

INTRODUÇÃO A ANÁLISES MORFOMÉTRICAS

PERES-NETO, P.R.

Resumo:

A morfometria é o estudo da forma e sua relação com o tamanho. Este capítulo apresenta o protocolo de cálculo de algumas técnicas morfométricas, no sentido de comparar as alterações da forma em função do tamanho, e de testar em que extensão as diferenças alométricas dão origem a divergências de formas. Entre as técnicas bivariadas, são descritas a aplicação e os problemas associados ao uso de proporções e regressões simples. Dentre as técnicas multivariadas mais aplicadas a ecologia e sistemática estão as análises de componentes principais e a análise das funções discriminantes. Aqui são apresentadas as análises de componentes principais aplicada a estudos morfométrico, a análise de distorção, a análise discriminante independente do tamanho, e a aplicação do coeficiente multivariado de Jolicouer. Para testar parâmetros envolvidos em análises multivariadas, são introduzidas as técnicas de reamostragem (“jackknife” e “bootstrap”) e os processos de aleatorização. Em adição, são apresentados alguns temas relacionados a análise ecomorfológicas, como: adaptação e convergência de espécies, convergência de comunidades e organização de comunidades.

Abstract:

“Introduction to morphometric analysis.”

Morphometrics is the study of shape and its relation to size. This chapter presents the use of some morphometric techniques in order to compare shape alterations in function of size, and to test whether differences in allometric scaling cause shape divergence. Bivariate techniques such as morphometric ratios and simple regressions are introduced. The multivariate patterns in ecology and systematics are usually explored using principal component (PCA) and discriminant analysis. Herein PCA, shear analysis, size-free discriminant analysis and multivariate allometric coefficient are included. To test whether morphometric parameters are significant, resampling techniques (jackknife and bootstrap) and randomization processes are provided. In addition, some ecomorphological issues are presented, such as: species convergence, communities convergence and community organization.

Introdução

A morfometria é o estudo da forma e sua relação com o tamanho (i.e., crescimento). Diversas disciplinas têm se interessado por estudos morfométricos por motivos um pouco diferenciados. Os taxonomistas utilizam a morfometria para mensurar as diferenças existentes entre espécies, criando assim, referências para comparações. Os ecólogos discutem que a forma e o tamanho de um organismo devem caracterizar mais precisamente aspectos como alimentação, uso de microhabitat, pressão seletiva, competição, predação, etc., visto que a morfometria de um organismo é o resultado final (ao menos em um determinado momento) de sua evolução. Os geneticistas, em especial os quantitativos, se preocupam em medir a herdabilidade de caracteres morfométricos, visto que podem quantificar e separar as influências genóticas das ambientais sob o fenótipo de uma população.

Ao contrário do "tamanho", que pode-se estimar quantitativamente com certa facilidade (e.g., cem metros, um milímetro), a forma é um conceito mais abstrato, onde muitas vezes é necessário utilizar comparações no sentido de caracterizar os contornos de um objeto. Por exemplo: um livro é mais parecido com um edifício do que com uma bola. No entanto, um livro possui um tamanho mais próximo ao de uma bola de futebol. Aqui, percebemos a característica fundamental do conceito de forma: a forma é um conceito relativo, isto é, independe do tamanho.

Uma das consequências do crescimento é, sem dúvida nenhuma, a alteração das proporções lineares em relação à área e ao volume. Imagine um cubo de dimensões lineares x . Sabe-se que sua área é dada por x^2 e seu volume por x^3 . Assim, no momento em que a dimensão linear aumenta duas vezes, sua área aumenta 4 e o volume 8 vezes.

Foi Galileo o primeiro a observar a importância das alterações proporcionais diferenciadas em organismos vivos (D'Arcy Thompson, 1917). Utilizando um pouco do conhecimento de física e mecânica, como o exposto no parágrafo acima, sabe-se que a resistência de uma viga aumenta de acordo com o quadrado das suas dimensões lineares, enquanto que o peso (i.e., volume) aumenta de acordo com o cubo. Galileo percebeu que, por exemplo, à medida que uma árvore cresce, suas proporções não podem ser mantidas as mesmas, uma vez que sua estrutura se tornaria muito pesada pra o seu próprio sustento. Da mesma forma, o pedúnculo de um fruto tem sua resistência (tensão) aumentada apenas ao quadrado com o crescimento, enquanto que o fruto que este pedúnculo sustenta aumenta o seu peso ao cubo durante o crescimento. Tal compatibilidade é impossível!

Para que sistemas orgânicos como os apresentados acima mantenham sua equivalência funcional ao longo do crescimento, estes devem sofrer modificações nas proporções entre diferentes partes do sistema em questão (e.g., pedúnculo-fruto) bem como, em muitos casos, na constituição do material em questão (e.g., modificação de densidade). A estas alterações nas proporções de um organismo ao longo do crescimento denomina-se de alometria. Pelo que foi visto, a alometria deve ser uma regra entre organismos vivos, constituindo-se um hipótese nula em estudos morfométricos (Sweet, 1980).

A forma de um organismo é o resultado da integração entre diversas respostas alométricas durante a ontogenia (Peres-Neto & Bizerril, 1994). Por este motivo, a diferença entre formas não deve ser estudada apenas através de análises estáticas da geometria dos organismos, sendo também necessário o conhecimento da origem das divergências durante o processo de desenvolvimento. Assim, técnicas que simplesmente removem as informações acerca do tamanho de um organismo podem ser boas no sentido de classificar grupos de organismos, no entanto nenhuma informação do fenômeno biológico que leva a esta diferenciação resta (Bookstein *et al.*, 1985).

Este trabalho tem como objetivo apresentar o protocolo de cálculo de algumas técnicas morfométricas de importância reconhecida, no sentido de comparar as alterações da forma em função do tamanho, e de testar em que extensão as diferenças alométricas dão origem a divergências de formas. No presente capítulo, não disponho de espaço nem de habilidade para realizar uma resenha histórica acerca do estudo da morfometria, nem de esgotar os campos de aplicação e críticas inerentes às diversas técnicas existentes ou apresentadas. Ao contrário, por ter formação em ecologia, me contarei apenas à apresentação de análises amplamente utilizadas neste campo.

Análises bivariadas

As análises bivariadas são aquelas que envolvem uma variável de interesse (e.g., comprimento da cabeça) em relação a uma variável de "tamanho" (e.g., comprimento do corpo). As duas técnicas normalmente utilizadas são as proporções e os métodos de regressão simples. Apesar de amplamente difundidas, muitas vezes são ineficazes em identificar diferenças existentes entre formas, ou mesmo em caracterizar as diferenciações alométricas.

Proporções

Diversos trabalhos onde descrições de espécies novas são realizadas, o uso de proporções, muitas vezes da média de proporções, é bastante difundido. Um exemplo bastante grosseiro de equívoco pode ser observado através da Fig. 1. Quando divide-se as variáveis *A* e *B* pela variável de "tamanho" *C*, observa-se que as proporções dos triângulos menores da série 1 são semelhantes aos maiores da série 2 e vice-versa (os valores das variáveis envolvidas são apresentados, por conveniência, somente na Tabela 17). Assim, na média as duas séries têm formas semelhantes (série 1: $\bar{X} = 0,756$; série 2: $\bar{X} = 0,781$).

No entanto, introduzindo a variável *C* (i.e., tamanho) em um eixo de abscissas e as proporções em um eixo de ordenadas (Fig. 2a), pode-se notar que as direções de "crescimento" das duas séries são distintas. Apesar da introdução de uma variável caracterizadora de tamanho ter sido valiosa na interpretação do fenômeno de crescimento, a escolha desta variável deve ser cautelosa. Utilizando agora a variável *B* como medida de tamanho (Fig. 2b), observa-se que o padrão encontrado é bastante diferente, especialmente em relação às primeiras e últimas observações. Deste modo, a seleção desta variável é um processo muito importante.

SERIE

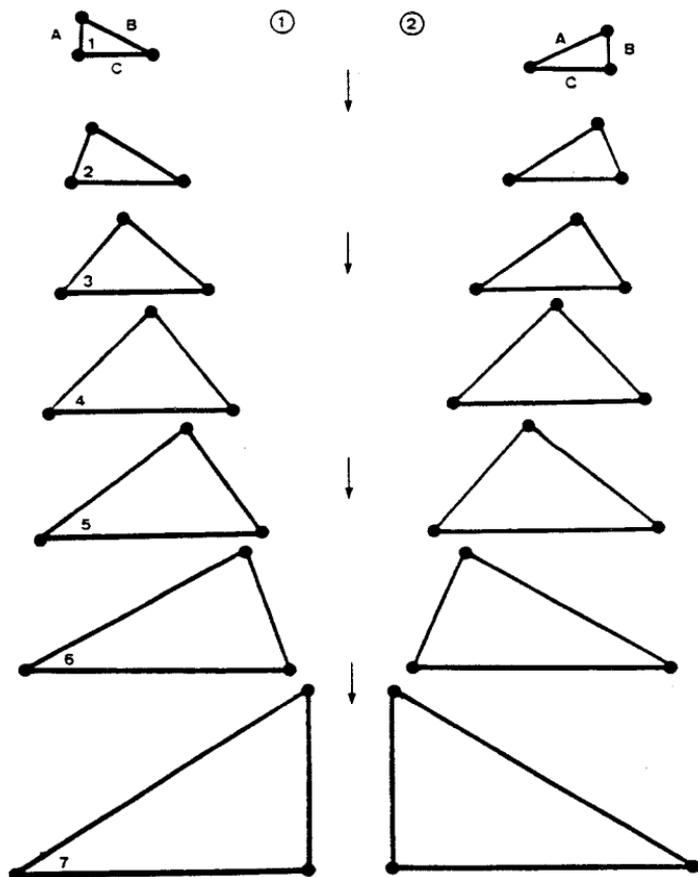


Fig. 1. Duas séries de triângulos representando o crescimento diferenciado de seus respectivos lados A, B e C.

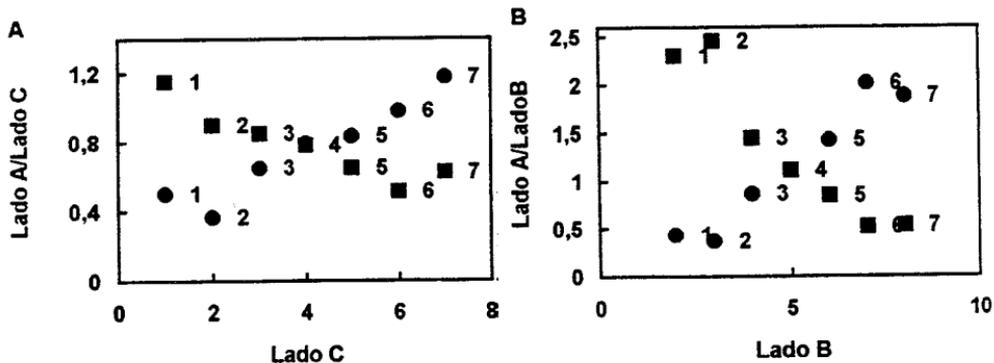


Fig. 2. a - Proporção entre os lados A e C dos triângulos apresentados na Fig. 1, em função do tamanho (lado C); b - Proporção entre os lados A e B dos triângulos apresentados na Fig. 1, em função do tamanho (lado B); Algumas proporções se sobrepõem. ● Série 1; ■ Série 2. Os números apresentados são respectivos à Fig. 1.

Em adição aos problemas apresentados quanto ao uso de proporções, diversos autores (e.g., Athley & Anderson, 1978; Daly, 1985) têm demonstrado que o uso de proporções é inadequado por uma série de propriedades indesejáveis que estas possuem: (1) as proporções de uma maneira geral não apresentam distribuição normal; (2) as proporções são válidas apenas quando a variável de tamanho não se altera de maneira desproporcional (alométrica) durante o crescimento. No caso dos triângulos, a utilização da variável B nos trouxe este tipo de problema. Em peixes, por exemplo, o comprimento padrão, medida usual de tamanho, cresce mais lentamente do que o resto do corpo (Strauss, 1985). Assim, o comprimento padrão pode não ser a melhor opção para caracterizar o tamanho de um peixe, especialmente em comparações entre espécies que apresentem alometrias diferenciadas para esta medida; (3) da mesma forma do que em 2, a proporção não é necessariamente independente do denominador, especialmente quando este tem um desenvolvimento desproporcional em relação ao numerador; (4) teorema de Mosimann (1970): no máximo uma variável entre todas as existentes pode ser correta para a caracterização de tamanho independente da forma. Entretanto, apesar de existir apenas no máximo uma, não há garantias de que uma das variáveis mensuradas seja a correta e, além do mais, se foi mensurada a correta, como saber? Deste modo, a utilização de proporções torna-se absolutamente infundada (Bookstein *et al.*, 1985).

Regressões simples

As técnicas de regressões quando aplicadas a estudos morfométricos, constituem-se da regressão de uma variável de interesse y em função de uma variável de tamanho x . Apesar de sofrer dos mesmos problemas da escolha da variável de tamanho, esta técnica gera uma caracterização bastante prática e imediata das disproporcionalidades existentes entre estruturas morfológicas decorrentes do crescimento (i.e., alometrias).

Como foi visto, deve-se esperar que as diferentes características morfológicas de um organismo cresçam desproporcionalmente entre si, dando origem a uma relação não linear entre estas características. Apesar de utilizada em outros estudos anteriores, foi Huxley (1932) que tornou bastante difundida a aplicação da função potencial do tipo:

$$y = ax^b \Leftrightarrow \log x = \log a + b(\log x) \quad (1)$$

onde b (coeficiente angular; em estudos morfométricos denominado de coeficiente alométrico) é a taxa de disproporcionalidade ao longo do crescimento de y em função de x , e a é o coeficiente linear. Se b for maior do que 1 indica que y aumenta proporcionalmente mais do que x (i.e., alometria positiva; y/x aumenta ao longo do crescimento); se b for menor do que 1, x aumenta proporcionalmente mais do que y (i.e., alometria negativa; y/x diminui ao longo do crescimento); se b for igual a 1 observa-se um fenômeno denominado de isometria, onde a proporção de x e y não se altera ao longo do crescimento (i.e., y/x é constante ao longo do crescimento).

Retornando ao exemplo dos triângulos, observe o gráfico apresentado na Fig. 2a onde a variável A (y) da série 1 aumenta proporcionalmente em relação ao lado C (x) (alometria positiva, $b = 1.72$); enquanto que a variável A da série 2 diminui proporcionalmente em relação a C (alometria negativa, $b = 0.49$).

Ao utilizar um modelo de dependência (regressão) para descrever fenômenos alométricos, tem-se que y é necessariamente dependente de x , enquanto que o inverso não. Entretanto, em estudos alométricos nenhuma variável pode ser considerada como independente em *sensu stricto* (Gould, 1966). Desta maneira, alguns estudos aplicam um modelo de regressão do Tipo II, onde a variação conjunta de duas variáveis (covariância) é melhor descrita, possibilitando prever tanto y a partir de x como x a partir de y (modelo de interdependência). O modelo do tipo II mais utilizado é a regressão do eixo maior reduzido (Sokal & Rohlf, 1981), onde:

$$b = \sqrt{\frac{\sum y^2}{\sum x^2}} \therefore a = \bar{y} - b\bar{x} \quad (2)$$

Análises multivariadas

Os organismos são essencialmente multidimensionais (Bookstein, 1982), onde no mínimo três vetores são necessários para descrever razoavelmente a forma de um ser vivo (e.g., altura, largura e comprimento). Além do mais, como foi visto, a forma de um indivíduo é o resultado de diversas respostas alométricas durante o desenvolvimento. Neste sentido, estudos morfológicos devem ser desenvolvidos através de ferramentas multivariadas.

Apesar das ferramentas multivariadas existirem desde o início do século, aplicações na área morfométrica datam apenas de cerca de 40 anos, onde o primeiro trabalho foi provavelmente de Sokal & Michener (1958) acerca de aplicações em taxonomia numérica. Desde então, em especial a partir da década de 80, diversos trabalhos empíricos e de revisão vêm sendo realizados. Dentre as obras de revisão, destaca-se o artigo de Reyment *et al.* (1984) que apresenta um histórico da morfometria multivariada, o livro de Bookstein *et al.* (1985) acerca de morfometria em biologia evolutiva, enfocando principalmente técnicas de caracter geométrico, e o texto publicado por Sérgio F. dos Reis (1988) tratando de morfometria e estatística multivariada em biologia evolutiva. Para uma revisão de técnicas multivariadas mais sofisticadas, aconselha-se a leitura do livro editado por Rohlf e Bookstein (1990).

Através da maioria das técnicas multivariadas, a geometria de um organismo não é passível de descrição direta, entretanto gerado um espaço simplificado, onde comparações relativas entre formas podem ser realizadas. Deve ficar claro aqui, que as técnicas multivariadas serão tratadas como método comparativo da natureza das alterações de formas homologas ou análogas (i.e., comparáveis), não tratando de discussões e críticas acerca da utilização das técnicas pelas diferentes escolas sistemáticas e ecológicas.

Dentre as técnicas multivariadas mais aplicadas a ecologia e a sistemática estão as análises de componentes principais e a análise das funções discriminantes (James & McCulloch, 1990). Neste texto serão apresentadas as aplicações e interpretações dos resultados destas técnicas em estudos morfológicos.

Análise de componentes principais

A análise de componentes principais (ACP), como visto em Valentin (neste volume), pode ser compreendido como um algoritmo que reduz um espaço multidimensional (várias medidas morfométricas) em poucas dimensões que expliquem a maior parte da variância dos dados. A primeira dimensão (CP-1) é gerada de tal forma que capture tanta variância quanto possível. A segunda (CP-2) é ortogonal à primeira e captura tanta variância restante quanto possível, e assim sucessivamente. Uma das exigências da ACP é de que as variáveis apresentem uma correlação linear entre si. Como, de um modo geral, variáveis morfométricas possuem alta correlação entre si, visto que um organismo cresce "por inteiro", o primeiro componente possui uma grande capacidade de concentrar a maior parte da variância dos dados originais.

Dado que a maior parte da variação entre indivíduos é usualmente o tamanho, o CP-1 é invariavelmente interpretado como uma variável que representa o tamanho dos indivíduos em estudo, bem como as alterações relacionadas às mudanças de tamanho (i.e., alometrias). O CP-2 e os demais componentes, por serem independentes (i.e., ortogonais) do primeiro (tamanho) são considerados normalmente como dimensões que representam a forma dos indivíduos em questão. Entretanto, vários autores têm colocado que esta interpretação é muito subjetiva (Bookstein *et. al.*, 1985).

Para uma melhor compreensão do procedimento envolvido na análise dos componentes principais de um conjunto de dados, será apresentado um exemplo fictício. A Fig. 3 apresenta um conjunto de triângulos de formas e tamanhos diferentes. No eixo das abcissas observa-se a variação de tamanho entre os triângulos, enquanto que no eixo das ordenadas são observadas diferenças entre formas. Na Tabela 1 estão os valores originais (em escala) de cada lado dos triângulos.

Tabela 1. Medidas originais (em escala) de cada lado dos triângulos apresentados na Fig. 3.

número do triângulo na Fig. 3	lado A	lado B	lado C
1	3,35	3,35	3,00
2	4,50	4,50	4,00
3	5,70	5,70	5,00
4	3,20	3,70	3,00
5	4,20	4,70	4,00
6	5,30	6,00	5,00
7	3,00	4,30	3,00
8	4,00	5,75	4,00
9	5,00	7,15	5,00

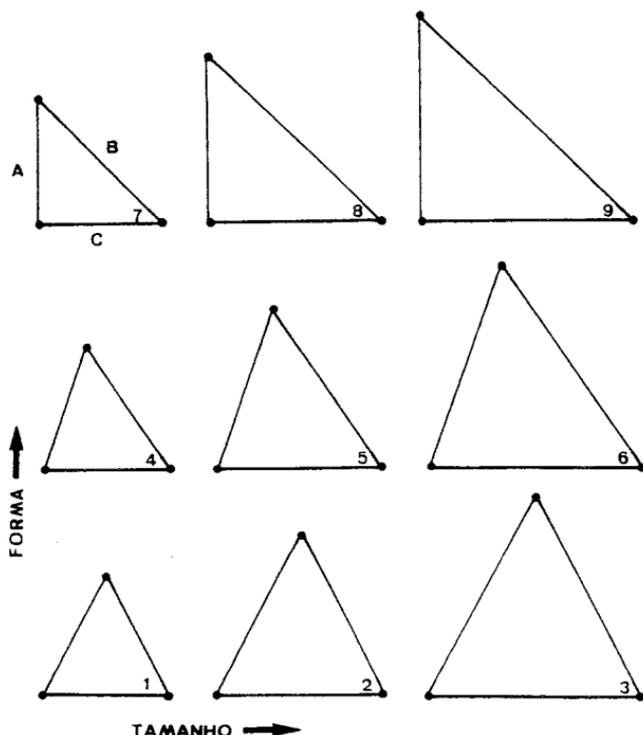


Fig. 3. Conjunto de triângulos que diferenciam-se pelo tamanho (abscissa) e pela forma (ordenada).

Neste capítulo não serão apresentados detalhes matemáticos acerca do cálculo da extração dos componentes principais, visto que existem uma grande quantidade de pacotes que realizam esta análise. O procedimento para gerar uma ACP adequada a estudos morfológicos consta dos seguintes passos:

1. Transformar as variáveis medidas em logaritmos de qualquer base (aqui será utilizada a base 10) visto que variáveis deste tipo apresentam normalmente relações alométricas (i.e., não lineares) conforme apresentado na equação 1, preservando deste modo, as alometrias originais (Jolicouer, 1963).
2. Calcular a matriz de variância-covariância VC entre as variáveis. É importante observar que o cálculo desta matriz é realizado sem a padronização das variáveis, visto que tal procedimento acarretaria na geração de uma matriz de correlação. Para o exemplo dado:

$$VC = \begin{bmatrix} 0,0100 & 0,0083 & 0,0094 \\ 0,0083 & 0,0114 & 0,0092 \\ 0,0094 & 0,0092 & 0,0093 \end{bmatrix}$$

3. Calcular da maneira usual os autovalores e autovetores da matriz VC (Tabela 2). O procedimento de cálculo destes parâmetros pode ser encontrado em qualquer livro acerca de análises multivariadas (ver Ludwig & Reynolds, 1988 e Valentin, neste volume). Dado que cada componente apresenta uma parcela diferente de variância, para que se possa comparar os resultados entre eles é necessário padronizar cada um dos autovetores (vetor com os coeficientes das variáveis em cada componente). Normalmente, é utilizado um fator k de escalonamento para o autovetor obtido da seguinte maneira:

$$k_i = \frac{1}{\sqrt{\sum_{q=1}^p c_{qi}^2}} \quad (3)$$

onde k_i é o coeficiente de escalonamento para o autovetor i ; p é o número de variáveis (i.e., linhas do autovetor); c é o coeficiente da variável q no autovetor i . Para calcular o coeficiente escalonado da variável em questão no componente i , basta multiplicar seu autovetor pelo fator k . Usualmente, os programas de computadores calculam os coeficientes de análises multivariadas aplicando o procedimento descrito. No presente capítulo, todas as análises multivariadas receberão este tratamento.

Tabela 2. Autovalores, percentual de variância e coeficientes nos três componentes principais dos dados apresentados na Tabela 1.

	CP-1	CP-2	CP-3
Autovalor	0,02811	0,00246	0,00002
Percentual de variância	91,89	8,04	0,07
Coefficientes do lado A	0,566	-0,620	-0,543
Coefficientes do lado B	0,594	0,763	-0,253
Coefficientes do lado C	0,571	-0,179	0,801

Observe que todos os coeficientes no CP-1 são positivos, indicando que todos as variáveis (i.e., lados) são correlacionados positivamente com este componente, sugerindo que este seja realmente um componente caracterizador do tamanho e das diferenças associadas, como visto anteriormente, bem como das alterações ocorridas ao longo do crescimento. Além do mais, o percentual de explicação da variância dos dados estudados pelo CP-1 é de cerca de 92%, indicando mais uma vez que as alterações de tamanho entre as formas estudadas é a maior fonte de variação dos dados. As interpretações dos demais componentes será dada no gráfico que apresenta os escores fatoriais (i.e., posição das observações (triângulos) nos componentes) de cada triângulo (Fig. 4).

4. Calcular os escores fatoriais de cada observação em cada eixo (Tabela 3).

Tabela 3. Escores fatoriais dos três componentes principais dos dados apresentados na Tabela 1.

Triângulo	CP-1	CP-2	CP-3
1	0,882	-0,011	-0,036
2	1,102	-0,015	-0,038
3	1,276	-0,017	-0,042
4	0,896	0,035	-0,036
5	1,096	0,018	-0,027
6	1,272	0,019	-0,031
7	0,919	0,102	-0,037
8	1,136	0,098	-0,037
9	1,303	0,093	-0,036

5. Plotar os escores em eixos usualmente bidimensionais (Fig. 4; Fig. 5), entretanto pode-se aplicar um espaço tridimensional (e.g., x:CP-1, y:CP-2, z:CP-3).

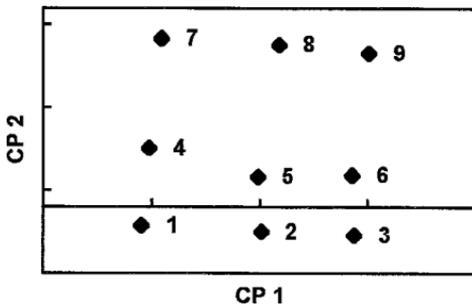


Fig. 4. Distribuição dos escores fatoriais nos 2 primeiros componentes principais dos dados apresentados na Tabela 1.

Comparado-se o gráfico acima com a Fig. 3, observa-se que o padrão encontrado é exatamente o mesmo. Os triângulos menores em relação ao CP-1 encontram-se do lado esquerdo, enquanto que os maiores do lado direito. Desta forma, o CP-1 é realmente um componente de tamanho. Da mesma forma, em relação ao CP-2 pode-se observar que este reflete o padrão observado quanto à alteração de forma. De acordo com os coeficientes das variáveis, o lado A diminui proporcionalmente (alometria negativa) ao longo do crescimento dado seu valor negativo (Tabela 2); o lado B aumenta proporcionalmente ao longo do eixo de tamanho pelo seu valor positivo (Tabela 2); apesar de negativo, o coeficiente do lado A por ser pequeno em relação aos demais, apresenta pouca alteração ao longo do eixo de tamanho (isometria). Observe que as alterações na forma também refletem o padrão observado na Fig. 3.

Pelo baixo percentual de explicação de variância do CP-3, é esperado que nenhum padrão seja observado em relação ao mesmo. Na Fig. 5, os escores fatoriais das observações se sobrepõem bastante, revelando pouca separação entre as formas.

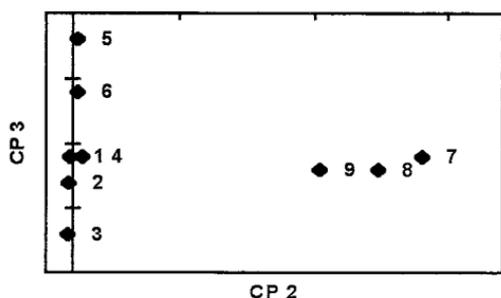


Fig. 5. Distribuição dos escores fatoriais nos componentes principais 2 e 3 dos dados apresentados na Tabela 1.

Nem sempre o padrão encontrado em estudos reais são claros como o apresentado. O objetivo do exemplo dado, foi o de mostrar de maneira simples e direta a apresentação e a interpretação de uma análise de componentes principais aplicada a dados morfométricos.

Análises multivariadas independentes do tamanho

Em análises multivariadas a separação entre formas nem sempre é completa por ocorrer dentro de cada grupo (espécie, população, etc), uma dependência entre o tamanho e a forma. Este fenômeno é devido ao fato de que os componentes de forma (CP-2 em diante) na ACP padrão apresentarem resíduos de tamanho. Para eliminar o tamanho dos componentes de forma, foram criadas algumas análises para eliminar esta influência. Aqui, serão apresentados dois modelos: a análise de distorção ("shear analysis") (Humphries *et al.*, 1981; Reis *et al.*, 1987) e a análise discriminante independente do tamanho (Reis *et al.*, 1990). Nos dois modelos, a idéia básica é retirar a influência do tamanho na discriminação entre formas (i.e., nos componentes de forma). Além do mais, em muitos estudos, especialmente acerca de organismos com crescimento contínuo (e.g., peixes), o problema amostral relacionado ao tamanho é muito grande (Reis *et al.*, 1990). Assim, em muitos casos apenas a informação relacionada à forma, por não apresentar os mesmos problemas amostrais, deve ser utilizada. Entretanto, é necessário esclarecer que o tamanho, quando bem amostrado, é uma importante variável ecológica.

Análise de distorção. A análise de distorção é baseada em uma análise de componentes principais, onde são removidos dos componentes de forma os efeitos de distorção em relação ao tamanho. O método se baseia na rotação (distorção) dos componentes de forma (CP-2 em diante) em função do tamanho, com o objetivo de eliminar seus efeitos. Esta rotação é feita para cada componente de forma separadamente, através de regressões dos eixos de forma em função do tamanho (CP-1) (Reis, 1988). A partir de agora será apresentado o processo pelo qual são construídos os eixos distorcidos (H_1). Neste exemplo será calculado apenas o componente distorcido para CP-2 (H_1). Entretanto, o protocolo de cálculo é o mesmo para os demais componentes.

A Tabela 4 apresenta dados acerca da altura, largura e comprimento de duas espécies imaginárias, onde foram mensurados três indivíduos de cada uma.

Tabela 4. Exemplo fictício de dados morfométricos para duas espécies para a aplicação de uma análise de distorção.

Espécie	Indivíduo	Altura	Largura	Comprimento
1	1	4,05	5,20	3,87
1	2	4,40	6,00	4,10
1	3	4,70	6,40	4,20
2	4	3,90	5,80	4,30
2	5	4,70	6,70	4,70
2	6	5,20	7,20	4,90

Uma análise de distorção consta dos seguintes passos:

1. Realizar uma análise de componentes principais como a apresentada anteriormente. Lembrar de utilizar os dados logaritmizados e aplicar a ACP em uma matriz de variância-covariância (Tabela 5).

Tabela 5. Coeficientes nos dois primeiros componentes principais dos dados apresentados na Tabela 4.

Variável	CP-1	CP-2
Altura	0,5838	0,7074
Largura	0,6640	-0,1335
Comprimento	0,4672	-0,6941

2. Calcular os escores de cada observação, centrando seu valor pela média da espécie. Isto é, subtrair cada escore pelo valor médio dos escores da espécie a que este pertença. A Tabela 6 apresenta os escores originais e os valores centrados para os dois primeiros componentes principais.

Tabela 6. Escores fatoriais, média dos escores por espécie e escores centrados pela média dos dois primeiros componentes principais dos dados apresentados na Tabela 4.

Espécie	Indivíduo	CP-1			CP-2		
		escore	média	centrado	escore	média	centrado
1	1	1,1046		-0,0627	-0,0738		-0,0029
1	2	1,1786	1,1674	0,0113	-0,0740	-0,0709	-0,0032
1	3	1,2189		0,0515	-0,0648		0,0061
2	4	1,1479		-0,0896	-0,1235		-0,0195
2	5	1,2549	1,2375	0,0174	-0,1013	-0,1039	0,0026
2	6	1,3097		0,0722	-0,0870		0,0169

Plotando os escores fatoriais nos dois primeiros componentes principais (Fig. 6), pode-se observar em relação a espécie 2 (observações 4,5 e 6) uma alta dependência de CP-2 em função de CP-1 (forma em função do tamanho). Assim, deve-se eliminar estes resíduos de tamanho nos componentes de forma, para que a diferenciação entre as espécies seja maximizada.

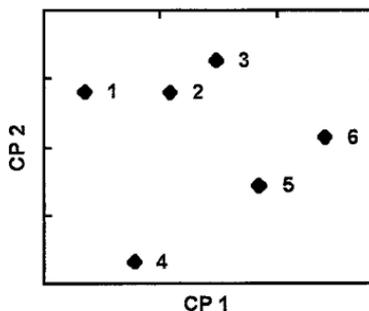


Fig. 6. Distribuição dos escores fatoriais nos 2 primeiros componentes principais dos dados apresentados na Tabela 4.

3. Calcular a média por espécie de cada variável. A Tabela 7 apresenta a transformação em logaritmos (base 10) e a média por espécie de cada variável.

Tabela 7. Transformação logarítmica e média por espécie das variáveis apresentadas na Tabela 6.

Espécie	Indivíduo	Altura		Largura		Comprimento	
		Log ₁₀	Média	Log ₁₀	Média	Log ₁₀	Média
1	1	0,607		0,716		0,588	
1	2	0,643	0,641	0,778	0,767	0,613	0,608
1	3	0,672		0,806		0,523	
2	4	0,591		0,763		0,633	
2	5	0,672	0,660	0,826	0,815	0,672	0,665
2	6	0,716		0,857		0,690	

4. Calcular a matriz de variância-covariância centrada pela média de cada espécie VC_{cen} . A variância e covariância centradas é calculada da forma usual, entretanto a média utilizada é a de cada espécie. A seguir é dado um exemplo de cálculo da variância s_{cen} e covariância cov_{cen} centradas pela média da espécie para a variável altura (w).

$$s_{cen-w} = \left[\sum_{i=1}^3 (W_i - \bar{W}_1)^2 + \sum_{i=4}^6 (W_i - \bar{W}_2)^2 \right] / (n-1) \quad (4)$$

onde, \bar{W}_1 é a média das alturas da espécie 1 e \bar{W}_2 é a média das alturas da espécie 2; i é o índice de cada indivíduo; n é o número de indivíduos.

$$s_{cen-w} = \left[(0,607 - 0,641)^2 + (0,643 - 0,641)^2 + (0,672 - 0,641)^2 + (0,591 - 0,660)^2 + (0,672 - 0,660)^2 + (0,716 - 0,660)^2 \right] / 5 = 0,0020$$

A fórmula para o cálculo da covariância da altura (w) com a largura (y) centrada pela média da espécie é:

$$\text{cov cen - wy} = \left[\sum_{i=1}^3 (W_i - \bar{W}_1) \cdot (Y_i - \bar{Y}_1) + \sum_{i=4}^6 (W_i - \bar{W}_2) \cdot (Y_i - \bar{Y}_2) \right] / (n - 1) \quad (5)$$

onde, \bar{Y}_1 é a média das larguras da espécie 1 e \bar{Y}_2 é a média das larguras da espécie 2.

$$\begin{aligned} \text{cov cen - wy} &= \left[(0,607 - 0,641) \cdot (0,716 - 0,767) + (0,643 - 0,641) \cdot (0,778 - 0,767) + \right. \\ &\quad \left. (0,762 - 0,641) \cdot (0,806 - 0,767) + (0,591 - 0,660) \cdot (0,763 - 0,815) + \right. \\ &\quad \left. (0,672 - 0,660) \cdot (0,826 - 0,815) + (0,716 - 0,660) \cdot (0,857 - 0,815) \right] / 5 = \\ &= 0,0018 \end{aligned}$$

Calculando para todas as variáveis:

$$VC_{\text{cen}} = \begin{bmatrix} 0,0020 & 0,0018 & 0,0010 \\ 0,0018 & 0,0018 & 0,0009 \\ 0,0010 & 0,0009 & 0,0005 \end{bmatrix}$$

5. Extrair o CP-1 da matriz VC_{cen} , calculando os escores das observações centrados pela média da espécie (Tabela 8).

Tabela 8. Escores fatoriais, média dos escores por espécie e escores centrados pela média no primeiro componente principal dos dados apresentados na Tabela 4.

Espécie	Indivíduo	escore	média	centrado
1	1	1,0753		-0,0625
1	2	1,1485	1,1378	0,0106
1	3	1,1897		0,0519
2	4	1,1098		-0,0915
2	5	1,2188	1,2013	0,0175
2	6	1,2752		0,0740

Os escores centrados da ACP acima serão denominados de S .

6. Calcular o coeficiente angular β_0 da regressão de CP-2 centrado (Tabela 6) em função de S (Tabela 8):

$$\text{CP-2}_{\text{cen}} = \beta_0 S \quad (6)$$

$$\text{CP-2}_{\text{cen}} = 0.169 S$$

7. Calcular os coeficientes angulares da regressão múltipla de S (Tabela 8) em função de CP-1 e CP-2 centrados (Tabela 6):

$$S = \beta_1 \cdot \text{CP-1}_{\text{cen}} + \beta_2 \cdot \text{CP-2}_{\text{cen}} \quad (7)$$

$$S = 0,989 \cdot \text{CP-1}_{\text{cen}} + 0,150 \cdot \text{CP-2}_{\text{cen}}$$

8. Calcular os escores de cada indivíduo i no novo eixo H da seguinte maneira:

$$H_i = \text{escore_cp-1}_i \cdot (-\beta_0 \cdot \beta_1) + \text{escore_cp-2}_i \cdot (1 - \beta_0 \cdot \beta_2) \quad (8)$$

no presente caso:

$$H_i = \text{escore_cp-1}_i \cdot (-0,169 \cdot 0,989) + \text{escore_cp-2}_i \cdot (1 - 0,169 \cdot 0,150)$$

para a observação 1, por exemplo:

$$H_1 = 1,1046 \cdot (-0,169 \cdot 0,989) - 0,0738 \cdot (1 - 0,169 \cdot 0,150) = -0,2566$$

A Tabela 9 apresenta os escores fatoriais no eixo H para todos os indivíduos.

Tabela 9. Escores fatoriais da ACP (Tabela 6) e do eixo distorcido H dos dados apresentados na Tabela 4.

Espécie	Indivíduo	CP-1	CP-2	H
1	1	1,1046	-0,0738	-0,2566
1	2	1,1786	-0,0740	-0,2692
1	3	1,2189	-0,0648	-0,2669
2	4	1,1479	-0,1235	-0,3122
2	5	1,2549	-0,1013	-0,3085
2	6	1,3097	-0,0870	-0,3037

9. Plotar o eixo distorcido H em função de CP-1.

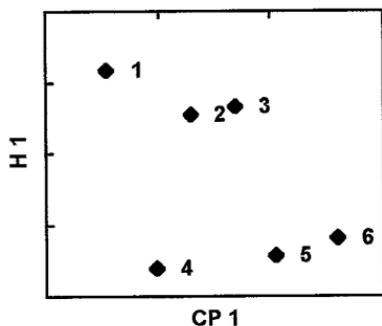


Fig. 7. Distribuição dos escores fatoriais no primeiro componente principal e no primeiro componente distorcido (H_1) dos dados apresentados na Tabela 1.

Observe como a separação das duas espécies melhorou e a dependência de H (forma) em função de CP-1 (tamanho) diminuiu.

Para calcular as contribuições de cada variável na diferenciação de formas em cada eixo deve-se utilizar a seguinte equação:

$$H_{\text{coef.x}} = \text{Coef.PC-1}(-\beta \cdot \beta_1) + \text{coef.PC-2} \cdot (1-\beta \cdot \beta_2) \quad (9)$$

Aplicando a equação acima para cada variável:

$$H_{\text{altura}} = 0,584 \cdot (-0,169 \cdot 0,989) + 0,707 \cdot (1 - 0,169 \cdot 0,150) = 0,592$$

$$H_{\text{largura}} = 0,664 \cdot (-0,169 \cdot 0,989) - 0,133 \cdot (1 - 0,169 \cdot 0,150) = -0,241$$

$$H_{\text{comprimento}} = 0,467 \cdot (-0,169 \cdot 0,989) - 0,694 \cdot (1 - 0,169 \cdot 0,150) = -0,755$$

Análise discriminante independente do tamanho. A análise das funções discriminantes (ou canônicas) ou simplesmente análise discriminante (ADIS) diferencia-se de uma ACP basicamente pela hipótese da existência de grupos (e.g., populações, espécies, comunidades) que são estabelecidos a priori (Klecka, 1980; Valentin, neste volume). A partir da definição dos grupos, a ADIS procura gerar novos eixos (ou funções) que maximizem a variância existente entre os grupos e minimizem a variância dentro dos grupos; enquanto na ACP procura-se maximizar a variância entre as observações independente do grupo ao qual pertence. Além do mais, a ADIS apresenta uma teoria estatística por trás que permite realizar inferências acerca da semelhança existente entre os grupos previamente estabelecidos, e acessar a probabilidade de um determinado indivíduo (observação) pertencer a um determinado grupo.

A análise discriminante independente do tamanho (ADIT) é o nome dado a ADIS realizada em um conjunto de dados morfométricos do qual é retirada grande parte da informação relacionada ao tamanho, tratando apenas da forma. Este procedimento é bastante útil no sentido de controlar a variação de formas devido ao tamanho dentro dos grupos estabelecidos, corrigindo os possíveis erros associados à inclusão de indivíduos de diferentes classes de idades ou de sexos diferentes, por exemplo, em um mesmo grupo (Reis *et al.*, 1990). Erros esses, que não controlados, podem originar variações dentro dos grupos que mascarem as diferenças entre os grupos.

Utilizando os dados "morfométricos" dos triângulos apresentados na Fig. 3 (Tabela 1) serão apresentados os passos para realizar uma ADIT:

1. Estipulando os triângulos da Fig. 3 (Tabela 1) de formas semelhantes como os grupos à terem suas formas comparadas, deve-se calcular a matriz de variância-covariância centrada pela média dos grupos VC_{cen} com os dados logaritmizados (base 10 no presente caso):

$$VC_{\text{cen}} = \begin{bmatrix} 0,0094 & 0,0093 & 0,0094 \\ 0,0093 & 0,0092 & 0,0092 \\ 0,0094 & 0,0092 & 0,0093 \end{bmatrix}$$

2. Calcular os escores fatoriais no primeiro componente principal da matriz acima (Tabela 10).

Tabela 10. Escores fatoriais do CP-1 de uma matriz de variância-covariância centrada pela média do grupo (CP-1centvar) dos dados morfométricos apresentados na Tabela 1.

Num.	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Escore	0.8817	1.1019	1.2764	0.8950	1.0953	1.2707	0.9160	1.1331	1.2997

3. Regredir cada variável (y:valores originais das variáveis) em função de CP-1 (x:escores fatoriais; tamanho) calculado no passo acima (Tabela 11).

Tabela 11. Coeficientes angulares e lineares das regressões entre cada variável morfométrica (lado) e CP-1 (Tabela 10) dos dados morfométricos da Tabela 1.

Lado	coeficiente angular (b)	coeficiente linear (a)
A	5,425	-1,699
B	6,697	-2,328
C	5,136	-1,633

4. Calcular os resíduos das observações para cada regressão das variáveis em função de CP-1centvar (Tabela 10 e Tabela 11). O resíduo de uma observação de acordo com o modelo é a diferença entre a medida da observação e a previsão do modelo (i.e., o que não é explicado pelo modelo). Como os modelos apresentados expressam a dependência de cada variável em função do tamanho, a parte não prevista pelo modelo devem ser resíduos de forma. A título de exemplo o resíduo para o triângulo 1 (Tabela 1) para a variável Lado 1 deve ser calculado da seguinte forma:

Observado:

$$\text{Obs.ladoA} = 3,350 \text{ cm}$$

Previsto:

$$\text{Lado A}_{\text{prev.}} = a_{\text{ladoA}} + b_{\text{ladoA}} \cdot \text{CP-1centvar}_{\text{obs}}$$

$$\text{Lado A}_{\text{prev.}} = -1,699 + 5,425 \cdot 0,8817 = 3,084$$

Resíduo:

$$\text{Res.} = \text{Lado A}_{\text{obs}} - \text{Lado A}_{\text{prev}}$$

$$\text{Res.} = 3,350 - 3,084 = 0,265$$

Os resíduos para todas as observações em todas as variáveis são apresentados na Tabela 12.

Tabela 12. Resíduos das regressões de cada lado dos triângulos da Fig. 3 (Tabela 1) em função de CP-1centvar. Os grupos foram determinados de acordo com a forma dos triângulos da Fig. 3.

Grupo	Observação	Lado A	Lado B	Lado C
1	1	0,266	-0,228	0,104
1	2	0,222	-0,552	-0,027
1	3	0,475	-0,520	0,077
2	4	0,044	0,034	0,036
2	5	-0,043	-0,307	0,007
2	6	0,105	-0,183	0,106
3	7	-0,270	0,493	-0,072
3	8	-0,448	0,489	-0,187
3	9	-0,351	0,774	-0,043

5. Realizar uma análise discriminante dos resíduos (Tabela 12) de acordo com os grupos determinados a priori (Tabela 13). No presente caso, os grupos foram determinados de acordo com a forma do triângulo na Fig. 3.

Tabela 13. Resultado da análise discriminante independente do tamanho a partir dos resíduos de forma apresentados na Tabela 12.

Função Discriminante	1	2
Percentual de explicação	92,07	7,93
Lambda de Wilk	0,015	0,343
X^2 -Lambda de Wilk	21,11 *	5,36 n.s.

* $P < 0,01$; n.s. não significativo.

A maior parte da variação de forma entre os grupos estabelecidos é expressa pela função discriminante 1 (FD-1), que é a única significativa. A significância de uma função discriminante é usualmente calculada pelo Lambda de Wilk, assumindo-se normalidade dos dados e que a matriz de variância-covariância dentro dos grupos seja igual para todos os grupos (Manly, 1986). Observe que ao contrário da ACP, onde o número de componentes extraídos é igual ao número de variáveis v , em uma ADIS são extraídas $v-1$ funções.

A Tabela 14 apresenta os coeficientes de cada variável nas duas funções discriminantes extraídas.

Tabela 14. Coeficientes da análise discriminante independente do tamanho e correlação de cada variável com cada função.

Função Disc.	1	r	2	r
Lado A	0,312	0,964 *	-1,507	-0,199 n.s.
Lado B	-0,966	-0,972 *	-0,894	0,008 n.s.
Lado C	0,587	0,788 *	1,703	0,247 n.s.

* $P < 0,01$; n.s. não significativo.

Em uma análise discriminante, o melhor critério para avaliar a importância de um carácter em uma determinada função, é a correlação entre cada

escore individual em cada função e os valores originais das variáveis para cada indivíduo (Strauss, 1985). Este critério é mais importante do que o valor dos coeficientes nas variáveis, visto que em uma ADIS se dois caracteres são altamente correlacionados apenas um deles apresentará um coeficiente alto (positivo ou negativo) enquanto o outro apresentará um coeficiente próximo de zero (Morrison, 1976). Deste modo, dado que somente FD-1 foi significativa (Tabela 13), apenas coeficientes neste eixo apresentam-se significantes. Os mais significantes foram os lados A e B com sinais opostos, indicando direções (alometrias) opostas ao longo do “crescimento”, porém por ser uma análise independente do tamanho, não pode-se inferir acerca do sinal desta alometria.

6. Calcular os escores fatoriais de cada indivíduo e os centróides (i.e., média dos escores por grupo pré-determinado) de cada grupo (Tabela 15).

Tabela 15. Escores fatoriais e centróides dos grupos da ADIT realizada nos dados morfométricos apresentados na Tabela 1.

Grupo	Observação	FD-1		FD-2	
		escore	centróide	escore	centróide
1	1	3,011		-0,040	
1	2	3,541	3,867	-1,074	-1,130
1	3	5,050		-2,276	
2	4	0,260		0,100	
2	5	1,659	1,402	2,407	1,548
2	6	2,286		2,136	
3	7	-4,233		-0,465	
3	8	-5,769	-5,269	-0,791	-0,418
3	9	-5,804		0,003	

7. Plotar os centróides dos grupos (pode-se também plotar os escores junto com os centróides):

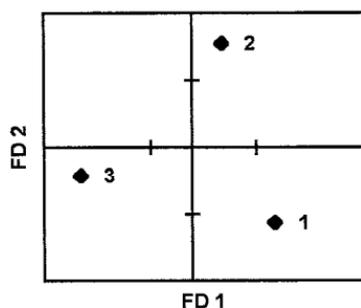


Fig. 8. Distribuição dos centróides da ADIT nas 2 primeiras funções discriminantes dos dados apresentados na Tabela 1.

8. Como foi mencionado, em uma ADIS é possível calcular a probabilidade de uma determinada observação pertencer ao seu grupo de origem, em casos onde os dados apresentem distribuição normal. Caso uma observação não pertença ao

grupo de origem, é possível determinar o seu verdadeiro grupo. A Tabela 16 apresenta o percentual de observações nos grupos de origem.

Tabela 16. Porcentual corretamente alocado por uma ADIT nos grupos de origem das observações apresentadas na Tabela 1.

Grupo atual	Grupo de origem		
	1	2	3
1	100,0	0	0
2	0	100,0	0
3	0	0	100,0

No presente caso, a ADIT alocou corretamente todos os indivíduos em seus grupos previstos (i.e., previamente determinados).

Essencialmente as duas técnicas independentes do tamanho apresentam abordagens equivalentes para a retirada da informação residual do tamanho em eixos de forma. No entanto, algumas considerações acerca da diferença entre estas duas abordagens devem ser feitas: (1) A ACP é uma análise exploratória (i.e., sem uma abordagem inferencial), ao contrário da ADIS (ou na forma independente do tamanho ADIT) onde é testada a hipótese nula de que os grupos estabelecidos *a priori* vêm de uma mesma população (i.e., de um único conjunto de dados); (2) A ACP, mesmo no caso da análise de distorção, mescla informações alométricas (i.e., de tamanho e forma), enquanto que a ADIT apresenta apenas a variação devida a alteração de forma. Deste modo, aconselha-se que a ADIT seja utilizada após o conhecimento dos padrões alométricos dos grupos em estudo, com o objetivo de testar se estes padrões podem dar origem a variações significantes entre as formas estudadas (Peres-Neto & Bizerril, 1994; Mazzoni & Peres-Neto, 1994).

Coefficiente alométrico multivariado

Até o presente momento, os padrões de variações entre formas de diferentes grupos foram avaliados de maneira relativa, sem no entanto evidenciar as direções de crescimento de cada variável em cada grupo em estudo. Estas direções, ou alometrias, são importantes no sentido de testarem-se hipóteses adaptativas para os grupos em questão (Reis, 1988). Deste modo, caracterizando as direções de cada grupo individualmente à luz das relações filogenéticas dos grupos em questão e da ecologia pode-se, por exemplo, avaliar processos de convergência (i.e., homoplasias) e divergências entre os grupos em estudo.

Coefficientes alométricos são medidos comumente como o coeficiente angular da equação 1. Entretanto, dado que o primeiro componente principal captura a maior parte da variância dos dados originais, concentrando esta variância em apenas um vetor, pode-se supor que este represente a melhor estimativa de tamanho dentre todas as variáveis, no desconhecimento da ideal. Neste contexto, Jolicouer (1963) desenvolveu uma generalização da equação alométrica para o caso multivariado a partir de uma matriz de variância-covariância dos logaritmos dos dados originais.

Jolicouer demonstrou que se todas as proporções de um organismos permanecem constantes à medida que seu tamanho aumenta (i.e., isometria), o coeficiente de qualquer variável (escalonado pelo fator k da equação 3) no primeiro componente principal será igual a:

$$I = \frac{1}{\sqrt{p}} \quad (10)$$

onde p é o número de variáveis. Desta forma, dividindo-se cada coeficiente de cada variável do CP-1 por I , novos coeficientes são produzidos de tal maneira com que se um coeficiente for menor do que 1 indica uma alometria negativa da variável em questão, enquanto que um valor maior do que 1 indica uma alometria positiva em relação ao vetor geral de tamanho (CP-1). Valores iguais a 1 são interpretados como isometrias. Estes novos coeficientes são denominados de coeficientes alométricos multivariados (CAM).

Na Tabela 17 são apresentados os valores de cada lado das duas séries de triângulos apresentados na Fig. 1.

Tabela 17. Valores aproximados para cada lado dos triângulos apresentados na Fig. 1 em suas séries originais.

lado triângulo	série 1			série 2		
	A	B	C	A	B	C
1	1,00	2,30	2,00	2,30	1,00	2,00
2	1,10	2,95	3,00	2,70	1,10	3,00
3	2,60	3,00	4,00	3,40	2,35	4,00
4	3,95	3,55	5,00	3,90	3,51	5,00
5	5,00	3,50	6,00	3,90	4,60	6,00
6	6,85	3,40	7,00	3,60	6,95	7,00
7	9,40	5,00	8,00	5,00	9,40	8,00

Os coeficientes de cada variável e os seus respectivos CAMs para os dados da Tabela 17 são apresentados na Tabela 18.

Tabela 18. Coeficientes no primeiro componentes principal, valor para o coeficiente isométrico (I) e os coeficientes alométricos multivariados (CAM) de cada variável.

Série lado	1			2		
	coeficiente	$I(1/\sqrt{3})$	CAM	coeficiente	$I(1/\sqrt{3})$	CAM
A	0,8529		1,4774	0,2360		0,4088
B	0,2073	0,5773	0,3591	0,8466	0,5773	1,4665
C	0,4791		0,8299	0,4770		0,8263

Como foi visto acima, um CAM é calculado dividindo-se cada coeficiente no CP-1 por I . Por exemplo, o CAM da variável 1 na série 1 é igual a: $CAM_1 = 0,8529/0,5773 = 1,4774$.

O padrão observado na alteração das proporções entre os triângulos apresentados na Fig. 1 ao longo das duas séries é bastante consistente com os resultados

obtidos (Tabela 18). A medida que o lado A cresce proporcionalmente mais na série 1 (CAM=1,477), diminui na série 2 (CAM=0,409). Padrão inverso ocorre com o lado B. O lado C apresenta direções de crescimento negativas nas duas séries.

Alguns estudos que correlacionam coeficientes alométricos bivariados com multivariados vêm encontrando resultados consistentes entre as duas abordagens (Davies & Brown, 1972; Shea, 1985). Esta alta correlação ocorre sempre que o carácter morfológico utilizado como variável independente (i.e., tamanho) em estudos bivariados apresenta um CAM isométrico. Entretanto, de acordo com o teorema de Mosimann (1970) apresentado anteriormente, dificilmente consegue-se identificar qualquer variável que tenha suas proporções alteradas independentemente do crescimento. Deste modo, a abordagem multivariada para coeficientes alométricos deve ser a mais indicada na ausência de uma variável de tamanho apropriada (i.e., isométrica).

Testando parâmetros por procedimentos de reamostragem e de aleatorização

Um dos principais problemas relacionados ao teste de hipóteses acerca de dados biológicos é o desconhecimento da distribuição de probabilidade dos parâmetros amostrados. Muitas vezes os dados originais não seguem nenhuma distribuição conhecida; em outros casos a amostra é muito pequena para determinar-se sua distribuição. Deste modo, o trabalho com dados biológicos, no presente caso os morfológicos, apresenta uma rotineira dificuldade de responder-se perguntas como: A diferença entre as formas de cinco populações de uma mesma espécie é significativa? Quais variáveis morfométricas apresentam coeficientes alométricos diferentes entre si? Questões como estas vêm sendo testadas através de processos estatísticos conhecidos como procedimentos de reamostragem e de aleatorização, que não necessitam o conhecimento da distribuição de probabilidade ao qual os dados em questão pertencem.

Processos de reamostragem

Os procedimentos de reamostragem constam em amostrar os próprios dados originais (i.e., reamostrar) no sentido de gerar erros padrões e intervalos de confiança, e de testar hipóteses através destas estimativas. Dois dos processos mais utilizados são as técnicas "Jackknife" e "Bootstrap" ainda sem tradução adequada para o português. Para uma revisão bastante completa ver Miller (1974) e Efron (1982), e em ecologia e evolução ver Crowley (1992).

Técnica de "Jackknife". Esta técnica permite gerar um estimador melhor (i.e., mais próximo do parâmetro populacional) para o parâmetro em estudo (e.g., coeficiente alométrico), denominado estimador "jackknife". A abordagem mais simples desta técnica consiste em gerar todas as sub-amostras possíveis a partir da retirada de uma observação (e.g., indivíduo) não repetida. Assim, a partir de uma amostra de 30 indivíduos, 30 sub-amostras diferentes são realizadas. Para cada sub-amostra é

calculado o parâmetro em estudo, denominado de pseudo-valor. Com todas as sub-amostras realizadas, calculamos a média $\theta_{(\bullet)}$ destes pseudo-valores. A partir de $\theta_{(\bullet)}$, a estimativa do erro do parâmetro amostrado é dada por:

$$\text{erro} = (n-1) \cdot (\theta_{(\bullet)} - \theta) \quad (11)$$

onde, θ é o valor do parâmetro calculado para toda a amostra e n é o tamanho da amostra. A estimativa "jackknife" do parâmetro θ_{jack} é: $\theta_{\text{jack}} = \theta - \text{erro}$. A estimativa da variância s_{jack}^2 é dada por: $s_{\text{jack}}^2 = s_{\text{pseudo}}^2/n$; onde s_{pseudo}^2 é a variância amostral (i.e., calculada com $n-1$ graus de liberdade) dos n pseudo-valores. A estimativa do erro padrão é dado por: $s_{\text{jack-ep}} = \sqrt{s_{\text{jack}}^2 / n}$.

A partir da Tabela 17, será calculado o estimador "Jackknife" para o coeficiente alométrico multivariado das três variáveis (lados). A Tabela 18 apresenta os pseudo-valores para cada sub-amostragem realizada.

Tabela 18. Pseudo-valores para cada sub-amostragem realizada nos dados apresentados na Tabela 17 a partir da Fig. 1.

sub-amostragens sem o triângulo	Pseudo-valores para os coeficientes alométricos multivariados					
	lado série 1			lado série 2		
	A	B	C	A	B	C
1	1,5387	0,3106	0,7321	0,3583	1,5332	0,7218
2	1,4238	0,4196	0,8926	0,4198	1,4281	0,8855
3	1,4782	0,3555	0,8298	0,4144	1,4641	0,8275
4	1,4770	0,3573	0,8312	0,4040	1,4680	0,8257
5	1,4779	0,3681	0,8248	0,4077	1,4705	0,8194
6	1,4687	0,4074	0,8227	0,4668	1,4494	0,8253
7	1,4828	0,2683	0,8540	0,3679	1,4582	0,8593

obs.: Lembre que o pseudo-valor 1 do CAM da variável A da série 1 (1,5387) foi calculado sem a inclusão do triângulo 1, o pseudo-valor 2 sem a inclusão do triângulo 2, e assim por diante.

Agora calcula-se a média dos pseudo-valores $\theta_{(\bullet)}$, o erro da estimativa inicial, a variância da estimativa "jackknife" s_{jack}^2 e o erro padrão da estimativa "jackknife" $s_{\text{jack-ep}}$ (Tabela 19).

Tabela 19. Coeficientes alométricos multivariados (CAM) (Tabela 18), média dos pseudo-valores da estimativa "jackknife" de CAM ($\theta_{(\bullet)}$) (Tabela 18), erro da estimativa inicial (erro), estimativa "jackknife" (θ_{jack}), variância (s_{jack}^2) e erro padrão da estimativa "jackknife" ($s_{\text{jack-ep}}$) dos dados apresentados na Tabela 17. Lembre que: $s_{\text{jack}}^2 = s_{\text{pseudo}}^2/n$ e $s_{\text{jack-ep}} = \sqrt{s_{\text{jack}}^2 / n}$.

série 1						
lado	CAM (θ)	$\theta_{(\bullet)}$	erro (eq. 11)	$\theta_{\text{jack}}(\text{CAM-erro})$	s_{jack}^2	$s_{\text{jack-ep}}$
A	1,4774	1,4781	0,0042	1,4732	0,0001	0,0038
B	0,3591	0,3552	-0,0234	0,3825	0,0004	0,0075
C	0,8299	0,8267	-0,0192	0,8491	0,0003	0,0069
série 2						
A	0,4088	0,4055	-0,0033	0,4121	0,0002	0,0051
B	1,4665	1,4673	0,0008	1,4673	0,0002	0,0046
C	0,8263	0,8235	-0,0028	0,8291	0,0004	0,0073

Técnica de “Bootstrap”. Esta técnica consiste em amostrar n observações com reposição da amostra original de tamanho n . Assim para uma amostra de 40 observações, cada réplica amostra 40 observações com reposição. Desta maneira, para $n=40$ são possíveis 40^{40} amostragens. Entretanto, basta um pequeno número comparado com as possibilidades para gerar uma estimativa “bootstrap” e o seu erro padrão. Segundo Crowley (1992), é necessário um número mínimo de 1000 re-amostragens para a utilização desta técnica. A média das réplicas “bootstrap” é considerada como a melhor estimativa do parâmetro em questão; e o desvio padrão destas réplicas como a estimativa do erro padrão do parâmetro em questão. A princípio, esta técnica é mais eficiente do que a técnica “Jackknife” quando os dados apresentam uma grande variação (Efron 1982), isto é, quando os pseudo-valores são muito diferentes entre si. Para maiores detalhes acerca desta técnica ver Efron (1982) e Manly (1991). Para a aplicação específica em análises de componentes principais ver Jackson (1993, 1995) e Mehlman *et al.* (1995).

Processos de aleatorização

A idéia básica envolvida nos processos de aleatorização pode ser revista em Paes & Blinder (neste volume). Aqui apenas será apresentada uma aplicação deste processo no sentido de verificar quantos eixos morfométricos devem ser analisados em uma Análise Discriminante Independente do Tamanho.

Em qualquer análise fatorial, um aspecto importante é o reconhecimento da significância estatística de cada fator gerado. Entretanto, esta significância tem sido abordada assumindo-se que as variáveis mensuradas têm distribuição normal. Não obstante, sabe-se que em estudos taxonômicos dificilmente as variáveis possuem esta distribuição. Assim, será descrito um procedimento de aleatorização onde a significância de cada função discriminante é testada, sem a necessidade do conhecimento da distribuição de probabilidade das variáveis estudadas.

Como foi visto, deve-se estabelecer grupos a priori em uma ADIT assumindo-se a hipótese de que a variação dentro do grupo é menor do que a variação entre os grupos. Se a hipótese é verdadeira, ao aleatorizar os indivíduos mensurados entre os grupos determinados, o autovalor de cada função será significativamente menor do que o observado (i.e., indivíduos alocados em seus grupos originais). A partir do momento em que um autovalor é menor do que o esperado ao acaso (i.e., indivíduos alocados aleatoriamente entre os grupos), deve-se encerrar a análise das funções restantes.

O procedimento consta dos seguintes passos:

1. Realizar uma ADIT com os indivíduos alocados em seus grupos originais (i.e., ADIT observada).
2. Aleatorizar os indivíduos entre os grupos, respeitando o tamanho original de cada um deles.
3. Realizar uma ADIT com os grupos determinados em 2.

4. Repetir os passos 2 e 3 o maior número de vezes possível.
5. Construir intervalos de confiança para os autovalores de cada eixo gerado no passo 4.
6. Comparar os valor observados (passo 1) com esperados sob a hipótese de aleatoriedade, isto é, de ausência de significância do eixo em questão (passo 5).

A título de ilustração, foram avaliadas 14 variáveis morfométricas em 5 espécies de peixes pertencentes às famílias Pimelodidae (1-*Rhamdia sebae*, 2-*Pimelodella lateristriga*), Loricariidae (3-*Loricariichthys anus*, 5-*Hypostomus cf. punctatus*), Trichomycteridae (4-*Trichomycterus immaculatus*) e Auchenipteridae (6-*Parauchenipterus striatulus*).

As Fig. 9a e Fig. 9b apresentam, respectivamente, os escores fatoriais obtidos na ADIT realizada com a alocação real (i.e., observada) dos indivíduos em seus grupos pré-estabelecidos (neste caso as espécies), e uma das 30 alocações aleatórias utilizadas. Observe que os grupos originais discriminam-se bastante bem.

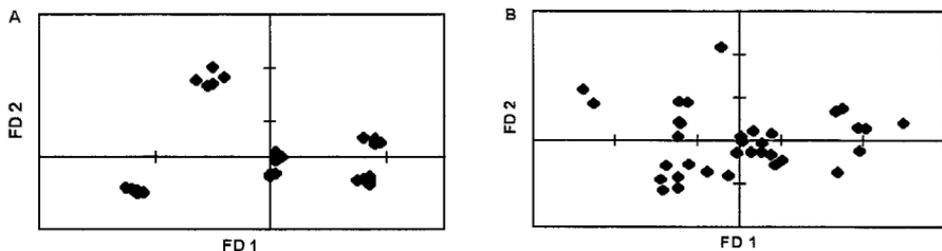


Fig. 9. Distribuição dos escores fatoriais nas 2 primeiras funções discriminantes. a- indivíduos alocados no seu grupo original; b- indivíduos alocados aleatoriamente entre os grupos.

Através da aplicação do método descrito pode-se concluir que apenas o último fator não é significativo na discriminação das espécies estudadas (Fig. 10).

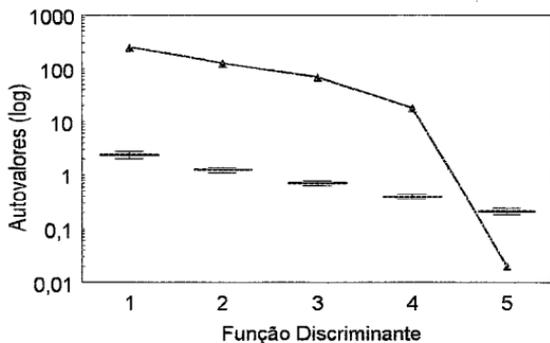


Fig. 10. Comparação entre a alocação observada e os 30 autovalores gerados de acordo com os indivíduos alocados aleatoriamente entre os grupos. Barras representam 1 erro padrão.

Aplicações morfométricas em estudos ecológicos - uma breve introdução

Um dos principais focos em ecologia evolutiva é compreender a variabilidade fenotípica na natureza (Conover & Schultz, 1995). As técnicas multivariadas apresentadas aqui, como foram vistas, geram um espaço simplificado que permite a comparação entre tamanhos e formas (i.e., fenótipos) dos grupos estudados. Deste modo, a distância entre os escores fatoriais de dois indivíduos, ou de dois grupos através de seus centróides (i.e., média dos escores fatoriais dos indivíduos de um grupo), representam as diferenças morfológicas entre os mesmos. Como as análises multivariadas estudadas apresentam seus fatores em um espaço euclidiano, podemos tratar as diferenças entre escores através de medidas de similaridade ou distância (dissimilaridade) que respeitem este espaço (Fig. 3 de Valentin, neste volume).

Pelos mais diversos motivos, uma boa parte dos trabalhos em ecologia utilizam informações morfométricas. Estes motivos variam desde a facilidade com que dados morfométricos podem ser adquiridos e comparados entre diferentes estudos (Ricklefs & Travis, 1980), até o fato de que a utilização de medidas morfométricas permite caracterizar os efeitos seletivos de diferentes etapas evolutivas de maneira mais precisa do que parâmetros sujeitos a alterações de condições locais (e.g., abundância, recurso, microhabitat) (Peres-Neto, 1995).

Recentemente, foi publicado o livro intitulado "Ecological Morphology" editado por Wainwright & Reilly (1994) que procurou apresentar diversas linhas de estudos relacionadas à aplicação da morfologia em estudos ecológicos. Estes autores diferenciam a ecomorfologia da ecologia fisiológica por tratar da importância não só do ambiente físico (abiótico), mas também do ambiente biótico (interações biológicas) na formação da morfologia. Neste volume, Ricklefs & Miles (1994) apresentam que as análises ecomorfológicas possuem três finalidades: (1) realizar inferências ecológicas através da disposição das espécies no espaço morfométrico; (2) medir a relação entre ecologia e morfologia no sentido de validar a finalidade anterior; e (3) elucidar a importância do comportamento e do desempenho dos organismos como mediadora das relações ecomorfológicas. Ricklefs & Miles apresentam algumas generalizações relacionadas a análises ecomorfológicas. Dentre elas, algumas são apresentadas a seguir.

Adaptação e convergência de espécies

Estudos nesta área apresentam como objetivo central determinar a relação entre morfologia e ambiente, no sentido de testar a adaptação de determinados fenótipos ao ambiente em questão. Assim, fenótipos semelhantes devem apresentar usos de habitats mais semelhantes do que o esperado ao acaso. Em adição, podem-se testar hipóteses de convergência evolutiva onde linhagens independentes desenvolvem a mesma característica (i.e., homoplasia), no nosso caso morfológica, em resposta a ambientes semelhantes. Testes desta natureza podem ser de grande importância no sentido de gerar cenários evolutivos para a compreensão dos mecanismos de especiação, em especial aqueles relacionados à seleção natural.

Douglas & Matthews (1992) procuraram testar a hipótese de que dados morfológicos podem caracterizar a ecologia das espécies em estudo. Eles mediram 12 variáveis relacionadas ao microhabitat, dieta alimentar e 34 variáveis morfológicas de 17 espécies de peixes de um rio norte-americano. Uma das técnicas morfométricas utilizada foi a análise de distorção. A partir desta, os autores construíram uma matriz de distância entre as espécies através dos escores fatoriais dos eixos 2-4. Os dados tróficos foram transformados em porcentagem de ocorrência por espécie, que foram comparadas através de uma matriz de correlação. Foi também calculada a matriz de distância entre as espécies para o uso de microhabitat. Através do teste de Mantel (Manly, 1991), os autores testaram a correlação duas-a-duas entre as três matrizes. Os autores encontraram uma relação entre a forma do corpo e o uso de microhabitat, porém nenhuma relação com a dieta, demonstrando deste modo apenas uma relação parcial entre a morfologia e a ecologia entre as espécies estudadas. Em uma abordagem semelhante, Wikramanayke (1990) encontrou uma relação positiva entre morfologia, dieta e uso de microhabitat em peixes de rios na Sri Lanka. Este autor discute que seus resultados podem ser função de ajustes evolutivos para facilitar a partição de recursos diminuindo, assim, a competição interespecífica.

Convergência de comunidades

Se um conjunto de espécies pode apresentar convergência evolutiva, será que comunidades que habitam diferentes regiões em habitats semelhantes também não podem? (Schluter & Ricklefs, 1993). Apesar deste tema apresentar discussões já bastante antigas (e.g., Hutchinson 1959), recentemente vêm se produzindo uma quantidade numerosa de artigos nesta linha. Dentre os mais citados está o trabalho de Schluter (1986).

Schluter apresenta um método indireto para acessar a convergência de comunidades. Ele considera este método indireto, pois dificilmente pode-se garantir que as comunidades estudadas são evolutivamente independentes. Seu método baseia-se na amostragem de comunidades em um mesmo tipo de habitat (e.g., savana tropical) em diferentes partes do mundo (e.g., Américas do Norte, Central e do Sul). Obviamente, nem todos os continentes amostrados possuem todos os habitats estudados. Assim, para um determinado tipo de habitat são comparadas apenas as regiões que a possuem. Para cada habitat em cada região são amostradas várias comunidades, no sentido de gerar réplicas para utilizar um modelo de análise de variância para testar a convergência das diferentes regiões estudadas. Além do mais, seu método permite diferenciar fontes de variação relacionadas à diferenças geográficas e históricas (i.e, diferenças na origem das comunidades em questão).

Schluter estudou a convergência de comunidades de tentilhões em 8 tipos de habitats distribuídos em 5 regiões do mundo. Quatro variáveis de estrutura de comunidades baseadas na morfologia foram avaliadas: tamanho (CP-1), forma (CP-2), desvio padrão do tamanho e da forma. Estas variáveis indicam o grau de diferença e amplitude de diferenciação dos nichos das espécies nas comunidades em questão. Para cada habitat em cada região foi utilizada a média por espécie destas

variáveis. Foram observadas convergências significativas para a forma e o tamanho, entretanto não para os desvios. Schluter atribui as diferenças observadas nos desvios a fatores históricos na origem das comunidades.

Organização de comunidades

Qualquer comunidade é composta por uma parcela menor do que a das espécies potencialmente colonizadoras (Elton, 1933). Uma das hipóteses utilizadas para explicar este padrão na estruturação de comunidades é a competição interespecífica (Ricklefs & Travis, 1980; Schluter & Grant, 1984), a qual ao longo do tempo evolutivo pode resultar em fenômenos como deslocamento de caracteres ou exclusão competitiva (Arthur, 1987). Deste modo, as comunidades estruturadas por interações competitivas devem apresentar algum limite de similaridade no uso de recursos que possa garantir a coexistência das espécies (MacArthur, 1965).

A teoria do limite de similaridade sugere que a comunidade pode limitar o número de espécies que podem estabelecer seus nichos. Esses nichos são limitados por competição dando origem aos conceitos de “empacotamento de espécies” (May & MacArthur, 1972) e ao de “regras de associação” (Diamond, 1975).

Durante as últimas três décadas, técnicas morfométricas vêm sendo aplicadas com o objetivo de verificar a importância da competição na organização de comunidades e o nível de competição interespecífica entre espécies (Ricklefs & Miles, 1994). Diversos trabalhos nos mais diversos grupos de animais vêm demonstrando a relação entre morfologia e ecologia, especialmente quanto ao uso de habitat e a dieta (Scheibe, 1987). Assim, a morfologia pode ser aplicada como uma variável para testar hipóteses relacionadas a organização e estrutura de comunidades.

Uma comunidade estruturada é aquela em que as espécies co-existent são uma amostra não aleatória de um conjunto de espécies potencialmente colonizadoras (Lockwood & Moulton, 1994). Portanto, comunidades estruturadas por competição devem apresentar espécies com ecologias (i.e., morfologias) mais diferenciadas do que esperado ao acaso.

Vamos imaginar um conjunto de ilhas onde cada uma represente uma comunidade de passáros. Se a comunidade de uma ilha qualquer é estruturada, esta deve apresentar espécies com ecologias (morfologias) mais diferentes entre si do que esperado por um grupo de passáros retirado ao acaso do conjunto de espécies de todas as ilhas juntas. Para testar esta hipótese como estas, diversos trabalhos foram desenvolvidos aplicando modelos nulos (Paes & Blinder, neste volume) no sentido de gerar comunidades imaginárias (comunidades nulas) onde os efeitos de competição são anulados pelo simples sorteio, sem reposição, da lista de espécies de todas as comunidades em estudo. Gerado um grande número de comunidades nulas (e.g., 1000), calcula-se para cada uma delas e a comunidade original, uma estatística que expresse o grau de organização das mesmas. Diversos estudos que utilizam a morfologia expressam o grau de organização entre as espécies como a distância média em relação ao vizinho mais próximo (DMVMP) em um espaço morfométrico

multivariado, isto é, em relação a espécie que apresenta a morfologia mais semelhante (Ricklefs & Travis, 1980; Ricklefs *et al.*, 1981; Scheibe, 1987; Juliano & Lawton, 1990; De Marco, 1992; Peres-Neto, 1995). Em adição, é calculada o desvio padrão de DMVMP (DPDMVMP) para cada comunidade para verificar o grau de espaçamento entre nichos das espécies em questão (Ricklefs & Miles, 1994).

Uma comunidade que apresenta uma DMVMP maior do que esperado ao acaso, apresenta espécies com diferenças entre nichos maiores do que esperado ao acaso. Da mesma forma, comunidades com um DPDMVMP menor do que esperado ao acaso apresenta um espaçamento entre nichos mais regular do que esperado ao acaso. Deste modo, comunidades com estas características devem apresentar-se organizadas por competição.

Agradecimentos

Agradeço ao meu orientador e mestre Prof. Ricardo Iglesias por me conceder o espaço e ambiente necessários para o meu trabalho. Ao Prof. Carlos Mandarin de Lacerda agradeço por ter me introduzido ao estudo da morfometria multivariada. Agradeço aos demais editores deste livro por compartilharem seus interesses no tratamento de dados biológicos. E por último, agradeço aos colegas do Laboratório de Limnologia, em especial Juscelino Damasceno, por todos os momentos de convivência durante a redação deste volume. O CNPq apoiou o desenvolvimento deste trabalho.

Referências bibliográficas

- ARTHUR, W. 1987. *The Niche in Competition and Evolution*. John Wiley & Sons, New York.
- ATCHLEY, W.R. & D. ANDERSON. 1978. Ratios and the statistical analysis of biological data. *Systematic Zoology*, **22**:71-78.
- BOOKSTEIN, F.L. 1982. Foundation of morphometrics. *Annual Review in Ecology and Systematics*, **13**:451-480.
- BOOKSTEIN, F., B. CHERNOFF, R. ELDER, J. HUMPHRIES, G. SMITH & R. STRAUSS. 1985. *Morphometrics in Evolutionary Biology*. Special Publication No. 15. The Academy of Natural Sciences of Philadelphia, Philadelphia.
- CONOVER, D.O. & E.T. SCHULTZ. 1995. Phenotypic similarity and the evolutionary significance of countergradient variation. *Trends in Ecology and Evolution*, **10**:248-252.
- CROWLEY, P.H. 1992. Resampling methods for computation-intensive data analysis in ecology and evolution. *Annual Review in Ecology and Systematics*, **23**:405-447.

- DALY, H.V. 1985. Insect morphometrics. *Annual Review in Entomology*, **30**:415-438.
- DAVIES, R.G. & V. BROWN. 1972. A multivariate analysis of postembryonic growth in two species of *Ectobius* (Dictyoptera: Blattidae). *Journal of Zoology, London*, **168**:51-79.
- DE MARCO, P. Jr. 1992. Estrutura de Comunidade e Co-ocorrência de Espécies em Larvas de Odonata: Uma Abordagem Morfológica. Dissertação de Mestrado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- DIAMOND, J.M. 1975. Assembly of species communities. pp.342-444. In: Cody, M.L. & Diamond, J.M. (eds.), *Ecology and Evolution of Communities*. Harvard University Press, Massachusetts.
- DOUGLAS, M.E. & W.J. MATTHEWS. 1992. Does morphology predict ecology? Hypothesis testing within a freshwater fish assemblage. *Oikos*, **65**:213-224.
- EFRON, B. 1982. The Jackknife, the Bootstrap and Other Resampling Plans. Society for Industrial and Applied Mathematics, Philadelphia.
- ELTON, C.S. 1933. *The Ecology of Animals*. Reimpresso em 1996 por Science Paper Backs and Methuen, London.
- GOULD, S.J. 1966. Allometry and size in ontogeny and phylogeny. *Biological Review*, **41**:587-640.
- HUMPHRIES, J.M., F.L. BOOKSTEIN, B. CHERNOFF, G.R. SMITH, R.L. ELDER & S.G. POSS. 1981. Multivariate discrimination by shape and size in relation to size. *Systematic Zoology*, **30**:291-308.
- HUTCHINSON, G.E. 1959. Homage to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of animals? *American Naturalist*, **93**:145-159.
- HUXLEY, J.S. 1932. *Problems of Relative Growth*. The Dial Press, New York.
- JACKSON, D.A. 1993. Stopping rules in principal component analysis: a comparison of heuristical and statistical approaches. *Ecology*, **74**: 2204-2214.
- JACKSON, D.A. 1995. Bootstrapped principal component analysis - Reply to Mehlman *et al.* *Ecology*, **76**:644-645.
- JAMES, F.C. & C.E. MCCULLOCH. 1990. Multivariate analysis in ecology and systematics: panacea or pandora's box? *Annual Review in Ecology and Systematics*, **21**:129-166.
- JOLICOUER, P. 1963. The multivariate generalizations of the allometry equation. *Biometrics*, **19**:497-499.

- JULIANO, S.A. & J.H. LAWTON. 1990. The relationship between competition and morphology. I. morphological patterns on co-occurring dysticid beetles. *Journal of Animal Ecology*, **59**:403-419.
- KLECKA, W.R. 1980. Discriminant Analysis. Sgae Publications, London.
- LOCKWOOD, J.L. & M.P. MOULTON. 1994. Ecomorphological pattern in Bermuda birds: the influence of competition and implications for nature preserves. *Evolutionary Ecology*, **8**:53-60.
- LUDWIG, J.A. & J.F. REYNOLDS. 1988. Statistical Ecology: a primer on Methods and Computing. John Wiley & Sons, New York.
- MacARTHUR, R.H. 1965. Patterns of species diversity. *Biological Review*, **40**:510-533.
- MANLY, B.F.J. 1986. Multivariate Statistical Methods - A Primer. Chapman and Hall, London.
- MANLY, B.F.J. 1991. Randomization and Monte Carlo Methods in Biology. Chapman and Hall, London.
- MAZZONI, R. & P.R. PERES-NETO. 1994. Multivariate morphometrical discrimination and pigmentary study of two species of *Hypostomus* Lacépède, 1803 (Osteichthyes, Loricariidae) from rio Paraíba do Sul, Brazil. *Arquivos de Biologia e Tecnologia*, **37**:561-567.
- MAY, R. & R.H. MacARTHUR. 1972. Niche overlap as a function of environmental variability. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, **69**:1109-1113.
- MEHLMAN, D.W., U.L. SHEPHERD & D.A. KELT. 1995. Bootstrapping principal component analysis - a comment. *Ecology*, **76**:640-643.
- MILLER, R.G. 1974. The Jackknife - a review. *Biometrika*, **61**:1-15.
- MORRISON, D.F. 1976. Multivariate Statistical Methods. McGraw Hill, New York.
- MOSIMANN, J.E. 1970. Size allometry: size and shape variables with characterizations of the log-normal and generalized gamma distributions. *Journal of the American Statistical Association*, **65**:930-945.
- PERES-NETO, P.R. 1995. Estrutura de Comunidades de Peixes ao Longo de um Gradiente Lótico de um Rio Costeiro do Leste Brasileiro (Rio Macacu, RJ). Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro.

- PERES-NETO, P.R. & C.R.S.F. BIZERRIL. 1994. The Jackknifing of multivariate allometric coefficient (Jolicouer 1963): a case study on allometry and morphometric variation in *Corydoras barbatus* (Quoy & Gaimard, 1824) (Siluriformes, Callichthyidae). *Arquivos de Biologia e Tecnologia*, **37**:449-454.
- REIS, S.F. 1988. Morfometria e estatística multivariada em biologia evolutiva. *Revista Brasileira de Zoologia*, **5**:571-580.
- REIS, S.F., R.A. 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., L.M. PESSOA & R.E. STRAUSS. 1990. Application of size-free canonical discriminant analysis to studies of geographical differentiation. *Revista Brasileira de Genética*, **13**:509-520.
- REYMENT, R.A., BLACKITH, R.E. & N.A. CAMPBELL. 1984. Multivariate Morphometrics. Second Edition, Academic Press, London.
- RICKLEFS, R.E., D. COCHRAN & E.R. PIANKA. 1981. A morphological analysis of the structure of communities of lizards in desert habitats. *Ecology*, **62**:1474-1483.
- RICKLEFS, R.E. & D.B. MILES. 1994. Ecological and evolutionary inferences from morphology: an ecological perspective. pp. 13-41. In: Wainwright, P.C. & S.M. Reilly (eds.), *Ecological Morphology. Integrative Organismal Biology*. The University of Chicago Press, Chicago.
- RICKLEFS, R.E. & J. TRAVIS. 1980. A morphological approach to the study of avian community organization. *The Auk*, **97**:321-338.
- ROHLF, F.J. & F.L. BOOKSTEIN (eds.). 1990. Proceedings of the Michigan Morphometrics Workshop. Special Publication No. 2. The University of Michigan Museum of Zoology, Ann Arbor.
- SCHEIBE, J.S. 1987. Climate, competition, and the structure of temperate zone lizard communities. *Ecology*, **68**:1424-1436.
- SCHLUTER, D. 1986. Tests for similarity and convergence of finch communities. *Ecology*, **67**:1073-1085.
- SCHLUTER, D. & P.R. GRANT. 1984. Determinants of morphological patterns in communities of Darwin's finches. *American Naturalist*, **123**:799-824.
- SCHLUTER, D. & R.E. RICKLEFS. 1993. Convergence and the regional component of species diversity. In: R.E. Ricklefs & D. Schluter (eds.), *Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives*. University of Chicago Press, Chicago.

- SHEA, B.T. 1985. Bivariate and multivariate growth allometry: statistical and biological considerations. *Journal of Zoology*, London, **206**:206-390.
- SOKAL, R.R. & C. MICHENER. 1958. A statistical method for evaluating systematic relationships. *University of Kansas Science Bulletin*, **38**:1409-1438.
- SOKAL, R.R. & J.A. ROHLF. 1981. *Biometry*. W.H. Freeman and Company, New York.
- STRAUSS, R.E. 1985. Evolutionary allometry and variation in body form in the south american catfish genus *Corydoras* (Callichthyidae). *Systematic Zoology*, **34**:381-396.
- SWEET, S.S. 1980. Allometric inference in morphology. *American Zoologist*, **20**:643-652.
- THOMPSON, D.A. W. 1917. *On Growth and Form*. Cambridge University Press, London.
- WAINWRIGHT, P.C. & S.M. REILLY. 1994. *Ecological Morphology. Integrative Organismal Biology*. The University of Chicago Press, Chicago.
- WIKRAMANAYKE, E.D. 1990. Ecomorphology and biogeography of a tropical stream fish assemblage: evolution of assemblage structure. *Ecology*, **71**:1756-1764.

Endereço:

PEDRO RODRIGUES PERES NETO

Departamento de Ecologia, Universidade Federal do Rio de Janeiro

C.P. 68020 - CEP: 21941-590 - Cidade Universitária, Rio de Janeiro - RJ