

## ESTUDIO PRELIMINAR DE LA DIFERENCIACIÓN GEOGRÁFICA EN LA FOLIDOSIS DE *Zootoca vivipara* (JACQUIN, 1787) EN EURASIA.

Oscar J. Arribas

Avda de Francesc Cambó 23; 08003 – Barcelona (España)

**Paraules clau:** *Zootoca vivipara*, *Squamata*, *Lacertidae*, Europa, Asia, folidosi, diferenciació geogràfica.

**Palabras clave:** *Zootoca vivipara*, *Squamata*, *Lacertidae*, Europa, Asia, folidosi, diferenciación geográfica.

**Key Words:** *Zootoca vivipara*, *Squamata*, *Lacertidae*, Europe, Asia, scalation, geographic differentiation.

### Resum:

S'han estudiat 8 caràcters de folidosi en un total de 534 exemplars (221 mascles i 313 femelles procedents de diverses col·leccions públiques i privades i exemplars vius en el camp, que s'han agrupat d'acord amb grans àrees geogràfiques, la seva manera de reproducció (ovípara / vivípara) i la morfologia dels seus cromosomes sexuals: Serralada Cantàbrica; Pirineus; Illes Britàniques; Europa occidental (França, Bèlgica, Holanda, Luxemburg, Suïssa, Suècia, Noruega, Dinamarca); Europa Central (Àustria i Alemanya); "Putsza pannnonica" (*Z. v. pannonica*); Nord dels Balcans (Sud d'Àustria, Eslovènia i Croàcia) (*Z. v. carniolica*); Aquest d'Europa i oest d'Àsia (Romania i Rússia);- Sakhalin (Est de Sibèria, Amur, Sakhalin). El resultat mostra una diferenciació de les dues poblacions ovíparas (pirinenca i cantàbrica) caracteritzades principalment per presentar nombre més baix d'escates al collaret i de supralabials, i alt de lamel·les sota el 4t dit., així com l'existència de clines de variació regulars, en sentit Oest-Est, dintre de les poblacions vivíparas de l'espècie. Les poblacions de la zona pirinenca i cantàbrica probablement mereixen l'estatus subespecífic dintre de *Z. vivipara*.

Totes les poblacions vivíparas d'Europa occidental i central pertanyen a *Z. v. vivipara*. Les poblacions de l'Est d'Europa i del tàxon *Z. v. sachalinensis* podrien constituir també ssp. vàlides. Per causa de l'escàs nombre d'exemplars de la mostra emprada, no podem definir-nos sobre els tàxons *carniolica* (els pocs individus estudiats de la qual semblen, no obstant, ben diferents de les poblacions geogràficament veïnes) i *pannonica* (un sol exemplar estudiat).

### Resumen:

Se han estudiado 8 caracteres de folidosi en un total de 534 ejemplares (221 machos y 313 hembras procedentes de diversas colecciones públicas y privadas y ejemplares vivos en el campo, que se han agrupado en función de grandes áreas geográficas, de su modo de reproducción (ovíparo / vivíparo) y morfología de sus cromosomas sexuales: Cordillera Cantábrica; Pirineos; Islas Británicas; Europa occidental (Francia, Bélgica, Holanda, Luxemburgo, Suiza, Suecia, Noruega, Dinamarca); Europa Central (Austria y Alemania); "Putsza pannnonica" (*Z. v. pannonica*); N.-Balcanes (S. Austria, Eslovenia y Croacia) (*Z. v. carniolica*); Este de Europa y Oeste de Asia (Rumanía y Rusia);- Sakhalin (Este de Sibèria, Amur, Sakhalin).

El resultado muestra una diferenciación de las dos poblaciones ovíparas pirenaico-cantábricas, caracterizadas principalmente por presentar números más bajos de escamas en el collar y supralabiales, y altos de lamelas bajo el 4º dedo, así como la existencia de clinas de variación regulares en sentido Oeste-Este dentro de las poblaciones vivíparas de la especie. Las poblaciones pirenaico-cantábricas probablemente merecen el estatus subespecífico dentro de *Z. vivipara*. Todas las poblaciones vivíparas de Europa occidental y central pertenecen a *Z. v. vivipara*. Las poblaciones del Este de Europa y del taxon *Z. v. sachalinensis* podrían constituir también ssp. válidas. Dado lo escaso de la muestra empleada, no podemos definirnos sobre los taxones *carniolica* (cuyos pocos individuos estudiados parecen, no obstante, bien diferentes de las poblaciones geográficamente vecinas) y *pannonica* (un solo ejemplar estudiado).

#### Abstract:

Eight scalation characters from a total of 534 specimens have been studied (221 males and 313 females) grouped in function of their geographic origin, reproductive mode and sex-chromosome system. The following groups have been made: Cantabrian Range; Pyrenees; British Ids.; West Europe (France, Belgium, Holland, Luxemburg, Swiss, Sweden, Norway, Denmark); Central Europe (Austria and Germany); Central European "Putsza" (*Z. v. pannonica*); North-Balkans (S. Austria, Slovenia and Croatia) (*Z. v. carniolica*); East Europe and West Asia (Romania and Russia); Sakhalin (East Siberia, Amoorland and Sakhalin Id.). Results show a differentiation of the two oviparous populations (Pyrenees and Cantabrian mountains), mainly characterised by lower collar scale numbers and supralabials, and greater lamellae under 4<sup>th</sup> toe; as well as the existence of clinal variation in W-E direction among the viviparous populations of the species. Pyrenean-Cantabrian populations probably merit subspecific status inside *Z. vivipara*. All viviparous populations in West and Central Europe seem to belong to *Z. v. vivipara*. Populations from East Europe and the taxon *Z. v. sachalinensis* can be valid ssp. of *Z. vivipara*, but this is less clear than the former case. Due to the scarce sample employed, we cannot pronounce about the taxa *carniolica* (whose few studied specimens seem however well differentiated from their geographically neighbouring samples) and *pannonica* (only one specimen studied).

## INTRODUCCIÓN

La lagartija vivípara es la especie de reptil con la mayor área de distribución natural en el mundo. Se halla presente desde la Cordillera Cantábrica y los Pirineos, a lo largo de una vasta distribución que va a través del centro de Francia y las Islas Británicas hasta el Cabo Norte en Escandinavia, y hacia el este, a lo largo de Siberia hasta la Isla de Sakhalin y de Hokkaido, ya en el Pacífico (Mayer *et al.*, 2000).

A pesar de lo extenso de su área de distribución, la lagartija vivípara ha sido el paradigma de especie invariante a lo largo de su área y, todavía hoy, sigue sin estar claro si existen subespecies válidas. Dejando aparte los múltiples nombres integrables en las sinonimias de la especie (ver Mertens & Wermuth, 1960; Dely & Böhme, 1984), dos subespecies han sido

descritas y consideradas con una posible validez:

- *Zootoca vivipara sachalinensis* (Pereljesin & Terentjew, 1963) (Terra Typ. Isla de Sakhalin) que se hallaría no sólo en la Isla de Sakhalin sino también en Amur y Ussuri, y cuya validez sería paralela a la de otros taxones de distribución parecida y diferenciados en aquella zona (grupos de especies o subespecies de *Bufo*, *Hyla*, *Rana*, *Vipera*, *Apodemus*, etc.) (Dely & Böhme, 1984; Böhme, 1997). Un ejemplar de esta desconocida subespecie puede verse en Zhao & Adler, 1993: lámina 28 D).

- *Zootoca vivipara pannonica* (Lác & Kluch, 1968), (*Terra Typica*: Botany, Kapusansky Wald, en el este de Eslovaquia) típico taxón relicto de las zonas de estepa centroeuropea (Putsza) actualmente casi desaparecida, al igual que las poblaciones de este lacértido. Esta subespecie está presente en la Llanura Panónica y en las montañas de Albania, Serbia y Montenegro. Una fotografía de este taxon puede verse en Zwach (1990:foto 141)

- *Zootoca vivipara vivipara* (Jacquin, 1787), que englobaría al resto de poblaciones de la especie. Dentro de éstas poblaciones, y como su nombre científico indica, el alumbramiento de crías desarrolladas dentro del cuerpo de la madre es lo habitual. Sin embargo, las poblaciones de la Cordillera Cantábrica, Pirineos y Aquitania (al sur del Río Garona) presentan una reproducción ovípara que fue descubierta por primera vez por Louis Lantz (1927) y posteriormente refrendada como la única en todas las poblaciones de la zona (Braña, 1986; Braña & Bea, 1987; Böhme, 1997; Heulin, 1988).

A este panorama se ha venido a sumar otra subespecie, también ovípara (Böhme *et al.*, 1999; Mayer *et al.*, 2000; Heulin *et al.*, 2000), en principio indistinguible morfológicamente, pero que por su grado de diferenciación genética respecto a las poblaciones vivíparas centroeuropeas como a las ovíparas pirenaico-cantábricas podría tratarse de una especie diferente. En principio e interinamente denominada como subespecie: *Zootoca vivipara carniolica* Mayer, Böhme, Tiedemann & Bischoff, 2000 (*Terra Typica*: Mt. Sneznik, Eslovenia) (nec *Lacerta vivipara* var. *carniolica* Werner, 1897, *Nomen Nudum*), (fotografiada en Mayer *et al.*, 2000: 67; y en Heulin *et al.*, 2000: 466).

El objetivo del presente artículo es hacer una comparación entre muestras de varios orígenes geográficos con el fin de intentar detectar diferencias en la folidosis entre ellas que contribuyan al conocimiento de su variabilidad geográfica y complementen los estudios actualmente en curso por varios autores sobre su DNA, electroforesis de aloenzimas, cariotipos y osteología.

## MATERIAL Y MÉTODOS

Ejemplares estudiados.

Se han estudiado un total de 534 ejemplares (221 machos y 313 hembras procedentes de diversas colecciones públicas y privadas y ejemplares vivos en el campo. Los especímenes se han agrupado en función de grandes áreas geográficas, de su modo de reproducción (ovíparo/vivíparo) y morfología de sus cromosomas sexuales.

La agrupación ha sido:

1. Cordillera cantábrica (ovíparas, Cromosoma W tipo A de Kupriyanova, 1990) (67 machos y 48 hembras).
2. Pirineos-Landas (ovíparas, Cromosoma W tipo A de Kupriyanova, 1990) (89 machos y 172 hembras).
3. Islas Británicas (vivíparas, presumiblemente tipo B de Kupriyanova, 1990) (20 machos y 33 hembras).
4. Europa occidental (Francia, Bélgica, Holanda, Luxemburgo, Suiza, Italia, Dinamarca, Suecia y Noruega) (vivíparas, tipo B de Kupriyanova, 1990) (18 machos y 27 hembras).
5. Europa Central (Austria y Alemania) (vivíparas, tipo B de Kupriyanova, 1990) (7 machos y 12 hembras) (*Z. vivipara vivipara Terra Typica*: Schneeberg, Austria)
6. Putsza (*Z. v. pannonica*) (vivíparas, tipo A de Kupriyanova, 1990) (1 macho).
7. N.-Balcanes (Sur de Austria, Eslovenia y Croacia) (*Z. v. carniolica*) (ovípara, morfología del cromosoma sexual desconocida) (2 machos y 3 hembras).
8. Este de Europa y oeste de Asia (Rumanía y Rusia) (vivíparas, tipo A de Kupriyanova, 1990) (12 machos y 11 hembras)
9. Sakhalin (Este de Siberia, Amur, Sakhalin) (*Z. v. sachalinensis*) (presumiblemente vivíparas y del tipo A de Kupriyanova, 1990) (5 machos y 7 hembras).

Caracteres estudiados y método.

Las variables estudiadas son:

*Dorsalia* (número de escamas dorsales en un anillo en el centro del cuerpo), *Ventralia* (número de hileras transversales de escamas ventrales a lo largo del cuerpo), *Collaria* (número de escamas del collar conspicuamente mayores que las gulares que les rodean), *Gularia* (número de escamas en una línea lo más recta posible desde la sínfisis mandibular hasta el collar), *Femoralia* (suma de los poros femorales del lado derecho y el izquierdo), *Lamellae* (lamelas debajo del dedo más largo del pie –el cuarto–), Loreales anteriores (número de placas loreales anteriores (suma de los dos lados) y Supralabiales anteriores a la subocular (suma de los dos lados).

Análisis estadístico:

Se ha empleado un método estadístico multivariante para la detección de diferencias entre poblaciones. Los análisis multivariantes fueron efectuados con los programas CANP (análisis canónico de poblaciones) y DISC (análisis discriminante basado en distancias) del paquete estadístico MULTICUA (ARENAS, CUADRAS & FORTIANA, 1991).

Análisis Canónico de Poblaciones (ACPL):

El análisis canónico de poblaciones es un método para la representación de poblaciones a lo largo de ejes ortogonales (variables canónicas) con máximo poder discriminante y mínima pérdida de información en base a la distancia de Mahalanobis entre poblaciones (CUADRAS, 1981).

Cada población es representada por un centroide que representa al individuo medio hipotético de la población y un círculo de confianza (esferoide tridimensional) que en nuestro caso es del 95 %.

Asimismo, se proporciona el valor de la F de Fisher-Snedecor del Análisis Multivariante de la Varianza (MANOVA), obtenida mediante la aproximación asintótica de RAO (1965).

#### Análisis discriminante (ADGM):

Se ha efectuado un análisis discriminante de grupos múltiples (ADGM) que nos da las probabilidades de clasificación errónea basadas en la discriminación proporcionada por los ejes canónicos, utilizando todas las variables del análisis a la vez. El poder discriminante de estos ejes canónicos queda expresado por la Lambda de Wilks, que varía de 0 a 1, siendo los valores próximos a 0 indicativos de un elevado poder discriminante de las funciones. En una segunda fase, se calcula la distancia generalizada de Mahalanobis de cada individuo a cada uno de los centroides, y se clasifica el individuo en aquella población con la que presenta menor distancia. La clasificación puede ser correcta o incorrecta y finalmente se obtiene una matriz de clasificación de todos los individuos.

Como indicativo de una diferenciabilidad mínima para poder considerar la singularidad o posible relevancia taxonómica de una población, hemos tomado el límite arbitrario del 75 % de clasificación correcta, porcentaje propuesto por MAYR (1969) como mínimo recomendable para el reconocimiento subespecífico, aunque únicamente de forma orientativa por nuestra parte.

#### Distancias entre poblaciones:

Los valores de la distancia entre los centroides son utilizados como base para la elaboración de los dendrogramas de distancias entre poblaciones, mediante la Distancia de Mahalanobis ( $D^2$ ) (MAHALANOBIS, 1936), que nos proporciona una representación intuitiva y unidimensional del grado de diferencia entre poblaciones. Esta distancia se perfila como la más objetiva para representar los datos biométricos muestrales (ATCHLEY, 1980; CUADRAS, 1981)

#### Algoritmos de agregación:

Como algoritmo de agregación para la construcción de dendrogramas utilizamos el método UPGMA (unweighted pair-group method using arithmetic averages) (ROHLF, 1962; SNEATH & SOKAL, 1973; MAYR & ASHLOCK, 1991).

## RESULTADOS

### MACHOS

El análisis multivariante de la varianza detecta diferencias significativas entre los parámetros foliolíticos de las diferentes poblaciones ( $F = 5,0764$ , con 72 y 1266 grados de libertad;  $p < 0,0001$ ) (Lambda de Wilks = 0,2139). Los tres primeros ejes explican el 87,3 % de la variabilidad total y muestran por tanto una imagen bastante correcta del grado de diferenciación entre las distintas muestras aquí estudiadas (ver fig 1).

El eje 1 (valor propio de 9,37, 56,1 % de variabilidad explicada) es el más importante y da cuenta por sí mismo de más de la mitad de toda la variabilidad intrapoblacional. Los caracteres de mayor peso en este eje (es decir, los que presentan mayor diferencia entre las poblaciones separadas por dicho eje) son *collaria* (-.704), *lamellae* (.472) y *supralabialia* (-.223). Este eje nos ordena las poblaciones en una clina cuyo extremo positivo está ocupado por las poblaciones del eje Pirenaico-Cantábrico, su parte central por las poblaciones del oeste y centro de Europa e Islas Británicas, así como los individuos estudiados de *Z. v. carniolica* y *Z. v. pannonica*, hasta llegar al otro extremo de la clina ocupado por las muestras del Este de Europa-Asia y del extremo este de Asia. Así pues, este eje puede ser interpretado como una clina de variación desde el SW de Europa, zona que aparece caracterizada por valores altos de lamelas subdigitales y bajos de escamas en el collar y supralabiales, hasta los valores contrarios en el otro extremo de distribución de *Zootoca*, en la Isla de Sakhalin y zonas continentales adyacentes.

El eje 2 (valor propio de 3,12, 18,6 % de variabilidad explicada) separa de forma poco marcada las poblaciones vivíparas del centro y Oeste de Europa respecto sobre todo a las del E de Europa y Asia. Los caracteres con mayor peso son *gularia* (-.486), *dorsalia* (.480) y *femoralia* (-.331), por lo que mientras que las poblaciones ovíparas presentan valores más o menos intermedios, las poblaciones vivíparas del oeste y centro de Europa presentan en general valores algo más altos de escamas dorsales y más bajos de gulares y poros femorales que sus parientes asiáticas y del este de Europa.

El eje 3 (no representado) (valor propio de 2,11, 12,6 % de variabilidad explicada) es de confusa interpretación, ya que por ejemplo separa de forma drástica poblaciones dentro de Europa Occidental, mientras que las del Este de Europa y Asia ocupan posiciones intermedias. Así por ejemplo, separa Pirineos y Cordillera Cantábrica en extremos opuestos. Los caracteres con mayor peso en este eje son *dorsalia* (-.747) y *femoralia* (-.740). En su parte positiva separa las muestras de Pirineos y de las Islas Británicas (y en menor medida centroeuropeas), caracterizadas por los valores más pequeños de escamas dorsales y poros femorales, respecto a las de la Cordillera Cantábrica, con valores contrarios. No obstante, el poder explicativo de este eje es muy bajo.

La representación bidimensional de los dos ejes más significativos (fig. 1), nos muestra, además de la clina de variación desde el SW de Europa hasta el extremo de Asia (eje 1) y de la diferenciación entre las poblaciones vivíparas de la especie del centro y oeste de Europa respecto a las del Este de Europa y Asia (eje 2), un escaso solapamiento de las poblaciones ovíparas del eje Pirenaico-Cantábrico respecto a otras muestras. El solapamiento con la muestra centroeuropea se debe probablemente, al menos en parte, al escaso tamaño muestral de esta última. En las muestras de las Islas Británicas y del Oeste y Centro de Europa (incluido el único ejemplar estudiado de *Z. v. pannonica*) es elevado. Por otro lado, parece que existe bastante similitud entre las muestras del Este de Europa-Asia y las del Extremo Este de Asia (*Z. v. sachalinensis*). Estas últimas, sobre todo debido al escaso tamaño muestral, solapan sus círculos de confianza en parte con las de Europa

occidental y Central. Los dos machos de *Z. v. carniolica* aparecen en una posición bastante intermedia aunque algo más hacia las poblaciones del Este de Europa.

El algoritmo de agrupación (UPGMA) (fig 3) nos muestra tres grupos principales y los dos taxones subespecíficos (*Z. v. carniolica* y *Z. v. pannonica*) aislados de los demás grupos, si bien el escaso tamaño muestral (dos y un ejemplar, respectivamente) hace que la posición de estas muestras no sea en absoluto fiable. La primera de las agrupaciones que aparecen es la de las poblaciones ovíparas de la Cordillera Cantábrica con las de Pirineos ( $D^2= 1,73$ ). El segundo grupo, es el que forman las poblaciones vivíparas del oeste y el centro de Europa ( $D^2= 2,55$ ) más la muestra de Gran Bretaña (todas ellas uniéndose a  $D^2= 3,37$ ). El tercer grupo lo forman las muestras del Este de Europa y la del extremo Este de Asia ( $D^2= 2,08$ ). El grupo de poblaciones vivíparas del Oeste de Europa se une con las del Este de Europa y Asia a  $D^2= 4,54$ , y finalmente, con las poblaciones ovíparas pirenaico-cantábricas a  $D^2= 7,7$ .

En cuanto al análisis discriminante que se deriva de los ejes canónicos antes reseñados, 42 de los 67 machos de la Cordillera Cantábrica son correctamente clasificados (62,7 % de clasificación correcta). El mayor porcentaje de confusión viene con los ejemplares de los Pirineos, mientras que uno es clasificado en la muestra de I. Británicas, 4 como oeste de Europa, 4 en Centroeuropa, 2 en este de Europa y 3 en este de Asia.

De los ejemplares de Pirineos, 47 de los 89 son clasificados correctamente (52,8 %), mientras que 21 son asignados a la muestra de la Cordillera Cantábrica, dos a Islas Británicas, tres a Oeste de Europa, 13 a Centro Europa, dos a Este de Europa y uno a Este de Asia.

La muestra de las islas Británicas presenta un porcentaje de clasificación correcta del 70 % (14 de 20 ejemplares.). Uno es clasificado como perteneciente a Pirineos, dos al oeste de Europa, uno a Centro Europa, otro al Este de Europa y dos a Este de Asia.

De los 18 ejemplares del oeste de Europa, se clasifican correctamente 10 ejemplares (55,5 % de clasificación correcta), mientras que uno es clasificado como Cantábrico, otro a Islas Británicas, 4 a Centro Europa y tres a Este de Europa.

De los 7 ejemplares de Centro Europa, se clasifican correctamente 4 (57,14 % de clasificación correcta), mientras que uno como perteneciente a Pirineos, otro a Oeste de Europa y uno al Este de Europa.

De los 12 ejemplares del este de Europa, se clasifican correctamente 9 (75 % de clasificación correcta), mientras que 2 son clasificados como pertenecientes a las Islas Británicas y uno al Este de Asia.

De los 5 ejemplares del Este de Asia, se clasifican correctamente 4 (80 % de clasificación correcta), mientras que uno es clasificado perteneciente al Este de Europa.

Resumiendo, si tomamos ambas muestras ovíparas de la zona pirenaico-cantábrica juntas, el porcentaje de clasificación correcta es del 78,2 %. Las muestras del Este de Europa y del Este de Asia presentan también porcentajes de clasificación correcta superiores al 75 %. La muestra de las Islas Británicas muestra también una alta singularidad, con porcentajes de clasificación correcta del 70 %.

## HEMBRAS

El análisis multivariante de la varianza detecta diferencias entre las poblaciones e individuos estudiados ( $F = 8,1989$ , con 72 y 1826 gr. l.,  $p < 0.0001$ ) ( $\Lambda$  de Wilks = 0,1820), por lo que existen diferencias estadísticamente significativas entre ellas para los caracteres estudiados. Los tres primeros ejes (valores propios de 12,8, 2,89 y 2,39) explican un total del 89,4 % de la variabilidad intrapoblacional (ver fig. 2).

El eje 1 (valor propio de 12,8, 63,3 % de varianza explicada) es, al igual que en el análisis de los machos, el más importante y da cuenta por sí solo de más de la mitad de la variabilidad total. Los caracteres con mayor peso en ese eje son *Collaria* (-.721), *lamellae* (.426), *femoralia* (.404) y *supralabialia* (-.316). Este eje nos separa en su parte positiva a las poblaciones ovíparas del eje Pirenaico-Cantábrico, caracterizadas por un número mayor de poros femorales y lamelas, y menor de escamas en el collar y supralabiales, respecto a todo un grupo de poblaciones hacia la parte central del eje que incluye las poblaciones vivíparas del Oeste y Centro de Europa, con un progresivo aumento del valor en el eje desde la muestra de las Islas Británicas, Oeste de Europa, Centro Europa y Este de Europa. Sólo la muestra del Extremo de Asia aparece hacia la parte más negativa del eje. Los tres ejemplares de *Z. v. carniolica* aparecen bien separados hacia la parte positiva del eje.

El eje 2 (valor propio 2,89; 14,3 % de variabilidad explicada) presenta cargas importantes de *femoralia* (.585), *ventralia* (-.513) y *gularia* (.513) y aunque no separa de forma clara ninguna población, sí parece mostrar una clina de variación dentro de las poblaciones vivíparas, desde a muestra de las Islas Británicas, a través del Oeste de Europa y el centro Europa hasta las del Este de Europa. El extremo británico de esta clina se caracterizaría por valores más altos de *ventralia* y los menores de *gularia* y *femoralia*, mientras que hacia el extremo del Este de Europa (Rusia y Rumanía) los valores serían los contrarios (baja *ventralia* y mayores *gularia* y *femoralia*).

El eje 3 (valor propio de 2,39; 11,8 % de variabilidad explicada) muestra cargas elevadas de *femoralia* (-.562), *dorsalia* (-.409) y *ventralia* (-.408). Al igual que en el caso de los machos, este eje separa poblaciones entre sí, sin un patrón claro de interpretación. En la parte positiva del eje (valores bajos de *dorsalia*, *ventralia* y *femoralia*) se separan claramente los especímenes del extremo Este de Asia (*Z. v. sachalinensis*) y las poblaciones pirenaicas. El resto de poblaciones, con valores contrarios, aparecen más o menos marcadamente en la parte negativa del eje. Los tres ejemplares de *Z. v. carniolica* estudiados aparecen igualmente separados hacia los extremos del eje, lo que nos da idea de lo poco congruente de éste eje. Recordemos que cuando trabajamos dentro de un género o

con varias especies emparentadas, el eje uno separa grupos de especies o subgéneros (separa a las especies por grupos) y el eje dos las especies entre sí (por ejemplo en subespecies). Si se trabaja con una sola especie, el eje uno separa las posibles subespecies entre sí, y el dos las subespecies menos diferenciadas o las poblaciones entre sí, quedando sin sentido el tercer eje, como es nuestro caso (Arribas, 1997).

Los tres ejes juntos explican hasta un 89,4 % de la variabilidad total. La representación de los dos primeros ejes (fig. 2) nos muestra bien diferenciadas las poblaciones ovíparas del eje Pirenaico-Cantábrico por un lado y una posición bien diferenciada también de los tres ejemplares de *Z. v. carniolica* (también ovípara).

Por otro lado, las poblaciones vivíparas aparecen juntas, en posición algo excéntrica *Z. v. sachalinensis*, y formando una clina desde las Islas Británicas hasta Rusia, el resto de poblaciones, perfectamente ordenadas en el eje 2.

El algoritmo de agrupación de las hembras (fig. 4) presenta dos grandes agrupaciones, una de ellas escalonada, y la muestra de *Z. v. carniolica* muy diferenciada. Al igual que en el análisis de los machos, el tamaño muestral es tan pequeño (3 ejemplares) que su posición en este dendrograma es muy incierta (no se dispone de muestra de *Z. v. pannonica*). Dentro del árbol general, aparecen por un lado las poblaciones ovíparas del eje Pirenaico-Cantábrico ( $D^2=1,6$ ) y por otro las poblaciones vivíparas del resto de Eurasia. Dentro de este último grupo la agrupación es, en parte, similar a la del análisis de los machos: Las muestras del oeste y Centro de Europa de unen ( $D^2=1,75$ ) y posteriormente con la de las islas Británicas ( $D^2=3,2$ ). A este grupo se unen, a diferencia del de los machos y progresivamente, las muestras del Este de Europa ( $D^2=4,5$ ) y la del extremo Este de Asia ( $D^2=6,2$ ).

El análisis discriminante que se deriva de las funciones canónicas arriba reseñadas, nos clasifica a posteriori las muestras de hembras de la siguiente manera:

De los 48 ejemplares de la Cordillera Cantábrica, se clasifican correctamente 30 (62,5 % de clasificación correcta), mientras que 9 son clasificados como pertenecientes a Pirineos, 3 a Oeste de Europa, 4 a Centro Europa y 3 a Este de Europa.

De los 172 ejemplares de Pirineos, se clasifican correctamente 122 (70,9 % de clasificación correcta), mientras que 30 son clasificados como Cantábrico, 5 como pertenecientes a Islas Británicas, 4 a oeste de Europa, 5 a Centro Europa y 6 a Este de Europa.

De los 33 ejemplares de las Islas Británicas, se clasifican correctamente 23 (69,7 % de clasificación correcta), mientras que 2 son clasificados como Cantábrico, 4 como pertenecientes a Oeste de Europa, 3 a Este de Europa y 2 a Este de Asia.

De los 27 ejemplares del Oeste de Europa, se clasifican correctamente 14 (51,8 % de clasificación correcta), mientras que 2 son clasificados como Cantábrico, 1 como pertenecientes a Pirineos, 5 a Islas Británicas, 4 a Centro Europa y 2 a Este de Europa.

De los 12 ejemplares de Centro Europa, se clasifican correctamente 7 (58,3% de clasificación correcta), mientras que 2 son clasificados como pertenecientes a Islas Británicas, 2 a Oeste de Europa y uno a Este de Europa.

De los 11 ejemplares de este de Europa, se clasifican correctamente 8 (72,7 % de clasificación correcta), mientras que uno es clasificado como perteneciente a Pirineos y 2 a oeste de Europa.

Por último, de los 7 ejemplares de Este de Asia, se clasifican correctamente 6 (85,7 % de clasificación correcta), apareciendo sólo uno clasificado como de Centro Europa.

Al igual que en el caso de los machos, Este de Europa y sobre todo Este de Asia presentan los mayores porcentajes de clasificación correcta, lo que refrenda su distinguibilidad. Si tomamos ambas muestras ovíparas pirenaico-cantábricas juntas, el porcentaje de clasificación correcta es igualmente muy alto, del 86,8 %.

## DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

A partir del análisis de los caracteres foliódóticos estudiados se puede observar que, a pesar de lo aparentemente indiferenciable de unas y otras poblaciones de *Zootoca vivipara*, sí que pueden distinguirse algunos rasgos congruentes de variación dentro de la especie. Rasgos que se ven confirmados si atendemos a características biológicas o de cariotipo de las diferentes poblaciones.

Por un lado, podemos observar que las poblaciones ovíparas del eje Pirenaico-Cantábrico aparecen bien diferenciadas por presentar valores más bajos de escamas en el collar y de supralabiales, y más altos de lamelas bajo el cuarto dedo del pie. En cuanto a los caracteres de coloración, no tratados aquí, podemos afirmar que el diseño de una línea vertebral ancha y discontinua que toma la forma de pequeñas manchas claras rodeando a una oscura, presente en *Z. vivipara -sensu stricto-* y en *Z. v. carniolica* (ver Mayer et al, 2000; Heulin et al., 2000), no aparece nunca en las poblaciones Pirenaico-Cantábricas. Así pues, las poblaciones ovíparas Pirenaico-Cantábricas, diferenciadas morfológicamente y cariológicamente (cromosoma W de un solo brazo -tipo A de Kupriyanova) y separadas de sus vecinas pero alopátricas poblaciones vivíparas por una distancia de Nei de 0,12 constituyen probablemente un taxón subespecífico todavía innominado.

De hecho, probablemente lo que aquí hemos agrupado como dos muestras homogéneas no lo sean. En el caso de los Pirineos, Guillaume et al (1999) han demostrado mediante el estudio de los alelos de la Manosa-6-fosfato isomerasa (MPI) enzima ubicada en el cromosoma W de las hembras, la existencia de dos tipos genéticos en el Pirineo. Uno de ellos, de migración lenta (MPI<sup>190</sup>) extendido por la Cordillera Cantábrica y vertiente sur de

los Pirineos occidentales, hasta el Valle de Tena, y el otro, de migración rápida (MPI<sup>110</sup> o MPI<sup>120</sup>) en toda la vertiente norte de los Pirineos (incluyendo las Landas y en Pirineo Central y Oriental. Por otro lado Heulin et al (1999), detectan la existencia de tres haplotipos: OH1, presente en la vertiente norte del Pirineo (valle de Ossau) que podría coincidir con el alelo de migración rápida MPI<sup>110</sup> o MPI<sup>120</sup>), otro (OH2) presente también al S del Valle de Ossau y en la Cordillera Cantábrica (que podría coincidir con el alelo de migración lenta MPI<sup>190</sup>), y un tercero (OH3) presente en el Puerto del Portalé.

Así pues, los Pirineos Occidentales en su vertiente sur podrían presentar poblaciones algo diferenciadas de las del Pirineo Central y oriental, y presumiblemente afines a las de la Cordillera Cantábrica, que serían por su parte, uniformes. Por nuestra parte, podemos afirmar que en la Cordillera Cantábrica existen poblaciones con algún rasgo característico bien diferenciado, aunque pudiera deberse a efecto fundador en poblaciones extremas de ese mismo taxon genéticamente uniforme de la Cordillera Cantábrica y Pirineo Occidental. Todo ello será tratado con detalle en otro artículo.

Por lo que respecta a las poblaciones vivíparas, desde el punto de vista morfológico (presente estudio) parecen bastante uniformes. Por un lado, las poblaciones centroeuropeas típicas (Alemania, Austria) y las de Europa Occidental (Francia, Islas Británicas, Países Bajos, Dinamarca, etc.) son muy similares entre sí, y corresponderían al cromosoma W de tipo metacéntrico (tipo B) de Kupriyanova (1990). Según Kupriyanova *et al.* (1995) esta forma cromosómica estaría actualmente todavía en expansión en Suecia y Oeste de Rusia en zonas que podrían haber sido colonizadas antes por poblaciones de tipo A, presentándose en esta zona y en el W de los Cárpatos zonas de contacto secundario entre ambas formas cromosómicas (Kupriyanova et al, 1995, Odierna *et al.*, 1998).

Dado que sólo hemos estudiado un ejemplar de *Z. v. pannonica*, no podemos pronunciarnos sobre su afinidad, aunque la mínima distancia del ejemplar es con las poblaciones del Oeste de Europa. En todo caso, por su forma de reproducción indudablemente se relaciona con las poblaciones vivíparas de *Z. v. vivipara* y no con las ovíparas de *Z. v. carniolica*. Por su tipo de cromosoma W (tipo A) se relaciona con las poblaciones del Este de Europa.

En cuanto a *Z. v. carniolica*, poco podemos decir dado lo escaso del tamaño muestral, pero parece diferenciada de otras poblaciones. En el análisis de los machos los dos ejemplares son más similares a *Z. v. sachalinensis*, pero en el de las hembras, su afinidad se resuelve con los ejemplares también ovíparos de la Cordillera Cantábrica, sugiriendo un origen común de las formas ovíparas, una de las cuales (las Pirenaico-Cantábricas) habrían dado lugar, a juzgar por el estudio del DNA de Mayer *et al.* (2000) a las poblaciones ovíparas del W y Centro de Europa (y probablemente, más o menos directamente a las del Este de Europa y Asia). El interesante descubrimiento de que machos y hembras de *Z. v. carniolica* tienen el mismo número de cromosomas (y por lo tanto, carecen de sistema de cromosomas sexuales Z<sub>1</sub>Z<sub>2</sub>W presente en el resto de poblaciones, tanto ovíparas como vivíparas) refuerza la opinión de que este taxón es una especie diferente (Odierna *et al.*, 2000).

Por otro lado, las poblaciones del E de Europa (Rumanía, Rusia) aparecen como afines a las del Este de Asia (*Z. v. sachalinensis*), sobre todo en el caso de los machos, mientras que en el de las hembras, *Z. v. sachalinensis* aparece con una relación más independiente de la del Este de Europa, aunque dentro de una relación de mayor afinidad entre todas las poblaciones. Tanto las poblaciones del Este de Europa como las del extremo Este de Asia compartirían el cromosoma de un brazo (tipo A de Kupriyanova)

A la vista de nuestros resultados, las poblaciones ovíparas del Suroeste de Europa podrían merecer, al menos, un rango subespecífico dentro de *Zootoca vivipara*.

Las poblaciones vivíparas con cromosoma W de dos brazos (tipo B de Kupriyanova) presentes en Europa Occidental y Central son las que deben llevar el epíteto subespecífico *Zootoca vivipara vivipara*.

Se debe estudiar mejor (desde un punto de vista genético) las poblaciones del Este de Europa, vivíparas y con cromosoma w tipo A de Kupriyanova. Si su afinidad se resuelve con las que a partir de aquí colonizaron el extremo Este de Asia, deberían incluirse en el taxon *sachalinensis*, si no, pudieran constituir una ssp. *per se*.

El grado de diferenciación encontrado por Mayer et al (2000) en *Z. v. carniolica* garantizan, según estos autores, incluso el estatus específico, lo que se refuerza por su cariotipo (Odierna et al, 2000). Por lo que respecta a *Z. v. pannonica*, no podemos pronunciarnos sobre su validez basándose en nuestros datos, pero por su cromosoma sexual y modo de reproducción su afinidad está con las poblaciones de *Z. v. vivipara* del Este de Europa.

A la vista de los nuevos descubrimientos de poblaciones vivíparas en Eslovenia y áreas vecinas, el panorama de la hipótesis sobre la diferenciación histórica de las diferentes poblaciones cambia de forma radical la hipótesis barajada hasta la fecha (Heulin *et al.*, 1993; Odierna *et al.*, 1998) según la cual, las poblaciones más primitivas de la especie serían ovíparas. Durante una pulsación glacial, la especie quedaría dividida en dos refugios distintos, uno Pirenaico-cantábrico, que conservaría la reproducción ovípara y otro en algún lugar entre los Balcanes y el Altai, que cambiaría su reproducción a un modo vivíparo y que se expandiría al acabar la última glaciación recolonizando toda su actual área eurasiática sin llegar a contactar con las poblaciones ovíparas. Sin embargo, los recientes descubrimientos y el estudio genético de Mayer et al (2000) sugieren que las poblaciones más diferenciadas (posiblemente al nivel de especie) serían las ovíparas del Norte de los Balcanes, que se habrían separado, quizá durante un periodo frío, de las poblaciones igualmente ovíparas pero situadas en un refugio pirenaico-cantábrico, y que de éstas últimas, en nuestra opinión a partir de algunas poblaciones extremas, posiblemente más septentrionales y alopátricas respecto a las más meridionales, habría aparecido la viviparidad, que se habría extendido de forma exitosa por el resto de Europa.

Una de las posibles causas de la dificultad en encontrar diferencias entre las poblaciones de *Z. vivipara* es, probablemente, el bajo número de escamas que presenta. Cuando se trabaja

con caracteres merísticos como el número de escamas, si éstas son pequeñas y numerosas, es mucho más fácil encontrar variabilidad en número que cuando éstas son mucho más grandes y escasas. Por decirlo en otras palabras, cuando hay muy pocas escamas cuesta mucho más que se dé el salto cuantitativo de una escama más o menos.

### AGRADECIMENTOS

A Jesús García (Alcolea de Cinca, Huesca) y el Dr. Sergi Plà (Barcelona) que ayudaron en la toma de muestras. El Dr. Werner Mayer proporcionó el ejemplar de *Z. v. pannonica* para estudio, y Guillermo Palomero (Universidad de Cantabria, Santander) y Manuel Meijide (Salas de los Infantes, Burgos) permitieron el acceso a numerosos individuos cantábricos.

### REFERENCIAS

- ARENAS, C.; CUADRAS, C.M. & FORTIANA, J. (1991): *MULTICUA. Paquete no estandard de Análisis Multivariante*. Pub. Univ. Barcelona.
- ARRIBAS, O.J. (1997): *Morfología, filogenia y biogeografía de las lagartijas de alta montaña de los Pirineos*. Ph. Dr. Thesis. Universidad Autónoma de Barcelona. 353 pp. (8 pp and microfiche. Pub. U.A.B.).
- ATCHLEY, W.R. (1980): M-Statistics and Morphometric Divergence. *Science* 208: 1059-1060.
- BÖHME, W. (1997): *Lacerta vivipara* Jacquin, 1787. In: Gasc, J.P. (ed.). *Atlas of Amphibians and Reptiles in Europe*. Societas Europaea Herpetologica. Muséum National d'Histoire Naturelle. Paris: 268-269.
- BÖHME, W.; HEULIN, B. & BISCHOFF, W. (1999): First data on a second oviparous population of the viviparous lizard *Zootoca vivipara* Jacquin, 1787 (*Squamata: Lacertidae*) from NW Slovenia. *Abst. 19<sup>th</sup>. Ord. Gen. Meeting SEH, Iraklion (Nat. Hist. Mus. Crete)*: 34-35.
- BRAÑA, F. (1986): Ciclo reproductor y oviparismo de *Lacerta vivipara* en la Cordillera Cantábrica. *Revista española de Herpetología* 1 : 275-291.
- BRAÑA, F. & BEA, A. (1987): Bimodalité de reproduction chez *Lacerta vivipara*. *Bull. Soc. Herpetol. France, Paris*, 44: 1-5.
- CUADRAS, C.M. (1981): *Métodos de Análisis Multivariante*. Eunibar, Barcelona.
- DELY, O. & BÖHME, W. (1984): *Lacerta vivipara* Jacquin, 1787 – Waldeidechse; pp 362-393. In: Böhme, W. (ed.): *Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas* vol 2/1, Wiesbaden (Aula Verlag).
- GUILLAUME, C.P.; HEULIN, B.; ARRAYAGO, M.J.; BEA, A. & BRAÑA, F. (2000): Refuge areas and suture zones in the Pyrenean and Cantabrian regions: geographic variation of the female MPI sex-linked alleles among oviparous populations of the lizard *Lacerta (Zootoca) vivipara*. *Ecography* 23: 3-10.
- HEULIN, B. (1988): Données nouvelles sur les populations ovipares de *Lacerta vivipara*. *Comptes Rendus Acad. Sci. Paris*: 306: 63-68.

- HEULIN, B.; SURGET-GROBA, Y.; GUILLER, A.; GUILLAUME, C.P. & DEUNFF, J. (1999): Comparisons of mitochondrial DNA (mtDNA) sequences (16S rRNA gene) between oviparous and viviparous strains of *Lacerta vivipara*: a preliminary study. *Molecular Ecology* (1999) 8: 1627-1631.
- HEULIN, B.; GUILLAUME, C.P.; VOGRIN, N.; SURGET-GROBA, Y & TADIC, Z. (2000): Further evidence of the existence of oviparous populations of *Lacerta (Zootoca) vivipara* in the NW of the Balcan peninsula. *C.R.Acad. Sci. Paris Sciences de la Vie* 323(2000): 461-468.
- KUPRIYANOVA, L.A. (1990): Cytogenetics studies in lacertid lizards. In: E. Olmo (Ed.), *Cytogenetics of Amphibians and Reptiles*. Birkhäuser Verlag. Basel. pp. 242-245.
- KUPRIYANOVA, L.A.; ANDRÉN, C. & NILSON, G. (1995): Distribution of different chromosomal forms of *Lacerta vivipara* in the Baltic Sea basin. *Mem. Soc. Fauna Flora fenn.*, 71: 96-97.
- MAHALANOBIS, P.C. (1936): On the generalized distance in Statistics. *Proc. Nat. Inst. Sci. (India)* 2: 49-55.
- MAYER, W.; BÖHME, W.; TIEDEMANN, F. & BISCHOFF, W. (2000): On oviparous populations of *Zootoca vivipara* (Jacquin, 1787) in south-eastern Central Europe and their phylogenetic relationship to neighbouring viviparous and South-west European oviparous populations (*Squamata: Sauria: Lacertidae*). *Herpetozoa* 13 (1/2): 59-69.
- MAYR, E. (1969): *Principles of Systematic Zoology*. Mc Graw Hill, New York.
- MAYR, E. & ASHLOCK, P.D. (1991): *Principles of Systematic Zoology. Second edition*. McGraw Hill int. Ed. Singapore.
- ODIERNA, G.; APREA, G.; CAPRIGLIONE, T.; ARRIBAS, O.; KUPRIYANOVA, L. & OLMO, E. (1998): Progressive differentiation of the W sex-chromosome between oviparous and viviparous populations of *Zootoca vivipara* (*Reptilia: Lacertidae*). *Ital. J. Zool.* 65: 295-302.
- ODIERNA, C.; HEULIN, B.; GUILLAUME, C.P.; VOGRIN, N.; APREA, G.; CAPRIGLIONE, T.; SURGET-GROBA, Y.; KUPRIYANOVA, L. (2000): The karyological variations existing with and between oviparous and viviparous forms of *Lacerta (Zootoca) vivipara*: evolutionary and biogeographic implications. *Biota* 1/1:37-38.
- RAO, C.R. (1965): *Linear statistical analysis and its applications*. J. Wiley, New York.
- ROHLF, F.J. (1962): *A numerical taxonomic study of the genus Aedes (Diptera: Culicidae) with emphasis on the congruence of larval and adult classifications*. Ump. Ph. Dr. diss. University of Kansas.
- SNEATH, P.H.A. & SOKAL, R.R. (1973): *Numerical taxonomy*. W.H. Freeman and Co. San Francisco.
- ZWACH, I. (1990): *Nasi obojzivelnici a plazi*. Statni zemedelske nakladatelstvi. Praha. 141 pp.

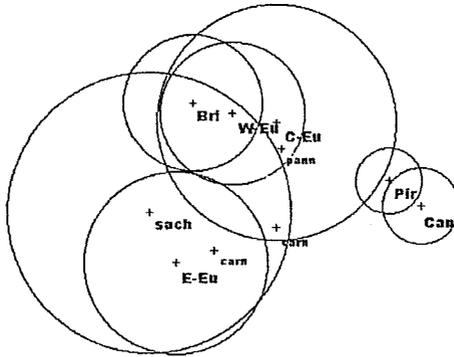


Fig 1: Proyección de los dos primeros ejes del ACPL de los machos de *Zootoca vivipara*. Los dos primeros ejes explican el 74,7 % de la varianza total (ver texto). Abreviaturas: Can: Cordillera Cantábrica; Pir: Pirineos; Bri: Islas Británicas; W-Eu: Oeste de Europa; C-Eu: Centro Europa; E-Eu: Este de Europa; sach: Este de Asia (*Z.v. sachalinensis*); carn: especimen de *Z. v. carniolica*; pann: especimen de *Z. v. pannonica*

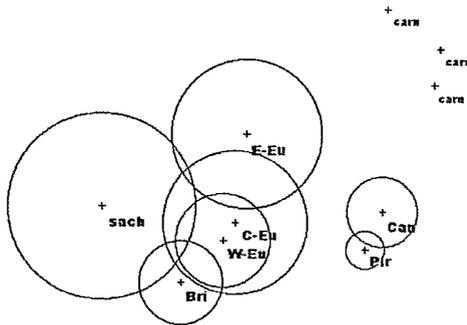
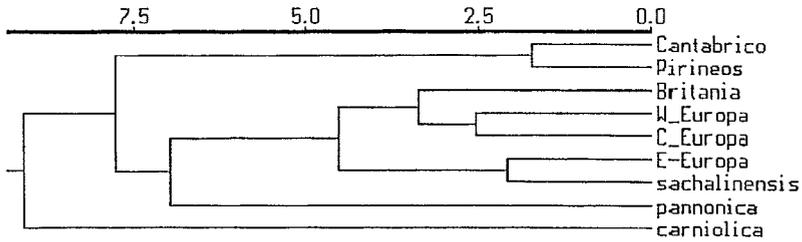
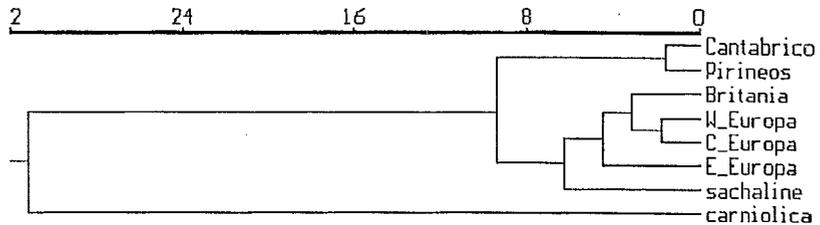


Fig 2: Proyección de los dos primeros ejes del ACPL de las hembras de *Zootoca vivipara*. Los dos primeros ejes explican el 77,6 % de la varianza total (ver texto). Abreviaturas: Can: Cordillera Cantábrica; Pir: Pirineos; Bri: Islas Británicas; W-Eu: Oeste de Europa; C-Eu: Centro Europa; E-Eu: Este de Europa; sach: Este de Asia (*Z.v. sachalinensis*); carn: especimen de *Z. v. carniolica*.



*Zootoca vivipara*, Machos

Fig 3: Dendrograma de afinidad (UPGMA) entre los machos de las poblaciones estudiadas basado en sus distancias de Mahalanobis.



*Zootoca vivipara*, Hembras

Fig 4: Dendrograma de afinidad (UPGMA) entre las hembras de las poblaciones estudiadas basado en sus distancias de Mahalanobis