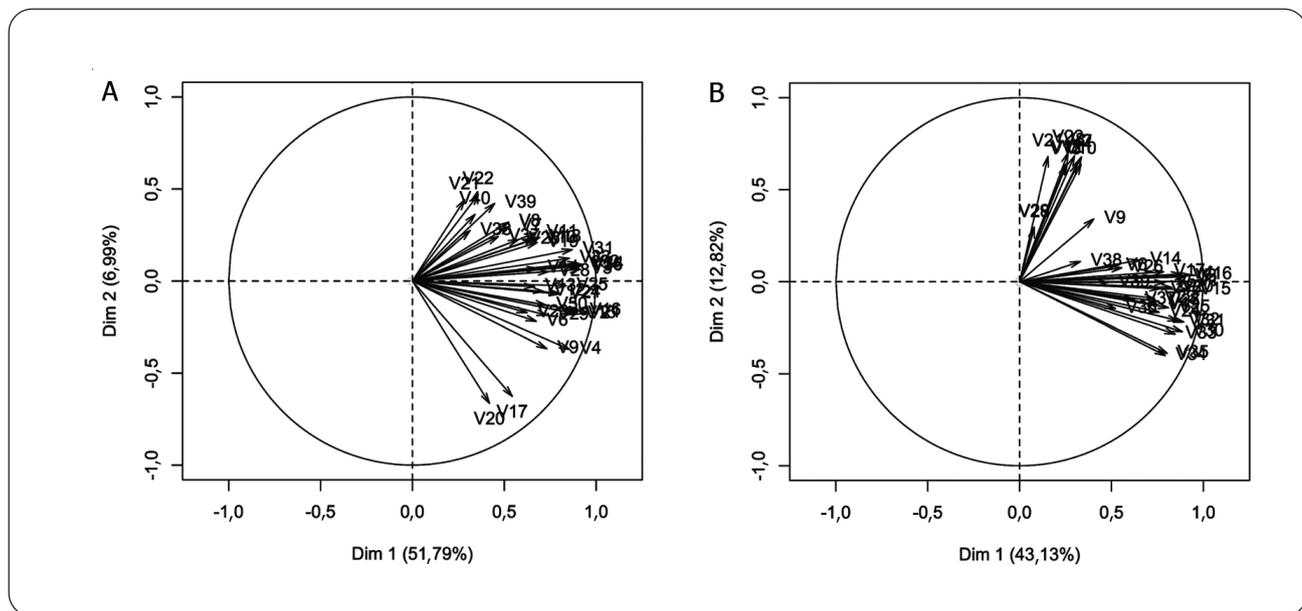
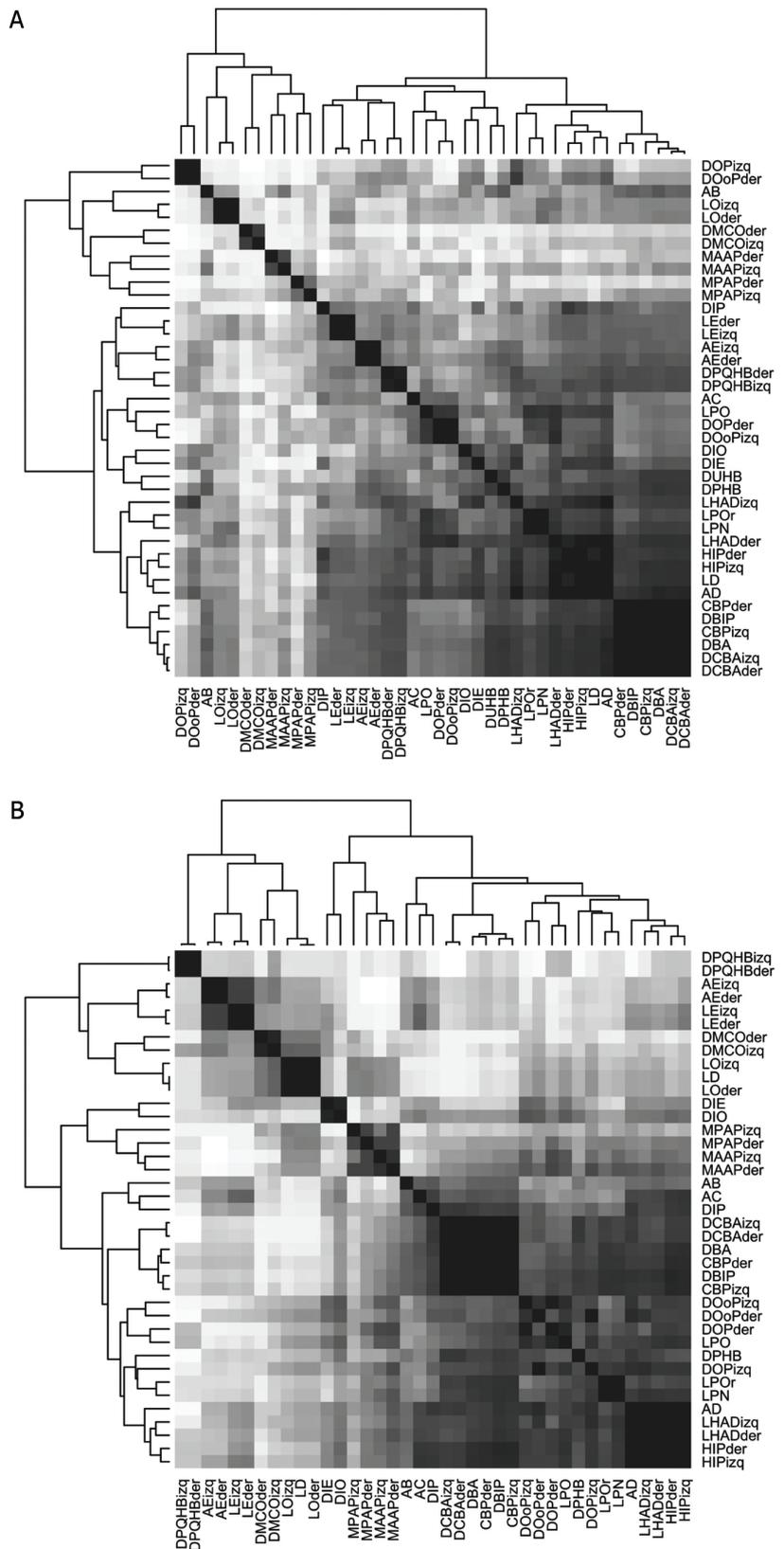


Figura 2. Análisis de componentes principales (ACP) de las medidas morfométricas estudiadas en madres (A) y crías (B) de *U. rogersi*. 1. AD; 2. AC; 3. AEder; 4. AEizq; 5. DMCoder; 6. DMCoizq; 7. DIP; 8. DIE; 9. DIO; 10. DOPder; 11. DOPizq; 12. DOoPder; 13. DOoPizq; 14. LHADder; 15. LHADizq; 16. LPO; 17. LD; 18. LEder; 19. LEizq; 20. LOder; 21. LOizq; 22. LPOr; 23. LPN; 24. AB; 25. DPHB; 26. DUHB; 27. DPQHBizq; 28. DPQHBder; 29. DBIP; 30. CBPizq; 31. CBPder; 32. DBA; 33. DCBAizq; 34. DCBAder; 35. DN; 36. HIPder; 37. HIPizq; 38. MAAPizq; 39. MAAPder; 40. MPAPizq; 41. MPAPder / Principal component analysis (PCA) of the studied morphometric measures in mothers (A) and offspring (B) of *U. rogersi*. 1. AD; 2. AC; 3. AEder; 4. AEizq; 5. DMCoder; 6. DMCoizq; 7. DIP; 8. DIE; 9. DIO; 10. DOPder; 11. DOPizq; 12. DOoPder; 13. DOoPizq; 14. LHADder; 15. LHADizq; 16. LPO; 17. LD; 18. LEder; 19. LEizq; 20. LOder; 21. LOizq; 22. LPOr; 23. LPN; 24. AB; 25. DPHB; 26. DUHB; 27. DPQHBizq; 28. DPQHBder; 29. DBIP; 30. CBPizq; 31. CBPder; 32. DBA; 33. DCBAizq; 34. DCBAder; 35. DN; 36. HIPder; 37. HIPizq; 38. MAAPizq; 39. MAAPder; 40. MPAPizq; 41. MPAPder

Figura 3. Mapa de coeficientes de correlación entre las 41 medidas morfométricas tomadas en A) madres y B) crías. Correlaciones bajas son representadas en blanco y altas con gris oscuro. Los dendrogramas arriba y al lado del mapa de correlación, muestran las relaciones de agrupamiento jerárquico entre estas variables / Map of correlation coefficients among the 41 morphometric measures taken in A) mothers and B) offspring. Low correlations are represented by white color, while high ones are represented with dark gray. The top and side dendrograms show the hierarchical clustering relationships among variables



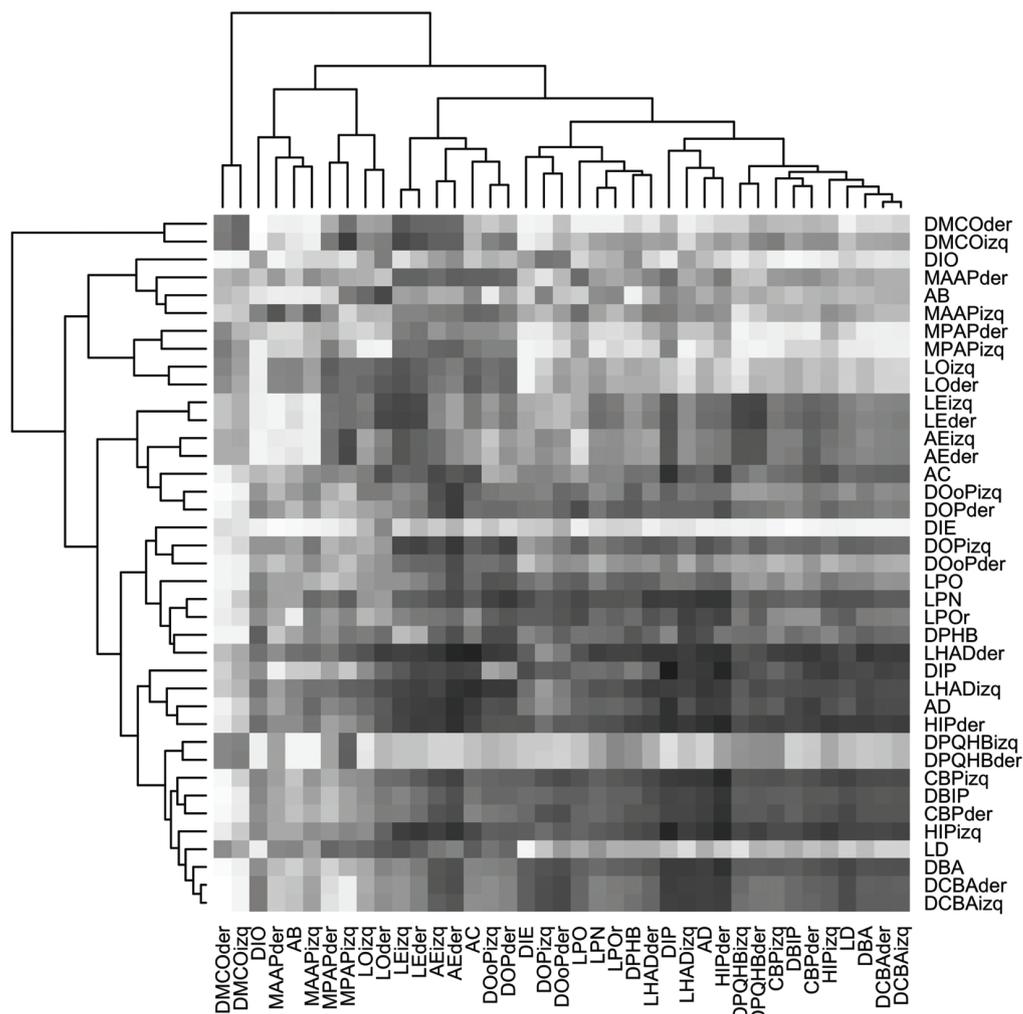


Figura 4. Mapa de coeficientes de correlación entre las 41 medidas morfométricas de crías con respecto a madres. Correlaciones bajas son representadas en blanco y correlaciones altas en gris oscuro. Los dendrogramas arriba y al lado del mapa de correlación, muestran las relaciones de agrupamiento jerárquico entre estas variables / Map of correlation coefficients among 41 morphometric measurements of offspring compared to mothers. Low correlations are represented by white color, while high ones are represented with dark gray. The top and side dendrograms show the hierarchical clustering relationships among variables

del disco (AD) fue la variable que presentó mayor correlación con las demás en ambos sentidos (AD madres vs variables de crías y AD crías vs variables de madres). En el primer caso, AD madres mostró correlación significativa ($P < 0,05$) con el 23% de las variables de crías, siendo las más altas AD, LD, LHAD. En el segundo caso, el AD en crías se correlacionó significativamente con 28 de las 36 variables estudiadas en las madres, obteniendo los valores más altos en la relación HIPder ($r = 0,482$) y AD ($r = 0,477$).

EVALUACIÓN DEL MODELO LINEAL POR VARIABLE EXPLICATIVA

Al realizar las regresiones PLS (PLSR) usando progresivamente 1, 2 y 3 variables explicativas (Tabla 4), se encontró que en la mayoría de las medidas, el porcentaje de explicación del modelo no aumenta significativamente ($P < 0,05$), con excepción de AB, DBIP, CBPder, CBPizq, DCBAizq y DCBAder en madres y DMCOder, DOoPder, DPHB, DPQHBizq y DPQHBder en crías (Tabla 5).

Tabla 4. Parámetros de los modelos lineales con una variable (M1), dos variables (M2) y tres variables (M3) explicativas. α es el intercepto y los valores en cada variable explicativa son los coeficientes de las mismas en cada modelo. El R^2 es coeficiente de determinación en cada modelo / Parameters of the linear models with one (M1), two (M2) and three (M3) explanatory variables. α is the intercept and the values in each explanatory variables are its coefficients in each model. The R^2 is the determination coefficient in each model

Modelo	Variable	AD	LD	LHADder	LHADizq	LPO	DIO	LOder	LOizq	DIE	LEder	LEizq	AEder	AEizq	AC	HIPder	HIPizq	DOoPder	DOoPizq
Madres																			
M1	a	N/A	2,41	-16,58	4,57	-4,79	2,05	0,93	0,71	4,68	-3,09	-3,21	-1,39	-1,28	1,52	-11,94	-8,34	21,71	-11,48
	AD	N/A	0,89	0,76	0,62	0,22	0,11	0,03	0,03	0,11	0,07	0,07	0,05	0,04	0,01	0,91	0,87	0,34	0,51
	R ²	N/A	0,87	0,84	0,80	0,57	0,54	0,21	0,23	0,61	0,35	0,35	0,43	0,36	0,44	0,81	0,85	0,40	0,48
M2	a	N/A	2,21	-16,91	4,88	-4,28	2,19	0,79	0,62	4,75	-3,24	-3,36	-1,51	-1,41	1,53	-11,99	-8,57	23,01	-11,14
	AD	N/A	0,86	0,71	0,67	0,30	0,13	0,01	0,01	0,12	0,04	0,04	0,03	0,02	0,01	0,90	0,84	0,53	0,56
	DBA	N/A	0,05	0,08	-0,07	-0,12	-0,03	0,03	0,02	-0,02	0,04	0,04	0,03	0,03	0,00	0,01	0,05	-0,31	-0,08
M3	a	N/A	0,49	-17,54	4,30	-3,82	2,59	0,79	0,70	4,89	-3,52	-3,61	-1,37	-1,22	1,60	-14,97	-11,30	23,22	-8,46
	AD	N/A	0,85	0,71	0,67	0,30	0,13	0,01	0,01	0,12	0,04	0,04	0,03	0,02	0,01	0,90	0,84	0,53	0,56
	DCBAizq	N/A	-0,68	-0,19	-0,32	0,07	0,13	0,03	0,05	0,04	-0,08	-0,07	0,09	0,11	0,03	-1,25	-1,10	-0,22	1,05
R ²	N/A	0,76	0,28	0,25	-0,20	-0,17	0,00	-0,03	-0,06	0,12	0,11	-0,06	-0,09	-0,03	1,31	1,20	-0,09	-1,18	
R ²	N/A	0,87	0,84	0,80	0,60	0,56	0,26	0,25	0,62	0,38	0,38	0,46	0,41	0,49	0,83	0,87	0,45	0,51	
Crias																			
M1	a	-2222,95	-1,10	-111,42	-106,42	-34,69	-12,42	-1,10	-0,75	-7,91	-5,27	-4,81	-2,91	-2,81	-3,54	0,06	N/A	-129,84	-71,22
	HIPizq	683,90	0,50	38,28	36,87	11,63	5,14	0,50	0,41	4,25	1,66	1,54	1,27	1,24	1,40	0,99	N/A	44,95	24,80
	R ²	0,77	0,06	0,82	0,77	0,54	0,23	0,06	0,04	0,15	0,19	0,18	0,09	0,09	0,55	0,95	N/A	0,45	0,45
M2	a	N/A	1,09	-50,78	-34,90	-32,56	-10,21	1,09	1,22	-3,72	-6,51	-6,33	-3,10	-3,34	-3,68	0,22	N/A	47,14	0,90
	HIPizq	N/A	-0,18	19,62	14,87	10,98	4,46	-0,18	-0,20	2,96	2,05	2,01	1,32	1,41	1,44	0,94	N/A	-9,50	2,61
	AD	N/A	0,00	0,03	0,03	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,08	0,03
M3	a	N/A	1,96	N/A	-12,99	-22,60	-9,31	1,96	2,09	-5,44	-8,86	-8,78	-5,78	-6,48	-4,02	0,56	N/A	5,12	1,61
	HIPizq	N/A	-0,51	N/A	6,40	7,13	4,11	-0,51	-0,53	3,62	2,95	2,95	2,36	2,62	1,58	0,81	N/A	6,74	2,34
	AD	N/A	0,00	N/A	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	N/A	0,10	0,03
LHADder	N/A	0,02	N/A	0,43	0,20	0,02	0,02	0,02	-0,03	-0,05	-0,05	-0,05	-0,05	-0,06	-0,01	0,01	N/A	-0,83	0,01
R ²	N/A	0,10	N/A	0,88	0,58	0,23	0,10	0,08	0,16	0,23	0,22	0,12	0,13	0,55	0,96	N/A	0,68	0,56	
Madres																			
Modelo	Variable	DOPder	DOPizq	DMCOder	DMCOizq	DIP	LPOr	LPN	AB	DPHB	DUHB	DPQHBizq	DPQHBder	DBIP	CBPizq	CBPder	DBA	DCBAizq	DCBAder
Madres																			
M1	a	-14,49	18,57	1,70	1,17	-10,92	1,48	-3,77	4,95	7,97	1,83	-1,14	-2,05	4,88	1,64	10,84	4,22	6,34	4,92
	AD	0,38	0,21	0,01	0,01	0,35	0,17	0,17	0,08	0,20	0,01	0,14	0,14	0,58	0,60	0,54	0,64	0,62	0,63
	R ²	0,47	0,25	0,05	0,09	0,41	0,59	0,65	0,24	0,54	0,45	0,51	0,48	0,62	0,67	0,59	0,72	0,71	0,71
M2	a	-13,98	19,57	1,65	1,12	-10,96	1,40	-3,96	4,25	7,09	1,79	-1,34	-2,34	0,71	-1,72	7,03	N/A	2,28	0,80
	AD	0,46	0,36	0,00	0,00	0,34	0,16	0,14	-0,03	0,07	0,00	0,11	0,10	-0,05	0,09	-0,03	N/A	0,00	0,01
	DBA	-0,12	-0,24	0,01	0,01	0,01	0,02	0,05	0,17	0,21	0,01	0,05	0,07	0,99	0,80	0,91	N/A	0,96	0,98
M3	a	-12,79	19,32	1,48	0,94	-12,59	0,62	-4,36	5,32	7,70	1,78	-2,01	-3,03	0,70	-4,22	6,05	N/A	N/A	-0,87
	AD	0,46	0,36	0,00	0,00	0,34	0,16	0,14	-0,03	0,07	0,00	0,11	0,10	-0,05	0,09	-0,04	N/A	N/A	0,00
	DBA	0,38	-0,34	-0,06	-0,06	-0,68	-0,31	-0,12	0,62	0,46	0,01	-0,23	-0,22	0,98	-0,26	0,49	N/A	N/A	0,27
DCBAizq	-0,52	0,11	0,07	0,08	0,71	0,34	0,17	-0,47	-0,27	0,00	0,29	0,30	0,01	1,09	0,43	N/A	N/A	0,73	
R ²	0,49	0,30	0,09	0,13	0,43	0,62	0,66	0,51	0,64	0,58	0,55	0,52	0,90	0,87	0,84	N/A	N/A	0,99	
Crias																			
M1	a	-1,93	-1,42	-0,28	-1,70	-1,55	-0,87	-2,23	-0,37	0,50	N/N	-6,67	-6,86	-56,79	-57,88	-55,89	-57,74	-52,24	-54,83
	HIPizq	1,21	1,13	0,27	0,65	1,12	0,83	1,13	0,57	0,58	N/N	2,35	2,41	23,08	23,57	23,10	23,97	22,50	23,21
	R ²	0,53	0,01	0,04	0,53	0,43	0,53	0,21	0,33	0,03	N/N	0,03	0,65	0,65	0,63	0,61	0,47	0,50	0,19
M2	a	-0,91	1,23	1,91	-2,52	-0,09	-0,56	-1,06	0,88	3,17	N/N	-58,88	-60,09	-40,61	-48,84	-59,22	-62,59	-11,65	-13,74
	HIPizq	0,90	0,32	-0,40	0,91	0,67	0,73	0,77	0,19	-0,25	N/N	18,41	18,78	18,10	20,79	24,13	25,47	10,02	10,57
	AD	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	N/N	-0,02	-0,02	0,01	0,00	0,00	0,00	0,02	0,02
M3	a	0,30	1,07	1,04	-2,60	-1,11	-0,53	-0,36	1,63	3,33	N/N	-36,85	-37,58	-38,52	-49,77	-62,00	-70,27	-40,68	-42,17
	HIPizq	0,43	0,38	-0,07	0,94	1,07	0,72	0,50	-0,10	-0,31	N/N	9,90	10,08	17,29	21,15	25,20	28,44	21,23	21,56
	AD	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	N/N	-0,04	-0,04	0,01	0,00	0,00	0,00	0,03	0,03
LHADder	0,02	0,00	-0,02	0,00	-0,02	0,00	0,01	0,01	0,00	N/N	0,43	0,44	0,04	-0,02	-0,05	-0,15	-0,57	-0,56	
R ²	0,49	0,62	0,04	0,04	0,60	0,43	0,56	0,27	0,54	N/N	0,71	0,71	0,66	0,65	0,63	0,62	0,58	0,60	

Tabla 4. Continuación / Continuation

Modelo	Variable	MAAPizq	MAAPder	MPAPizq	MPAPder
Madres					
M1	a	2,34	2,79	8,38	12,86
	AD	0,01	0,00	0,15	0,12
	R ²	0,17	0,05	0,10	0,06
M2	a	2,30	2,75	6,90	12,36
	AD	0,00	0,00	-0,07	0,05
	DBA	0,01	0,01	0,35	0,12
	R ²	0,23	0,11	0,19	0,07
M3	a	2,36	2,79	5,38	13,71
	AD	0,00	0,00	-0,08	0,05
	DBA	0,03	0,02	-0,29	0,69
	DCBAizq	-0,03	-0,01	0,67	-0,59
	R ²	0,27	0,12	0,22	0,09
Crías					
M1	a	-17,85	-1,91	-8,88	-20,86
	HIPizq	6,55	1,02	4,35	7,58
	R ²	0,27	0,06	0,19	0,06
M2	a	-7,84	0,82	17,15	-21,96
	HIPizq	3,46	0,17	-3,66	7,91
	AD	0,00	0,00	0,01	0,00
	R ²	0,33	0,12	0,19	0,07
M3	a	1,33	2,02	19,93	-15,64
	HIPizq	-0,08	-0,29	-4,74	5,47
	AD	0,00	0,00	0,01	0,00
	LHADder	0,18	0,02	0,05	0,12
	R ²	0,23	0,36	0,12	0,20

Tabla 5. Valores de varianza explicada por el modelo y los valores de probabilidad (*P*) significativos ($\alpha \leq 0,05$) de una prueba Z para dos proporciones para la comparación entre modelos. Modelo 1 (M1): Una sola variable (AD para madres y crías); Modelo 2 (M2): dos variables (AD y DBA para madres y AD y LD en crías); Modelo 3 (M3): tres variables (AD, DBA y DCBAizq. En madres y AD, LD y HIPder en crías). Los superíndices de los valores de *P* indican la comparación de modelos que fueron significativos. N/A: No aplica por ser variable explicativa en M3 / Explained variance values and significant ($\alpha \leq 0.05$) probability values (*P*) of a Z test for two proportions for the comparison between models. Model 1 (M1): One variable alone (AD for mothers and offspring); Model 2 (M2): two variables (AD and DBA for mothers and AD and LD in offspring); Model 3 (M3): three variables (AD, DBA and DCBAizq. In mothers and AD, LD and HIPder in offspring). The superscripts on the *P* values show the comparison of models that were significant. N/A: Not applicable since is the explanatory variable of M3

Variables	Modelo 1	Modelo 2	Modelo 3	<i>P</i>
Madres				
AB	0,237	0,411	0,504	0,0237 ^{M1vsM2}
DBIP	0,618	0,902	0,902	< 0,0001 ^{M1vsM2}
CBPizq	0,666	0,850	0,857	0,0108 ^{M1vsM2}
CBPder	0,585	0,841	0,842	0,0010 ^{M1vsM2}
DCBAizq	0,709	0,979	0,993	< 0,0001 ^{M1vsM2}
DCBAder	0,715	0,984	N/A	< 0,0001 ^{M1vsM2}
Crías				
DOoPder	0,104	0,277	0,287	0,0168 ^{M1vsM2}
DPHB	0,119	0,308	0,316	0,0141 ^{M1vsM2}
DPQHBizq	0,030	0,379	0,501	< 0,0001 ^{M1vsM2}
DPQHBder	0,037	0,292	0,389	< 0,0001 ^{M1vsM2}

La poca diferenciación entre los modelos en la mayoría de las variables, muestran que el modelo lineal simple considerando la dependencia con una sola variable (AD), explica en alto porcentaje la variación encontrada en el disco. De igual forma, existe un patrón de disminución o aumento de la varianza residual de crías respecto a madres (Tabla 6). La comparación del modelo lineal con el polinomial de segundo (cuadrático) y cuarto grado, no mostraron diferencias significativas en la mayoría de las variables, con excepción de DMCOder ($P < 0,10165$) en madres y LOizq ($P < 0,0247$) en crías. Debido a que las correspondientes medidas simétricas (DMCOizq y LOder, respectivamente) no mostraron el mismo patrón, estas variables no serán discutidas, pues dichos resultados pueden darse más por el efecto de asimetría en el desarrollo embrionario, que por una interacción génica no epistática.

DISCUSIÓN

ESTADÍSTICA DESCRIPTIVA PARA MADRES Y CRÍAS

La comparación de los coeficientes de variación en los dos estadios evaluados (Tabla 2) muestra un patrón general de disminución de la variación con la edad. Es posible que la heterogeneidad entre los ambientes uterinos de cada madre genere una mayor variación entre crías, pues cada madre actúa como un microambiente específico, generando patrones diferentes de desarrollo. El ambiente extrauterino, por su parte, puede promover procesos de homogenización fenotípica durante el desarrollo juvenil y la madurez sexual, llevando a la tendencia mencionada y mostrando una relación importante entre la varianza ambiental (V_E) y la varianza fenotípica. Esto debido a que existe una mayor selección fenotípica en el ambiente extrauterino que en el intrauterino, observándose mayor variación entre úteros, derivado de diversas fisiologías maternas. La disminución de la variación fenotípica en la ontogenia es mostrada en estudios reproductivos, donde se observa una correlación entre el ancho del disco en madres y el número de crías, lo que sugiere que dicha variable y las variables asociadas con él, covarían con características de historia de vida como la fecundidad (Mejía-Falla *et al.* 2012). En otros estudios, se ha indicado que dichas características covariantes son influidas por la varianza ambiental presente en el componente residual de la varianza fenotípica (Mousseau & Roff 1987, Price & Schuller 1991, Kruuk & Hadfield 2007).

Tabla 6. Coeficientes de variación residual por variable para madres (CVR Madres) y para crías (CVR Crías) de *U. rogersi*. N/A: No aplica por falta de normalidad en crías. Los números en negrita presentan mayor variación en madres que en crías / Coefficients of residual variation by variable for mothers (CVR Madres) and for the offspring (CVR Crías) of *U. rogersi*. N/A: Not applicable due to lack of normality. The bolded numbers showed higher variation in mothers than offspring

Variables	CV _R Crías	CV _R Madres	Variables	CV _R Crías	CV _R Madres
LD	0,001	0,037	DMCOizq	0,214	0,196
LHADder	0,045	0,050	DIP	0,011	0,149
LHADizq	0,062	0,046	LPOr	0,164	0,076
LPO	0,152	0,098	LPN	0,172	0,084
DIO	0,223	0,004	AB	0,148	0,120
LOder	0,126	0,151	DN	N/A	0,000
LOizq	0,127	0,150	DPHB	0,008	0,070
DIE	0,179	0,059	DUHB	0,174	0,006
LEder	N/A	0,184	DPQHBizq	0,173	0,099
LEizq	N/A	0,030	DPQHBder	0,164	0,112
Ader	0,310	0,141	DBIP	0,088	0,072
AEizq	0,298	0,160	CBPizq	0,089	0,067
AC	0,036	0,009	CBPder	0,096	0,071
HIPder	0,001	0,051	DBA	0,097	0,057
HIPizq	N/A	0,043	DCBAizq	0,099	0,058
DOoPder	0,109	0,082	DCBAder	0,098	0,058
DOoPizq	0,141	0,120	MAAPizq	0,256	0,008
DOPder	0,011	0,139	MAAPder	0,031	0,008
DOPizq	N/A	0,104	MPAPizq	0,033	0,204
DMCoder	0,214	0,194	MPAPder	0,240	0,218

La mayor diferencia entre los CV en madres y crías, se presentó en la variable longitud del ojo (LOder y LOizq). Dado que se están comparando estadios ontogénicos (embriones a término y adultos), se sugiere que el eje longitudinal del ojo tiende a desarrollarse tardíamente (un desarrollo más rápido después del nacimiento), toda vez que los diámetros máximos de las cavidades orbitales (DMCoder y DMCOizq) presentan pocas diferencias entre los estadios, al igual que variables asociadas con el desarrollo del eje transversal como distancia interorbital (DIO).

CORRELACIÓN, MULTICOLINEALIDAD Y RELACIÓN ENTRE LAS VARIABLES DENTRO DE MADRES Y DENTRO DE CRÍAS

Los altos niveles de colinealidad demuestran una relación estrecha entre las variables estudiadas. Esto posiblemente se debe a que muchas de las magnitudes y direcciones de los vectores de las medidas se encuentran dentro de otras de mayor magnitud en la misma dirección o en direcciones opuestas, como por ejemplo, en las relaciones de la longitud del disco (LD) con respecto a la distancia de la boca al ano (DBA), a la longitud del ojo (LO), a la longitud del espiráculo (LE), a la distancia del hocico a la inserción de la pélvica (HIP), entre otras. Aparentemente, no hay

diferencias entre los coeficientes de correlación de los dos estadios, lo que sugiere que no hay un crecimiento diferencial del disco de las crías respecto al de hembras adultas (Fig. 2A y 2B).

En crías y en adultos la forma del disco se desarrolla simultáneamente en ambos ejes con magnitudes similares, pues las variables asociadas a cada eje se relacionan de manera similar en ambos estadios, lo que explicaría por qué son similares los patrones de correlación entre las variables de los dos estadios estudiados. Sin embargo, existe un patrón de correlación diferente entre el disco y las medidas de las aletas pélvicas de madres, donde las crías muestran una mayor correlación que sus madres (Fig. 2A y 2B). Esto podría deberse a que en adultos (y quizás en juveniles), la tasa de crecimiento del disco disminuye con respecto a estadios iniciales, pero parece ser que no se ve modificada la tasa de crecimiento de las aletas pélvicas.

En ambos estadios ontogénicos se observaron grupos de variables altamente correlacionados (Figs. 3 y 4), como el conjunto de variables que delimita la forma y tamaño del disco (AD, LD y LHAD), el conjunto que define la longitud del disco (LD, DBA y DCBA) y el que incluye las variables entre la boca y la aleta pélvica (DBIP, CBP DCBA y DBA), delimitadas por la cavidad celómica pericárdica presente en este grupo. Esto puede evidenciar la existencia de agrupaciones de genes constitutivos activos ('clusters') durante la ontogenia de esta especie, los cuales se pueden dar por pleiotropía, epistasis o desequilibrio de ligamiento. La alta covariación podría explicarse por la integración morfológica de las variables, es decir, diferentes estructuras comparten algún factor (e.g., función, precursor del desarrollo y posición) y esto mostraría alguna relación en su expresión fenotípica (Willmore *et al.* 2007). Incluso, se podrían estar dando ambas integraciones concertadamente por la evolución coordinada de las características, pues la integración a nivel individual (morfológica) causa integración genética y esas estructuras integradas genéticamente, podrían ser heredadas y seleccionadas conjuntamente, lo que resultaría en una integración evolutiva (Cheverud 1996), que puede visualizarse a nivel poblacional y de la especie.

De igual forma, existe un patrón de disminución o aumento de la varianza residual de crías respecto a madres (Tabla 6). Esto también apoyaría la hipótesis de integración morfológica, crecimiento compensatorio o de diferentes composiciones genéticas o ambientales de varianza (Wilson & Reale 2006).

Sin estos análisis, las variables estudiadas no serían buenas indicadores de las relaciones taxonómicas, ya que la evaluación ortogonal, medida por la magnitud de VIF encontrada en el presente estudio así lo demuestra (Tabla 3). Si bien la multicolinealidad no puede verse por sí sola, sino en el contexto de los datos (O'Brien 2007), algunas de las variables presentaron factores de inflación de varianza (VIF) excesivamente altos (Tabla 3). Estos VIF ocasionan una sobreestimación de los componentes de varianza en modelos lineales, y por ende se requiere realizar procedimientos estadísticos como el uso de residuales, para eliminar la multicolinealidad de las variables. Torres (2010) encontró patrones similares de covarianza entre las variables, en un trabajo sistemático en *Urotrygonidae*, sugiriendo que más del 25% de las medidas usadas para discriminación específica, no eran buenas predictoras de la diferenciación.

Mejía-Mercado (2006) en un estudio taxonómico realizado en *Urotrygon rogersi* y *U. aspidura*, de manera interespecífica, menciona la falta de precisión en la toma de datos. Ella encontró, con estadística univariada, que la única medida con diferencias significativas entre las especies fue la distancia interorbital. Sin embargo, la autora no tomó en cuenta la colinealidad ni la integración morfológica de la mayoría de estas medidas morfométricas a nivel intraespecífico; sin embargo, el que no hayan grandes diferencias interespecíficas, evidencia el posible efecto ambiental en la homogenización de las variables, lo que puede aguzar las diferencias entre estadios de una misma especie (Nyquist & Baker 1991).

CORRELACIÓN, COLINEALIDAD Y RELACIÓN ENTRE LAS VARIABLES DE CRÍAS RESPECTO A MADRES

Los análisis realizados en este estudio sugieren que existe algún efecto materno sobre el fenotipo de las crías para el 24% de las medidas estudiadas, donde el AD de madres es la variable con mayor relación. Esto es acorde con la dependencia de la fecundidad con la longitud materna sugerida para la especie (Mejía-Falla *et al.* 2012). Al parecer, las correlaciones del AD y otras variables morfométricas están ligadas a un posible efecto materno en el fenotipo de las crías, siendo las variables de tamaño de disco (AD, LD, LHAD) las más sensibles al ambiente intrauterino. Sin embargo, se hace necesario la descomposición de la varianza fenotípica para estimar la contribución genética al fenotipo de dichas características, al igual que análisis de regresión entre progenitores y crías, con el fin de cuantificar el aporte parental a la varianza genética. Sin embargo, la definición de paternidad en poblaciones

marinas es metodológicamente ardua, dado que requiere de un muestreo extenso y de condiciones especiales (*e.g.*, madres y crías en la misma zona geográfica), sin contar con el hecho de que en muchos elasmobranquios se presenta paternidad múltiple en la misma camada (Feldheim *et al.* 2001, Savillea *et al.* 2002, Chevolut *et al.* 2007, Daly-Engel *et al.* 2007) dificultando aún más la recolección y asignación de los datos paternos a las crías correctas.

EVALUACIÓN DEL MODELO LINEAL POR VARIABLE EXPLICATIVA

La mayoría de las variables siguen un patrón lineal correspondiente a una herencia de tipo aditiva, y en la comparación de las PLSR del modelo 1 con regresiones no lineales cuadráticas y de grado cuatro, no mostraron diferencias significativas (Tabla 4). Dado que estos modelos representan interacciones aditivas no epistáticas y patrones 'trade-offs' génicos, respectivamente, nuestros resultados podrían indicar que entre las variables del disco, predomina una relación de tipo aditivo simple. Esto permite estudiar la morfometría de las poblaciones de esta especie, mediante modelos clásicos cuantitativos.

Sin embargo, el ancho de la boca (AB), la distancia entre la boca y la inserción de las aletas pélvicas (DBIP), la distancia entre la comisura bucal y las aletas pélvicas del lado derecho (CBPder), la distancia entre la comisura bucal y el ano, tanto derecha como izquierda (DCBAder y DCBAizq) en madres y el diámetro máximo de la cavidad orbital derecha (DMCOder), la distancia entre las primeras hendiduras branquiales (DPHB), la distancia entre la primera y la quinta hendidura branquial de ambos lados (DPQHBizq, DPQHBder) en crías, mostraron diferencias entre los modelos con una variable, respecto a los modelos con dos variables explicativas. Esto puede sugerir interacción genética epistática de genes sobre dichas variables. La disminución en la varianza residual de crías respecto a madres, encontrada en la mayoría de las variables (Tabla 6), implica una mayor participación del ancho del disco y sus componentes genéticos en crías, ya que esta varianza residual es la proporción de variación no explicada por el modelo $Y = a*AD+b$, lo que sugeriría más crecimiento en el eje transversal de los estadios adultos. El aumento de la varianza residual en las otras variables, sugiere que estas medidas tienden hacia un mayor desarrollo sobre el eje longitudinal. Todo esto, puede darse por una integración morfológica, genética y evolutiva, pues bajo un modelo lineal, se puede moldear

no sólo la covariación de las medidas, sino también predecirlo. Sin embargo, las variables cuya asimetría bilateral crea un diferencial de variación, como las longitudes del hocico al mayor ancho del disco (LHAD), y el margen posterior de las aletas pélvicas (MPAP), desvían las predicciones del modelo, haciendo ambigua la decisión sobre su eje principal de desarrollo.

Los resultados de esta investigación sugieren que para utilizar modelos lineales, como regresión y análisis de varianza, es importante tener en cuenta los niveles de colinealidad y el efecto de éstos sobre el modelo, de tal forma que puedan usarse los residuales ortogonales si la VIF es extremadamente alta y causa inconvenientes en los análisis de los datos. También es importante corregir los datos, cuando se intenta retirar el efecto de la alometría mediante el uso de proporciones, pues la colinealidad hace que se sobreestimen las varianzas de las variables transformadas. Además, sugieren que puede existir una diferencia en el desarrollo de estos animales que afecta diferencialmente los ejes transversal y longitudinal. Así mismo, los análisis de correlación entre y dentro los estadios evaluados, también pueden sugerir que existen agrupaciones de genes que controlan en desarrollo de las características evaluadas y que estos están activos en diferentes estadios ontogénicos. Sin embargo, se requeriría estudiar una serie ontogénica completa, con grupos de edad bien definidos e incluyendo juveniles de diferentes edades, para poder soportar tales aseveraciones.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen especialmente a los dos evaluadores anónimos por sus importantes comentarios. A Diana Ortega, Jenny Juliana Banguero, Cristina Umaña y Katherine Torres de la Universidad del Valle por el apoyo en laboratorio y en los análisis previos. A los pescadores artesanales Hernán Paredes y Florentino Cuero e hijos, por el apoyo en trabajo de campo; a Agustín Martínez, propietario de la motonave Arraiján, por facilitar el embarque. La Fundación SQUALUS apoyó logísticamente este trabajo gracias a los aportes de PADI Foundation y Becas IEA para el proyecto 'Biodiversidad e historia de vida de rayas del Pacífico vallecaucano'. La Universidad del Valle apoyó este trabajo mediante la beca de investigación de CI N°7809 para el proyecto titulado 'Efecto de la selección sobre la heredabilidad estimada en algunos caracteres morfométricos de historia de vida en dos especies del género *Urotrygon* del Pacífico vallecaucano'.

LITERATURA CITADA

- Albrecht GH. 1978.** Some comments on the use of ratios. *Systematic Zoology* 27: 67-71.
- Anderson TW & DA Darling. 1952.** Asymptotic theory of certain 'goodness of fit' criteria based on stochastic processes. *The Annals of Mathematical Statistics* 23: 193-212.
- Arthur W. 2004.** Towards a spineless stickleback. *Heredity* 93: 239-240.
- Blalock HMJ. 1963.** Correlated independent variables: the problem of multicollinearity. *Social Forces* 42: 233-237.
- Box GEP & DR Cox. 1964.** An analysis of transformations. *Journal of the Royal Statistical Society, Series B (Methodological)* 26: 211-252.
- Cheverud JM. 1996.** Developmental integration and the evolution of pleiotropy. *American Zoologist* 36: 44-50.
- Cheverud JM. 2000.** Detecting epistasis among quantitative trait loci. In: Wolf JB, ED Brodie & MJ Wade (eds). *Epistasis and the evolutionary process*, pp. 82-98. Oxford University Press, Oxford.
- Chevolot M, JR Ellis, AD Rijnsdorp, WT Stam & JL Olsen. 2007.** Multiple paternity analysis in the thornback ray *Raja clavata* L. *The Journal of Heredity* 98: 712-715.
- Cohen J, P Cohen, SG West & LS Aiken. 2003.** Applied multiple regression/correlation analysis for the behavioral sciences, 703 pp. Lawrence Earlbaum Associates, Mahwah.
- Daly-Engel TS, RD Grubbs, BW Bowen & RJ Toonen. 2007.** Frequency of multiple paternity in an unexploited tropical population of sandbar sharks (*Carcharhinus plumbeus*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 64: 198-204.
- Fahmy T & A Aubry. 2009.** XLSTAT. Addinsoft. <<http://www.xlstat.com>>
- Falconer DS & TFC Mackay. 1996.** Introduction to quantitative genetics, 464 pp. Longman Scientific and Technical, Essex.
- Feldheim KA, SH Gruber & MV Ashley. 2001.** Population genetic structure of lemon shark (*Negaprion brevirostris*) in the western Atlantic: DNA microsatellite variation. *Molecular Ecology* 10: 295-303.
- Fleiss JL. 1981.** Statistical methods for rates and proportions, 321 pp. John Wiley & Sons, New York.
- Gillespie JH. 2004.** Population genetics: A concise guide, 214 pp. The Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Hair JF Jr, RE Anderson, RL Tatham & WC Black. 1995.** Multivariate data analysis, 57 pp. Macmillan, New York.
- Houle D. 1992.** Comparing evolvability and variability of quantitative traits. *Genetics* 130: 195-204.
- Jarque CM & AK Bera. 1980.** Efficient tests for normality, homoscedasticity and serial independence of regression residuals. *Economics Letters* 6: 255-259.

- Kennedy P. 1992.** A guide to econometrics, 410 pp. Blackwell, Oxford.
- Kruuk LEB & JD Hadfield. 2007.** How to separate genetic and environmental causes of similarity between relatives. *Journal of Evolutionary Biology* 20: 1890-1903.
- Last PR, WT White, JJ Pogonoski & D Gledhill. 2008.** Descriptions of new Australian skates (Batoidea: Rajoidei), 281 pp. CSIRO Marine and Atmospheric Research, Hobart.
- Lilliefors H. 1967.** On the Kolmogorov-Smirnov test for normality with mean and variance unknown. *Journal of the American Statistical Association* 62: 399-402.
- Mason RL, RF Gunst & JL Hess. 2003.** Statistical design and analysis of experiments: Applications to engineering and science, 728 pp. Wiley, New York.
- Mejía-Falla PA, AF Navia & E Cortés. 2012.** Reproductive parameters of *Urotrygon rogersi* (Batoidea: Urotrygonidae): a species with a triannual reproductive cycle in the eastern tropical Pacific Ocean. *Journal of Fish Biology* 79: 1-121.
- Mejía-Mercado B. 2006.** Aspectos taxonómicos y biológicos de las rayas espinosas del género *Urotrygon* en el Pacífico vallecaucano. Tesis de pregrado, Universidad Jorge Tadeo Lozano, Bogotá, 103 pp.
- Menard S. 1995.** Applied logistic regression analysis: Sage University series on quantitative applications in the social sciences, 98 pp. Sage, Thousand Oaks.
- Milner JM, SD Albon, AW Illius, JM Pemberton & TH Clutton-Brock. 1999.** Repeated selection of morphometric traits in the Soay sheep on St Kilda. *Journal of Animal Ecology* 68: 472-488.
- Miyake T, JD McEachran, PJ Walton & BK Hall. 1992.** Development and morphology of rostral cartilages in batoid fishes (Chondrichthyes: Batoidea), with comments on homology within vertebrates. *Biological Journal of the Linnean Society* 46: 259-298.
- Mousseau TA & DA Roff. 1987.** Natural selection and the heritability of fitness components. *Heredity* 59: 181-197.
- Navia AF, PA Mejía-Falla, LA Zapata, S Bessudo, G Soler & EA Rubio. 2009.** Estado del conocimiento de tiburones y rayas del Pacífico Colombiano. En: Puentes V, AF Navia, PA Mejía-Falla, JP Caldas, MC Diazgranados & LA Zapata (eds). Avances en el conocimiento de tiburones, rayas y quimeras de Colombia, pp. 133-194. Fundación SQUALUS, Ministerio de Ambiente Vivienda y Desarrollo Territorial, Instituto Colombiano Agropecuario, COLCIENCIAS, Conservación Internacional & WWF, Bogotá.
- Neter J, W Wasserman & MH Kutner. 1989.** Applied linear regression models, 667 pp. Irwin, Homewood.
- Nyquist WE & RJ Baker. 1991.** Estimation of heritability and prediction of selection response in plant populations. *Critical Reviews in Plant Sciences* 10: 235-322.
- O'Brien RM. 2007.** A caution regarding rules of thumb for variance inflation factors. *Quality & Quantity* 41: 673-690.
- Piorski NM & JLS Nunes. 2000.** Dimorfismo sexual e tendência alométrica de *Urotrygon microphthalmum* Delsman, 1941 (Elasmobranchii: Urolophidae). *Boletim do Laboratório de Hidrobiologia* 13: 67-81.
- Price T & D Schuller. 1991.** On the low heritability of life-history traits. *Evolution* 45: 853-861.
- R Development Core Team. 2011.** R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <<http://www.R-project.org>>
- Rohlf FJ. 2008.** tpsDig, Version 2, Stony Brook, New York. <<http://life.bio.sunysb.edu/morph/soft-dataacq.html>>
- Savillea KJ, AM Lindleya, EG Mariesa, JC Carrier & HL Pratt. 2002.** Multiple paternity in the nurse shark. *Environmental Biology of Fishes* 63: 347-351.
- Schlichting C & M Pigliucci. 1998.** Phenotypic evolution: a reaction norm perspective, 387 pp. Sinauer, Sunderland.
- Shapiro SS, MB Wilk & HJ Chen. 1968.** A comparative study of various tests of normality. *Journal of the American Statistical Association* 63: 1343-1372.
- Snoke MS & DEL Promislow. 2003.** Quantitative genetic tests of recent senescence theory: age-specific mortality and male fertility in *Drosophila melanogaster*. *Heredity* 91: 546-556.
- Soper DS. 2012.** A-priori sample size calculator for multiple regression <http://www.danielsoper.com/statcalc3> [on line Software].
- StatSoft. 2007.** STATISTICA (Data Analysis Software System). Version 8.0, Statsoft. <<http://www.statsoft.com>>
- Torres K. 2010.** Técnicas morfométricas aplicadas al estudio taxonómico de rayas redondas del género *Urotrygon* (Batoidea: Urotrygonidae). Tesis de pregrado Biología, Universidad del Valle, Cali, Colombia, 78 pp.
- West-Eberhard MJ. 2004.** Developmental plasticity and evolution, 794 pp. Oxford University Press, Oxford.
- Willmore KE, NM Young & JT Richtsmeier. 2007.** Phenotypic variability: Its components, measurement and underlying developmental processes. *Evolutionary Biology* 34: 99-120.
- Wilson AJ & D Reale. 2006.** Ontogeny of additive and maternal genetic effects: lessons from domestic mammals. *The American Naturalist* 167: 23-38.
- Wilson AJ, A Charmantier & JD Hadfield. 2008.** Evolutionary genetics of ageing in the wild: empirical patterns and future perspectives. *Functional Ecology* 22: 431-442.
- Wold S, M Sjöström & L Eriksson. 2001.** PLS-regression: a basic tool of chemometrics. *Chemometrics and Intelligent Laboratory Systems* 58: 109-130.
- Wu R & W Hou. 2006.** A hyperspace model to decipher the genetic architecture of developmental processes: allometry meets ontogeny. *Genetics* 172: 627-637.

Recibido el 18 de agosto de 2011 y aceptado el 24 de enero de 2012