

ESTUDIO DE CARACTERES Y CONGRUENCIA ENTRE CLASIFICACIONES DE *TROPIDURUS ETHERIDGEI* Y *T. CATALANENSIS* (LACERTILIA, IGUANIDAE) DEL ÁREA TEMPLADA DE AMÉRICA DEL SUR

E. GUDYNAS

Gudynas, E., 1986. Estudio de caracteres y congruencia entre clasificaciones de *Tropidurus etheridgei* y *T. catalanensis* (Lacertilia, Iguanidae) del área templada de América del Sur. *Misc. Zool.*, 10: 253-258.

Study of characters and congruence between classifications of two lizard species (Tropidurus etheridgei and T. catalanensis) from temperate South America (Lacertilia, Iguanidae).— Geographically arranged samples of *T. etheridgei* and *T. catalanensis* were studied by an analysis of characters (including Principal Factor Analysis) and a comparison of classifications. Three kinds of characters were used: meristic, metric and ratios, which showed high values for group correlations. A basic classification was prepared and compared with alternative classifications. It is concluded that increasing the number of characters, although it provides new information, it also adds redundant information that may distort the results. It is pointed out the need for the analysis of characters and for a balanced number of them.

Key words: *Character analysis, Congruence, Classification, Lacertilia, Iguanidae.*

(Rebut: 15-VIII-85)

Eduardo Gudynas, Div. Zoología Experimental, Inst. de Investigaciones Biológicas C. Estable, Av. Italia 3318, Montevideo, Uruguay.

INTRODUCCIÓN

La congruencia es el grado de correspondencia entre dos clasificaciones (SNEATH & SOKAL, 1973). El interés en estudios de congruencia se ha incrementado en los últimos años. Se han variado los caracteres empleados, los métodos clasificatorios, se han confrontado las escuelas del feneticismo y cladismo y se ha incrementado el número de métodos de comparación (ROHLF, 1982; ROHLF & SOKAL, 1981; SCHUH & FARRIS, 1981). La importancia de estos análisis radica en que evalúan la estabilidad, predictibilidad y finalmente, la fidelidad de las clasificaciones.

Se ha considerado que se pueden obtener clasificaciones distintas variando la clase de carácter (por ejemplo, caracteres de individuos adultos vs larvarios de un mismo organismo) o el método clasificatorio (SNEATH &

SOKAL, 1973). Sin embargo, también es posible variar el número de caracteres de una misma clase. En la literatura examinada no hay antecedentes de estudios de congruencias en Reptiles. El objetivo de este artículo es explorar estos aspectos para dos especies de lagartijas de las regiones templadas de América del Sur, completando el resumen preliminar de GUDYNAS & SKUK (1984).

MATERIAL Y MÉTODOS

En total se examinaron 126 especímenes de dos especies de *Tropidurus*: *T. etheridgei* Cei, 1982 (n = 56) y *T. catalanensis* Gudynas & Skuk, 1983 (n = 70) procedentes de localidades en Argentina y Uruguay. Los especímenes se encuentran depositados en las colec-

ciones del Museo Argentino de Ciencias Naturales "B. Rivadavia", Centro Nacional de Investigaciones Iológicas (Argentina) y Museo Nacional de Historia Natural, Centro de Estudios de Ciencias Naturales, y Centro Educativo Don Orión (Uruguay).

1. Caracteres

Se registraron los caracteres utilizados tradicionalmente en herpetología (SMITH, 1949).

A) Caracteres merísticos: 1. Número de escamas alrededor del medio del cuerpo (EAC); 2. Número de escamas vertebrales (VERT); 3. Número de escamas paravertebrales (PVERT); 4. Número de escamas en la garganta, entre la placa sinfisial y la línea que une los márgenes anteriores de los miembros anteriores (S-MA); 5. Número de escamas en la garganta entre los meatos auditivos externos (E-E); 6. Número de lamelas infradigitales en el cuarto dedo de la pata trasera, usualmente izquierda (L4T). B) Caracteres métricos: 7. Largo hocico-cloaca (LHC); 8. Largo de la cabeza (LC); 9. Ancho de la cabeza (AC); 10. Largo del miembro anterior (MA); 11. Largo del miembro posterior (MP); 12. Largo entre la axila e ingle (LAI). C) Caracteres índices de medidas: 13. Índice MP/AC; 14. Índice MA/AC; 15. Índice MP/LHC; 16. Índice MA/LHC. Todas las medidas fueron tomadas en mm.

2. Agrupamiento de los especímenes

Los ejemplares examinados fueron agrupados en muestras según su procedencia geográfica. *T. etheridgei*: Argentina. 1. Prov. Santiago del Estero (SEST), 2. Prov. La Rioja (RIOJ), 3. Prov. Córdoba (CORD), 4. Prov. Salta (SAL 1), 5. Prov. Jujuy (JUJ), y 6. Prov. Formosa (FOR). *T. catalanensis*: Argentina. 7. Prov. Chaco (CHA); 8. Prov. Misiones (MIS); 9. Prov. Salta (SAL 2); 10. Prov. Corrientes (CORR); Uruguay. 11. Uruguay (UY). Aunque las dos especies se han colectado en localidades próximas entre sí, aún no existe evidencia de simpatria.

Cada una de estas muestras fue considera-

da como una unidad taxonómica operacional (OTU). Consúltese GUDYNAS & SKUK (1983) para información adicional sobre caracteres y localidades de los ejemplares examinados.

3. Métodos de análisis

Para cada una de las muestras se calculó la media (\bar{x}) y desviación estándar (DS) para cada carácter. Se utilizó el coeficiente de similitud de distancia de Crovello, que toma en cuenta la varianza dentro de cada muestra. La fórmula original fue modificada dividiendo el resultado entre el número de caracteres en consideración, como sigue:

$$CS = \left(\sum_{i=1}^n [(\bar{x}_i - \bar{x}_k)^2 + (DS_{i_i} - DS_{i_k})^2]^{1/2} \right) \frac{1}{n}$$

donde se compara el carácter i para los OTUs j y k ; y n es el número de los i caracteres.

Se confeccionaron matrices básicas de datos según el número de caracteres en estudio. Las clasificaciones se realizaron por métodos de agrupamiento, secuenciales, jerárquicos, aglomerativos y no sobrepuestos, construyéndose fenogramas por la técnica de ligamiento promedio por medias aritméticas (WPGMA). La metodología sigue a SNEATH & SOKAL (1973).

Los caracteres se estudiaron por medio de: 1. matrices de correlación para todos los pares posibles (análogamente a SOKAL et al., 1961); y 2. Análisis de Factores Principales (APF). El APF es un análisis multivariante donde el patrón de covariación de caracteres se expresa en un número reducido de factores (MARRIOT, 1974).

La congruencia entre clasificaciones fue analizada por: 1. cálculo de matrices de correlación entre las matrices de similitud ($r_{s_1 s_2}$) para cada par bajo consideración; y 2. por la confección de árboles de consenso estricto y posterior cálculo del índice de consenso CI_c . En este último análisis se evalúa el número de subconjuntos de OTUs (excluyendo el conjunto total de todos los OTUs) que son idénticos en las dos clasificaciones bajo comparación. La metodología sigue a SNEATH & SOKAL (1973) y ROHLF (1982).

RESULTADOS

1. Análisis de caracteres

El análisis de caracteres (técnica R) por correlación entre todas las variables puede resumirse así: de 120 comparaciones, 20% presentaron coeficientes mayores a 0,8. Se conformaron dos grupos para esas correlaciones más altas: el primero incluyó a las variables de escamación. Los caracteres 1 a 5 presentaron un coeficiente de correlación $\bar{x} = 0,877$, mientras que el carácter 6 se correlacionó con los otros caracteres del grupo con coeficientes más bajos, que variaron de 0,63 a 0,73. El otro grupo incluyó las correlaciones entre las medidas del cuerpo (coeficiente de correlación $\bar{x} 0,909$), excepto para la comparación de las variables 9 x 12.

La técnica multivariante del APF se realizó para *T. etheridgei* y *T. catalanensis* por se-

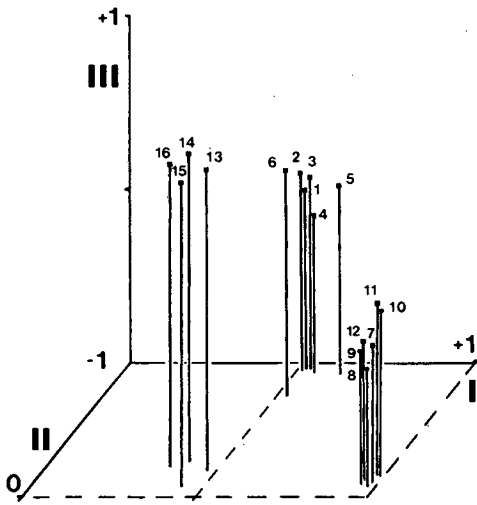


Fig. 1. Estudio multivariante de Análisis de Factores Principales para 16 caracteres morfológicos en *T. etheridgei* y *T. catalanensis*; los números señalan los caracteres. Se representan los Factores Principales I a III (porcentaje acumulado de variación 83,02%).

Multivariate Principal Factor Analysis study for 16 morphological characters in *T. etheridgei* and *T. catalanensis*; numbers refer to characters. Principal Factors I to III are represented (accumulative variation percentage 83.02%).

parado, y luego para todos los ejemplares de ambas especies. La gran semejanza de los resultados justifica discutir e ilustrar únicamente el APF de todos los individuos. En este análisis se obtuvieron tres Factores Principales (fig. 1). Se observaron tres grupos de caracteres altamente correlacionados. El primero incluyó a los caracteres de escamación. Se observó que los caracteres 1 a 4 conformaron un estrecho grupo, mientras que los 5 y 6 están algo más alejados. El segundo grupo fue también homogéneo (insinuándose diferencias en el F III), e incluyó a los caracteres de medidas del cuerpo. El tercer grupo fue integrado por los caracteres índices de medidas, donde todos guardan una relación similar entre sí. Los índices han sido cuestionados, entre otras cosas, porque no remueven el efecto de la variable denominador (ATCHLEY et al., 1976). En este estudio no se utilizaron con ese fin, sino como caracteres distintivos. El APF justifica que los índices representen información distinta a la de los demás caracteres. Las distancias que separan unos grupos de otros son francamente mayores que las observadas dentro de cada grupo.

2. Estudio de la congruencia

Se realizó una clasificación para todos los caracteres que se denominó básica (CB) (fig. 2). Refleja la existencia de dos grupos que co-

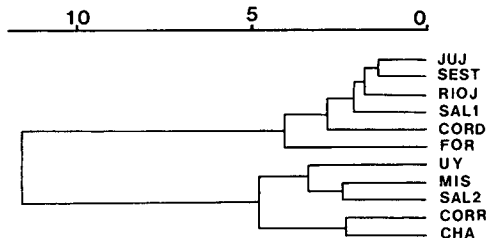


Fig. 2. Clasificación básica de OTUs correspondiente a muestras de distintas procedencias geográficas de *T. etheridgei* y *T. catalanensis*. Método WPGMA; 15 caracteres.

Basic classification of OTUs of samples of *T. etheridgei* and *T. catalanensis* from different geographical origin. WPGMA method, 15 characters.

responden a las dos especies. Los distintos OTUs se integran dentro de cada grupo hasta alcanzar un nivel próximo a $CS = 5,0$, mientras que estos dos grupos sólo se unen a valores muy altos del coeficiente de similitud ($CS = 11,59$). Esta CB sólo expresa relaciones fenéticas y no necesariamente una filogenia.

Se confeccionaron clasificaciones alternativas (CA), reduciéndose el número de caracteres en consideración. En esto se utilizó como guía el análisis de caracteres. El objetivo de estas CA es evaluar, por un lado, la incidencia de cada una de las clases de caracteres en las clasificaciones resultantes; y por el

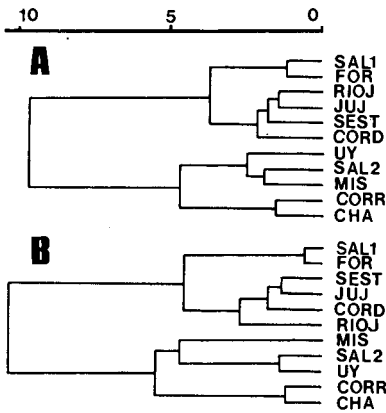


Fig. 3. Clasificaciones alternativas de OTUs de *T. etheridgei* y *T. catalanensis*, de distintas procedencias geográficas. Método WPGMA. A. Reducción proporcional con siete caracteres (CA5); B. Reducción proporcional mínima, con tres caracteres (CA6).

Alternative classifications of *T. etheridgei* and *T. catalanensis* OTUs from several geographic sources. WPGMA method. A. Proportional reduction with seven characters (CA5); B. Minimal proportional reduction, with three characters (CA6).

Tabla 1. Comparaciones entre matrices de similitud medidas por el coeficiente de correlación (r), y entre fenogramas medidas por el índice de consenso (CI_c), para clasificaciones de OTUs de *T. etheridgei* y *T. catalanensis*. Se compara la clasificación básica (CB, fig. 2) con clasificaciones alternativas (CA).

Comparisons between similarity matrix measured by correlation coefficient (r), and between phenograms measured by consensus index (CI_c), for classifications of *T. etheridgei* and *T. catalanensis* OTUs. Basic classification (CB, fig. 2) is compared with alternative classifications (CA).

Clasificaciones	CA1	CA2	CA3	CA4	CA5	CA6
CB r	0,943	0,452	0,291	0,878	0,916	0,869
CB CI_c	0,55	0,33	0,0	0,22	0,66	0,55

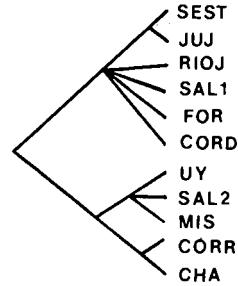


Fig. 4. Ejemplificación de un árbol de consenso estricto para la clasificación básica (fig. 2) contra la clasificación alternativa 6 (fig. 3B). Se representan los conjuntos comunes a las dos clasificaciones.

Example of strict consensus tree between the basic classifications (fig. 2) and alternative classification 6 (fig. 3 B). Common sets between the classifications are represented.

otro, el impacto de una reducción en el número de caracteres. El carácter LHC se excluyó del análisis por ser lógicamente correlacionado con el LAI. En las CA5 y CA6 se redujo el número de caracteres de cada grupo, pero manteniendo una proporción semejante a la CB. Se realizaron las siguientes clasificaciones alternativas: 1. caracteres merísticos (1-6), 2. caracteres métricos (7-13); 3. caracteres índices (14-17), 4. predominio de caracteres índices (1, 13-17), 5. reducción proporcional (1, 4, 5, 9, 12, 15, 16) (fig. 3), 6. reducción proporcional mínima (1, 12, 14) (fig. 3).

La congruencia de las CA contra la CB se estudió por matrices de correlación, confección de árboles de consenso estricto (fig. 4) e índices de consenso CI_c (tabla 1). Todas las clasificaciones fueron comparadas entre sí, por los mismos métodos, aunque los resulta-

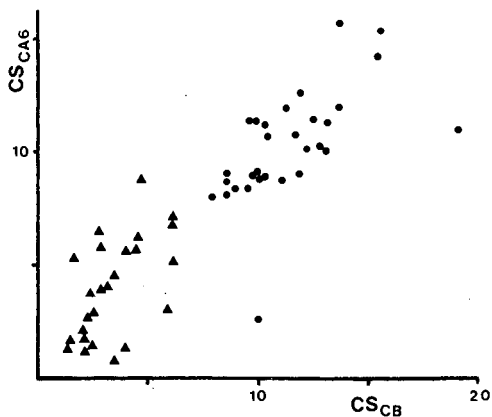


Fig. 5. Coeficientes de similitud (CS) de Crovello de la clasificación básica (CB) contra la clasificación alternativa 6 (CA6), para las 55 comparaciones posibles entre OTUs. Comparaciones entre: ▲ OTUs de una misma especie; ● OTUs de distinta especie.

Crovello's similarity coefficient (CS) between basic classification (CB) against alternative classification (CA6), for all 55 comparisons between OTUs. Comparisons between: ▲ Same species; ● Different species.

dos no se incluyen por motivos de espacio. Para cada matriz de similitud se identificaron dos grupos de coeficientes de similitud: uno incluyó a aquellos coeficientes de bajo valor y reflejan la alta similitud entre OTUs dentro de cada especie; y el otro, incluyó a los altos valores, correspondientes a las comparaciones entre OTUs de distintas especies (fig. 5). La distinción entre los dos grupos correspondientes a *T. etheridgei* y *T. catalanensis* sólo fue mantenida en las CA1, CA5 y CA6 (fig. 3). Dentro de cada uno de estos grupos se observaron diferencias en la integración de núcleos y grupos. Se observaron más cambios dentro del grupo *T. etheridgei* que dentro de *T. catalanensis*. Hay núcleos (JUZ-SEST y CHA-CORR) y grupos (UY-MIS-SAL2) que mantienen su identidad en más de tres clasificaciones alternativas. El estudio de los árboles de consenso estricto e índice CI_c demostró que las clasificaciones con reducción proporcional CA5 y CA6 obtuvieron los valores mayores (aunque próximos a CA1). Las CA5 y CA6 son también muy similares entre sí ($r_{s1s2} = 0,872$; $CI_c = 0,66$).

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

El estudio de los caracteres por correlación y PFA demostró que las variables merísticas, métricas e índices formaron grupos distintos de más alta correlación intra-grupal y más baja entre grupos. Dentro de la primera clase de caracteres, los E-E y L4T aparecieron algo separadas del resto. Es posible explicar, en parte, la alta correlación entre los caracteres dentro de cada grupo. En efecto, para el primer grupo los conteos de escamas dependen del tamaño de las mismas, mientras que para el segundo grupo, existe una alta correlación de las medidas del cuerpo con la longitud total del individuo. Sin embargo, otros factores selectivos participan en estos niveles. Por ejemplo, la longitud de los miembros varía de acuerdo a los hábitos y ecología de las especies. *T. etheridgei* presentó MA y MP significativamente más largos que *T. catalanensis* (GUDYNAS & SKUK, 1983), lo que posiblemente se relaciona con sus hábitos de trepar arbustos.

El análisis de congruencia se realizó a dos niveles: el primero en la identidad de los grupos correspondientes a las especies, y el otro, a las interrelaciones de los OTUs dentro de cada agrupamiento. Al mantener incambiados los coeficientes de similitud y métodos de agrupamiento, la congruencia reflejará las consecuencias del cambio de caracteres.

Las comparaciones de las clasificaciones alternativas contra la clasificación básica permiten sugerir que los caracteres de escamación fueron los de mayor incidencia en explicar las diferencias entre las dos especies ya que la CA1 presentó la mayor congruencia contra la CB. El patrón de clasificación dentro de cada grupo específico se explica por la participación de todos los caracteres. Las congruencias parciales entre CB contra CA1 a CA3 pueden explicarse, en parte, por la hipótesis de no-especificidad, que señala que no existen clases de genes que expliquen exclusivamente un carácter, sino que unos pocos caracteres fenotípicos responden a muchos caracteres genotípicos (SNEATH & SOKAL, 1973). Ésto concuerda con las dos causas

más probables para explicar el número de escamas en Reptiles (JACKSON, 1971): 1. un sistema poligénico que por ser log-normal puede derivarse de una interacción génica multiplicativa, donde cada gen suma sólo una proporción del genotipo residual; y 2. por influencia ambiental. La condición de distribución log-normal de los conteos de escamación en estas dos especies de *Tropidurus* ha sido confirmada por Gudynas (en prep.).

Las clasificaciones basadas únicamente en medidas o índices presentaron coeficientes de correlación menores al comparar contra la CB, que las CA5 y CA6, con reducción proporcional de caracteres (tabla 1). Esto es análogo a los hallazgos de ROHLF (1965), donde la congruencia para dos tipos distintos de caracteres o de diferentes partes del cuerpo, resultó menor que para un conjunto de caracteres tomados al azar de esos dos grupos. Por otro lado, la muy baja congruencia entre CB y CA3 posiblemente se debe a que los caracteres índices presentaron otro tipo de información, probablemente relacionada con el tamaño y la forma.

En este caso particular puede concluirse que, considerando la totalidad de información que aporta cada carácter, un grado variable es compartido con los demás caracteres dentro del grupo (lo que explica las altas correlaciones intra-grupo), y el resto corresponde a información que le es propia. Para aprovechar toda esa información corrientemente se utilizan todos los caracteres (SNEATH & SOKAL, 1973), lo que puede implicar redundancia y sobrestimación de algún aspecto de la información genotípica.

En este estudio, la CB presentó una sobrestimación de los caracteres de escamación sobre los de otro tipo, mientras que la CA, con un único carácter por grupo, aunque resultó exitosa en agrupar correctamente las muestras de cada especie, lo fue en menor grado para explicar las relaciones fenéticas entre OTUs en cada especie.

Para estudios con más de un grupo de caracteres deben considerarse dos situaciones extremas: por un lado, es posible emplear un número muy reducido de caracteres para mantener al mínimo la redundancia, pero a

costa de pérdida de información; y por el otro lado, emplear muchos caracteres para aprovechar toda la información, a costa de una sobrestimación. Por lo tanto, se recomienda para estudios de este tipo un análisis de caracteres que permita interpretar y jerarquizar la incidencia de la redundancia aditiva de información y una utilización balanceada de caracteres de cada grupo.

AGRADECIMIENTOS

El estudio de las especies de *Tropidurus* fue posible gracias a los Drs. J.A. Cranwell, J.M. Gallardo y J.M. Ceí; los análisis se realizaron en la Div. Biofísica, Instituto Investigaciones Biológicas C. Estable; G. Skuk colaboró en la preparación de un reporte preliminar presentado en el Seminario de Sistemática en Biología, Montevideo, y el Lic. F. Perez-Miles comentó críticamente el manuscrito.

BIBLIOGRAFÍA

- ATCHLEY, W.R., GASKINS, C.T. & ANDERSON, D., 1976. Statistical properties of ratios I, Empirical results. *Syst. Zool.*, 25(2):137-148.
- GUDYNAS, E. & SKUK, G., 1983. A new species of the iguanid lizard genus *Tropidurus* from temperate South America (Lacertilia: Iguanidae). *C.E.D. Orione Cont. Biol.*, 10:1-10.
- GUDYNAS, E. & SKUK, G., 1984. Taxonomía numérica en lagartijas del género *Tropidurus*: análisis de caracteres. *CIPFE C.E.D. Orione Cont. Biol.*, 11:18-21.
- JACKSON, J.F., 1971. Lognormal scale counts. *Syst. Zool.*, 19(2):194-196.
- MARRIOT, F.H.C., 1974. *The interpretation of multiple observations*. Academic Press. London.
- ROHLF, F.J., 1965. A randomization test of the non-specificity hypothesis in numerical taxonomy. *Taxon*, 14(8):262-267.
- 1982. Consensus indices for comparing classifications. *Math. Biosci.*, 59:131-144.
- ROHLF, F.J. & SOKAL, R.R., 1981. Comparing numerical taxonomic studies. *Syst. Zool.*, 30(4):459-490.
- SCHUH, R.T. & FARRIS, J.S., 1981. Methods for investigating taxonomic congruence and their application to the Letopodomorpha. *Syst. Zool.*, 30(3):331-351.
- SMITH, H.M., 1949. *Handbook of lizards*. Comstock Pub. Co., Inc. Ithaca, N.Y.
- SNEATH, P.H.A. & SOKAL, R.R., 1973. *Numerical Taxonomy*. Freeman. S. Francisco.
- SOKAL, R.R., DALY, H.V. & ROHLF, F.J., 1961. Factor analytical procedures in a biological model. *Univ. Kansas Science Bull.*, 42(10): 1099-1121.