

# Análisis factorial de la variación paralela en varios caracteres de folidosis y biometría de las lagartijas de alta montaña de los Pirineos (*Archaeolacerta, sensu lato*), su significado en sistemática y taxonomía

OSCAR J. ARRIBAS

Avgda. Francesc Cambó, 23. 08003-Barcelona

**Paraules clau:** Lacertidae, Anàlisi factorial, biometria, folidosis.

**Key Words:** Lacertidae, Factor Analysis, biometry Pholidosis.

**Resum:** *S'han estudiat les relacions entre alguns caràcters de folidosis i biometria mitjançant un anàlisi factorial. Els resultats més interessants s'observen en un bon nombre de caràcters utilitzats a la sistemàtica dels lacertids (dorsalia, gularia, ventralia, etc...) que es troben correlacionats i no semblen ésser independents entre ells.*

**Abstract:** *We study the relationships among several pholidotic and biometric characters by means of Factor Analysis. Among the most interesting findings, a strong correlation among several biometric and pholidotic characters currently used in lacertid systematics (as dorsalia, gularia, ventralia, etc...) has been found. This characters seem to be not independent.*

## INTRODUCCIÓN

La biometría y folidosis siguen siendo de uso primordial en el estudio taxonómico de los lacertidos, y en general, puede decirse sin temor a error, que la morfología, abordada mediante técnicas estadísticas sigue siendo la principal herramienta para el estudio de una amplia variedad de muestras con fines taxonómicos.

Sin embargo, con frecuencia, se asocian número de caracteres en los que se hallan diferencias con grado de diferencia entre muestras o taxones, sin tener en cuenta que varios de esos carac-

teres pueden estar ligados y no constituir más que un sólo factor de variación.

En el presente estudio, nos proponemos poner de relieve la existencia de una considerable variación paralela entre varios de los caracteres corrientemente utilizados en sistemática de Lacértidos, haciendo hincapié también en su posible labilidad por efecto fenotípico, y arrojando, por tanto, una sombra de duda sobre su uso categórico en taxonomía.

## MATERIAL Y MÉTODOS

### Material estudiado

Se han estudiado un total de 618 ejem-

plares de *Archaeolacerta* (312 machos y 306 hembras) pertenecientes a las tres especies pirenaicas de este grupo: '*L' bonnali* Lantz, 1927; '*L'. aranica* Arribas, 1993; y '*L'. aurelioi* Arribas, 1994. Los ejemplares provienen de las prospecciones realizadas por el autor a lo largo del período 1989-1995.

### Caracteres estudiados

Sólo se han estudiado ejemplares con una longitud cabeza-cloaca (LCC) superior a 45 mm con objeto de minimizar el efecto debido a la alometría. Esta talla mínima corresponde a grandes rasgos con la talla de los ejemplares sexualmente maduros.

### Biometría

De cada ejemplar se han considerado diez caracteres biométricos.

Longitud cabeza-cloaca (LCC): longitud tomada desde el extremo del hocico hasta la abertura cloacal.

Longitud del miembro anterior (LMant): longitud medida desde la inserción del reborde más proximal de la pata anterior hasta el extremo del miembro por su cara superior, excluyendo la uña.

Longitud del miembro posterior (LMpos): longitud medida igual que en el caso precedente, desde el reborde más proximal de la inserción corporal de la pata hasta el extremo del dedo más largo (el cuarto), excluyendo la uña.

Longitud del píleo (LPil): desde el extremo del hocico hasta una hipotética línea perpendicular al eje sagital del cuerpo que uniría los puntos más salientes hacia atrás de las escamas parietales.

Anchura del píleo (APil): anchura tomada entre los puntos más sobresalientes de las escamas parietales.

Longitud de la escama parietal (LPar): longitud anteroposterior de la escama parietal tomada entre sus puntos más salientes.

Diámetro de la escama masetérica (DM): longitud de la escama masetérica tomada a lo largo de su mayor diámetro.

Diámetro de la escama timpánica (DT): longitud de la escama timpánica tomada a lo largo de su mayor diámetro.

Anchura de la escama anal (Anch.A): máxima longitud de esta escama en sentido transverso. Por lo general coincide con el reborde cloacal.

Longitud de la escama anal (Alt.A): mayor longitud en sentido anteroposterior de dicha escama.

Todas las medidas fueron efectuadas por el autor para evitar el efecto de la variabilidad debida a distintos observadores y efectuadas mediante un calibre digital con una precisión de 0.01 mm.

### Folidosis

Se han tomado diez caracteres merísticos y tres situaciones de disposición relativa entre escamas:

Gránulos supraciliares (GrS): número de pequeñas escamas granulares entre las escamas supraciliares y las supraoculares. Se dan por separado, en primer lugar las del lado derecho, y a continuación las del izquierdo.

Gularia (GUL): número de escamas en línea recta, entre la sínfisis de las escamas submaxilares y el collar.

**Dorsalia (DORS):** número de escamas dorsales en el centro del dorso, desde la fila de escamas ventrales más externas de un lado hasta la del otro. La hemos tomado a la altura del extremo alcanzado por el miembro anterior al ser rebatido a lo largo de la longitud del cuerpo.

**Ventralia (VENT):** número de hileras transversales de escamas en el vientre, desde la primera más grande que las que existen bajo el pliegue del collar, hasta la última fila previa a la región pericloacal en la que se observen las seis hileras longitudinales completas.

**Femoralia (FEM):** número de poros femorales distinguibles en la cara inferior del muslo. Se da en primer lugar la del lado derecho, y luego la del izquierdo.

**Lamelas debajo del cuarto dedo (LAM):** número de lamelas en la cara inferior del cuarto dedo del pie, desde la almohadilla subdigital hasta la inserción del dedo.

**Circumanalia (CircA):** número de escamas que rodean a la placa anal.

### **Métodos estadísticos**

Los análisis multivariantes fueron efectuados con el programa NCSS (análisis factorial).

#### *Análisis factorial (AF):*

Para estudiar la posible variación paralela entre los distintos caracteres, se ha realizado un análisis factorial con rotación Varimax, cuyo principio es el mismo que en el análisis de componentes principales, pero posteriormente los ejes ortogonales se rotan de manera que los valores más

extremos queden entre ellos y no a su alrededor. En este tipo de análisis, cada uno de los factores o variables subyacentes que se obtienen simplifica en gran medida el número de variables observables y facilita su interpretación (Gould, 1967; Blackith & Reyment, 1971).

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

### **Relaciones entre los caracteres morfológicos**

#### *Variables biométricas:*

Los resultados del análisis factorial con las variables biométricas nos indican una fuerte asociación entre todas las variables que expresan crecimiento longitudinal del cuerpo (Tabla 1). Así pues, el primer factor (machos: valor propio = 5.14, 51.41 % de variabilidad explicada —en adelante abreviado v.e.—; hembras: valor propio = 5.57, 55.78 % v.e.) lo interpretamos como un "factor crecimiento corporal", con elevados valores de longitud cabeza-cloaca, longitudes de los miembros anteriores y posteriores, longitud del píleo, anchura del píleo y longitud de la escama parietal. Los resultados son paralelos tanto en machos como en hembras. La anchura de la escama anal muestra una relación ambigua con los dos primeros factores, pero en el caso de las hembras parece estar bastante relacionada con este "factor crecimiento". El segundo factor (machos: v.p. = 1.94, 19.48 % v.e.; hembras: v.p. = 1.38, 13.87 % v.e.) presenta cargas significativas para los diámetros de las escamas mase-

térica y timpánica, y en menor medida para las anchuras y longitudes de la escama anal; por lo tanto, representa el crecimiento de partes del cuerpo que se desarrollan de forma independiente al crecimiento corporal general.

Los análisis de componentes principales y factoriales, han sido utilizados para poner en evidencia la existencia de relaciones alométricas entre distintas partes del cuerpo en base a los coeficientes de los distintos caracteres (ver Blackith & Reyment, 1971, para ejemplos sobre este tema). Según esta interpretación, el carácter que mejor nos revela este "factor crecimiento" sería la longitud del píleo, en función de la cual podrían darse los otros caracteres, clasificados según sus cargas relativas sobre aquel, según sean más o menos paralelos al crecimiento general del cuerpo. Caracteres como la anchura de la escama anal seguirían sólo de forma parcial el crecimiento corporal, y la longitud de la escama anal todavía presentaría mayores desviaciones.

Por otro lado, los diámetros de la placa masetérica y timpánica, que ya en principio son caracteres muy variables entre individuos, presentarían un crecimiento más o menos paralelo entre sí (lo que da sentido y justifica su comparación relativa en estudios de sistemática) pero independiente de las otras variables biométricas aquí estudiadas.

*Variables folidóticas:*

En cuanto a las variables de folidosis, el análisis factorial revela la existencia de

MACHOS			
Valores prop.	5,14	1,94	
% acumulado	51,41	70,89	
	Fact 1	Fact 2	Comunalidad
LCC	0,8206	0,2962	0,7611
LMant	0,7611	-0,0175	0,5796
LMpost	0,8544	-0,1438	0,7506
LPil	0,9375	0,143	0,8994
APil	0,8022	0,3071	0,7379
LPar.	0,8098	0,2966	0,7449
YMaset	0,0867	0,745	0,5625
YPariet	-0,0307	0,8822	0,7793
AltAnal	0,5734	0,571	0,6548
AnchAnal	0,2036	0,7598	0,6188

  

HEMBRAS				
Valores prop.	5,57	1,38	1	
% acumulado	55,78	69,65	79,66	
	Fact 1	Fact 2	Fact 3 Comunalidad	
LCC	0,8736	0,217	0,03	0,8112
LMant	0,8445	0,0317	-0,0558	0,7172
LMpost	0,8785	-0,1124	-0,0193	0,7647
LPil	0,9312	0,2358	0,006	0,9225
APil	0,7655	0,2996	0,0486	0,6751
LPar.	0,8463	0,263	-0,0029	0,7854
YMaset	0,1849	0,8493	-0,0339	0,7866
YPariet	0,1488	0,87	0,0503	0,7815
AltAnal	0,7941	0,3225	0,0275	0,7358
AnchAnal	0,0004	0,0143	0,9979	0,996

Tabla 1. Análisis factorial de las variables biométricas para machos y hembras. Se dan los valores propios y porcentajes de varianza explicada de los factores con valor propio superior a 1, así como la contribución de las variables a cada uno de los factores.

variación paralela entre algunas de ellas (Tabla 2).

El factor uno (machos: v.p. = 3.13, 31.3 % v.e.; hembras: v.p. = 2.71, 27.1 % v.e.) presenta cargas significativas para los gr. supraciliares, gularia, dorsalia y ventralia. El factor dos (machos: v.p. = 1.96, 19.7 % v.e.; hembras: v.p. = 2.24, 22.49 % v.e.) para femoralia, y en menor medida para lamellae y circumanalia y el factor tres (machos: v.p. = 1.09, 10.93 % v.e.; hembras: v.p. = 1.2, 12.04 % v.e.) para collaria y en menor grado, circumanalia.

Dejando aparte algunas variables como circumanalia, cuyos valores cree-

mos que dependen simplemente de las dimensiones de la escama anal, se observa que el factor uno puede ser interpretado como un factor de "escamas de recubrimiento" (gularia, ventralia, dorsalia) que varían de forma paralela. En efecto, se observa que las especies o los ejemplares que presentan valores bajos de un tipo de escamas también lo presentan en los otros tipos.

Es interesante la asociación entre los números de gránulos supraciliares y estos valores de escamas de recubrimiento corporal. Se ha sugerido que los gránulos supraciliares son restos de una primitiva escutelación cefálica compuesta por escamas pequeñas y granulares (como las de los actuales Gecónidos y algunos Iguanoidea), que al ir fusionándose progresivamente en escamas más grandes (con patrones mayoritariamente comunes en Lacértidos, Escíncidos y Téjidos, por ejemplo) habrían dejado como resto estos gránulos (Roytbeg, 1991). Por otra parte, estos gránulos tienen tendencia a mostrar disposiciones irregulares y a fusionarse entre sí o con las escamas vecinas, por lo que la dependencia de su número con el resto de valores de escamas de recubrimiento podría estar relacionado con un valor subyacente que implicaría números generales más o menos altos o bajos de escamas. Sin embargo, las fusiones con las escamas vecinas o con otros gránulos producen una importante variación dentro de la misma especie, y se observan frecuentes desviaciones del número de gránulos supraciliares sin

MACHOS				
Valores prop.	3,13	1,94		
% acumulado	31,3	70,89		
	Fact 1	Fact 2	Comunalidad	
Gr.S	0,7745	0,0849	0,7113	
Gr.S	0,762	0,0522	0,6662	
Gul	0,7326	-0,2141	0,5897	
Coll	-0,001	0,1009	0,6404	
Dors	-0,7937	-0,0273	0,6306	
Vent	0,7779	-0,0289	0,6195	
Fem	0,0346	0,8677	0,7554	
Lam	-0,0241	0,858	0,7562	
CircA	-0,0482	0,5065	0,339	
	-0,1932	0,4387	0,4948	

  

HEMBRAS				
Valores prop.	2,71	2,24	1,2	1,01
% acumulado	27,1	49,59	61,63	71,76
	Fact 1	Fact 2	Fact 3	Fact 4
Gr.S	0,1621	-0,0437	-0,9223	0,0249
Gr.S	0,1816	0,0123	-0,9194	0,0314
Gul	0,7931	0,0157	-0,0743	0,2409
Coll	0,0863	0,0934	-0,0123	0,8616
Dors	0,7633	-0,001	-0,1368	0,0261
Vent	0,3162	0,0199	-0,0613	-0,1249
Fem	0,1439	-0,8643	-0,1211	-0,1039
Lam	0,0704	-0,8478	-0,1039	-0,1533
CircA	-0,2215	-0,6345	0,1426	0,3057
	-0,0295	-0,034	0,1977	-0,4152

Tabla 2.- Análisis factorial de las variables foliódicas para machos y hembras. Se dan los valores propios y porcentajes de varianza explicada de los factores con valor propio mayor de 1, así como la contribución de las variables a cada uno de los factores.

cambios sustanciales de los otros números de escamas.

Si esto es así, y parece que en efecto se cumple al menos para los caracteres foliódicos de recubrimiento corporal, existiría un factor subyacente que haría que escamas pequeñas y numerosas se fusionaran para dar escamas más grandes y en menor número. Los estados transicionales estarían en aquellas especies que presentan a la vez zonas del cuerpo con escamas grandes (p. ej el dorso en *Algyroides marchi* o *Algyroides nigropunctatus*) y costados con escamas pequeñas, o viceversa (como en "*L. pra-*

*ticola* y *L. agilis*). Al menos en el caso de *Algyroides*, podemos observar que si contabilizamos cada dos escamas pequeñas como una grande, el sumatorio total de dorsalia es muy similar tanto en las especies que combinan escamas pequeñas y grandes como en las que sólo tienen escamas grandes. Esto parece sugerir que las escamas grandes aparecen como fusión de las escamas pequeñas.

Los factores dos y tres, ponen de manifiesto que collaria y femoralia corren de forma independiente a los otros caracteres de folidosis estudiados. En el caso de collaria su número depende del mayor o menor número de fusiones de escamas gulares que le dan origen y de hecho su conteo presenta un cierto grado de subjetividad en cuanto a sus límites. En cuanto a femoralia, las posibles causas de su variabilidad no han sido establecidas todavía ya que la función de los poros femorales es oscura todavía, aunque en buen número de especies sus valores altos coinciden con los del resto de caracteres de folidosis (p. ej. *Archaeolacerta bedriagae* y *Archaeolacerta oxycephala*).

Se ha sugerido, aunque con resultados contradictorios, que los números de escamas corporales varían en función de parámetros ambientales como la temperatura y la humedad (Fox, 1948; Fox et al., 1961; Osgood, 1978; Werner & Sivan, 1993; Vicente, 1992), hecho que se suele ignorar en los estudios taxonómicos, en los que se da mucha importancia a los valores numéricos de folidosis. Soule (1966) indica que las poblaciones con

problemas para mantener temperaturas lo suficientemente altas, tendrían escamas pequeñas, numerosas y lisas, mientras que en zonas cálidas, serían pocas, grandes y más imbricadas. Sin embargo, este modelo no se cumple en absoluto en Europa, donde son las especies de montaña o muy septentrionales las que presentan escamas grandes e inferiores en número. Schmidtler (1986) encuentra en los lagartos verdes de Turquía tendencias más similares a las que aparentemente se dan en nuestra zona, con valores de folidosis más altos en localidades cálidas y oceánicas que en otras de clima moderado y más continental, aunque la variabilidad se da hacia los extremos de distribución, lejos de lo que denomina el "centro climático" de cada taxón, donde los valores sí serían estables. Esta variabilidad se daría sólo entre ssp. o grupos de ssp. pero no se sabe si se hereda o no, según indica este autor. Otros, como Martínez Rica (1977), arguyen que las especies más termófilas tendrán mayor número (y por lo tanto menor tamaño) de escamas dorsales que las de sitios más fríos, y que estos números de escamas podrían estar relacionados con la cantidad de radiación recibida. Resultados parecidos se pueden inferir a partir de "*Lacerta*" *monticola* (Arribas, 1996). Cirer (1981) encuentra que los mayores valores de folidosis en *Podarcis pityusensis* se dan en las islas más alejadas de la costa, con mayor oscilación térmica y mayor radiación, asociados a poblaciones melánicas.

Sin embargo, como ya hemos dicho, los resultados son contradictorios y los

caracteres de folidosis (como por ejemplo dorsalia) son ampliamente utilizados en sistemática y considerados como de selección neutra y bajo determinación genética (Radovanovic, 1954), cumpliéndose que a mayor heterogeneidad del hábitat, mayor variabilidad genética y por lo tanto morfológica (Soule & Yang, 1973; Van Valen, 1965; Rougharden, 1974; Dobzhansky et al, 1980). En nuestro caso, consideramos el piso alpino del Pirineo lo suficientemente análogo en todas sus partes como para desdeñar cualquier efecto relevante no genotípico en la folidosis, ya que aparecen diferencias bien marcadas entre especies en localidades vecinas que sin duda no presentan diferencias climáticas notables.

## CONCLUSIONES

### **Biometría**

1) Las variables biométricas estudiadas presentan muy alta correlación entre sí y aparecen ligadas a un primer factor que interpretamos como "crecimiento corporal".

2) La variable que mejor explica este crecimiento corporal es la longitud del píleo.

3) La anchura de la escama anal varía de forma independiente a este "factor crecimiento", lo que revela que su proporción respecto a la longitud de la escama anal cambia a lo largo del crecimiento. Esto implica que el tamaño y forma de la escama anal sólo puede usarse con fines diagnósticos en los adultos.

4) Las dimensiones relativas de las escamas masetérica y timpánica varían de forma independiente a este "factor crecimiento" pero paralela entre sí (ya que aparecen ligadas al mismo factor), por lo que la comparación de sus tamaños relativos para identificar especies muestra una relación válida, incluso para edades distintas.

### **Folidosis**

5) El primer factor nos revela una variación paralela de gr. supraciliares, dorsalia, ventralia y gularia. Interpretamos este factor subyacente como "escamas de recubrimiento corporal". Este factor subyacente hace que el número general de estas escamas que recubren el cuerpo sea globalmente mayor o menor. En cuanto a los gránulos supraciliares, al menos en nuestro caso, su mayor o menor grado de fusión con las escamas vecinas corre paralelo a este mismo factor.

6) El segundo factor incluye femoralia y en menor medida lamellae y circumanalia, sin que tenga una interpretación clara. La relación con la reproducción queda descartada ya que apenas existe dimorfismo sexual en estos caracteres. Puede revelar un segundo factor folidótico con significado filogenético en otras especies emparentadas pero no funcional en éstas.

7) Collaria varía de forma independiente a todos los otros caracteres de folidosis y su número depende del mayor o menor grado de fusión de escamas gulares.

## REFERENCIAS

- ARRIBAS, O. 1996. "Taxonomic revision of the Iberian 'Archaeolacertae' I: A new interpretation of the geographical variation of '*Lacerta monticola* Boulenger, 1905 and '*Lacerta cyreni* Müller & Hellmich, 1937 (Squamata: Sauria: Lacertidae)". *Herpetozoa* 9 (1/2): 31-56.
- BLACKTTH, R.E. & R.A. REYMENT. 1971. *Multivariate morphometrics*. Academic press. London & N. York.
- CIRER, M. A. 1981. *La lagartija ibicenca y su círculo de razas*. Consell Insular d'Eivissa i Formentera. 106 pp.
- DOBZHANSKY, TH.; AYALA, F.J.; STEBBING, L. & VALENTINE, J.W. 1980. *Evolución*. Ed. Omega. Barcelona.
- FOX, W. 1948. "Effect of temperature on development of svcutellation in the garter snake *Tamnophis elegans atratus*". *Copeia*: 252-262.
- FOX, W.; GORDON, C. & FOX, M.H. 1961. "Morphological effects of low temperatures during the embryonic development of the garter snake, *Tamnophis elegans*". *Zoologica, N.Y.* 46: 57-61.
- GOULD, S.J. 1967. "Evolutionary patterns in pelycosaurian reptiles: A factor analytic study". *Evolution* 21: 385-401.
- MARTINEZ RICA, J. P. 1977. "Observaciones ecológicas de *Lacerta monticola bonnali* Lantz en el Pirineo español". *Publ. Centr. Biol. Exp. Jaca* 8: 103-122.
- OSGOOD, D.W. 1978. "Effects of Temperature on the Development of Meristic Characters in *Natrix fasciata*". *Copeia* 1978 (1): 33-47.
- RADOVANOVIC, M. 1954. "Zum problem der speciation bei inseleidechsen". *Zool. Jour.* 86: 395-346.
- ROUGHARDEN, J. 1974. "Niche width: Biogeographic patterns among Anolis lizards populations". *Am. Natur.* 108: 429-442.
- ROYTBERG, E.S. 1991. "Variation of head shield pattern in lizards of the genus *Lacerta* (Sauria: Lacertidae): Trends and constraints (en ruso)". *Zool. Zhurn.* 70 (4): 85-96.
- SCHMIDTLER, J.F. 1986. "Orientalische smaragdeidechsen: 3. Klimaparallele Pholidosevariation". *Salamandra* 22 (4): 242-258.
- SOULE, M. 1966. "Trends in the insular radiation of a lizard". *Amer. Nat.* 100 (910): 47-63.
- SOULE, M. & YANG, S.Y. 1973. "Genetic variation and width of the ecological niche". *Amer. Natur.* 99: 377-390.
- VAN VALEN, L. 1965. "Morphological variation and width of ecological niche". *Amer. Nat.* 99: 377-390.
- VICENTE, L. A. 1992. "Biometrics and biometrical interpretation on ecological, ethological and taxonomic studies on Lacertids". *Abstr. 1st. International Congress on the Lacertids of the Mediterranean basin*. p 26.
- WERNER, Y. & SIVAN, N. 1993. "Systematics and Zoogeography of *Ptyodactylus* (Reptilia: Sauria: Gekkonidae) in the Levant. 1: Biometry of three species in Israel". *Rev. Esp. Herp.* 7: 47-64.