Reduca (Biología). Serie Zoología. 2 (2): 20-30, 2009.
ISSN: 1989-3620

Modelos adaptativos en Zoología (Manual de prácticas)
2. Tamaño, forma y alometría

Juan Pérez Zaballos. José A. Díaz. Ana García Moreno.

Departamento de Zoología y Antropología Física. Facultad de Ciencias Biológicas.
Universidad Complutense de Madrid. c/ José Antonio Novais, 2. 28040 Madrid.
zaballos@bio.ucm.es jadiaz@bio.ucm.es agmoreno@bio.ucm.es

Resumen: Se explican los conceptos de Isometría y Alometría y su aplicación al crecimiento de los animales, como procesos determinantes del tamaño y forma de los mismos.

Palabras clave: Alometría. Isometría. Crecimiento animal. Tamaño.

INTRODUCCIÓN

El crecimiento proporcionado de un objeto se denomina Isometría o semejanza geométrica. Si la forma permanece constante pero cambia el tamaño, las relaciones entre longitud, superficie, volumen y masa cambian. Esto es lo que se conoce con el nombre de principio de similitud geométrica[1]. Es como una ampliación de una fotografía.

Ciertamente, no es ninguna sorpresa que un cubo grande tenga, en términos absolutos, más superficie y más volumen que un cubo pequeño (Fig. 1). Pero hay que fijarse en los cambios relativos entre longitud, superficie y volumen. Estos son consecuencia directa de los cambios de tamaño.

Expresado más formalmente, la superficie (**S**) de un objeto aumenta en proporción ($\propto$) al cuadrado de sus dimensiones lineales (ℓ):

$$S \propto \ell^2$$

Pero el volumen (**V**) aumenta todavía más rápido, en proporción al cubo de sus dimensiones lineales (ℓ):

$$V \propto \ell^3$$

[1] Enunciado por primera vez por Galileo, e ilustrado con numerosos ejemplos, en 1638, hace más de 350 años.

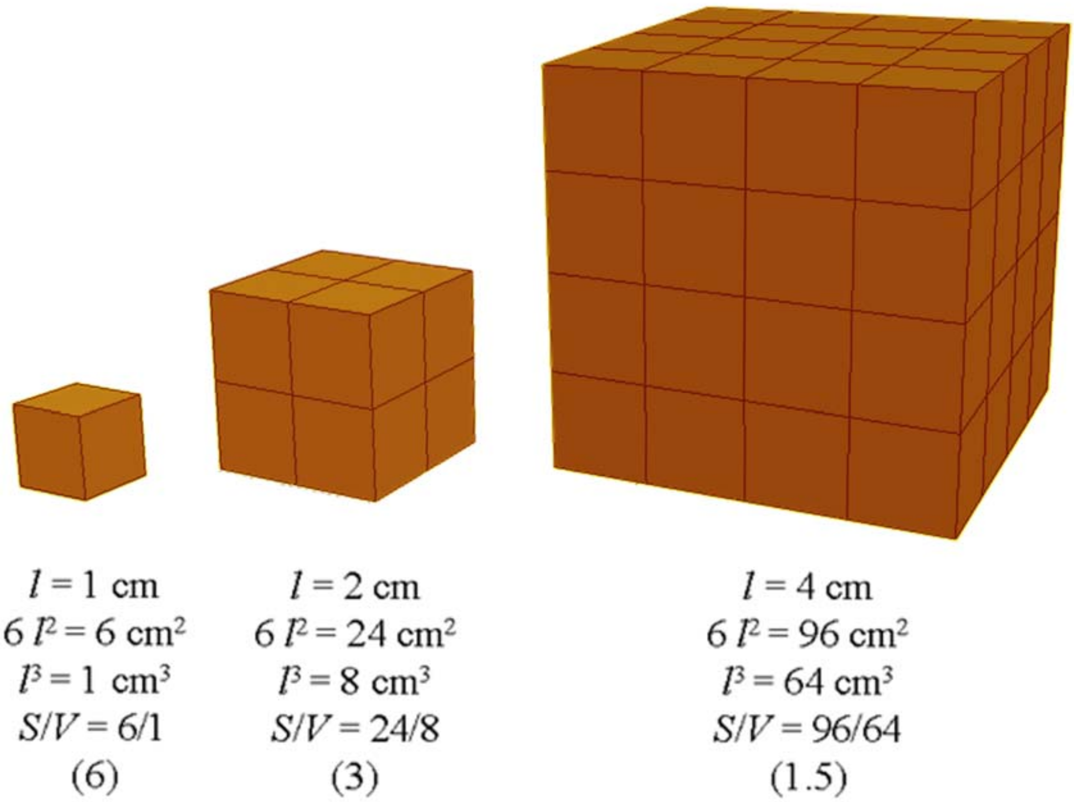

Figura 1. Si duplicamos la longitud de un cubo y después la volvemos a doblar, los cambios en superficie y volumen son proporcionalmente mayores. Así, si el largo de una arista se multiplica por 1, 2, y 4 cm, la superficie de las caras se multiplica por el cuadrado de su longitud y el volumen por el cubo de su longitud. La forma del cubo permanece constante, pero el cubo menor tiene relativamente más superficie por unidad de volumen que el cubo más grande.

Esta relación proporcional se mantiene para cualquier forma geométrica que aumente (o disminuya) de tamaño (es decir, con isometría o crecimiento geométrico). Si agrandamos una esfera, por ejemplo, desde el tamaño de una canica hasta el de un balón de fútbol, su diámetro aumenta 10 veces, su superficie 10^2 ó 100 veces, y su volumen 10^3 ó 1000 veces. Cualquier objeto obedece a estas proporciones relativas impuestas por su propia geometría.

La proporcionalidad de crecimiento ($\propto$) se expresa con la constante **k**, ya que estamos hablando de crecimiento isométrico, o sea, manteniendo la proporcionalidad geométrica. La constante **k** ajusta la ecuación para volumen o para peso.

$$\mathbf{P \cong V = k\,\ell^3}$$

$$\mathbf{P = k\,\ell^3}$$

ALOMETRÍA

Para mantener un diseño funcionalmente equilibrado, la forma, o sea, las proporciones entre las distintas partes del cuerpo, cambia con el tamaño (Fig. 2). Los animales tratan de minimizar las diferentes velocidades de crecimiento entre superficie y volumen con diseños que compensen esas diferencias.

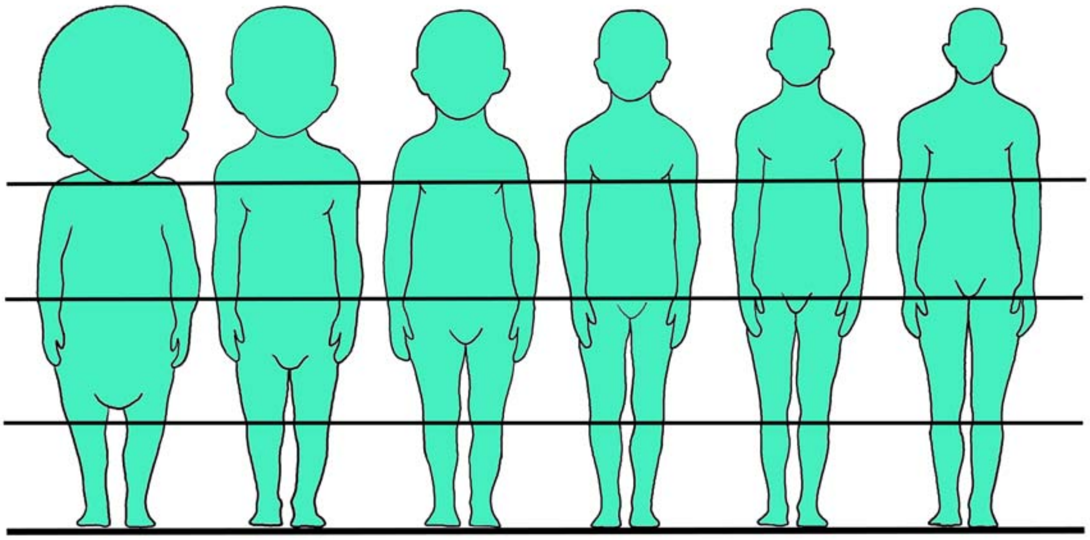

Figura 2. Cambios de proporciones en el cuerpo humano durante su crecimiento.

Este cambio de forma correlacionado con un cambio de tamaño se denomina alometría. Puesto que el cambio de tamaño más evidente se da durante la ontogenia, cuando tiene lugar el crecimiento de embriones, larvas y/o jóvenes, muchos de los ejemplos de alometría son de tipo ontogenético. Sin embargo, los cambios de proporción asociados a los de tamaño también se dan en la evolución a través del tiempo de numerosos grupos de animales, o cuando se comparan especies distintas de un mismo grupo, y en esos casos se habla de alometría filogenética.

La alometría también sirve para estudiar, por ejemplo, como dependen ciertas magnitudes (energía consumida, superficie de la piel, tamaño del cráneo, ritmo cardiaco, récord de halterofilia, etc.) del tamaño de los organismos.

Todos los cambios de forma pueden generalizarse con esta expresión matemática:

$$y = a\ x^{b}$$

donde **a** y **b** son constantes, **y** es la variable dependiente (o sea, la parte del cuerpo cuyos cambios de proporción queremos estudiar), y **x** la variable independiente (o sea, la parte del cuerpo que tomamos como estructura de referencia, normalmente una medida del tamaño «global» del organismo).

ISSN: 1989-3620

De esta ecuación nos interesan dos aspectos:

- Lo que determina si hay isometría o alometría, y, en su caso, si la alometría es positiva o negativa, es el exponente (**b**). Es fácil comprobar que cuando b = 1, la forma se mantiene (isometría), cuando b > 1 la variable dependiente crece más deprisa que la estructura de referencia (alometría positiva), y cuando b < 1 la variable dependiente crece más despacio que la estructura de referencia (alometría negativa).

- El segundo aspecto que nos interesa es que, si tomamos logaritmos, la ecuación se convierte en la de una recta, lo que facilita la estima de **b** y la interpretación de los resultados:

$$y = a\,x^{b}$$

$$\log y = \log (a\,x^{b}) = \log a + \log x^{b} = \log a + b \log x$$

$$\log y = \log a + b \log x$$

Es decir: tomando logaritmos, o usando un gráfico bilogarítmico, **b** es simplemente la pendiente de la recta de regresión de mínimos cuadrados que relaciona *log* **y** con *log* **x** (Fig. 3).

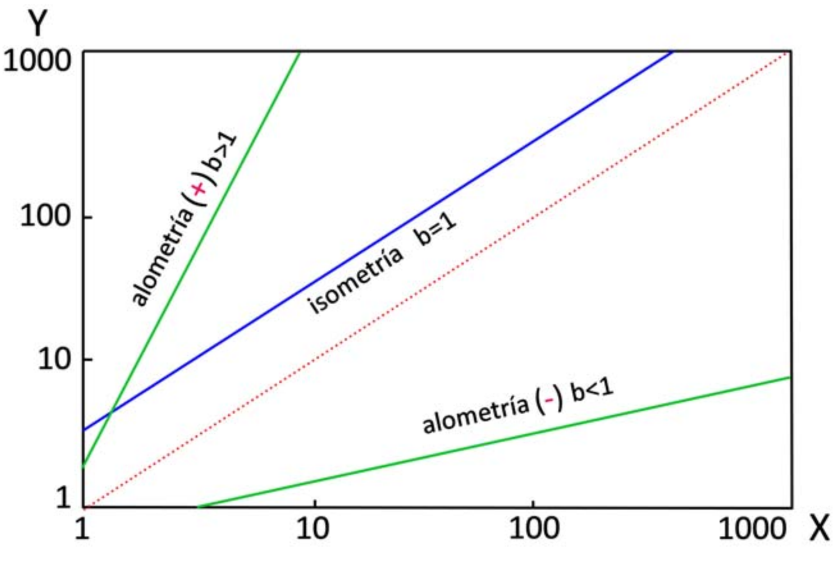

Figura 3. Las gráficas logarítmicas facilitan la interpretación de las alometrías observando la pendiente.

Por tanto, dadas las dos series de medidas para las estructuras que queremos comparar, se trata de utilizar cualquier programa estadístico que nos proporcione el valor de **b** y su error estándar (**SE_b**), de forma que podamos estimar cuál es la probabilidad (**p**) de que, siendo cierta la hipótesis de isometría (**b = 1**), se obtenga por azar una pendiente tan alta (b > 1: alometría positiva) o tan baja (b < 1: alometría negativa) como la que reflejan dichas medidas. El valor de esa **p** se aproxima mediante una distribución t de Student con n-2 grados de libertad, siendo n el número de ejemplares medidos:

$$t_{n-2} = (b - 1) / SE_b$$

Si $p < 0.05$ (0.01, 0.001, etc.), concluiremos que existe alometría con una probabilidad de error menor del 5% (del 1%, del 1‰, etc.).

Veamos los diferentes tipos de alometría con algunos ejemplos prácticos.

Ejemplo nº 1. Mejillón, *Mytilus edulis* (Linnaeus, 1758)

El cultivo de mejillón supone una importante fuente de riqueza en Galicia (y en menor medida en Cataluña, Levante y Andalucía), ya que en sus rías se producen más de 250.000 toneladas anuales de este bivalvo. La comercialización de este producto pudiera verse afectada por su aspecto exterior, ya que si bien es cierto que en condiciones naturales el crecimiento se ve afectado por la competencia intraespecífica por el espacio, en acuicultura este problema no existe y se supone que su crecimiento y forma se mantienen constantes.

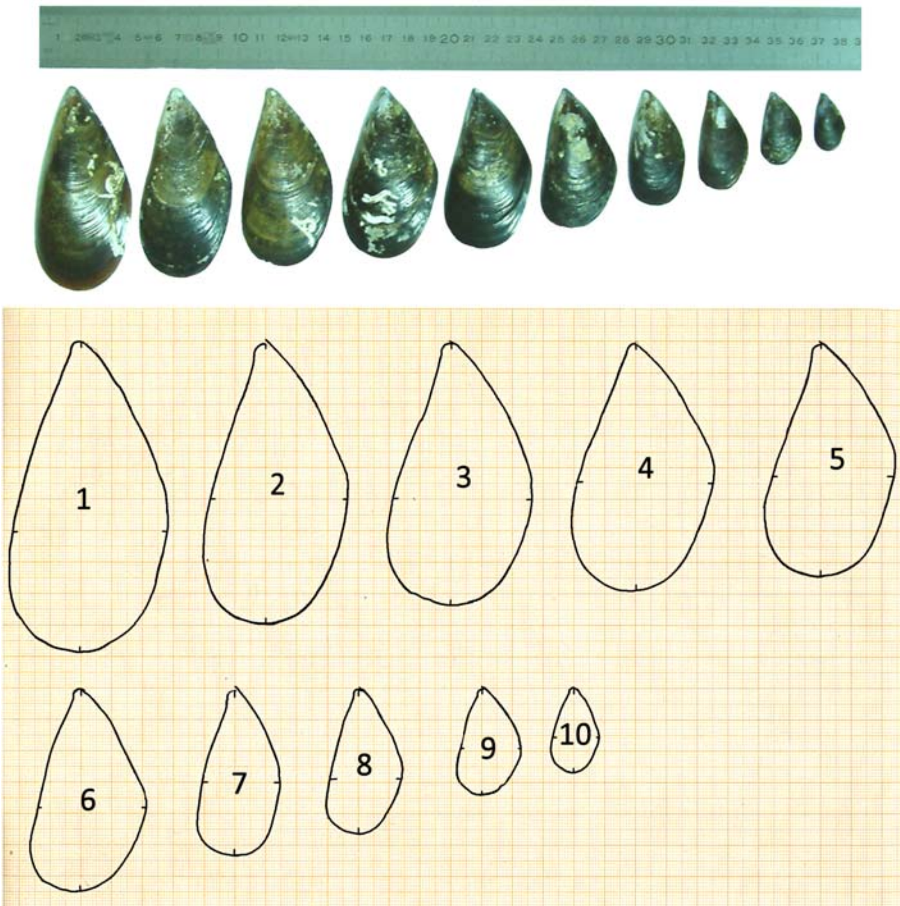

Figura 4. Mejillones medidos y sus siluetas sobre papel milimetrado.

Vamos a determinar el tipo de crecimiento alométrico/isométrico entre la anchura (*a*) y la longitud (*ℓ*) de su concha. Seleccionar 10 valvas (todas derechas o izquierdas) de diferentes tamaños, perfilar marcando los bordes sobre papel milimetrado, medir longitud y anchura de cada una y representar (Fig. 4).

Regresión obtenida con datos reales

$$\ln a = -0.1830 + 0.9489 \ln \ell \text{ , SE} = 0.0433$$

(coeficiente de correlación = 0.992)

Hipótesis de similitud geométrica (b = 1)

$$t_8 = -0.0511 / 0.0433 = -1.18, \ p = 0.272$$

Como $p > 0.05$, concluimos que hay isometría: la forma de la concha (proporción entre anchura y longitud) se mantiene constante, independientemente de su tamaño.

Ejemplo nº 2. Cuerpo humano

Según se aprecia en la Fig. 2, los bebés y los niños tienen cabezas proporcionalmente más grandes que los adultos. Esta circunstancia ha dado lugar a variadas interpretaciones (Fondevila y Moyá, 2003) relacionadas con fenómenos de heterocronía (neotenia, p.e.), desarrollo del cerebro, forma del mentón o, incluso, sobre la influencia de las presiones mecánicas que un cerebro grande ejerce sobre el desarrollo de la forma craneal.

Vamos a determinar el tipo de crecimiento alométrico/isométrico entre la longitud de la cabeza y la altura (longitud) hasta los hombros. Utilizar los datos de la tabla 1 y representar.

edad	longitud total	Longitud cabeza	Longitud hombros
8 semanas	2.5 cm	1.1 cm	1.5 cm
12 semanas	8.1 cm	2.9 cm	5.4 cm
16 semanas	15.2 cm	4.6 cm	10.7 cm
nacimiento	50.0 cm	11.8 cm	38.1 cm
2 años	87.0 cm	17.6 cm	68.2 cm
5 años	108.0 cm	18.9 cm	87.7 cm
15 años	170.0 cm	25.1 cm	142.7 cm
adulto	177.0 cm	26.2 cm	146.4 cm

Tabla 1. Medidas corporales humanas en diferentes edades.

Regresión obtenida con los datos de la Tabla 1

$$\ln \text{cabeza} = -0.1224 + 0.6890 \ln \text{talla , SE} = 0.0148$$

(coeficiente de correlación = 0.999)

Hipótesis de similitud geométrica (b = 1)

$$t_6 = -0.3110 / 0.0148 = -21.01, \ p < 0.001$$

Como $p < 0.001$ y $b < 1$, concluimos que hay alometría negativa: la cabeza crece más despacio que el resto del cuerpo.

Ejemplo nº 3. Vértebras lumbares de mamíferos cursores

Los materiales de construcción, dentro de un determinado grupo zoológico, son siempre los mismos, y su grado de resistencia no puede ser superado por simples variaciones estructurales. Los "rascacielos" han sido posibles gracias a la introducción de materiales más resistentes en la construcción: la madera tiene sus límites estructurales, la piedra los suyos (catedrales), y el cemento y el metal imponen los límites actuales en el edificio Burj Dubai (Emiratos Árabes) de 800 metros de altura.

En los vertebrados terrestres, el cuerpo es sostenido por las extremidades, cuya fuerza es proporcional al área de su sección transversal (Fig. 5). Sin embargo, un cambio en el tamaño corporal produce un desajuste entre la masa (peso) del cuerpo y el área (superficie) de la sección de la extremidad, porque (como hemos visto en la introducción) la masa aumenta más deprisa que la superficie cuando se incrementa el tamaño. Un aumento de diez veces en el diámetro produce un incremento de masa de mil veces, pero sólo de cien veces en la superficie de la sección de la extremidad. Sin ajustes compensatorios, los huesos cederían ante la enorme masa que tendrían que soportar. Por esta razón los huesos de los animales grandes son relativamente más robustos que los de los animales pequeños. Con este cambio de proporciones, denominado semejanza o similitud elástica (por contraste con la similitud geométrica), se logra que los huesos guarden proporción con la masa que cargan para evitar romperse.

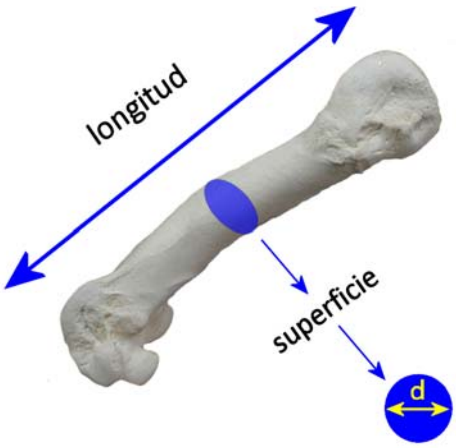

Figura 5. Interpretación de las medidas de longitud (l) y diámetro (d) de un hueso largo.

En definitiva, la semejanza o similitud elástica[2] es una regla de proporcionalidad como alternativa a la semejanza geométrica (isometría), que utiliza dos escalas de

[2] El principio de similitud elástica fue propuesto por Mc MAHON (1973): los organismos están diseñados de tal forma que las cargas soportadas por el tronco y las extremidades son proporcionales a la máxima carga que pueden soportar sin quebrarse bajo su propio peso. Así, para una columna o cilindro, la longitud crítica (Fig. 6) a la que se desploma bajo su propio peso viene dada por la expresión: $\ell_{crit} = \mathbf{k}\, d^{2/3}$, donde **k** es una constante que refleja la forma, densidad y elasticidad del material y d es el diámetro.

longitud en vez de una, distancia longitudinal y distancia transversal, que en los huesos es longitud (ℓ) y diámetro de la sección transversal (d) (Figs. 5 y 6). En los huesos de los mamíferos la regla de semejanza elástica se ajusta a:

$$\ell \propto d^{2/3}$$

$$\ell = k\, d^{2/3}$$

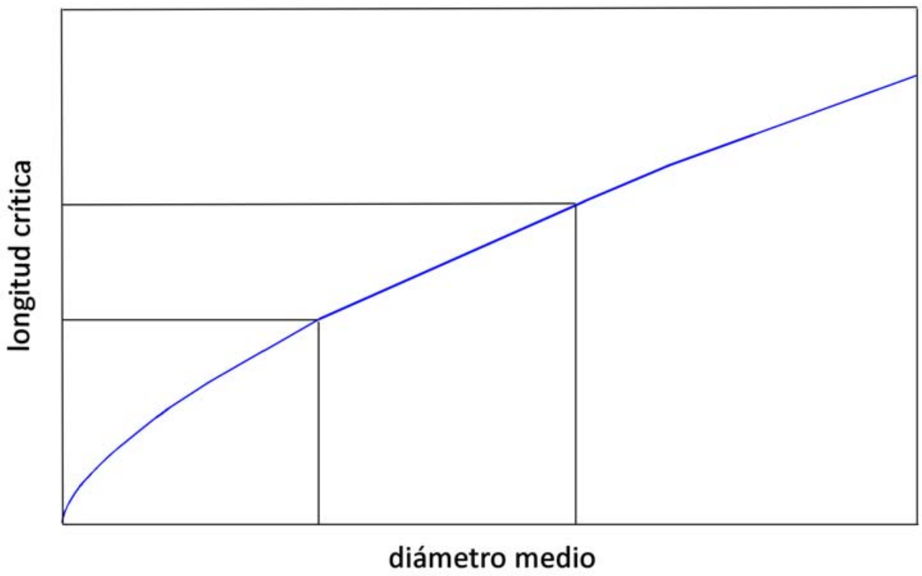

Figura 6. Similitud elástica. En el gráfico se observa que la longitud crítica aumenta relativamente más despacio que el diámetro; así, por ejemplo, una estructura que duplique su diámetro sólo puede aumentar de longitud en un factor de $2^{2/3}$ = 1.59 veces. O dicho de otra manera, un hueso que aumente al doble su longitud, debe aumentar su grosor al triple (2 x 1,5) para no romperse.

El objeto de esta tercera parte de la práctica es comprobar si el principio de similitud elástica es aplicable a las vértebras lumbares de 10 especies de mamíferos cursores (Tabla 2). Se ha escogido esta parte del esqueleto por ser más constante en su forma que, por ejemplo, los huesos de las extremidades (que, como es sabido, son relativamente más largos en las especies más veloces y más cortas en las excavadoras). La hipótesis a contrastar es que al aumentar el tamaño (reflejado en la longitud de los cuerpos vertebrales), la altura de las vértebras (como índice aproximado de su diámetro y, por tanto, de su resistencia) debe aumentar relativamente más deprisa; es decir, debe haber alometría positiva entre la altura y la longitud de los cuerpos vertebrales.

Se espera, por tanto, que si ℓ es la longitud y h la altura (diámetro) de los cuerpos vertebrales (Fig. 7), se cumpla que:

$$\ell = k\, h^{2/3} \quad \Rightarrow \quad \ell^{3/2} = k^{3/2}\, h \quad \Rightarrow \quad h = k\, \ell^{1,5}$$

$1/k^{3/2}$ sigue siendo un valor constante que refleja las propiedades del material.

	longitud	*ln* (longitud)	altura	*ln* (altura)
Gineta (*Genetta genetta*)				
Meloncillo (*Herpestes ichneumon*)				
Tigre (*Panthera tigris*)				
Zorro (*Vulpes vulpes*)				
Perro (*Canis familiaris*)				
Toro (*Bos taurus*)				
Oveja (*Ovis aries*)				
Ciervo del Padre David (*Elaphurus davidianus*)				
Cabra (*Capra hircus*)				
Jirafa (*Giraffa camelopardalis*)				

Tabla 2. Lista de ejemplares y datos que hay que obtener.

Si, por el contrario, las vértebras no modificaran su forma al aumentar de tamaño (isometría), esperaríamos que la relación anterior fuese

$$h = k\,\ell$$

Tomando logaritmos neperianos (ln) se obtiene:

1ª Hipótesis. Similitud elástica: $\ln h = \ln k + 1.5 \ln \ell$ (relación lineal con pendiente 1.5).

2ª Hipótesis. Isometría: $\ln h = \ln k + \ln \ell$ (relación lineal con pendiente 1).

El procedimiento a seguir es el siguiente:

- Decidir qué vértebra se va a utilizar en todos los casos (1ª, 2ª, 3ª, 4ª ó 5ª). La mayoría de los carnívoros tienen **7** vértebras lumbares (todos menos el tigre que tiene **6**; el meloncillo tenía **7**, pero la 7ª está soldada al coxal) mientras que la mayoría de los artiodáctilos tienen **6**. Puesto que las medidas se toman sobre la misma vértebra (1ª, 2ª, etc.), sólo deben medirse las vértebras 1ª a 5ª (la jirafa sólo tiene 5).

- Medir la altura (en la cara anterior) y longitud del cuerpo vertebral (Fig. 7). Para **orientar las vértebras**, señalar que el arco y la espina neural son dorsales y que la espina neural y las apófisis transversas apuntan hacia delante.

- Calcular los logaritmos neperianos de ambas variables.

- Calcular **b**, la pendiente de la recta de regresión $\ln h = a + b \ln \ell$.

Reduca (Biología). Serie Zoología. 2 (2): 20-30, 2009.
ISSN: 1989-3620

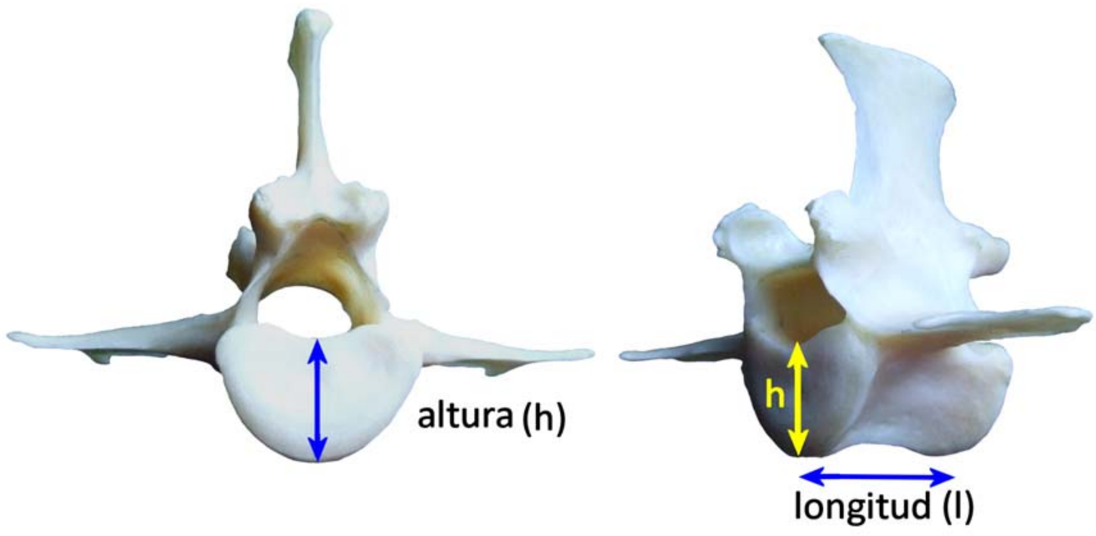

Figura 7. Interpretación de las medidas de altura (h) y longitud (l) de una vértebra lumbar.

Concluir, en función del resultado obtenido, si los datos se ajustan mejor a la hipótesis de similitud geométrica (isometría, con pendiente = 1) o de similitud elástica (alometría, con pendiente 1.5).

Regresión obtenida con datos reales
$\ln h = -2.3028 + 1.5006 \ln \ell$, SE = 0.1568
(coeficiente de correlación = 0.954)

Hipótesis de similitud geométrica (b = 1)
$t_8 = 0.5006 / 0.1568 = 3.19$, $p = 0.013$

Hipótesis de similitud elástica (b = 1.5)
$t_8 = 0.0006 / 0.1568 = 0.004$, $p = 0.997$

Como $b > 1$ con $p < 0.05$, rechazamos la hipótesis de similitud geométrica. Y como $b \approx 1.5$ con $p = 0.997$, concluimos que hay similitud elástica (alometría positiva): cuando se comparan mamíferos cursores de distinto tamaño, las vértebras crecen en altura más rápidamente de lo que lo hacen en longitud, de acuerdo con la explicación biomecánica dada más arriba.

BIBLIOGRAFÍA

Fontdevila, A. y Moyá, A. 2003. *Evolución: Origen, adaptación y divergencia de las especies*. Síntesis. Madrid.

McMahon, T. 1973. Size and Shape in Biology. Elastic criteria impose limits on biological proportions, and consequently on metabolic rates. *Science*, 179: 1201 – 1204.

BIBLIOGRAFÍA DE CONSULTA

Kardong, K. 2007. *Vertebrados: Anatomía comparada, función, evolución*. Mcgraw-Hill Interamericana.

McMahon, T. y Bonner, J. T. 1986. *Tamaño y vida*. Ed. Labor, Prensa científica. Biblioteca American Cientific.

Thompson, D. W. 1980. *Sobre el crecimiento y la forma*. Blume. Madrid.

Vogel, S. 2003. *Comparative Biomechanics*. Princenton University Press.

RECURSOS ELECTRÓNICOS

Museo de Anatomía Comparada de Vertebrados (MACV). Facultad de Cc. Biológicas. UCM. Madrid, España. http://www.ucm.es/centros/webs/fbio/index.php?tp=Museo%20de%20Anatomía%20Comparada%20de%20Vertebrados&a=servicios&d=2073.php

Recibido: 1 febrero 2009.
Aceptado: 18 marzo 2009.