

Publicacions
de la
Universitat Autònoma
de Barcelona

Edicions microfotogràfiques
de la Universitat Autònoma
de Barcelona



FACULTAT DE CIÈNCIES

**Morfologia, filogenia y biogeografía de
las lagartijas de alta montaña
de los Pirineos**

Oscar Arribas Amo

TESI DOCTORAL

PUBLICACIONS
DE LA UNIVERSITAT AUTÒNOMA
DE BARCELONA

Bellaterra, 1997

ARRIBAS AMO, Óscar

Morfología, filogenia y biogeografía de las lagartijas de alta montaña de los Pirineos [Microforma]

Tesi doctoral - Universitat Autònoma de Barcelona,
Facultat de Ciències
ISBN: 84-490-0830-1

I. Universitat Autònoma de Barcelona,
Facultat de Ciències
II. Títol
1. Sargantanes - - Pirineus (Serralada)
598.112 (234.12.03)

Tesi Doctoral d'**Óscar Arribas Amo** sobre el tema *Morfología, filogenia y biogeografía de las lagartijas de alta montaña en los Pirineos*, que, sota la direcció del Dr. Jesús Matallanas García, fou presentada el dia 19 de desembre de l'any 1996 davant el tribunal següent:

President:

Dr. Jacint Nadal Puigdefàbregas

Vocals:

Dr. Joaquim Gosálbez Noguera

Dr. Pedro Galán Regalado

Dr. Jordi Ruiz Olmo

Secretari:

Dr. José A. Barrientos Alfageme

La tesi obtingué la qualificació d'*Apte cum laude*.

Se estudia la taxonomía, biogeografía y filogenia de las lagartijas de alta montaña de los Pirineos incluidas en el género *Archaeolacerta*.

En el apartado de filogenia se demuestra que las lagartijas de montaña de Europa y Cercano Oriente (*Archaeolacerta s.l.*) son un grupo polifilético, constituido por tres grupos monofiléticos: *Archaeolacerta s. str.*;

Darevskia g. nov., e *Iberolacerta g. nov.*, que se caracteriza por la falta de microcromosomas en su cariotipo, e incluye a las especies de la Península Ibérica (*I. monticola*, *I. cyreni*), Pirineos (*I. bonnali*, *I. aurelioi*, *I. aranica*), y Alpes orientales y cadenas dináricas (*I. horvathi*).

Los Pirineos están habitados por tres especies de lagartijas de alta montaña:

Iberolacerta bonnali vive desde el macizo de Arriel al oeste, hasta las montañas de Sant Mauricio-Aigüestortes, al este. Ha sido hallada en 26 cuadrículas U.T.M. de 10 x 10, en localidades que van de 1700 m a 3062 m.

Iberolacerta aranica es endémica del Macizo de Mauberge y sus contrafuertes. Ha sido hallada en 4 cuadrículas de U.T.M. 10 x 10, en localidades que van de 1940 m a 2540 m.

Iberolacerta aurelioi es endémica de tres macizos: Montroig, Pica d'Estats y Coma Pedrosa. Ha sido hallada en 6 cuadrículas de U.T.M. 10 x 10, desde 2200 a 2940 m.

Las tres especies habitan, en general, las zonas de fisonomía alpina por encima de los 2000 m, sobre sustratos rocosos y en zonas bien abrigadas. El modelo de diferenciación de las poblaciones es de tipo insular, donde las distintas islas continentales corresponden con las zonas alpinas de los macizos, y su grado de aislamiento depende de la dinámica de los límites superiores del bosque.

Morfología externa:

I. aurelioi se caracteriza por poseer vientre amarillo y profusa pigmentación oscura por todo el vientre y dorso. Presenta, además, una placa timpánica pequeña; elevado número de escamas dorsales, ventrales y gulares; y menor de poros femorales.

I. aranica presenta vientre blanco y frecuentemente dos líneas paravertebrales de puntos oscuros. Masetérica y timpánica muy grandes, con una gran escama entre ambas. Valores muy bajos de escamas dorsales, ventrales y gulares.

I. bonnali, presenta un aspecto parecido a *I. aranica*, pero menos pigmentado. Sus valores de foliosis son intermedios entre los de las otras dos especies.

Las tres especies se consideran por el momento como monotípicas. Algunas poblaciones como las de Bigorre en *I. bonnali* y las de Andorra en *I. aurelioi* probablemente podrían considerarse como subespecies.

Los hemipenes de las tres especies son muy similares. Los de *I. aurelioi* son más pequeños, mientras que los de *I. bonnali* presenta un labio sulcal más desarrollado.

La microornamentación del hemipene es coroniforme en *I. aurelioi*, y secundariamente revertida a espiniforme en *I. aranica* e *I. bonnali*.

Osteología:

Las tres especies pueden distinguirse osteológicamente por la morfología de los huesos postocular y postfrontal. En *I. aranica*, los procesos anteromedial del postocular y anterodistal del postfrontal se encuentran desarrollados. En *I. bonnali*, falta el anteromedial del postocular; y en *I. aurelioi*, faltan ambos procesos.

I. aurelioi presenta usualmente clavículas cerradas y con frecuencia, la fontanela esternal reducida o ausente. Las otras dos especies pirenaicas presentan las clavículas abiertas y la fontanela esternal bien desarrollada.

Las tres especies presentan usualmente costillas oseas desarrolladas, asociadas a la tercera vértebra presacra, lo que es un carácter único entre los lacértidos de la Radiación Eurasiática.

Cariotipos:

Los cariotipos de las tres especies difieren en número, sistema de cromosomas sexuales y heterocromatina. Es característico de las tres especies la existencia de fusiones robertsonianas entre cromosomas acrocéntricos para dar cromosomas de dos brazos.

Los machos y hembras de *I. aranica* presentan 26 cromosomas y no tienen cromosomas sexuales diferenciados.

En *I. aurelioi*, existe un sistema de cromosomas sexuales Z_1Z_2W por lo que los machos presentan 26 cromosomas y las hembras 25.

I. bonnali presenta también sistema de cromosomas sexuales Z_1Z_2W , los machos tienen 24 cromosomas y las hembras 23. A diferencia de las anteriores, apenas presenta heterocromatina en su cariotipo.

Diferenciación genética:

El estudio electroforético pone de manifiesto diferencias entre las tres especies.

Dentro del grupo pirenaico, la primera especie en diferenciarse es *I. aranica*, cuya divergencia debe datar del inicio del Pleistoceno.

I. bonnali e *I. aurelioi* son especies hermanas y su divergencia corresponde a uno de los periodos interglaciales del Pleistoceno (probablemente el interglacial Mindel-Riss).

ABSTRACT

We study taxonomy, phylogenetics and biogeography of the pyrenaean mountain lizards currently assigned to *Archaeolacerta s.l.*

The mountain lizards from Europe and Near East (*Archaeolacerta s.l.*) are a polyphyletic assemblage, which includes three monophyletic groups: *Archaeolacerta s.str.*; *Darevskia gen. nov.*; and *Iberolacerta g. nov.*, this latter, characterized by the lack of microchromosomes in his caryotype, includes the Iberic (*I. monticola*, *I. cyreni*), pyrenaean (*I. bonnali*, *I. aranica* and *I. aurelioi*), and the eastern alpine-dinaric species (*I. horvathi*).

Pyrenees are inhabited by three species of high mountain lizards:

I. bonnali is present from Arriel massif in the west, to Sant Maurici-Aigüestortes National Park in the east. It has been found in 26 U.T.M.(10 x 10 Km) squares, from 1700 to 3062 m above sea level.

Iberolacerta aranica is endemic from Mauberme Massif. Has been found in four U.T.M. squares from 1900 to 2500 m a.s.l.

Iberolacerta aurelioi is endemic from three massifs: Montroig, Coma Pedrosa and Pica d'Estats. This species has been found in six U.T.M. squares, from 2200 to 2940 m a.s.l.

The three species inhabit alpine areas above 2000 m, on rocky substrates. They show an insular-like differentiation model, where the different islands correspond to the alpine areas of each massif, and their isolation degree depends on the height of the forest uppermost limits.

Morphology:

I. aurelioi is characterized by a yellow belly and a huge dark pigmentation, both in back and venter. Moreover, he shows a small tympanic plate, high number of dorsalia, ventralia and gularia, and smaller femoralia than the other two pyrenaean species.

I. aranica shows white belly and frequently two paravertebral rows of dark dots. It has a big masseteric and tympanic plates, and also a big wedge-shaped plate among they. Low values of dorsalia, ventralia and gularia.

I. bonnali shows an habitus similar to *I. aranica*, but with less extensive dark pattern. His pholidotic values are intermediate among the other two pyrenaean species.

The three species are considered as monotypic. Some populations, as Bigorre (*I. bonnali*) and Andorra (*I. aurelioi*) probably have reached the subspecies level.

Genital morphology:

Hemipenes of the three species are very similar. Those from *I. aurelioi* are comparatively smaller, whereas those from *I. bonnali* show a sulcal lip more developed.

The hemipenial microornamentation is crown shaped in *I. aurelioi*, and secondarily reverted to spiny-like in *I. bonnali* and *I. aranica*.

Osteology:

The three species could be separated by the postocular and postfrontal morphology. In *I. aranica* the postocular's anteromedial process and the postfrontal's anterodistal one are developed. *I. bonnali* lacks the first, and *I. aurelioi* lacks both processes.

I. aurelioi shows usually emarginated clavicles, and frequently sternal fontanelle reduced or absent. The other two pyrenaean species show marginated clavicles and developed sternal fontanelle.

The three pyrenaean species usually have ossified ribs associated to the third vertebrae, an unique character among Eurasian Lacertids.

Karyotypes:

The karyotypes of the three species differ in chromosome number, sexual chromosomic system and heterochromatinic amount. Is characteristic from the three species the existence of robertsonian fusions among acrocentric chromosomes to form metacentric ones.

Males and females of *I. aranica* show 26 chromosomes, without differentiated sexual chromosomes.

I. aurelioi has a Z_1Z_2W sexual chromosome system. Males have 26 and females 25 chromosomes.

I. bonnali has also this Z_1Z_2W sexual chromosome system. Males have 24 and females 23 chromosomes. This species shows very little heterochromatinic amount in respect to the other pyrenaean taxa.

Genetic differentiation:

The electrophoretic study finds differences among the pyrenaean species.

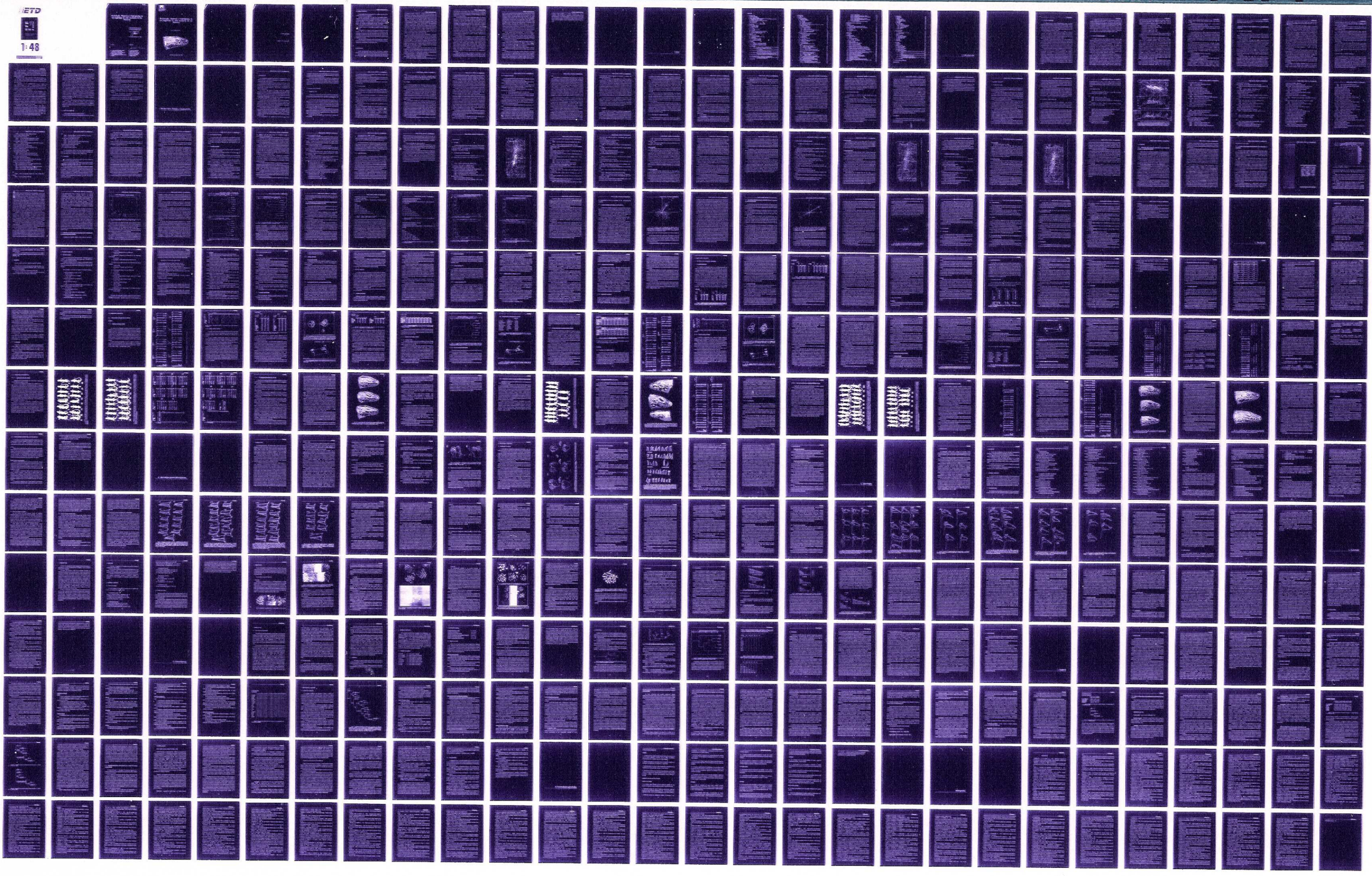
I. aranica is the most different species. It's divergence could be dated at the beginning of Pleistocene.

I. bonnali and *I. aurelioi* are sister species, differentiated in the Mindel-Riss interglacial period.

ÍNDICE

0.- INTRODUCCION.	1
1.- MEDIO FISICO, HABITAT Y BIOGEOGRAFIA	11
1.- Introducción	11
2.- El medio físico pirenaico	12
3.- Objetivos	24
4.- Material y métodos	26
5.- Resultados	43
6.- Conclusiones	81
2.- MORFOLOGIA	87
1.- Introducción	87
2.- Objetivos	88
3.- Material y métodos	89
4.- Resultados y discusión	102
3.- MORFOLOGIA GENITAL (HEMIPENES)	175
1.- Introducción	175
2.- Objetivos	177
3.- Material y métodos	178
4.- Resultados y discusión	180
5.- Conclusiones	186
4.- OSTEOLOGIA	187
1.- Introducción	187
2.- Objetivos	188
3.- Material y métodos	188
4.- Resultados y discusión	194
5.- Conclusiones	220
5.- CARIOLOGIA	223
1.- Introducción	223
2.- Objetivos	224
3.- Material y métodos	224
4.- Resultados	227
5.- Discusión	235
6.- Conclusiones	249
6.- ELECTROFORESIS	253
1.- Introducción	253
2.- Objetivos	255
3.- Material y métodos	256
4.- Resultados	260
5.- Discusión	264
6.- Conclusiones	268
7.- FILOGENIA	269
1.- Introducción	269
2.- Objetivos	272
3.- Material y métodos	272
4.- Resultados y discusión	280
8.- CONCLUSIONES GENERALES	313
BIBLIOGRAFIA	319

NETD
1-48



Morfología, filogenia y biogeografía de las lagartijas de alta montaña de los Pirineos.

Memoria presentada para la obtención del Título de Doctor en Ciencias Biológicas por

Oscar J. ARRIBAS AMO

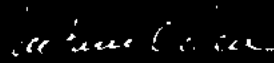


Bellaterra, Noviembre de 1996

Director

Dr. Jesús MATELLANAS GARCÍA
Catedrático de Vertebrados
Departamento de Biología Animal,
Biología Vegetal y Ecología
Universidad Autónoma de Barcelona
ESPAÑA

Codirector



Dr. Gaetano ODIERNA
Profesor asociado del
Dipartimento di Biologia
Evolutiva e Comparata,
Università degli Studi
di Napoli, ITALIA

Revisado por:
Departament de Biologia Animal,
de Biologia Vegetal i d'Ecologia
Universitat de Barcelona

Morfología, filogenia y biogeografía de las lagartijas de alta montaña de los Pirineos.

Oscar J. ARRIBAS AMO



Barcelona, Noviembre de 1996.

a de los

la Doctor or:

1996.



a de
e los

A mis padres.

y a quien yo crea conveniente...

dres.

nicate...

Ap

bon

toda

los d

aspe

rept

Kirc

me v

en se

dura

Inde

la fis

labor

geogr

unas

cualo

Agrad

perso

los Pi

Conclusiones y Recomendaciones

Apología pro thesis man.

Resulta difícil convencer a estas alturas a un público recéptico sobre las bondades del estudio de las lagartijas.

La gente (y especialmente, a mi pesar, las chicas guapas), prefiere a todas luces los animales grandes y llamativos del tipo de los que aparecen en los documentales del "National Geographic", que los "bichos" pequeños y de aspecto sospechoso. No digamos nada ya, si además, estos bichos son reptiles: los animales más vilipendiados del orbe (recordemos que según Kircher, Noé los llevaba exclusivamente como lastre en su arca).

Sin embargo, y a pesar de lo que opine la gente que los ha probado poco, me veo obligado a romper una lanza (y algunas azagayas, venablos y solliferros) en su favor.

Las lagartijas son un grupo de estudio bastante abundante, bien visible durante el día, con una dependencia relativa de la temperatura y una independencia relativa del agua muy interesantes desde el punto de vista de la fisiología, y además particularmente especiosas, por lo que constituyen un laboratorio excelente para el estudio de los procesos evolutivos incluso a escala geográfica muy pequeña.

Y por qué no decirlo, algunas presentan unas coloraciones bellísimas y unas escamas brillantes como perlas que son capaces de brindar su belleza a cualquiera que sepa acercarse sin prejuicios a ellas.

Agradecimientos:

Resulta extremadamente difícil poner en unas líneas a todas las personas que han podido influir o ayudar a la realización de la presente tesis.

Han sido siete años (ocho con el actual) de estudio de las lagartijas de los Pirineos, pero si sumamos los veranos y primaveras pasados recorriendo

la Co

lagart

años.

demá

repar

verdad

no, in

olvida

sacrifi

o peo

gente

coche

Justicia

explic

agrade

darlo la

unir el

económ

huevos

podido

familia

radiogr

Matala

escribe

gongon

termin

El

podido

b

Política y agradecimientos.

la Cordillera Cantábrica, Gredos, etc.... resulta que el tiempo dedicado a las lagartijas que constituyen el sujeto paciente de la presente tesis es de diez años. Tantos años, en teoría los mejores de la vida por ser de juventud, son demasiados para recordar con todo lujo de detalles a todos los actores del reparto. Por supuesto, en tan dilatado periodo he tropezado con gente verdaderamente encantadora e insustituible, con mucha gente normal y, como no, irremediamente también, con auténticas sanguijuelas perfectamente olvidables en estas líneas (¡Ladran, luego cabalga...). Han sido años de sacrificios, de pagar la mayor parte de las veces los gastos del propio bolsillo - o peor, del de mis padres -, de pasar frío intenso en pleno verano mientras la gente disfruta de la playa, de dormir en tienda, o infinidad de veces en el coche, y de estararme a andar por la montaña, con frío, niebla o sol de justicia, e incluso de arriesgar el pellejo subiendo a sitios a los que no te explican cómo has podido llegar a subir ni por dónde.

De entre la gente a quienes debo mucho, primeramente, es justicia el agradecer a mis padres, Aurelio Arribas y Martina Amo, no sólo por haberme dado la vida, sino por haberme mantenido hasta una edad que me permitirá unir el doctorado con la jubilación anticipada. Bromas aparte, sin su apoyo económico, logístico y su santa paciencia de aguantar todo tipo de bichos, huevos, restos y todo tipo de conservas de aspecto sospechoso, no hubiera podido llevar a cabo esta tesis. El agradecimiento es extensivo al resto de la familia, que ha colaborado en cosas tan dispares como la impresión, radiografías y otros aspectos del asunto.

También es justicia reconocer a mi director de Tesis, el Dr. Jesus Matallanas, su extrema amabilidad en hacerse cargo del doctorando que esto escribe. Con grandes dosis de paciencia me ha hecho ver que mi estilo es gongoresco y rococó. Sin su ayuda y efecto catalizador, no hubiera podido terminar esta tesis nunca. Le debo algo más que un favor.

El Dr. Nadal hizo de puente y gracias a sus buenos oficios esta tesis ha podido llegar a buen puerto. También le debo mucho.

El Dr. Gaetano Odierna, codirector de esta tesis, y por extensión el Dr.

Política y agradecimientos.

Ettore Olmo han sido una gran ayuda y apoyo en el estudio cariológico de estos animales, y también quiero hacerles desde aquí extensivo mi más sincero agradecimiento, así como la esperanza de muchos fructíferos estudios en común en un futuro próximo.

Dos personas han dado el callo y se han dejado engañar sin problemas para ir a un montón de sitios donde, casualmente, había lagartijas que me interesaban. Los dos han puesto dinero propio para ir donde yo decía y en ocasiones han subido "a pelo" a sitios donde, cuando menos, hay que ir encordados. Estos esforzados son (todavía viven) Jesus Garcia, de Alcolea de Cinca (Huesca), compañero de colegio y con el que cada Agosto invariablemente durante 8 años fuimos de viaje lagartijero. Ahora reside en Malabo (Guinea Ecuatorial), pero juro que no ha sido para escapar de mí. La otra persona ha sido Sergi Fla, cuya efervescente mente y saludable metabolismo me han acompañado lo mejor dicho llevado, porque si no no hubiera podido ir por todos los Pirineos, Cordillera Cantábrica y Yugoslavia. El estaba presente el día que se descubrieron por primera vez L. aurelio e L. aranica, y vale la pena que quede constancia por escrito.

Deseo agradecer muy especialmente a todo el personal del Servei de Protecció de la fauna (y secciones allegadas) de la Generalitat de Catalunya, no solo por su amistad y ayuda en muchos momentos, sino por su ayuda logística y vista gorda durante el montaje de esta tesis. Puedo mencionar a unos cuantos aquí: Manel Pomarol, Xavier Parellada, Diego Garcia, Josep M^o Masses, Alex de Juan, Angels de Febrer, Ricard Casanoves, Carme Franquet, Carme Borrrell, Luisa Redondo, M^o Helena Gonzalez, Richard, Maria Pery, Ricard Gutierrez, Ana Agüera, Mercè Aniz, Jordi Canut, Carlos Fañanás, Clinto Medina, etc. Pobre de mí que me deje a la patrulla móvil: J.A. Muñoz, J. Jordana y A. Berenjano, con los cuales he pasado ratos verdaderamente inolvidables.

Igualmente tantos y tantos compañeros de correrías, que han acompañado o ayudado en muy diversos papeles, como (sin orden de ningún tipo) Santi Palazón, Chema Lopez, Vittorio Pedrocchi, Luis Cardona, Dani Oro,

Prólogo y agradecimientos.

Marc Ventura, Alberto Bertolero, Jordi Parpal, Ana Chua, Yolanda Cortés, Rocio Baquero, Susanna Grau, Leandro Regidor, Marc Alonso, Jaume Orta, María Tebaldó, Jose Melero, Javier Rivera, Miquel Arilla, Pito Arilla, J. Jové, Ignasi Castellarnau, Jesús Martín, Juan Gil, M^a Josep Perez, Toni Margalida y Jennifer Boudet, Francisco Sierra, Pere Casals, Esther Fano, Olga Martínez, Alfonso Llénas y un largo etc. muy variopinto que ha contribuido a alegrar estos últimos meses de redacción (que podría incluir al C.D. Numancia y otras perlas por el estilo). Lugar destacado, sin duda, está reservado al "Vallejo's team", de los cuales no puedo dejar de citar muy especialmente a Fernando Carceller, Ramón Vallejo, Teresa Sauras, Cinta Roca (y su saludable prole...), Joan Románá, Isabel Serrasolses, Pere Rovira, etc. Es justicia decir que su compañía ha sido un bálsamo en momentos malos y que algunas partes de esta tesis se han fraguado totalmente en la sección de suelos forestales.

Mención especial merece Jordi Ruiz-Olmo. No sólo ha brindado su ayuda y amistad, sino que por sus buenos oficios se pudo revitalizar e impulsar de forma definitiva el estudio, con fondos, excusa y autonomía para moverse por todo el Pirineo catalán. A ese impulso corresponde el afinamiento del conocimiento de las áreas de dispersión de las tres especies. Su efecto catalizador ha sido muy importante.

No puedo olvidar como material fungible (que en alguna ocasión se ha fundido, ciertamente) el viejo Suzuki rojo y la furgona de Sergi, el Talbot de Jesús y muy especialmente el Renault 12 de color azul, envidia de propios y extraños, que sube por sitios donde ni los 4 x 4 se atreven.

Agradezco mucho también a Jordi Mateos y May Gonzalvo, no sólo por la lámina que ilustra la presente tesis, sino por su amistad y apoyo en muchos momentos.

Por último, en su faceta científica, varios herpetólogos y entomólogos han hecho posible con su generosidad que yo pudiera estudiar ejemplares preciosos de lugares, no sólo remotos, sino en muchos casos inaccesibles por guerras civiles. Estas personas son el Eugeny Reitberg, Ilya S. Darevsky (verdadero maestro lacertológico de quien esto escribe), Boris Tunlyev, N.

Prólogo y agradecimientos.

Scherbak, Giorgio Colombetta, J. V. Ortúño, Benedetto Larza, Josef F. Schmidler, J. Elacit, W. Böhme, y C. Guillaume. De entre la cantera nacional, muy especialmente a Pedro Galán Regalado, excelente persona y herpetólogo, que ha compartido procesos y descubrimientos según se iban produciendo, e incluso me ha acompañado a conocer la lagartija más rara de Europa en su medio.

América.

Josef F.
nacional,
perólogo,
uciendo, e
opa en su

Indice.

132
134
136
139
140
163
171
172

175
175
177
178
178
179
180
180
182
186

187
187
188
188
192
193
193
193
194
194
196
196
197
197
198
203
203
204
205
206
207
207
208
210
211
212
219
219
220

5.- CARIOLOGIA	223
1.- Introducción	223
2.- Objetivos	224
3.- Material y métodos	224
3.1.- Material estudiado	224
3.2.- Métodos de estudio	225
4.- Resultados	227
5.- Discusión	235
5.1.- Grupo ibérico	236
5.2.- Grupo pirenaico	237
5.2.1.- Número de cromosomas	237
5.2.2.- Cromosomas sexuales	244
5.2.3.- Posición del NOR	245
5.2.4.- Bandeado C	245
6.- Conclusiones	249
6.- ELECTROFORESIS	253
1.- Introducción	253
1.1.- La electroforesis de proteínas	253
1.2.- Estudios previos	254
2.- Objetivos	255
3.- Material y métodos	256
3.1.- Ejemplares estudiados	256
3.2.- Enzimas estudiadas	257
3.3.- Método de estudio	257
4.- Resultados	260
5.- Discusión	264
6.- Conclusiones	268
7. FILOGENIA	269
1.- Introducción	269
2.- Objetivos	272
3.- Material y métodos	272
3.1.- Especies estudiadas	272
3.2.- Método de estudio	273
3.3.- Caracteres estudiados	275
4.- Resultados y discusión	280
4.1.- Radiación Euroasiática	280
4.2.- Revisión taxonómica de las lagartijas de alta montaña de Europa y Cercano Oriente	292
4.2.1.- Lagartijas urfénicas y balcánicas (<i>Archaeolacerta Mertens, 1921</i> sensu novo)	292
4.2.2.- Relaciones filogenéticas entre las lagartijas de alta montaña de Europa occidental (<i>Iberolacerta</i> gen. nov.)	297
4.2.3.- Relaciones filogenéticas entre las lagartijas de montaña del Cáucaso y Cercano Oriente (<i>Doreuskia</i> gen. nov.)	304
4.3.- Conclusiones	311
8.- CONCLUSIONES GENERALES	313
BIBLIOGRAFIA	319

223
223
224
224
224
225
227
235
236
237
237
244
245
245
249

253
253
253
254
255
256
256
257
257
260
264
268

269
269
272
272
272
273
275
280
280
280
y Cercano
292
1921 sensu
292
de Europa
297
Cáucaso
304
311

313

319

0. Introducción.

ón.

1.- LA

alrede
Africa.
Madeir
Sumat
por eje
S
y habit
tanto e
Su tam
alguno
S
su artí
grandes
de sup
general
en algu
E
éxito e
diversi
capacit
alopátr
relativa
adoptar
la estas
present
establied
taxones

Introducción

1.- LA FAMILIA LACERTIDIAS

Los lacértidos son un grupo particularmente prolijo en especies: alrededor de 230, atribuidas a unos 27 géneros y distribuidas por Eurasia y Africa. Algunas especies habitan también islas, como Gran Bretaña, Canarias, Madeira, gran parte de los archipiélagos mediterráneos, Socotra, Ceilán, Sumatra, Borneo, Java, Taiwan, Japón y Sajalín; aunque faltan en otras como por ejemplo Madagascar (ARNOLD, 1989 a).

Se trata de un grupo muy diversificado en cuanto a número de especies y habitats. Viven desde los desiertos hasta las cumbres de las montañas, tanto en el suelo como entre la vegetación espesa o trepando entre las rocas. Su tamaño oscila entre los 33 mm de *Ophisops beddomi* y los 1200 mm de algunos fósiles pleistocenos canarios (ARNOLD, 1989 a).

Son diurnos y dependen de la energía del sol o del calor ambiental para su actividad. Se alimentan básicamente de artrópodos; pero algunas formas grandes se han adaptado a consumir vegetales, especialmente en condiciones de superpoblación como las que se dan en los medios insulares. Son generalmente ovíparos, pero se da la retención de huevos en el oviducto lo que en algunas formas se traduce en ovoviviparidad (p. ej. en *Zootoca vivipara*).

En general, se trata de una familia morfológicamente conservadora, cuyo éxito evolutivo se basa en su capacidad de adaptación. Su enorme diversificación debe relacionarse con su relativamente baja vagilidad y capacidad de colonización. Se produce frecuentemente la especiación alopátrica, y la diferenciación en taxones distintos dentro una línea se da con relativa rapidez. Su extremado conservadurismo morfológico que las lleva a adoptar soluciones similares ante problemas ambientales iguales, así como a la estasis morfológica en líneas que divergieron hace bastante tiempo y que presentan un elevado nivel de homoplasia, dificultan en gran medida el establecimiento de las verdaderas relaciones filogenéticas entre los distintos taxones.

relac
lacte
de ca
agui
comb
aspe
et al
micro

2. El

taxon
cráne
fenest
frecue
caract
fisura
homop
y apa
consti

sentid
conjun
relació
como
utiliza
aplica
sensu

La búsqueda de nuevos sistemas de acercamiento al estudio de las relaciones filogenéticas entre géneros, o al menos entre grandes grupos de lacértidos, ha llevado en tiempos recientes a la consideración de gran número de caracteres (morfológicos, anatómicos y osteológicos) tomados y analizados siguiendo el método de la anatomía comparada (ARNOLD, 1973), o éste combinado con el cladista (ARNOLD, 1989 a); así como al estudio de otros aspectos teóricamente no sujetos a homoplasia, como los cariológicos (OLMO, et al., 1992, 1993), o las albúminas mediante técnicas de fijación del microcomplemento inmunológico (MCF) (MAYER & BENYR, 1994).

2. EL GÉNERO *ARCHAEOLACERTA*

El término *Archaeolacerta* fue acuñado por MEHELY (1909) sin rango taxonómico para agrupar las especies paleárticas de *Lacerta* en las cuales el cráneo es deprimido y ligeramente osteificado, con osteodermos supraoculares fenestrados y a menudo sin dientes piéngoldeos. Sus escamas son frecuentemente planas y lisas, y su cola larga y fina. En realidad, estas características están más relacionadas con el hábitat saxícola y la vida lisurícola que con una verdadera identidad filogenética, constituyendo homoplasias (convergencias y paralelismos) producidas por la vida en las rocas y apareciendo bastante extendidas por varios grupos de especies que no constituyen un grupo monofilético (ARNOLD, 1973, 1989 a).

Así pues, usaremos el nombre de *Archaeolacerta*, únicamente en el sentido taxonómico que le dio MERTENS (1921), es decir, para agrupar a un conjunto de especies de montaña del sur de Europa. Las verdaderas relaciones filogenéticas y límites del taxón distan mucho de conocerse, así como la identidad de su grupo hermano. De hecho, renunciamos a la utilización del nombre genérico de *Lacerta*, que está demostrado que sólo es aplicable al grupo de de los denominados "lagartos verdes" (*Lacerta* parte 1 sensu ARNOLD, 1973 (ver ARNOLD, 1989 a, MAYER & BENYR, 1994) y

preferimos denominar *Archaeolacerta* (siguiendo, por ejemplo a LANZA et al., 1977; GUILLAUME & LANZA, 1982; BÖHME & CORTI, 1983, y a falta de establecer las verdaderas relaciones y límites de este taxón), a todas las especies de este grupo de la Península Ibérica:

Archaeolacerta monticola (Boulenger, 1905)

Archaeolacerta cyreni (Müller & Hellmich, 1937)

Archaeolacerta bonnali (Lanzetta, 1927)

Archaeolacerta aranica (Arribas, 1983)

Archaeolacerta aurelia (Arribas, 1994)

La segunda y tercera de ellas han sido elevadas al rango específico y las dos últimas descubiertas durante los trabajos que han llevado a la redacción de la presente tesis.

Además, incluimos en este género a estas otras especies europeas:

Archaeolacerta bedriagae (Camerano, 1885) de Cerdeña y Cerdeña (especie tipo de *Archaeolacerta* MERTENS, 1921), habita preferentemente zonas de montaña aunque también aparece en áreas bajas como rocas litóricas y algunas islas cercanas a la costa surio-sarda (SCHNEIDER, 1984, DELAUGUIERRE & CHEYLAN, 1992). Tiene tres subespecies descritas: *A. b. bedriagae* de Cerdeña (incluyendo el islote de la Folacal), *A. b. ferrerai* (Stemmler, 1962) de Punta Falcone y zonas aledañas en la costa cercana a Sta. Teresa de Gallura (Norte de Cerdeña), *A. b. praesleri* (Mertens, 1927) del Monte Limbara (N de Cerdeña) y *A. b. sardou* (Peracca, 1903) del Monte Gennargentu (Cerdeña centro-oriental). La especie ha sido encontrada también en otras zonas de Cerdeña como el Supramonte de Oliena y en varias islas del Archipiélago de la Maddalena (Razzoli, Budelli, S. Maria, Spargi, Maddalena, Giardinelli, Caprera e Sto. Stefano) (LANZA, 1983; LANZA, 1996; LANZA, CESARACCIO & MALENOTTI, 1994).

Archaeolacerta horvathi (Mehely, 1904) de los Alpes orientales, Carintia (Austria), las montañas Karwendel (Alemania), Eslovenia (Alpes Julianos) y Croacia (Velesbit, Kapela, Monte Učka) (LAPINI & DOLCE, 1982; BISCHOFF, 1984a; GRILLITSCH & TEDEMANN, 1986; DE LUCA, 1989; CAPULA &

LUISELLI, 1990; TIEDEMANN, 1992; LAPINI & DAL FARRA, 1992; y LAPINI et al., 1992).

Archaeolacerta mosonensis (Kolombatovic, 1886) de Croacia, Herzegovina y Montenegro (Yugoslavia) (BISCHOFF, 1984 b).

Archaeolacerta oxycephala (Duméril & Bibron, 1839) de la Costa dálmata (Croacia, Herzegovina y Montenegro), en donde habita también un buen número de islas (BISCHOFF, 1984 c).

Archaeolacerta procede de la misma radiación que dio lugar a *Lacerta* s. str., *Pseudis*, *Agumides*, *Tetra* y *Timon*, ocurrida hace unos 20 millones de años (LITZ Y MAYER, 1984; LITZ et al., 1986; MAYER Y LUTZ, 1990; MAYER Y BENYR, 1984; BÖHME Y CORTI, 1993). Por ello es evidente que su rango taxonómico debe ser equivalente, lo que ha sido refrendado por los estudios genéticos de LANZA, CEI Y CRESPO (1977) y de GUILLAUME Y LANZA (1982), entre otros.

Otro punto poco claro son las especies que conforman este género. Descartada las características diagnósticas de MEHELY (1909) y de MERTENS (1921) por homoplásticas, y a falta de una diagnosis correcta, tomaremos en el presente trabajo como *Archaeolacerta* s.l. lo que MAYER Y BENYR (1994) basándose en el estudio de las distancias inmunológicas de las albuminas de 41 especies denominan *Archaeolacerta* grappe, que engloba a tres líneas diferenciadas:

- Las *Archaeolacerta* de Europa (ver más arriba).

- *Apathya cappadocica*.

- Los componentes del '*L. saxicola* complex'.

Las características diagnósticas de cada uno de estos taxones deberán ser definidas en el apartado de filogenia (cap. 7).

El parentesco entre las especies europeas de *Archaeolacerta* se basa en evidencias fraccionarias e indirectas a las que pasaremos revista en los siguientes capítulos. Las relaciones, límites, diagnosis y categorías taxonómicas de este género, así como la identidad de su grupo hermano

(adelfotaxon) son muy poco conocidas, y a ellas dedicamos el capítulo de filogenia de la presente tesis (cap. 7).

3 SINTESIS HISTÓRICA DEL DESCUBRIMIENTO DE LAS ARCHAEOLACERTA PIRENAICAS.

3.1 Descubrimiento de *A. bonnali*.

Archaeolacerta bonnali (Lantz, 1927) fue descrita en 1927 como *Lacerta* (*Pseudis*) *monticola bonnali*, basándose en una serie de diecisiete ejemplares procedentes del Lac Bleu, en el macizo francés de Bigorre, y capturados por el conde Marcel de Bonnal en 1922.

Este descubrimiento, que podía haber pasado desapercibido hasta nuestros días debido a la inconspicuidad de los ejemplares de esta especie y lo remoto de los lugares que habita, no lo fue debido a la notable tradición pirenaista francesa y lo temprano del excursionismo en la zona de Bigorre, y se enmarca en una época oscura del conocimiento de los lacertidos.

Con sus ideas reduccionistas y su escasa aplicación de las ideas de evolución, BOULENGER (1905, 1920) oscureció y anuló las más acertadas ideas de MEHELY (1907, 1909), temprano defensor y divulgador de las ideas evolucionistas de Darwin en Centroeuropa, sumiendo el conocimiento de los pequeños lacertidos de Europa en un mero listado de simples variedades de *Lacerta muralis*.

BOULENGER (1905, 1907, 1910, 1913, 1916, 1920) que tenía a su alcance las levas darwinistas y mendelianas y el precioso apoyo de los estudios de MEHELY (1907a, 1907b, 1909 y 1910) crítico sin fundamento y aplicó su a todas luces erróneo concepto de la especie, con localidades donde vivían en simpatría hasta tres y cuatro 'variedades' distintas de la *Lacerta muralis*. Este concepto prevaleció, o al menos amenazó como espada de Damocles a cualquier herpetólogo que se apartara de sus todopoderosas directrices desde

Introducción:

el Museo Británico, aunque esto ocurrió durante poco tiempo ya que su clasificación no encontró seguidores y la visión más acertada de su autólogo se impuso pronto.

Los trabajos de Lajos Mehely, efectuados mediante el estudio de la morfología externa e interna, a menudo interpretada desde un punto de vista funcional (poco común en aquel tiempo), demostraban bien a las claras que muchas de las variedades de la *Lacerta muralis* de Boulenger eran verdaderas especies, en ocasiones filogenéticamente bien distantes, así que pronto las ideas de Boulenger no encontraron adeptos y desde 1910 prácticamente toda la bibliografía de lacértidos refleja las ideas de Mehely.

Tanto en el artículo de descripción de *A. bonnali*, como en otros escritos de la misma época, la actitud de Lantz fue decididamente valiente, ya que aplicó un concepto "separador" a especies claramente distintas, siguiendo las pautas de Mehely, sobre todo en la zona del Cáucaso y Asia Menor (ver LANTZ, 1936, 1947). En este marco se dio la descripción de *A. bonnali*, relacionada por el binomen original con *monticola* que era una especie poco conocida en aquella época (quizá sólo recogida por las obras de Boulenger, su descubridor y considerada por este una simple variedad de *L. muralis*, tal como hemos explicado más arriba).

CYREN (1928) ignora este taxon, probablemente debido a que no estaba todavía publicado o no lo conocía cuando redactó su manuscrito, y describe *Lacerta estrellensis* (S^a de Estrela, Portugal) considerando que la ssp. tipo de *A. monticola* debía ser la de Guadarrama. Hoy en día, *L. estrellensis* se considera un mero sinónimo de *A. monticola* (ver ARRIBAS, 1996).

MERTENS Y MULLER (1928) en su lista patrón de anfibios y reptiles de Europa, la eliminan e incluyen dentro de *A. monticola* como ssp. de la *Lacerta muralis* influenciados por la obra de BOULENGER (ver más arriba) (*L. muralis* var. *monticola*).

Sin embargo, al año siguiente, MERTENS revisa lo conocido sobre *A. monticola* y a la vez que describe la ssp. *canabrica*, por conveniencia, resuscita la ssp. *bonnali* sin haber visto los tipos, sólo guiándose por la

Introducción:

descripción original de LANTZ (1927). Debe tenerse en cuenta que *A. bonnali* sólo se conocía todavía de una localidad, el Lac Bleu, y probablemente no había vuelto a ser recogida allí.

MÜLLER Y HELLMICH (1937) repiten el criterio del autor anterior en su descripción de *A. monticola cyreni*, actualmente considerada como una especie distinta (ARRIBAS, 1996).

Un paso cualitativamente importante se produce en 1943, cuando Beck (BECK, 1943) añade nuevas localidades de los Pirineos franceses. Además del Lac Bleu, donde especifica que el Conde de Bonnal la había capturado varias veces, indica que ese mismo año M. J. Aubry -probablemente un naturalista aficionado también- la había encontrado. Añade además las localidades de Pic des Quatre Terres, Soum de Mardaude y Pic d'Arriel, todas ellas por indicación de M. de Bonnal y encontradas, excepto la última, en el departamento francés de Altos Pirineos.

LANTZ (1961) proporciona algunos datos del habitat y la morfología de esta especie en el Lac Bleu y pone un punto de duda sobre la fiabilidad de las citas de BECK (1943). Era la primera vez que este autor encontraba *A. bonnali*, pese a haber estado en junio de 1960 en Argüestortes, junto con Balcells y otros, en una expedición efectuada para el estudio de los vertebrados de dicho parque.

3.2. Primeras citas en la vertiente pirenaica.

No sería hasta agosto de 1958 cuando se capturaron los primeros ejemplares ibéricos de esta especie. Durante la tercera expedición realizada con vistas a la catalogación de la fauna de Argüestortes, el malacólogo aficionado D. Carlos Altunura recogió moluscos en una de las pocas zonas calizas del Parque, la del Muntanyó de Leses. Allí capturó a unos 2400 m un macho adulto y un juvenil de un lacértido que quedaron en colección del Centro Pirenaico de Biología experimental (hoy centro Pirenaico de Ecología, nº 1426 y 1927) clasificados como "*Lacerta muralis*".

En 1962, BALCELLS et al. (1962) indican que la fauna de reptiles del parque es banal, aunque: "... creemos que en el Montanyó (sic.) de Liacs vive algún lacértido más localizado, pero los datos que poseemos hasta hoy no nos permiten asegurarlo.", procediendo el dato, al parecer, de J.P. MARTINEZ RICA (MARTINEZ RICA, 1978).

También en 1962, aunque publicado en 1969, BALCELLS afirma que: "... en circo similar [...] de Contraig [...] aunque de orientación umbria [...] de Liacs [...] se sospecha la existencia de *Lacerta monticola*, que de momento no ha sido confirmada".

Curiosamente, en 1974, MARTINEZ RICA todavía no aser a la existencia de la especie, y dice que "... aunque no ha sido citada en la vertiente sur de los Pirineos, cabe la posibilidad de encontrar en esta zona a la lagartija de montaña (*Lacerta monticola*), que vive a gran altitud (2000 m o más), en lugares particularmente soleados".

Este mismo autor y en el mismo año, confirma (verbalmente en un simposio) que la especie vive en la vertiente sur del Monte Perdido (Huesca), concretamente en la zona del Llano de Goriz, en base a dos ejemplares capturados el 26 de Julio de 1968 por F. Rodríguez Jiménez y depositados en la colección del CPE, aunque no queda constancia en la publicación arriba referida, siendo en 1976 cuando se anuncia oficialmente el hallazgo (MARTINEZ RICA, 1976) así como la pertenencia a esta especie de los ejemplares capturados en Algüestortes por Altúmir, y otro espécimen sin datos de captura que posteriormente se aclaró que procedía del Ibón de Arriet (Huesca), capturado ese mismo año por A. Perrat.

MARTINEZ RICA (1979) publica los primeros datos sobre la termorregulación y alimentación de *A. bonnali* en España y vuelve a confirmar las citas anteriores, asegurando haberla visto doce años antes en el Gran Encantat (ver más arriba). Posteriormente a los trabajos de MARTINEZ RICA (op. cit.) y hasta tiempos recientes, sólo dos citas más se publican: una del circo de Estaubé, en los Hautes Pyrénées franceses (NAULLEAU, 1980); y otra del Estany de Liat, en el Valle de Arán (VIVES BALMAÑA, 1990).

3.3. Presente estudio.

Desde 1989 y hasta la fecha, se ha llevado a cabo por parte del autor de estas líneas una incesante actividad exploratoria de los macizos pirenaicos de cara a la confirmación de las citas ya existentes, la delimitación del área de distribución de la especie, su variabilidad intraespecífica y los variados aspectos de su bionomía, prácticamente desconocidos hasta la fecha.

Este estudio, se plantea en 1983 (escrito en 1991) en la elevación al rango de especie de *A. bonnali* (ARRIBAS, 1993) al, conclusión a la que también llegan otros autores, aunque con muestras directas muy pequeñas y de una sola localidad (PÉREZ MELLADO et al., 1993; BROWN Y PÉREZ MELLADO, 1993). Ese mismo año, ARIBAS (1993 b) publica ya una revisión completa de la variabilidad geográfica de la especie, citando la especie por primera vez de los macizos pirenaicos de la Maladeta y Posets, además de numerosas localidades nuevas de otros macizos donde había sido encontrada una sola vez. También se describe una subespecie, *A. bonnali aranica* de las montañas al norte del Valle de Arán, cuya identidad específica con *A. bonnali* demostramos a posteriori que es falsa, a la vista de las diferencias osteológicas, genéticas y cariológicas (ODIerna et al., 1995 y en prensa a y b; MAYER & ARIBAS, 1996, presente estudio).

Más al este, en las montañas del Pallars y Andorra habita otra especie relicta y endémica: *A. aureola*, bien distinta aunque cercanamente emparentada a las dos primeras, y cuyo descubrimiento en 1991 (ARRIBAS, 1994) es fruto también de las investigaciones efectuadas para la realización de la presente tesis.

4. OBJETIVOS GENERALES.

Como objetivos del presente estudio se plantean:

I) Conocer el área de dispersión de *Archaeolacerta* en los Pirineos y analizar

los factores geográficos y fisiográficos que caracterizan a las localidades que habitan (Capítulo 1: corología y biogeografía).

2) Conocer la variabilidad de *Archaeolacerta*. Saber cuántas especies existen, en qué se diferencian, y qué grado de variabilidad intraespecífica presentan entre los disjuntos macizos pirenaicos, mediante la integración de resultados de varios acercamientos:

- a.- Morfología externa (biometría y folidosis) (Capítulo 2).
 - b.- Estudio de la morfología genital (forma y microornamentación del hemipene) (Capítulo 3)
 - c.- Estudio de la variabilidad osteológica dentro de los Pirineos y comparación con el resto de las especies de *Archaeolacerta* de la Península Ibérica, Europa y Cercano Oriente (Turquía y Cáucaso) (Capítulo 4)
 - d.- Estudio citogenético de las poblaciones: cariotipos (número y morfología cromosómica, posición del organizador nucleolar y bandedo) (Capítulo 5).
 - e.- Estudio aloenzimático (electroforesis) de las especies de *Archaeolacerta* del oeste de Europa (Capítulo 6)
- 3) Establecer el grado de parentesco mutuo de las distintas especies de *Archaeolacerta* así como los límites de este taxón y su relación con otros géneros dentro de los *Lacertidae* (taxonomía y filogenia) (Capítulo 7).

El autor de
naicos de
El área de
variados
a.
vación al
también
y de una
ELLADO.
completa
mera vez
numerosas
a sola vez
añadas al
ostramos
neticas y
RRIBAS.
a especie
namente
RRIBAS.
ización de

analizar

ción

es que
existen,
sentan
ultados

on del

ros, y
ínsula

ero y
andeol

es de

ies de
otros

1. Medio físico, hábitat y biogeografía.

ia.

1.- IN

vivien
carac

caract
se de
difer
hipóte

releva
WILSON
contin
verdad
VUILLE
et al.,

la dist
fragme
de aisl
extinc

frecuer
dispers
caracte
estocás
[WRIGHT
E

1.- INTRODUCCION.

El estudio de la sistemática y la evolución de cualquier grupo de seres vivientes requiere un adecuado conocimiento de su distribución y de las características que a ésta concierne.

El estudio de la corología de un grupo pasa por un inventario de las características del medio físico que habita, que nos define el marco en el que se desarrollan los procesos históricos relacionados con su persistencia y diferenciación. Todo ello constituye un paso previo a la elaboración de hipótesis biogeográficas.

En el caso de las especies de montaña, adquiere una particular relevancia la teoría del equilibrio de la biogeografía insular (MACARTHUR & WILSON, 1967), ya que las cumbres de las montañas se comportan como islas continentales, respondiendo a los cambios en el nivel del bosque tal y como las verdaderas islas responden a los cambios en el nivel batimétrico (ver por ej. VUILLEUMIER, 1970; BROWN, 1971; BROWN, 1978; JOHNSON, 1975; DAVIS et al., 1988; LOMOLINO et al. 1989; KRATTER, 1992).

Así pues, existe una interacción dinámica entre el límite del arbolado y la distribución de las especies alpinas, lo que produce la dispersión y la fragmentación de biotas enteras. Por otro lado, la superficie alpina y el grado de aislamiento del macizo afectan a las probabilidades de colonización y extinción, al igual que ocurre con las islas oceánicas.

Estos taxones continentales con poblaciones de tipo insular poseen frecuentemente bajos efectivos y son muy locales, con oportunidades bajas de dispersión, y son por ello susceptibles de extinguirse o de fijar rápidamente caracteres diferenciales por deriva genética o selección más o menos estocástica según las características intrínsecas de sus ambientes relictivos (WRIGHT, 1978).

El conocimiento de los cambios en el nivel del bosque permite

recon
y est
supe

difere
se en
como
dife

2.- El

2.1.- T

Km de
de Cre
N.

ángulo
La ver
sur es
al eje
altitud

alguna
Garon
Vallier

tres ur

1.- INTRODUCCION.

El estudio de la sistemática y la evolución de cualquier grupo de seres vivientes requiere un adecuado conocimiento de su distribución y de las características que a esta conciernen.

El estudio de la zoología de un grupo pasa por un inventario de las características del medio físico que habita, que nos define el marco en el que se desarrollan los procesos históricos relacionados con su persistencia y diferenciación. Todo ello constituye un paso previo a la elaboración de hipótesis biogeográficas.

En el caso de las especies de montaña, adquiere una particular relevancia la teoría del equilibrio de la biogeografía insular (MACARTHUR & WILSON, 1967), ya que las cumbres de las montañas se comportan como islas continentales, respondiendo a los cambios en el nivel del bosque tal y como las verdaderas islas responden a los cambios en el nivel batimétrico (ver por ej. VUILLEUMIER, 1970; BROWN, 1971; BROWN, 1978; JOHNSON, 1975; DAVIS et al., 1988; LOMOLINO et al. 1989; KRATTER, 1992).

Así pues, existe una interacción dinámica entre el límite del arbolado y la distribución de las especies alpinas, lo que produce la dispersión y la fragmentación de biotas enteras. Por otro lado, la superficie alpina y el grado de aislamiento del macizo afectan a las probabilidades de colonización y extinción, al igual que ocurre con las islas oceánicas.

Estos taxones continentales con poblaciones de tipo insular poseen frecuentemente bajos efectivos y son muy locales, con oportunidades bajas de dispersión, y son por ello susceptibles de extinguirse o de fijar rápidamente caracteres diferenciales por deriva genética o selección más o menos estocástica según las características intrínsecas de sus ambientes relictivos (WRIGHT, 1978).

El conocimiento de los cambios en el nivel del bosque permite

Medio físico, hábitat y biogeografía.

reconstruir la historia de las comunidades alpinas en su secuencia temporal y estudiar el proceso de separación entre los distintos macizos, así como su superficie (area insular) en el momento.

Los distintos grados de diferenciación corresponden verosímilmente a diferentes eventos vicariantes, tanto más antiguos cuanto más diferenciadas se encuentren las poblaciones que haya separado, aunque otros parámetros como un reducido tamaño poblacional pueden acelerar también el proceso de diferenciación.

2.- EL MEDIO FISICO PIRENAICO

2.1.- Topografía y relieve.

Los Pirineos se presentan como una cadena montañosa rectilínea de 440 Km de longitud entre el Atlántico (Monte Jaizquibel) y el Mediterráneo (Cabo de Creus), con un espesor máximo de 150 Km, entre las latitudes de 42° y 43° N.

El eje de la cadena apenas si se aparta de la dirección este-oeste en un ángulo de unos 12°, con una disimetría importante entre ambas vertientes. La vertiente norte es breve y con fuertes pendientes, mientras que la vertiente sur es al menos dos veces más amplia y con un conjunto de cadenas paralelas al eje principal bien desarrolladas (las sierras prepirenaicas), decrecientes en altitud según se aleja uno de la cadena axial.

El eje de la cordillera no es completamente rectilíneo, sino que presenta algunas discontinuidades, como a la altura del Valle de Arán y la cabecera del Garona, donde salta desde la zona de Aigüestortes hacia el eje Maubermé-Mont Vallier, continuando hacia el este.

Desde el punto de vista geográfico, los Pirineos suelen subdividirse en tres unidades:

recon
y est
super

difere
se en
como
difere

2.- El

2.1.-

Km de
de Cre
N.

ángulo
La ver
sur es
al eje
altitud

alguna
Garona
Vallier

tres un

a) Lo
Golfo
b) Lo
Segre
los pí
c) Lo
el Cab

2.2.- E

resulta
que co
MUÑO

cabalga
paralel
materia
los ma
orogena

grandes

a) El a
probabi

(preeste
materia
discord

solidari
b) La e
deforma

- a) Los Pirineos occidentales, que se extienden desde el Monte Jataquibel (o el Golfo de Vizcaya) hasta el pico de Anie.
- b) Los Pirineos centrales, que se extienden desde el Pico de Anie hasta el río Segre (Fosa de la Cerdaña) (en este sector de la cordillera se encuentran todos los picos de alturas superiores a los 3000 metros).
- c) Los Pirineos orientales, que se extienden desde la fosa de la Cerdaña hasta el Cabo de Creus.

2.2. El marco tectónico

Los Pirineos tectónicos forman parte del denominado Orogéno Pirenaico, resultado de la colisión de edad alpina entre las placas Ibérica y Euroasiática que comporta un acortamiento litosférico de unos 150 km (FONTBOTÉ, 1991; MUÑOZ, 1991).

Las estructuras tectónicas principales de los Pirineos son los cabalgamientos y los pliegues, con una dirección predominante de WNW-ESE, paralela a la del eje de la cordillera. Estas estructuras tectónicas afectan a los materiales mesozoicos y una parte de los cenozoicos; y también a una parte de los materiales más antiguos que ya habían sido deformados durante la orogénesis hercínica.

Desde este punto de vista, la cordillera puede ser agrupada en tres grandes unidades:

a) El zócalo: constituido por materiales muy antiguos de edad paleozoica (y probablemente también precámbricos) hasta el Carbonífero superior (preestefaniense), afectados intensamente por la Orogenia Herciniana; y los materiales tardihercinianos, del Estefaniense y Pérmico, claramente discordantes sobre los terrenos hercínianos, pero que se comportan solidariamente con ellos durante los plegamientos alpinos.

b) La cobertura: constituida por materiales de edad mesozoica y cenozoica, deformados durante la Orogenia Alpina y discordantes sobre los materiales del

zócalo.

c) Los terrenos postorogénicos: que comprenden, a grandes rasgos, el Neógeno y el Cuaternario; y que no se hallan afectados por la Orogenia alpina, siendo claramente discordantes sobre el zócalo y la cobertura.

2.3. Geología.

La constitución geológica de los Pirineos es relativamente simple y simétrica entre ambas vertientes, con un eje cristallino rodeado de macizos predominantemente calcáreos, más desarrollados hacia la vertiente española.

La parte central de la cadena corresponde a la zona axial, formada de sedimentos paleozoicos, entre los que aparecen numerosos núcleos graníticos y metamórficos. A ambos lados de esta parte axial existe una cobertura mesozoica que envuelve completamente a esta zona axial. Los sedimentos terciarios (principalmente eocénicos) aparecen en la vertiente norte sólo en los pliegues prepirenaicos, pero en la vertiente sur tienen una representación muy importante en las sierras prepirenaicas e incluso localmente en la zona axial (Monte Perdido).

La zona axial no es continua a lo largo de toda la cadena. Alcanza el Mediterráneo por su parte este, pero se sumerge hacia el oeste bajo los terrenos cretácicos más allá del Pico de Anie, para reaparecer en el País Vasco occidental, en los macizos de Aldudes-Roncesvalles y las Cinco Villas. En esta zona axial, los macizos de rocas ácidas juegan un papel primordial. Los granitos están representados por batólitos como los de las Tres Coronas, Balaitous, Cauterets, Néouvielle, del Alto Luchonnais, Maladeta-Agüestortes, Certescan, Donezan-Madres, sur de Andorra (Pessons), N de la Cerdaña y La Junquera, así como las rocas metamórficas (gneis, micaesquistos) del Monte Urtaula, de los valles de Lezponne y Louron, del Alto Vicdessos, Artege-Pallars, Andorra, Canigó y las Alberas.

Los terrenos primarios (paleozoicos) están constituidos en su mayoría

por rocas silíceas (esquistos, cuarcitas, areniscas) del Cámbrico, Silúrico y Carbonífero, así como por calizas compactas y dolomías del Devónico. El Primario termina con las areniscas, esquistos y pudingas rojas del Pérmico.

La cobertura secundaria (mesozoica) comprende sobre todo los sedimentos calcáreos del Jurásico y del Cretácico. Dentro de este conjunto, las calizas reefales de fácies urgonense del Cretácico inferior juegan el papel principal y constituyen el "frente norpirenaico", es decir, la primera línea de relieves importantes que se yergue contra los frentes de nubes del noroeste y que provocan gran precipitación y una notable frondosidad en sus vertientes.

También, el Flisch del Cretácico superior forma una larga zona de colinas en la parte occidental (Bearn y País Vasco), mientras que los prepireneos (Alto Garona, Ariège y Aude) están constituidos de calizas, margas, areniscas y areniscas del Cretácico superior y del Eoceno inferior.

En la vertiente sur, la cobertura secundaria comprende desde el Trias (areniscas, margas con yesos y sal gemal) en adelante y está más extendido que en la vertiente norte. Por contra, el Jurásico y el Cretácico inferior están más reducidos, limitados, por una parte al oeste, al País Vasco, y por otra al Este del Valle del Cinca. El papel primordial en todo este reborde meridional de la zona axial corresponde al Cretácico superior, esencialmente por calizas duras que forman los conocidos cañones prepirenaicos y los macizos de Visaurin, Peña Collarada, Telera, Tendñera, parte del Monte Perdido, Peña Montañesa, Cotella, Turbón, Sierra de Sant Gervás, Boumort y Cadi. Más al sur, se encuentra una amplia zona de montañas bajas y colinas de flisch eoceno (medio o superior) de dominancia calcarea o margosa.

Es importante reseñar la traza dejada por las glaciaciones cuaternarias en las formas de relieve actuales de los Pirineos: circos glaciales, cubetas con turberas y lagos, sobreexcavación de grandes valles por las lenguas glaciares, valles laterales suspendidos, etc...

Sobre sustratos ácidos se desarrollan suelos de tipo Ranker alpino, mientras que sobre los calizos se forman rendizinas alpinas.

2.4.- El clima de los Pirineos.

Los tipos generales de clima están modulados por los grandes rasgos de circulación atmosférica y el efecto del relieve sobre éstos.

Los caracteres específicos de esta circulación atmosférica presentan tres aspectos (MASACHS-ALAVEDRA, 1958; PEDELABORDE, 1960):

1) Por su situación meridional, los Pirineos están al abrigo de las perturbaciones más frecuentes de Europa occidental. De ahí su calma y su luminosidad. Las perturbaciones que suelen afectarle son:

a.- Las borrascas del noroeste, que son las principales en descargar lluvia sobre los Pirineos.

b.- Los fuertes temporales del norte. Poco frecuentes.

c.- Los frentes del sur, que suelen ser excentricos a la dirección de la cadena. Los del suroeste alcanzan principalmente el extremo occidental y mas raramente el oriental. Los frentes del sureste son raros, pero tienen relativa importancia en la parte más oriental del Pirineo.

2) Opuesto a las precipitaciones más o menos dulces reseñadas arriba, episódicamente algunas borrascas del sur pueden provocar situaciones lluviosas del suroeste (sobre todo a finales de la primavera) y del sureste, unas y otras de fuerte capacidad higrométrica.

3) El relieve tiene una importancia primordial en la precipitación y el clima.

Ambas vertientes presentan unas diferencias muy notables en cuanto a clima y precipitación, principalmente hacia el centro de la cadena:

La vertiente norte se opone frontalmente a la trayectoria de los recorridos ciclónicos atlánticos que circulan sobre la cuenca de Aquitania: situaciones atmosféricas del norte y frentes del oeste y del noroeste que al chocar con la cadena proporcionan en forma de precipitaciones orográficas cerca de dos tercios del total anual de la vertiente septentrional (VIERS, 1962). Inversamente al se da régimen atmosférico del sur, se produce un efecto

Foehn.

En la vertiente sur, la orientación del relieve hace que los frentes que han descargado su humedad en la vertiente septentrional y las cumbres, con frecuencia produzcan un efecto de sombra a la precipitación en el antepaís meridional. Los frentes del suroeste alcanzan sobre todo el extremo occidental, la parte alta de la cadena, y más raramente, la parte oriental. En general, es más frecuente que la vertiente sur siga los avatares climáticos del centro de acción climático de la Península Ibérica: En invierno, situaciones anticiclónicas muy estables limitan las perturbaciones a los extremos de la cadena. Durante la estación cálida, los fenómenos de convección provocan tormentas sobre los Pirineos y zonas vecinas. La vertiente sur se ve sometida a frecuentes y fuertes vientos, principalmente del norte, como el Cierzo y la Tramontana. En resumen, las precipitaciones son menos abundantes y más irregulares, las oscilaciones térmicas más acusadas y la evaporación más intensa en la vertiente sur.

Este contraste entre ambas vertientes no es exacto y se difumina hacia los extremos de la cordillera. El extremo más occidental, se ve afectado por frentes del oeste que se estrellan contra el espinazo pirenaico y por los del suroeste, de fuerte capacidad precipitativa. Las situaciones atmosféricas de componente norte dejan abundantes precipitaciones sobre la vertiente septentrional y hacen sentir también su influencia en la vertiente sur de los Pirineos occidentales, debido a la poca altitud de la cordillera allí.

El contraste entre las dos vertientes sigue pues una componente oblicua respecto al eje de la cordillera, con aridez creciente hacia el sureste.

La vertiente oriental y el extremo este de la vertiente sur se encuentran al abrigo de las perturbaciones del norte y noroeste, pero se encuentran sometidas a los frentes del suroeste y a los del este (poco frecuentes). Las borrascas mediterráneas que comportan situaciones atmosféricas del suroeste se encuentran con la vertiente sur de los Pirineos orientales y pueden dar lugar a fuertes precipitaciones. Este clima, con largos periodos de buen tiempo

interrumpidos por violentas irrupciones de borrascas, se presenta como típicamente mediterráneo.

En montaña, existe una discontinuidad entre el clima oceánico y continental que está ligado a la cresta axial, desde el Monte Perdido (Alto Aragón) hasta la zona del Puig Pertic (Pirineos orientales). El carácter interno de la cordillera (sin influencia del clima atlántico ni mediterráneo) se extiende a lo largo de esta frontera. Los climas oceánicos de abrigo anuncian ya la proximidad de climas de tendencia continental en la vertiente sur. En sectores donde la cordillera no es muy alta, se da un escalonamiento o variación climática progresiva, como en el Valle de Arán. Otra discontinuidad entre la influencia oceánica dominante y la tendencia continental tiene lugar en la vertiente sur, en la barrera transversal que constituye el anticlinal de Boltaña y que alcanza el Monte Perdido. El eje Cadi-Puigmal-Canigó constituye una barrera entre las zonas continentales y las húmedas debidas a la precipitación que viene del suroeste (frente lluvioso catalán).

Dos sectores presentan una heterogeneidad de climas notable: el Alto Aragón, entre la Sierra de Guara y el Monte Perdido, encrucjada de tendencias oceánicas, continentales y mediterráneo-continental; y los Pirineos orientales, donde el eje seco Cerdaña-Confent (continental y mediterráneo) está flanqueado por regiones más húmedas al norte (cuencas altas del Ariège y del Aude, de influencia oceánica) y al sur (frente catalán).

2.5. Hidrología.

Las dos vertientes están entalladas por profundos valles generalmente perpendiculares al eje de la cadena. La vertiente norte presenta valles más profundos, ya que allí ha sido donde la erosión ha actuado de forma más activa. Estos ríos septentrionales envían sus aguas al Atlántico (Pirineos occidentales y centrales) y al Mediterráneo (Pirineos orientales). En la vertiente sur, los cursos de agua muestran un régimen más irregular y frecuentemente

torrencial, que ha tallado profundas gargantas en las sierras pirenaicas. La mayor parte de ellos son afluentes del Ebro y desaguan al Mediterráneo.

En la vertiente septentrional, los principales ríos son, de oeste a este: la Nive, el Saison, el Gave de Aspe, el Gave de Ossau, el Gave de Pau y el Adour, que recoge las aguas de los cuatro precedentes. Las aguas de los Pirineos centrales son recogidas por el Garona y sus afluentes: el Neste de Aure, Pique, Salat y el Ariège. Los Pirineos orientales envían todos sus aguas al Mediterráneo a través del Aude, el Têt y el Tech. Estos dos últimos son excepciones a la regla general, ya que sus aguas no corren perpendiculares al eje principal sino paralelas al extremo de los Pirineos orientales, en dirección WSW-ESE.

La vertiente sur envía todas sus aguas al Mediterráneo, ya que la mayor parte de los ríos son afluentes de la orilla izquierda del Ebro, con cursos de dirección predominante norte-sur. En la parte occidental de los Pirineos españoles, discurren de oeste a este los ríos Arga, Iruia, Salazar, Esca (valle del Roncall), Veral (valle de Anso), Aragón Subordán (valle de Hechol) y Aragón (que recoge las aguas de los precedentes atravesando de este a oeste la depresión del Canal de Berdun).

Los Pirineos centrales españoles son drenados por los ríos Gállego, Ara, Cinca, Esera, la Noguera Ribagorzana y la Noguera Pallaresa, juntándose los últimos cinco sucesivamente hasta unirse al Segre que ha recogido en su curso superior las aguas de los ríos de Andorra y La Cerdaña. Más al este, los ríos Llobregat, Ter y Fluviá envían las aguas de los últimos relieves catalanes directamente al Mediterráneo. Este último, el Fluviá, lo hace de forma paralela a los últimos relieves de la cadena.

2.6.- Grandes rasgos de la vegetación pirenaica.

La disposición de los pisos de vegetación es un reflejo de las condiciones climáticas y microclimáticas de cada zona, pero puede generalizarse un

Medio físico, hábitat y biogeografía.

esquema para cada una de las vertientes. Descripciones detalladas de la vegetación de los Pirineos pueden encontrarse en DUPIAS (1985), OZENDA (1985), RIVAS MARTINEZ (1987) y VIGO & NINOT (1987). Por lo que respecta a la zonación altitudinal de la vegetación, seguiremos a VIGO & NINOT (1987).

Los Pirineos se encuentran dentro de la Región Eurosiberiana y forman parte del Sistema Alpino, por lo que se pueden distinguir dentro de ellos los pisos submontano, montano, subalpino, alpino y subnival. Los dos primeros constituyen lo que se denomina montaña media, y los tres últimos la alta montaña. La disimetría entre ambas vertientes condiciona la vegetación, y esta diferencia aparece más marcada en las zonas bajas de la cordillera, difuminándose o desapareciendo en las más altas.

Montaña media.

El **piso submontano**, equivalente al colino de otras zonas eurosiberianas, está caracterizado por la presencia de robledales de *Quercus robur*, *Quercus petraea* o *Quercus humilis* aunque derivan en zonas muy lluviosas hacia bosques mixtos propios de suelos más eutróficos, y en ambientes más secos de climas más continentales hacia quejigares de *Quercus faginea* y pinares xerófilos de *Pinus nigra*.

El **piso montano**, dentro de este piso se incluyen las series superiores de los pinares de pino albar (*Pinus sylvestris*) en situaciones más continentales, secas y luminosas, y las de los hayedos (*Fagus sylvatica*) en zonas más umbrías o lluviosas. En cuanto a alturas, abarca normalmente desde 700 a 1700 m, aun cuando bajo clima subatlántico los hayedos descienden a menor altitud, y en los valles más continentales los pinares de pino albar suben hasta 1800 m o más.

La alta montaña.

El **piso subalpino** se caracteriza por la sustitución total del bosque de frondosas por el de resinosas. La especie más representativa es el pino negro (*Pinus uncinata*), que está bien extendido dentro de este piso en gran variedad de condiciones. Estos bosques de pino negro aparecen entre 1400 y 1600 m

en la umbria y los 1800 y 2000 m en las solanas.

El piso alpino: al tratarse de la zona donde se desarrolla la actividad de las especies objeto del presente estudio, nos extenderemos algo más en la explicación pormenorizada de los distintos tipos de vegetación y sus características.

El piso alpino se extiende entre los 2200-2400 m y los 2800-2900 m, donde empieza una franja de transición hacia el piso nival o subnival. Este último, encuadrable dentro del alpino para nuestros propósitos, sólo aparece, en teoría, en las zonas periglaciares de los más altos macizos (Vignemale, M. Perdido, Posets, Maladeta, etc.). La distinción de las zonas desforestadas del piso subalpino (zonas alpinizadas) y el verdadero piso alpino es problemática, ya que con frecuencia se observan landas de *Rhododendron ferrugineum*, *Vaccinium myrtillus*, *Vaccinium uliginosum*, *Calluna vulgaris*, *Juniperus communis*, *Arctostaphylos uva-ursi*, *Cytisus europaeus* o *Genista horrida*. En general puede decirse que de forma natural el piso alpino se extiende entre el límite superior de los árboles y el límite inferior de las nieves permanentes.

Reconstruyendo a partir de los testimonios aún persistentes, puede deducirse que el límite natural superior de los pinares en los Pirineos orientales sería de 2200 a 2300, y 2400 o poco más en el sector central, con una diferencia de cien metros en general a favor de las solanas respecto de las umbrías. A efectos prácticos, las zonas representadas en los mapas por encima de los 2000 m son generalmente supraforestales y pueden considerarse intuitivamente como una representación de la extensión de este piso (ver mapa 1).

Desde el punto de vista climático, la terminación del bosque viene a situarse entre las isoterma de 2° y 3° C de temperatura media anual, lo que corresponde a un periodo de crecimiento vegetativo (temp. media superior a 10° C) de unos 3 meses. El bosque no sólo desaparece en altitud en los enclaves más fríos, sino también allí donde se acumula más nieve (fondos de circo, dolinas, etc.).

La vegetación primordial del piso alpino está constituida por pastizales; además de éstos, sólo existen en algunos lugares matorrales más o menos rastreros y propios de ambientes especiales. También adquieren especial importancia las comunidades de los roquedos y pedregales. Al parecer, no parece que exista, sea el que sea el sustrato, un tipo de pastizal climático ni que éste correspondiera al tipo de vegetación más común, ya que los procesos de sucesión natural son frenados y contrarrestados por otros fenómenos naturales como el viento, los aludes, la erosión, o fenómenos de origen antropico como el pastoreo intensivo. Debido a esto, la vegetación que podría considerarse climática ocupa en ocasiones áreas muy pequeñas.

Donde el roquedo no contiene carbonatos (rocas silíceas), o bien el suelo se halla muy lavado, prospera ampliamente en el sector oriental el prado de *Festuca airoides*, más o menos xeromorfo, mientras que en la mitad occidental de la cordillera se reparten en el territorio los prados de *Carex curvula*, semejante al anterior pero más higrofilo y los cervunales del Nardion que llegan a dominar casi completamente el sector más lluvioso, hacia la parte occidental, donde se dan los sustratos más pobres. Es probable que la hegemonía de esta última comunidad en el oeste de la cordillera esté relacionada con la actividad pastoril intensiva. Sobre los sustratos calcareos, el suelo se mantiene carbonatado sólo en las zonas pedregosas y venteadas, con fuerte evaporación. Dichas zonas, generalmente culminales llevan asociado un pastizal calcícola de *Kobresia myosuroides* (= *Elyna m.*).

2.7. Distribución geográfica del piso alpino pirenaico.

El piso alpino de los Pirineos se extiende de forma particular a lo largo de la zona axial, entre el Pico de Anie al oeste y el Canigó al este. Comprende únicamente una franja estrecha que se extiende a lo largo de la cadena fronteriza entre España, Francia y Andorra. En la vertiente norte, las ramificaciones avanzan hacia el norte a lo largo de los contrafuertes

septentrionales de la cadena, la ramificación más importante es la de Neourville hasta el pico de Arbiscón al Este y el del Midi de Bigorre al norte. Además del macizo aislado de Bigorre, también cubre las partes culminales de otros macizos pirenaicos, como el Midi d'Ossau, el Carlitte, y el Canigó. En la vertiente sur, desborda los niveles del Monte Perdido y del Poeta y forma también alpinos esclavos como los del Visaurín, Peña Collarada, Peña Tendeña, Couell, y otros contrafuertes meridionales de la Maladeta como Valliberna y algunos macizos de Aigüestortes.

2.8.-Características del piso alpino.

Se caracteriza por un clima frío, con medias anuales bajo cero (la isoterma de cero grados se sitúa hacia el tercio inferior del piso), y a la vez muy contrastado.

Las temperaturas nocturnas son muy bajas, incluso durante el verano, debido a la elevada pérdida de calor por radiación durante la noche, y resultan especialmente limitantes para el desarrollo de la vegetación durante el otoño y la primavera.

Se dan precipitaciones importantes en todas las épocas, que caen en forma de nieve durante la mayor parte del año, incluso en verano.

Se dan variaciones importantes en la humedad, con periodos muy secos y otros de intensa saturación. El viento, meteoro omnipresente en alta montaña y en ocasiones muy violento, es el responsable del déficit higrométrico habitual en alta montaña, y añade a este efecto desecante un efecto enfriante muy importante. En teoría el ciclo de humedad es inverso al que se da en las zonas bajas, con máximos durante las horas centrales del día (debido a la ascensión diurna del aire húmedo nocturno del fondo del valle) y mínimos durante la noche, siempre y cuando no haya viento.

La cobertura nevosa tiene una larga duración (de 7 a 9 meses), lo que provoca un acortamiento del periodo vegetativo.

La capa de nieve protege a las plantas de las temperaturas invernales por debajo de cero. Allí donde la cubierta nival desaparece pronto o no llega a formarse (crestas venteadas o muy inclinadas), prosperan sólo ciertas plantas adaptadas a los fríos intensos y la sequedad. A la recíproca, las cubetas con larga persistencia de nieve, también condicionan el tipo de vegetación al acortar el periodo de actividad vegetal.

La radiación luminosa, sobre todo en el espectro del ultravioleta es muy importante en el piso alpino debido a el menor espesor de la atmósfera. El ultravioleta favorece la función clorofílica pero limita el crecimiento en altura de las plantas. Además, este tipo de radiación tiene un importante papel mutágeno frente al que las plantas de estas zonas deben defenderse mediante adaptaciones notables (pilosidades argénticas, brillos y colores violáceos, etc.).

La cortedad del periodo vegetativo explica la frecuencia de ciertos fenómenos anómalos en la reproducción sexual (apomixia, cleistogamia) así como las diversas formas de multiplicación vegetativa en plantas alpinas.

Durante la época vegetativa, el piso alpino tiene una pluviosidad algo menor que el piso subalpino debido a que las nubes que dejan precipitación orográfica (sobre todo hacia los extremos de la cordillera) se estratifican a la altura del subalpino. La innivación decrece sensiblemente de occidente a oriente de la cordillera.

Dominan los suelos inmaduros, poco gruesos y con mucha materia orgánica apenas descompuesta debido a los procesos pedogénicos y a la baja actividad bacteriana por las bajas temperaturas. Son frecuentes fenómenos degradativos, como la erosión eólica, la solifluxión, etc...

3.-OBJETIVOS:

1) Determinación del área de distribución de las tres especies pirenaicas de *Archaeolacerta*, con descripción de sus rangos altitudinales, hábitat, especies simpátricas, etc.

riales por
o llega a
s plantas
betas con
tación al
a es muy
sfera. El
en altura
nte papel
mediante
eos, etc.)
e ciertos
amta) así
pinas.
idad algo
ipitación
rcan a la
dente a

materia
a la baja
nómenos

renalca
habitat.

2) Crear un modelo de afinidades entre los diversos macizos pirenaicos exclusivamente basado en las zonas de ambiente alpino y compararlo con la distribución de las lagartijas de alta montaña.

3) Comparación del área de distribución de estas especies con las sectorizaciones biogeográficas propuestas hasta la fecha para los Pirineos.

4) Comparar el grado de diferenciación entre las poblaciones de las tres especies de *Archaeolacerta* con las distancias geográficas que las separan y ver si el grado de diferenciación es únicamente función de la distancia o existen otros factores subyacentes.

4. M
4.1.

reco
cade

cent
Impo
julio
prosp
delim

entor
local
inició
pobla
toma

1990
arce
bonn
trabaj
cuand
como

anter
Duran

renalcos
lo con la

con las
rinos.
e las tres
ran y ver
o existen

MACIZO PIRENAICO, HABITAT Y BIOGEOGRAFIA.

4. MATERIAL Y METODOS.

4.1. Prospección de campo.

A lo largo de siete veranos, desde 1989 hasta 1995, ambos inclusive, se recorrió una fracción representativa de la totalidad de las zonas alpinas de la cadena pirenaica (ver mapa 1.1)

De 1989 hasta 1992 las prospecciones fueron puntuales, generalmente centradas en algunos días aislados en mayo y junio; y dos periodos más importantes, de unos diez días cada uno de ellos, en la primera quincena de julio y en la primera quincena de agosto. Además se realizaron algunas prospecciones en septiembre (hacia la mitad del mes) y en octubre a fin de delimitar el periodo de actividad de los animales.

Estas primeras prospecciones tenían por objetivo trazar contacto con la entonces denominada *Lacerta monticola bonnali*, comprobar las pocas localidades conocidas y evaluar su posible variación geográfica. A la vez, se inició el seguimiento mensual durante toda la estación de actividad de una población de lo que con el tiempo ha resultado ser *A. aranica*. Es la fase de toma de contacto y muestreos espaciados por toda la cordillera.

Durante este mismo periodo se hizo un viaje a la antigua Yugoslavia (en 1990) para conocer otras especies similares (*A. horvathi*, *A. mosorensis* y *A. arcycephala*) así como se efectuó el estudio de la identidad específica de *A. bonnali* y su diferenciación respecto a *A. monticola*, que se plasman en los trabajos de ARRIBAS (1993 a, 1994 b). También es durante este periodo cuando se descubre *A. aurelii* y *A. aranica* (esta última descrita en principio como *sap.* de *A. bonnali* (ARRIBAS, 1993 b, 1994 a).

Posteriormente, 1993 marca un periodo de tránsito entre la etapa anterior y la de prospección metódica completa de toda la Cordillera Pirenaica. Durante este periodo y ya asumida la heterogeneidad de las poblaciones de

Arch
y se
cono
límite
Arch

la fau
prosp
las tre
en el
pero
concl

4.2. C

Trans
zonas
desde
1.1)

localid
activd
acceso
y por l
efectua
antes d
observ
En gra
acuid

Archaeolacerta de estas montañas, se pasan a estudiar los tres taxones a la vez y se prepara la estrategia de prospección de todos los huecos existentes en el conocimiento sobre la distribución de estos animales; y sobre todo de los límites, tanto taxonómicos, como biogeográficos, entre los distintos taxones de *Archaeolacerta* que pueblan los Pirineos.

Gracias a la ayuda de la Generalitat de Cataluña (Servei de protecció de la fauna del Departament de Medi Natural) durante 1994 y 1995 se realizó una prospección exhaustiva de la distribución, límites, estatus y biología, etc. de las tres especies de *Archaeolacerta* pirenaicas, ya que todas se hallan presentes en el Pirineo catalán. Asimismo, se continuó con prospecciones irregulares pero intensas en el resto de los Pirineos (Francia, Aragón y Navarra) que han concluido con el estado de conocimiento actual de estas especies.

4.2. Cuadrículas y lugares prospectados.

Se ha prospectado un total de 70 cuadrículas U.T.M. (Universal Transverse Mercator) de 10 Km de lado que incluyen en parte de su interior zonas supraforestales de ambiente alpino, en general por encima de 2000 m, desde el Pico de Arlás en Navarra hasta la zona de UB de Ter en Gerona (mapa 1.11).

La intensidad de prospección es desigual, ya que mientras que algunas localidades han sido visitadas con frecuencia mensual durante la estación de actividad, otras lo han sido en una sola ocasión. Por la propia dificultad de acceso, que por lo general comporta varias horas de ascensión por la montaña, y por las particularidades del clima de montaña, las prospecciones han sido efectuadas por la mañana, por lo que se intentaba acceder a la zona de estudio antes de las diez de la mañana (hora oficial de verano -ocho hora solar-) para observar a los saurios cuando salen a calentarse al sol y son más detectables. En general, la prospección dura hasta avanzado el mediodía, cuando la actividad se vuelve prácticamente nula debido al exceso de radiación y el

sobrecalentamiento de la roca. Por la tarde, además de producirse frecuentemente tormentas de convección, la actividad es muy reducida y sólo se observan ejemplares durante un breve periodo cuando la roca comienza a enfriarse.

Cuadrículas prospectadas

Se indican las coordenadas U.T.M. 10 x 10, la localidad, y las alturas prospectadas (zona aproximada o intervalo)

XN

XN83: Subida al Visaurin (Huesca)

XN84: - Pico del Visaurin (2670 m) (Huesca).

XN85: - Pico de Arlás, Navarra (2043 m) desde el Pto. de la Piedra de San

Martin

BG99: - Pico del Turbonet (2341 m) Macizo del Turbon (Huesca).

Ascension desde las Vilas del Turbon

YN

YN02-03: Peña Collarada (hasta 2200 m), desde Villanua (Huesca)

YN04: - Astun, Ibón de Escalar (2092 m) (Huesca).

- Pto de Peyrret (Midi d'Ossau) (hasta 2487 m) (B. Pyr.).

YN13: - Ibón de Tramacastilla (hasta 2300 m) (Huesca).

YN14: - Puerto de Sobe (2449 m) (Huesca).

- Ibones de Arriel (2350 m) (Huesca).

- Lac d'Artouste (1991 m) (B. Pyr.).

- Port d'Arrius (2259 m) (B. Pyr.).

- Pto del Portale d'Aneou (1794) (Huesca-B. Pyr.).

YN15: - Ruta al Lac d'Artouste (B. Pyr.).

sobr
frecu
se ob
enfr

Cuad

prosp

XN

Martin

Ascen

YN

Pico

Ibón

Lac d

Port

Pto d

A

B

C

prospic
hipótesis
del valle
durante

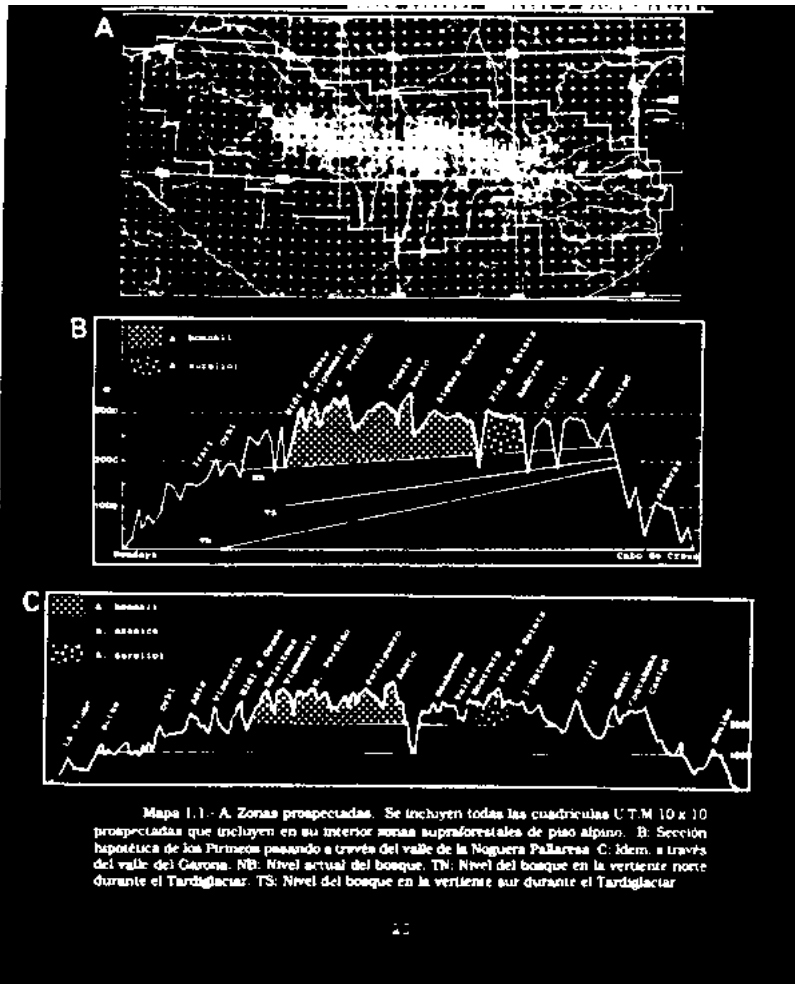
productarse
ocida y sólo
comienza a

las alturas

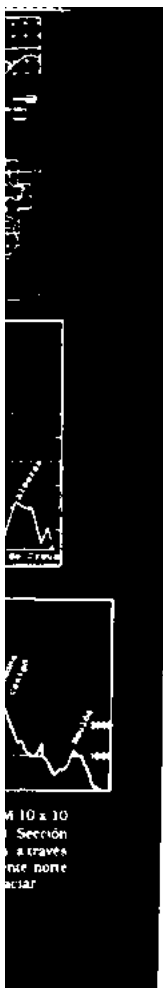
dra de San

(Huesca)

Huesca)



Mapa 1.1.- A. Zonas prospectadas. Se incluyen todas las cuadrículas U.T.M. 10 x 10 prospectadas que incluyen en su interior zonas supraforestales de piso alpino. B. Sección hipotética de los Pirineos pasando a través del valle de la Noguera Pallaresa. C. Idem. a través del valle del Garona. NB: Nivel actual del bosque. TN: Nivel del bosque en la vertiente norte durante el Tardiglaciar. TS: Nivel del bosque en la vertiente sur durante el Tardiglaciar



- Mapa 1.1. Zonas prospectadas y biomorfología.**
- Pico de la Sagette (2031 m) (B. Pyr.)
 - YN22: - Pto de Cotefablo (1428-1602 m) (Huesca).
 - YN23: - Picos de Pondiello.
 - Mallata Alta das Argualas (Huesca).
 - Pico de Garmo Negro (1800-2400 m) (Huesca).
 - Embalse bajo de Bachimana (2300 m) (Huesca).
 - Ibón inferior de los Batanes (2200-2300 m) (Huesca).
 - YN24: - Ibón de Respumoso (2000-2200 m) (Huesca)
 - Ibón superior de Bramatuero (2700 m).
 - YN32: - Peña Tenderera (hacia los 2300 m) (Huesca)
 - YN33: - Puerto de Bujaruelo (m. de Bucharo) (2270 m) (Huesca).
 - Valle de Otal - Collado de Ordiso (2200 m) (Huesca).
 - YN34: - Ibón de Bramatuero (2316-2530 m) (Huesca).
 - YN42: - Faja de Pelay (1900 m) (Huesca)
 - Circo de Cotatuero (2100-2400 m) (Huesca)
 - YN43: - Pto de Bujaruelo (2270-2400 m) (Huesca)
 - Gavarnie (alrededor de 1800 m) (H. Pyr.)
- BH.**
- BH52: - Circo de Soaso (1700-1800 m) (Huesca).
 - Camino al Refugio de Gortz (2000-2200 m) (Huesca).
 - Refugio de Gortz (2200 m) (Huesca).
 - Faja Luenga y camino de Gortz a la Brecha de Roklán (2200-2400 m) (Huesca).
 - Llano y cuello de Millaris (2400-2500 m) (Huesca)
 - Sierra Custodia (2200-2400 m) (Huesca).
 - Faja de Pelay (1800 m) (Huesca).
 - BH53: - Circ d'Estaubé (1800-2200 m) (H. Pyr.).
 - BH62: - Puntas Verdes (2621 m) (Huesca).
 - BH63: - La Esúba y Sobreestiva (2300-2500 m) (Huesca).

- Prtramula (2257 m) (Huesca).
- Minas de Parzán. Sierra de Liéna (2200-2600 m) (Huesca).
- BH64 - Lac d'Aubert y Lac d'Aumar, hasta Col de Madamette (2212-2500 m) (H. Pyr)
- BH65 - Lac Bleu de Bigorre (1928-2236) (H. Pyr.)
- Pic du Midi de Bigorre (2700-2872 m) (H. Pyr.)
- Crête du Tourmalet (2115 m) (H. Pyr.)
- La Monge (1723 m) (H. Pyr)
- BH70 - Cotella, desde el Collado de Collubert (1461m) en dirección a la Ereta de las Brujas (hasta los 2500 m) (Huesca)
- BH72 - Pico de Urdireto Pto. de Urdireto (= Ordireto) (2000-2300 m) (Huesca)
- BH73 - Huesa, boca norte del túnel (1700-2000 m) (H. Pyr.)
- BH81 - Pto. de Sahún (1905 m) (Huesca)
- BH82 - Valle del Ciot la Lardana (2000-2500 m) (Huesca)
- Barranco de Eriste (2000-2500 m) (Huesca)
- BH92 - Valle de Montúdiego (2300-2400 m) (Huesca)
- Valle de Molseret (2300-2500 m) (Huesca)
- Lagos de la Escarpinosa (2000-2100 m) (Huesca)
- BH93 - Peyragodes-Les Agudes (1700-2000 m) (H. Pyr - H. Gar.)

CG.

- CG59 - Pic de l'Orri (2440 m) (Lérida)
- CG47 - Baumort (2076 m) (Lérida)

CH.

- CH01 - Estany de Llauset (cabecera) (2180-2300 m) (Huesca)
- Lago de Botornás (2300-2400 m) (Huesca).
- Coll de Llauset-P. de Val'hibierna (2400-3062 m) (Huesca).
- CH02 - Ibón de Cregóña (2000-2700 m) (Huesca)

- La Renclusa (2100-2300 m) (Huesca).
- Portillón de Benasque (1900-2444 m) (Huesca).
- Coll de l'Infern - Port de la Picada (2000-2470) (Lérida-Huesca)
- CH11 - Estany de Llauset (2180-2300 m) (Huesca).
- CH12 - Estany Redó (1900-2400 m) (Lérida).
- Subida al Port de la Picada (2000 m)
- CH13 - Serrat dera Entecada (1800-2000 m) (Lérida)
- Pic de Montludé (2517) (Lérida)
- Estany Dong de Vilamos (2000-2100 m) (Lérida)
- CH20 - Estanys del Pesse (1800-2300 m) (Lérida)
- CH21 - Muntanyo de Laes, Bonv Blanc y Bonv Neg. (2000-2400 m) (Lérida)
- Estany de Cavallers y Lastres de la Morta (1800-2200 m) (Lérida)
- CH22 - Frados (1800-2000 m) (Lérida)
- CH23 - Coll de Barrados (s'arrados) (2000 m) (Lérida)
- Serra d'Arenyo (2000-2522 m) (Lérida)
- Tuc dera Pincela - Estanys dera Pincela (2300 m) (Lérida)
- Coll de Vilac (2330 m) (Lérida)
- Coll dera Ansa Caudera (2300 m) (Lérida)
- Serra d'Arneros - Tuc des Arneros (2000-2516 m) (Lérida)
- Parte alta del Riu Unyola (1800-2400 m) (Lérida)
- CH24 - Estany de Ljal (2130 m) (Lérida)
- Tuc Crabera (2000-2630 m) (Lérida-Ariege)
- Tuc dera Pica (2034 m) (Lérida-Ariege)
- Tuc Blanc deth Portilhon (2300 m) (Lérida)
- Port de Tartareu (2000-2200 m) (Lérida).
- Tuc de Mauberme (2000-2400 m) (Lérida).
- Lac de Bentallou (2300 m)
- CH30 - Montseny de Pallars (2400 m) (Lérida).
- Estany Gento-Torrent de Pigaler (2400 m) (Lérida)

Medio físico, hábitat y biogeografía.

- CH31: - Gran Encantat (1800-2747 m) (Lérida).
- CH32: - Port de la Bonaigua (2000-2400 m) (Lérida).
 - Estany Poró (2300 m) (Lérida).
 - Muntanyó d'Arreu (2400 m) (Lérida)
 - Estany de Rosari (2315-2320) (Lérida)
 - Estany de Bassiver (2120 m) (Lérida)
 - Estany superior d'Arreu (2158 m) (Lérida)
 - Estany de Garrabeta (2400 m) (Lérida).
- CH33: - Pla de Beret (1800-1900 m) (Lérida)
 - Tuc de Mill (= Barlonguerri) (2000-2803 m) (Lérida-Ariege)
 - Port d'Urets (2000-2512 m) (Lérida)
 - Tuc de Terdescais (2000-2416 m) (Lérida)
- CH34: - Mall de Bulard (2000-2749 m) (Lérida-Ariege)
 - Ribera del Port d'Orla (2000-2318 m) (Lérida)
 - Coma d'Orla-Port d'Orla (2000-2318 m) (Lérida-Ariege)
 - Barranco de Montgossu-Coma Greta (1800-2675 m) (Lérida)
- CH42: - Ri. de Unarre (1900-2000 m) (Lérida)
- CH43: - Barranco de Montgossu (2000-2611 m) (Lérida)
 - Tuc dels Tres Comtes (2689 m) (Lérida)
 - Tuc de Cernalla (=Sernalle) (2590 m) (Lérida)
 - Estang de Font Matau (2145 m) (Ariege)
 - Port d'Aula-Cuns d'Aula (2260-2400 m) (Lérida-Ariege)
 - Port de Salau-Pic de Geu (2000-2499 m) (Lérida-Ariege)
- CH51: - Coll de Campirme (1900 m) (Lérida).
- CH52: - Estany de la Gola-Estany de Calberante (2340-2500 m) (Lérida)
 - Pic de la Gallina Vt. S. (Lérida).
 - Estany de la Gallina (2280 m) (Lérida)
 - Estany Llavera (2280 m) (Lérida).
 - Coll de Campirme-Estany de Soliguera-Est. de Coll de Finestres-Pic de Campirme (2000-2500 m) (Lérida).

Medio físico, hábitat y biogeografía.

- CH53: - Estany de la Gallina (2280 m) (Lérida).
 - Estany de Marola (2286 m) (Lérida).
 - Estany de Port (2040 m) (Lérida).
 - CH60: - Pic de Covi (=Saloria) (2300-2539 m) (Lérida).
 - CH61: - Serrat de Capfont (2268-2649 m) (Lérida).
 - Montetxo (2200-2905 m) (Lérida).
 - CH62: - Estany de Certescan (parte sur) (2000-2300 m) (Lérida).
 - Estany de Naorte (2155 m) (Lérida).
 - Estany de Romedo (2007-2114 m) (Lérida)
 - Estany de Sotilo-Estany d'Estats (2100-2500 m) (Lérida)
 - Estany Fons (2480 m) (Lérida)
 - Estany de Bahorte (2340 m) (Lérida)
 - Coll de Sellente (2485 m) (Lérida).
 - CH63: - Estany de Certescan (2234-2300 m) (Lérida)
 - CH71: - Pic de Coma Pedrosa (2756-2942 m) (Andorra)
 - Pic de Cataverdis (2200-2400m).
 - Port de Cabús (2200-2400 m) (Andorra)
 - CH72: - Coma del Forat-Port de Rat (2352-2539 m) (Andorra)
 - Estany de Tristaina (2100-2600 m) (Andorra)
 - Estany de Creussans (2441 m) (Andorra)
 - CH80: - Estany de la Pera-S^a de la Valleta (2360 m) (Lérida)
 - Port Negre d'Envalira (2500-2761 m) (Lérida)
 - CH81: - Coma de Ransol-Pales de Jan (1960-2400 m) (Andorra).
 - CH90: - Estany d'Engorri (2400-2568 m) (Andorra).
 - CH91: - Port d'Envalira-Pic de Malá (2408-2614 m) (Andorra)
- DH.
- DH00: - Estany de Maranges (Malriu, Mal : Guila) (2000-2300 m) (Lérida).
 - DH11: - Lac des Bouillouses (2152 m).

DG.

- DG08: - Tossa d'Alp. desde el Coll de Pal (2080-2531 m) (Gerona).
 DG18: - Coll de Pal (2080 m) (Gerona).
 - Puig d'en Bassa (1800-2028 m) (Gerona).
 DG28: - Dórria (1800 m) (Gerona).
 DG29: - Puigmal-Pic de Finestrelles (1967-2909 m) (Gerona).
 DG79: - Vallter 2000-Coll de la Marrana
 - Puig de Pastuira (2100-2669 m) (Gerona)
 Vallter 2000-Roca de la Portella
 - Roca Unióm (2100-2935 m) (Gerona).

A estas localidades se añaden unas pocas comunicadas amablemente por el Dr. P. Boudarel (Poulouse), P.A. Crochet (Montpellier), S. Pla (Barcelona), M. Ventura (Barcelona) y M. Arilla (La Pobla de Segur, Lérida)

4.3. Biogeografía.

Se ha comparado el área de distribución de las tres especies pirenaicas con varios modelos biogeográficos distintos.

a) Las sectorizaciones biogeográficas sugeridas hasta la fecha: divisiones fitogeográficas de RIVAS MARTINEZ (1967), VIGO Y NINOT (1967) y los límites zoogeográficos sugeridos por MARCUZZI (1973).

b) Se ha desarrollado un modelo biogeográfico de diferenciación relativa entre los pisos alpinos de los distintos macizos pirenaicos basado en la fauna de carábidos. La elección de este grupo se justifica por la necesidad de elegir un grupo que sea buen indicador biogeográfico. Para ello, ha de cumplir las siguientes condiciones: ser numeroso en especies exclusivamente alpinas; tener baja vagilidad (no voladoras); y poseer una amplia distribución en el área estudiada. Estas características son similares a las de las del grupo de lagartijas aquí tratadas.

Se ha elaborado una matriz de presencias y ausencias basada en 26 especies alpinas de Carabidos (Coleoptera Adephaga) (y sus subespecies respectivas) (Tabla 11). Posteriormente se ha calculado la matriz de similitudes mediante el índice de de Jaccard (J) (SNEATH & SOKAL, 1973; ROHLF, 1988):

$$S_j = a / a + b + c$$

siendo a el número de especies comunes entre ambos macizos; y b y c los números de especies presentes sólo en cada uno de ellos. Posteriormente se ha calculado el grado de diferencia como:

$$D = 1 - S_j$$

construyéndose así una matriz de distancias sobre la que se ha realizado un análisis de clasificación (jerárquico y aglomerativo ("SAHN clustering method"), mediante el método UPGMA ("unweighted pair-group method using arithmetic averages") (SNEATH & SOKAL, 1973), construyéndose así un modelo de diferenciación de las faunas alpinas de los Pirineos (el primero efectuado hasta la fecha exclusivamente para las biotas alpinas) (fig 1).

Es importante recordar que las hipótesis biogeográficas son explicativas pero no predictivas (SULLIVAN, 1994), es decir, no se debe caer en el argumento circular de querer hacer cuadrar la distribución de cada especie con las hipótesis previamente realizadas, muy especialmente si su ámbito de aplicación es distinto de que se estudia. Recordemos que cada especie reacciona de forma particular e idiosincrática frente a los cambios ambientales y que, desplazamientos simples de los pisos de vegetación, no explican por sí solos cambios en las comunidades faunísticas. Plantas y animales responden individualmente frente a las perturbaciones climáticas y no necesariamente como comunidades unitarias (GLEASON, 1939; McINTOSH, 1962); y que sólo mediante la comparación con otros modelos apropiados, pueden comenzar a inferirse hipótesis evolutivas que involucren a comunidades enteras.

Para poder comparar con métodos matemáticos el grado de paralelismo en la diferenciación de las poblaciones de lagartijas respecto al modelo de

diferenciación arriba mencionado, se ha calculado el grado de diferenciación de las carabofaunas alpinas entre los mismos macizos de los que se han estudiado muestras lo bastante representativas de lagartijas. Esta matriz (tabla 1.2) se ha comparado con la matriz de distancias de Mahalanobis para machos (tabla 1.3) y hembras (tabla 1.4) obtenida del análisis multivariante que se muestra en el capítulo siguiente.

Igualmente se ha calculado la matriz de distancias geométricas (distancias aéreas) y la de distancias reales (orográficas) entre las mismas localidades.

Estas matrices de distancias morfológicas, faunísticas y geográficas de dimensión 8 x 8 e independientes entre ellas, han sido comparadas entre sí mediante el test de Mantel (ver por ejemplo MANTEL, 1967; DIETZ, 1983; LEGENDRE & FORTIN, 1989; MANLY, 1986, 1991), que recientemente se ha utilizado ampliamente rindiendo importantes contribuciones en el estudio de la variación geográfica (THORPE, 1993, 1996; THORPE & MALHOTRA, 1996; BROWN et al., 1991 a & b; SOKAL et al., 1991; WADDLE, 1994; DALTRY et al., 1996; SMOUSE et al., 1992). La ausencia de independencia entre las distintas celdas dentro de cada matriz impide calcular la significación estadística mediante las técnicas habituales. El test de Mantel se basa en la generación de matrices por permutaciones aleatorias (999 en nuestro caso) de una de las matrices originales para generar la distribución esperada del estadístico (Z de Mantel) y poder estimar la probabilidad de asociación entre estas matrices originales. Hemos obtenido para cada dos matrices comparadas, el coeficiente de correlación entre ellas (r de Pearson) (= Estadístico Z normalizado de Mantel) y el test de Mantel con su probabilidad, que se nos genera de las 999 + 1 comparaciones entre matrices generadas por permutaciones aleatorias, y que nos indica la probabilidad de que el grado de relación expresado por el coeficiente de correlación pueda ser simplemente debido al azar. Además, la relación entre los pares de distancias de cada una de las matrices comparadas se proyecta visualmente en un diagrama de Shepard.

4.4.- Estudio general del hábitat.

Una vez efectuada la matriz de presencia de las tres especies estudiadas, así como de las otras especies de lacértidos ocasionalmente presentes en el piso alpino, se ha procedido a efectuar un análisis multivariante de las características del hábitat que distinguen las zonas habitadas por cada especie.

4.4.1 Variables estudiadas

Para ello se han recopilado para todas las localidades estudiadas los siguientes parámetros ambientales:

1) ALTURA: altura de la localidad prospectada. En caso de tratarse de un rango se da la media de ese rango.

2) VERTIENTE: vertiente de los Pirineos en que se encuentra la localidad en cuestión. Es una variable codificada (1 = vert. norte; 2 = zona axial; 3 = vert. sur).

3) EDAD DE LA ROCA: extraída de los mapas de ZWART (1979) (1 = Cámbrico; 2 = Ordovícico; 3 = Silúrico; 4 = Devónico; 5 = Carbonífero; 6 = Permiano y Triásico -Permotrias-; 7 = Jurásico; 8 = Cretácico; 9 = Eoceno; 10 = Oligoceno; 11 = Mio-plioceno; 12 = Pleistoceno-Holoceno).

4) TIPO DE ROCA: 0 = Ignea; 1 = Silíceas; 2 = Calcáreas.

5) MORFOLOGIA DE LA ROCA: esta variable representa una estimación del valor de refugio de cada tipo de roca. Según el tipo de roca y su grado de meteorización pueden existir gran cantidad de fisuras por unidad de superficie o muy pocas. Lo hemos valorado de la siguiente manera:

-Series silíceas: 1 = Granitos, etc.; 2 = Gneís; 3 = esquistos; 4 = Pizarras.

-Series calizas: 1 = Mármol; 2.5 = Calizas (lapiaz, etc.).

6) TARDIGLACIAL NORTE: extensión desde la zona del macizo donde se encuentra la localidad en cuestión hacia el norte hasta la zona estimada a la

que llegaba el nivel del bosque durante el Tardiglacial (extraída de MONTSERRAT, 1992) (ver Mapa 1 B).

7) TARDIGLACIAL SUR: Igual que 6 pero desde el eje del macizo hacia el sur (Mapa 1 B). Ambas variables suponen una estima lineal de la extensión de la zona desforestada (es decir, de la superficie de las "islas" alpinas) al término de la última glaciación hacia el N y el S de la localidad en cuestión.

8) ALTURA MÁXIMA: altura máxima del macizo donde se encuentra una localidad dada. Es una medida de la capacidad tamponadora del macizo frente a cambios en el nivel del bosque, como los acaecidos durante el Atlántico y Sub-boreal (período hipotérmico), cuando el nivel del bosque ha estado hasta 200 m más alto que en la actualidad y ha podido llegar a cubrir totalmente algunas de las zonas actualmente de fisionomía alpina (OZENDA, 1985). Asimismo, es un estimador indirecto del área total alpina y de su diversidad de hábitats (ver por ej. JOHNSON, 1975).

9) SUPERFICIE DEL PISO ALPINO: estimación de la superficie planimétrica de cada macizo o sección más o menos diferenciada del Pirineo. Se usa como estima de la superficie alpina de cada macizo donde se encuentran las localidades y está relacionado con la diversidad de hábitats dentro de este piso.

10) SUPERFICIE CAMBIO CLIMÁTICO: superficie planimétrica estimada igual que en el caso anterior pero para una cota 800 m más alta que el límite inferior actual del piso alpino, que es lo que los modelos establecidos para la estima del efecto del cambio climático predicen para los Alpes (OZENDA & BOREL, 1995). Nos da idea de las probabilidades de supervivencia de la especie en cuestión si se produce el cambio climático en la magnitud predicha.

11) SUPERFICIE GRANÍTICA: calculada a partir de los mapas geológicos de ZWART (1979). Posteriormente se ha utilizado para calcular la superficie granítica relativa (var 30) a la superficie alpina total de cada macizo (var 9), por lo que no entra en los cálculos.

12) SITUACION GEOGRAFICA: expresa la contigüidad de los macizos y

su posición relativa de oeste a este.

13) DISTANCIA A LA PARTE AXIAL: distancia de la localidad al eje de la cordillera. Se utiliza como medida del grado de aislamiento de las poblaciones.

14) INNIVACION ENERO: nieve acumulada en enero en la zona en cuestión. Los datos han sido extraídos del estudio del programa ERHIN (MOPTMA, 1994), y las localidades se han aproximado a la pértiga de medida más cercana con la misma orientación.

15) INNIVACION ABRIL: como 14, para el mes de abril.

16) PLUVIOSIDAD ANUAL: pluviosidad anual, extraída de los mapas de las cartas de vegetación de Francia, hojas de Luz (DUPIAS et al., 1982) y de Fotx (GAUSSEN, 1964).

17) TEMPERATURA MEDIA ANUAL: temperatura media anual, extraída de los mapas de vegetación de Francia, hojas de Luz (DUPIAS et al., 1982) y Fotx (GAUSSEN, 1964).

18) HORAS DE SOL ANUALES: número medio de horas de sol al cabo del año. Extraído de ARLERY (1970) y LINES ESCARDO (1970).

19) INSOLACION DE MAYO: número medio diario de horas de insolación directa durante este mes. Extraído de FONT TULLOT (1984).

20) INSOLACION DE JUNIO: como 17.

21) INSOLACION DE JULIO: como 17.

22) INSOLACION DE AGOSTO: como 17.

23) INSOLACION DE SEPTIEMBRE: como 17.

24) INSOLACION DE OCTUBRE: como 17.

25) RADIACION DE MAYO: valor medio para dicho mes de la radiación global (insolación directa más insolación difusa) expresados en Kw h por día y por metro cuadrado de superficie. Extraído de FONT TULLOT (1984).

26) RADIACION DE JUNIO: como 23.

27) RADIACION DE JULIO: como 23.

28) RADIACION DE AGOSTO: como 23.

29) RADIACION DE SEPTIEMBRE: como 23.

30) RADIACION DE OCTUBRE: como 23.

30) % GRANTTO: Se calculó la superficie planimétrica granítica del piso alpino de los distintos macizos a partir de los mapas de ZWART (1979) (var. 11) y se comparó con la superficie total del piso alpino de dichos macizos.

En los valores de radiación e insolación se ha optado por incluir sólo los meses durante los que se puede dar actividad de las lagartijas. Alguna de las variables, como la radiación de agosto fue eliminada a priori ya que no presentaba diferencias a lo largo de la cordillera. Otras variables como la situación geográfica han sido omitidas en los cálculos a posteriori ya que se ha observado que falseaban la independencia de los resultados.

4.4.2. Análisis de los datos.

Con la matriz de datos, se ha procedido a efectuar un Análisis Canónico de Correspondencias (CCA) mediante el programa CANOCO v. 3.12 (Canonical community analysis) (TER BRAAK, 1986, 1987a, 1987 b) que permite la interrelación de dos matrices de datos (localidades-taxones y localidades-variables ambientales) para producir una sola representación gráfica (triplot) de los resultados. Esto representa un avance respecto a otros tipos de representación multivariante ya que permite la interrelación de tres niveles de datos distintos (muestras, variables ambientales y especies). Lugares y especies quedan representados por puntos (huecos y llenos, respectivamente) y los parámetros ambientales de variación continua mediante vectores.

La proyección de especies y localidades (muestras) representa los patrones fundamentales de la composición de las comunidades, en la medida que son explicados por las variables ambientales. La representación de las especies y las variables ambientales juntas, representa la distribución de las especies en función de su óptimo en el gradiente marcado por las variables ambientales. La longitud de cada vector es igual a la tasa de cambio de la

media ponderada tal y como es representada en el biplot; es decir, es una estimación de cuánto difieren las distribuciones de las especies a lo largo de esa variable ambiental. Así pues, la longitud de los vectores nos indica la importancia discriminadora de dicha variable (REYMENT & JÖRESKOG, 1993).

Se han efectuado dos acercamientos distintos:

a) Se ha realizado un primer análisis para caracterizar las zonas habitadas por *Archaeolacerta* (irrespectivamente de la especie) respecto a la presencia de otras especies de lacértidos que habitan el piso alpino (*Podarcis muralis*, *Zootoca vivipara* y *Lacerta agilis*).

b) Posteriormente, se ha realizado otro análisis de los mismos datos para caracterizar por separado las características del hábitat de cada una de las tres especies pirenaicas (*A. bonnali*, *A. aranica* y *A. aurelioi*), dejando *P. muralis*, *Z. vivipara* y *L. agilis* como especies pasivas (es decir, que no intervienen en los cálculos pero de las que puede representarse la posición en la que quedarían en un análisis obtenido). En sucesivos acercamientos se han ido concretando la importancia relativa de las variables y su influencia en la caracterización del área de las especies.

5. RESULTADOS.

5.1. Corología.

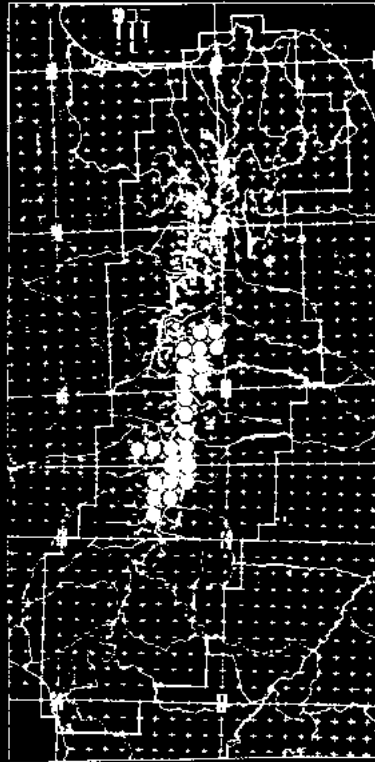
Se indican las localidades donde ha aparecido cada una de las especies estudiadas, sus coordenadas U.T.M. 10 x 10 y el intervalo de alturas en el que se las ha localizado. Las localidades para las que no se dan referencias bibliográficas, son localidades inéditas.

5.1.1. Distribución y hábitat de *A. bonnali*.

A. bonnali era conocida tan sólo de 5 cuadrículas U.T.M. 10 x 10, y ha sido hallada en 26, que se detallan a continuación (ver mapa 1.2).

YN.

- YN14 - Pic d'Arriel (2824 m) (B. Pyr.) (BECK, 1943).
- Ibónes de Arriel (2350 m) (Huesca) (ARRIBAS, 1993 b, 1994 a).
- Lac d'Artouste (1991 m) (B. Pyr.) (ARRIBAS, 1993b).
- Port d'Arriou (2259 m) (B. Pyr.) (NAULLEAU, 1980).
- YN23 - Picos de Pondiellos. Mallata Alta das Argualás (Huesca)
- Gran Alto de Pondiellos (2900 m) (MARTINEZ RICA, 1977).
- YN24 - Ibón superior de Bramatuero (2200 m) (Huesca).
- YN32 - Peña Tendeñera (hacia los 2300 m) (Huesca).
- YN33 - Puerto de Bujaruelo (=Col de Bucharol) (2270 m) (Huesca) (ARRIBAS, 1993 b, 1994 a).
- YN34 - Ibón de Bramatuero (2316) (Huesca).
- YN42 - Paja de Pelay (1900 m) (Huesca) (ARRIBAS, 1993 b, 1994 a).



Mapa 1.2. - *A. bonnali*. La especie esta presente desde el Macizo de Arriel al noreste, hasta las montañas del Parque Nacional de San Mauricio-Agastates al este. Ha sido hallada en 26 cuadrículas U.T.M. 10 x 10.

- Cir
- al.
- BH.
- Ref
- 1993
- 1994
- Faj
- (Hue
- Uar
- ARRI
- Mod
- 1994
- Cir
- Petr
- Al E
- Rufra
- 2500
- Clot
- Croch
- Lac d
- Menu
- Pic d
- Val d

Mapa 1.2. - A. Bonzoli. La especie está presente desde el Marzo de Arriel al oeste, hasta las montañas del Parque Nacional de Mauricio-Agueros al este. Ha sido hallada en 26 cuadrículas I. T.M. 10 x 10

44

Medio físico, hábitat y biogeografía.

- Circo de Cotatuero (2200) (Huesca) (ARRIBAS, 1993 b; PEREZ MELLADO et al., 1993).
- VN43: - Pto de Bujaruelo (2270) (Huesca) (ARRIBAS, 1993, 1994 a).
- BH:
 - BH52: - Camino al Refugio de Gortz (2000-2200 m) (Huesca).
 - Refugio de Gortz (2200 m) (Huesca) (MARTINEZ RICA, 1976, 1977, ARIBAS, 1993 a, 1993 b, 1994 a, 1994b).
 - Faja Luenga y camino de Gortz a la Brecha de Rolando (2200-2400 m) (Huesca) (MARTINEZ RICA, 1977).
 - Llano y cuello de Millaris (2400-2500 m) (Huesca) (MARTINEZ RICA, 1977; ARIBAS, 1993 b).
 - Monte Perdido (MARTINEZ RICA, 1976, 1977, ARIBAS, 1993 a, 1993 b, 1994 a, 1994 b)
 - BH53: - Circ d'Estaube (1670-1700 m) (H. Pyr) (NAULLEAU, 1980).
 - BH62: - Puntas Verdes (2621 m) (Huesca).
 - BH63: - La Estiba y Sobreestiva (2300-2500 m) (Huesca)
 - Circo de Pineta (2300 m) (Huesca) (ARRIBAS, 1993b, 1994 a).
 - Prtramula (2257 m) (Huesca) (ARRIBAS, 1993 b).
 - Al E de la Fourche de la Sede (Circ de Troumouse) (2200 m) (H. Pyr) (X. Rufay obs., com. P. A. Crochet).
 - BH64: - Lac d'Aubert y Lac d'Aumar, hasta Col de Madamette (2212-2500 m) (H. Pyr).
 - Clot dels Coubar (2500 m) (Neouv.) (H. Pyr.) (X. Rufay obs., com. P.A. Crochet).
 - Lac de Cap-de-Long (2200 m) (Neouv.) (H. Pyr.) (P. Geniez, S. Boissinot & Th. Menut obs.)
 - Pic d'Estibères (2000 m) (Neouv.) (H. Pyr.) (R. Volot obs., P.A. Crochet det.).
 - Val d'Estaragne (2000-2000 m) (Neouv.) (H. Pyr.).
 - BH65: - Lac Bleu de Bigorre (1926-2238) (H. Pyr.) (LANTZ, 1927; BECK,

45

Rafia.

LADO et
94 a).
ARRIBAS,
2400 m)
A, 1977;
1993 b.
980).
Pyr) (X.
(2212-
m. P.A.
t & Th.
et det.).
BECK.

- 1943; LANZA, 1983; PEREZ MELLADO et al., 1993; ARIBAS, 1993 a, 1993 b, 1994 a, 1994 b).
- Pic du Midi de Bigorre (2700-2872 m) (H. Pyr.).
- Crête du Tourmalet (2115 m) (H. Pyr.).
- Pic des Quatre Termes (2720) (BECK, 1943).
- BH72: - Pico de Urdiceto-Pto. de Urdiceto (= Ordiceto) (2000-2300 m) (Huesca)
- BH82: - Valle del Clot (o Llardana) (2000-2500 m) (Huesca) (ARRIBAS, 1993, 1994 a).
- Barranco de Eriste (2000-2500 m) (Huesca).
- BH92: - Valle de Montidiego (2300-2400 m) (Huesca)
- Valle de Molheret (2300-2500 m) (Huesca).
- CH:
 - CH01: - Estany de Llauset (cabecera) (2180-2300 m) (Huesca) (ARRIBAS, 1993 b, 1995).
 - Lago de Botornás (2300-2400 m) (Huesca)
 - Coll de Llauset-P. de Vallhibierna (2400-3062 m) (Huesca) (ARRIBAS, 1993 b, 1995)
 - CH02: - Ibón de Cregüena (2000-2700 m) (Huesca) (ARRIBAS, 1995).
 - Portollón de Benasque (1900-2444 m) (Huesca).
 - Coll de l'Infern - Port de la Picada (2100-2470) (Lérida-Huesca) (ARRIBAS, 1995).
 - CH11: - Estany de Llauset (2180-2300 m) (Huesca) (ARRIBAS, 1993 b, 1995).
 - CH12: - Subida al Coll de l'Infern (2000-2100 m) (Lérida).
 - CH20: - Port de Fillá (2420 m) (Lérida) (M. Arilla leg., O. Arribas det.)
 - CH21: - Muntanyó de Llaes (2400 m) (MARTINEZ RICA, 1976, 1977; ARIBAS, 1993 b, 1995).
 - Bony Blanc y Bony Negre (2200-2400 m) (Lérida) (ARRIBAS, 1993 b, 1995)
 - Llaestres de la Morta, Cavallera (1900-2300 m) (Lérida).

46

194
196
- Pe
- Cr
- Pic

(Hue

1993
- Ba

- Val
CH.

1993
- Lag
- Col
b, 19

- Port
- Coll
1995

1995

ARRI
- Bon
- Llae

(ARR
ARRI
Otra
presu
locali
targo
del M
zona
que A
que h

Bigor
sus ot
cercar

Gonz

va des
Mauri
espect
área d
compr

Monte

CH22: - Tossal de Mar (2770 m) (Lérida) (M. Ventura y S. Pla com. pers.)
CH30: - Estany Gento-Torrent de Pigaler, Vall Fosca (2400 m) (Lérida) (ARRIBAS, 1995).
CH31: - Gran Encantat (1800-2747 m) (Lérida) (MARTINEZ RICA, 1977; ARIBAS, 1993 b, 1994a, 1995).

Otras localidades:

Existen varias citas que no han vuelto a comprobarse o que son presumiblemente erróneas. Para *A. bonnali* estas citas conflictivas son:

La cita de BECK (1943) del Soum de Mariaude, no ha podido ser localizada, pese a los esfuerzos realizados con mapas, y sobre el terreno a lo largo de varios años. Podría tratarse de la zona denominada "Mariande" al E del Macizo de Neouville. En este mismo macizo *P. muralis* fue citada en la zona de los lagos y alturas muy superiores (DUGUY, 1972). Si bien es posible que *A. bonnali* pueda alcanzar la zona (hecho no comprobado por nosotros), si que hemos podido observar que *A. bonnali* no es rara en otras zonas cercanas.

Igualmente BECK (1943) indica que *P. muralis* habita el Pic de Midi de Bigorre, cuando en realidad es *A. bonnali* la especie que lo hace. Sin embargo, sus otras citas de *A. bonnali* si han ido siendo refrendadas por otros hallazgos cercanos.

Comentarios generales:

A. bonnali es un endemismo pirenaico central. Su área de distribución va desde el Macizo de Arriel al oeste, hasta las montañas del P.N. de San Mauricio-Aigüestortes al este; quedando separada de la de las otras dos especies pirenaicas por los valles del Garona y de la Noguera Pallaresa. Su área de distribución se circunscribe al sector de la cadena pirenaica que queda comprendido entre los puertos del Portalet y de la Bonaigua (ver mapa 1.2).

Habita los macizos de Arriel, Vignemal (o Comachibosal (*)), Panticosa, Monte Perdido, Punta Suelza (*), Posets (*), Maladeta (*) y Vallibierna (*), y de

los macizos del P.N. de Aigüestortes, con una prolongación en el Pirineo central hacia el norte en los macizos de Neouville y Bigorre (se indican con asterisco las localidades descubiertas durante la realización del presente estudio).

Actualmente, la distribución puede considerarse como bien conocida, y no existen lagunas en la cartografía de cuadrículas U.T.M. 10 x 10. No obstante, el mapa da una falsa imagen de abundancia de la especie, ya que de muchas cuadrículas sólo se conoce la presencia en un determinado punto, en ocasiones en el extremo de alguna de ellas. Por otra parte, la dificultad de acceso a las partes más altas de los grandes macizos impide conocer poco más que una pequeña parte de las posibles poblaciones presentes. No obstante, su distribución es puntual, en pequeñas colonias enmarcadas en hábitats propicios.

Su distribución queda encuadrada en el piso alpino pirenaico, en alturas generalmente superiores a los 2000 m, aunque excepcionalmente puede descender a menor altura en la vertiente norepirenaica (1700 m en el Gave de Estaube, o 1928 m en el Lac Bleu de Bigorre). La altura máxima a la que se ha observado es 3062 m (Cuello de Vallibierna), aunque la media de las citas hasta la fecha es de 2300 m.

La mayor parte de sus localidades (n = 40) se encuentran en la parte axial de la cadena (70 %), y mientras que los macizos septentrionales (Bigorre y Neouville) representan el 20 % y sólo se encuentra en un 10 % de localidades claramente al sur del eje pirenaico. La superficie planimétrica del piso alpino de los macizos que habita va desde unos 87 km² hasta unos 360 km², con una media de 277 km², y las alturas máximas de éstos van desde 2792 m hasta 3404 m (con una media de 3192 m).

Las zonas que habita presentan temperaturas medias anuales cercanas a los 0° y quedan dentro de la isoyeta de 2000 mm de precipitación anual, con una permanencia de la nieve de 7 u 8 meses y un periodo vegetativo muy corto (de unos 3 meses). Durante los meses de verano, reciben una insolación directa media de una 7.23 horas al día, con una notable intensidad de

radiación UV. Los cambios de temperatura y humedad a lo largo del día sufren variaciones drásticas, con temperaturas nocturnas cercanas a los 0° en pleno verano, y con frecuentes vientos y precipitaciones a lo largo del corto periodo de actividad, incluso en forma de nieve en cualquier mes. También se dan cambios radicales en la humedad ambiental, con máximos diarios hacia las horas centrales del día, aunque muy condicionados por la presencia de viento.

El hábitat está constituido por afloramientos rocosos y todas sus etapas de meteorización (roquedos, canchales, derrubios, gleras), sobre todo tipo de sustratos (calizas, esquistos, pizarras e incluso granitos), que abarcan todos los tipos de rocas y edades que están presentes en las zonas alpinas de los Pirineos centrales. No obstante, las mayores densidades de población se dan en hábitats bien fisurados (pizarras, esquistos, lapiaz calcáreo) y las menores en rocas más frías y menos fisuradas, como los granitos.

Dentro de estas zonas, las mayores densidades se dan en lugares en los que no se nota el déficit hídrico de esuo (cercañas de torrentes y de lagos).

Es vicariante geográfica de las otras especies de *Archosolacerta* pirenaicas y altitudinal de *Podarcis muralis*. Esta última se puede encontrar sintópica con *A. bonnali* a lo largo de casi toda el área de distribución de la segunda, especialmente hacia su límite altitudinal inferior (hemos hallado individuos juntos -sintópicos- en Bigorre, Llauset y Cotatuero, y ejes muy cercanos en casi todos los macizos). También es simpátrida aunque no estrictamente sintópica con *Z. vulpura* a lo largo de casi toda su área.

- Coll
- Serra
- b. 199
- Parte
- ARRIBAS
- Tuc d
- Tuc d
- Tuc d
- Port d
- Tuc d
- Tuc d
- b. 199
- Tuc d
- Lac d
- C
- b. 199
- Coma
- 1994 a
- Port d
- C

5.1.2. Distribución y hábitat de *A. aranica*.

A. aranica ha sido localizada en cuatro cuadrículas (ver mapa 1.3):

CH.

- CH23 - Coll de Barradós (2000 m) (Lérida) (ARRIBAS, 1993b, 1994 a).
- Coll dera Ansa Caudera (2300 m) (Lérida).
- Serra d'Armeros. Tuc des Armeros (2000-2516 m) (Lérida) (ARRIBAS, 1993 b, 1994 a, 1994 b).
- Parte alta del Riu Unyola (1800-2400 m) (Lérida).
- CH24 - Estany de Liat (2130 m) (Lérida) (VIVES BALMANA, 1990; ARIBAS, 1993 b, 1994 a).
- Tuc Cràbera (2000-2630 m) (Lérida-Ariege) (ARRIBAS, 1994 a).
- Tuc dera Pica (2034 m) (Lérida-Ariege) (ARRIBAS, 1993 b, 1994 a).
- Tuc Blanc deth Portúthou (2300 m) (Lérida).
- Port de Tartareu (2000-2200 m) (Lérida).
- Tuc de Mauberme (2000-2400 m) (Lérida) (ARRIBAS, 1993 b, 1994 a).
- Tuc de Mill (= Barlongueral) (2000-2803 m) (Lérida-Ariege) (ARRIBAS, 1993 b, 1994 a).
- Tuc de Pedescals (2000-2416 m) (Lérida).
- Lac de Bentaillou (2300 m) (Ariege) (Crochet obs.)
- CH33 - Ribera del Port d'Orlà (2000-2318 m) (Lérida) (ARRIBAS, 1993 b, 1994 a).
- Coma d'Orlà-Port d'Orlà (2000-2318 m) (Lérida-Ariege) (ARRIBAS, 1993 b, 1994 a).
- Port d'Ureta (2000-2512 m) (Lérida) (ARRIBAS, 1993 b, 1994 a).
- CH34 - Mall de Bulard (2000-2749 m) (Lérida-Ariege).

- Orla
- reco
- erró
- 1993
- de P
- Coma
- el má
- Esco
- rama
- el est
- Área
- cubri
- encue
- unifo
- pizar
- stúru
- derru
- carac
- resch
- mayo
- zonas
- para
- desde
- mádn

Otras localidades:

La localidad de Montvalier, citada por BERTRAND & COCHET (1992) y recogida por ARRIBAS (1993 b, 1994 a) ha resultado ser una identificación errónea. Por otro lado las citas dadas como "Sierra de Guarbes" (ARRIBAS, 1993 b, 1994 a, 1994 b) corresponden más concretamente a la zona de Serra de Pica Palomera, en el extremo más oriental de la primera.

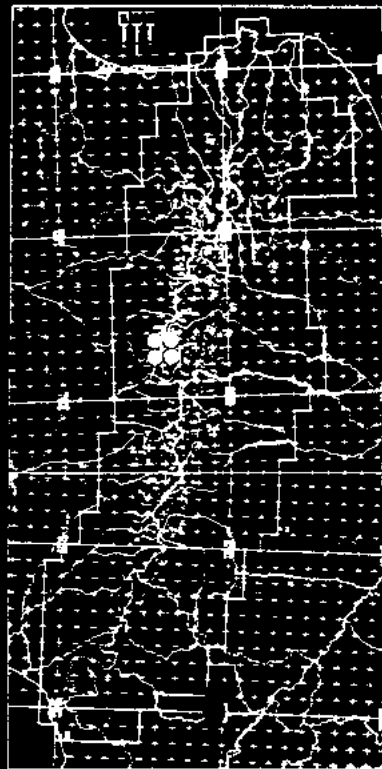
Comentarios generales:

A. aránica es un endemismo pirenaico central. Habita exclusivamente el macizo de Mauberge y sus contrafuertes, entre el Valle de Arán y el Arriège.

Se distribuye por la porción más oriental de la Sierra de Guarbes, Serra Escorjada y de Pica Palomera, hacia el Tuc de Mauberge, de donde habita los ramales montañosos que parten hacia la Sierra de la Comassa al oeste; y hacia el este, hacia el Tuc de Mill (o de Barlonguera).

A. aránica es común o localmente abundante dentro de su diminuta área. Ha sido localizada hasta la fecha en 26 km² y su área potencial puede cubrir un máximo de unos 100 Km². El 90 % de su área de distribución se encuentra en territorio aranés. Dentro de esta zona su presencia no es uniforme sino puntual y discontinua, en zonas de afloramientos rocosos de pizarras, esquistos y más raramente de calizas cámbrordovíicas (62.5%), silúricas (12.5 %) y devónicas (25 %), y en laderas salpicadas de pastizal con derrumbios de estas rocas.

Altitudinalmente es un habitante típico del piso alpino, con las características bioclimáticas generales de las zonas que habita análogas a las reseñadas en *A. bonnali*. Por tratarse de vertiente norte pirenaica, recibe mayor precipitación y se producen acumulos de nieve notables. En algunas zonas de su habitat es difícil distinguir el alpino del subalpino desforestado para la obtención de pastos (subalpino alpinizado). Encontrada con seguridad desde 1940 m hasta 2500 m (media de 2309 m), y es posible que alcance la máxima altura de la zona (el Gran Tuc de Mauberge, con 2880 m).



Mapa 1.3. *A. aránica*. La especie es exclusiva de cuatro cuadrículas de U.T.M. 10 x 10 que cubren el Macizo de Mauberge y sus contrafuertes.

Dentro de su diminuta área de distribución es común o localmente frecuente en exposiciones sur o zonas llanas, siendo en otras amplias zonas muy rara o inexistente (umbrias con vegetación y faunas típicamente borealpina, como las que constituyen el hábitat de la perdiz nival).

Simpátrida (y ocasionalmente sintópica) con *Zootoca utstupa*. También la hemos hallado simpátrida con *Podiceps muralis* cerca de los 2000 m (un ejemplar de *A. aranka* en una población de *P. muralis*).

5.1.3. Distribución y hábitat de *A. aurelioi*.

Ha sido localizada en seis cuadrículas (ver mapa 1.4).

CH.

CH52 - Estany de la Gola-Estany de Calberante (2340-2500 m) (Lérida).

- Pic de la Gallina Vt. S. (Lérida)

- Estany de la Gallina (2280 m) (Lérida).

- Estany Llavera (2280 m) (Lérida).

CH53 - Estany de la Gallina (2280 m) (Lérida).

CH61 - Serrat de Capifonts (2268-2649).

CH62 - Estany de Sotillo-Estany d'Estats (2100-2500) (Lérida) (ARRIBAS, 1994 a).

- Estany Fons (2480 m) (Lérida) (ARRIBAS, 1994 a).

- Estany de Baborte (2340 m) (Lérida).

- Coll de Sellente (2485 m) (Lérida).

CH71 - Pic de Coma Pedrosa (2756-2942 m) (Andorra).

- Pic de Cataverdis (2200-2400 m).

CH72 - Coma del Forat-Port de Rat (2352-2539 m) (Andorra).

- Estany de Tristaina (2100-2800 m) (Andorra).

- Estany de Creussans (2441 m) (Andorra).

Otras localidades:

No existen citas dudosas de *A. aurelioi*.

La cita de *L. agilis* de "Pica d'Estats, Pala Roja" (PALAUS & SCHMIDTLER, 1989) podría corresponder a esta especie. La cita, al parecer procede de una descripción verbal por parte de un cazador de Isards a J. Palaus. La zona (aunque la localidad "Pala roja" no existe como tal, probablemente corresponde a la zona de la Pica Roja, en el macizo de la Pica d'Estats) y la enorme altura indicada (2600-2800 m) parecen corresponder más a *A. aurelioi* que a *L. agilis*, que además no parece pasar al oeste de Andorra, ni mucho menos estar presente a esas alturas.

Comentarios generales:

Endemismo pirenaico centro-oriental. Habita únicamente tres macizos montañosos del Pirineo axial, a caballo entre Francia, España y Andorra. Aunque probablemente habite también algún enclave de la vertiente francesa, todas las localidades conocidas actualmente están en España (Pallars Sobirà, Lérida) y Andorra, donde el Pirineo se encuentra mucho más desarrollado y tiene una orientación más acorde con las necesidades de estos saurios.

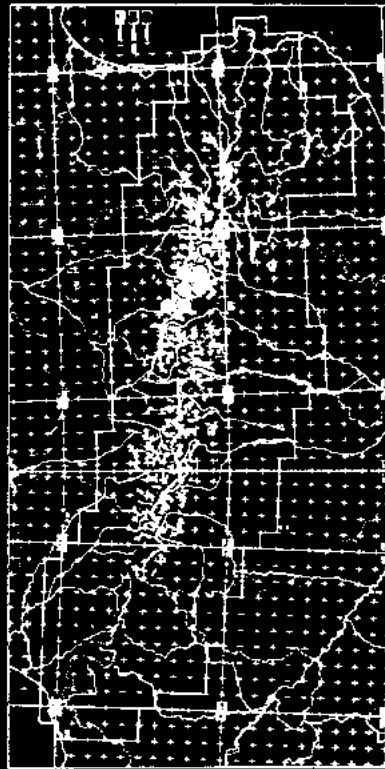
Su área de distribución abarca las montañas del oeste de Andorra (macizos de la Coma Pedrosa, Tristaina, etc.), el macizo de la Pica d'Estats (con alguna población aislada más meridional hacia el macizo de Salória -Serrat de Capifonts-), así como el Macizo de Montrouig, que constituye ya el límite occidental de la especie.

Al igual que para las especies anteriores, el mapa da una falsa sensación de abundancia de la especie, que en general está restringida a zonas pequeñas de las cuadrículas y muy discontinuas entre sí. *A. aurelioi* sólo aparece en la parte central de los macizos y está generalmente ausente de los contrafuertes que parten de éstos. También falta en las áreas donde la superficie alpina es muy pequeña o en las zonas graníticas. Falta de muchos lugares

LAUS &
el parecer
ards a J.
omo tal.
de la Pica
nder más
Andorra.

macizos
Andorra.
rancesa.
Sobirà,
ollado y
os.
Andorra
ats (con
errat de
l límite

nsación
queñas
re en la
fuerzas
pina es



Mapa 1.4. - *A. aurelioi*. Especie endémica de tres macizos pirenaicos a caballo entre Lersida, Andorra y el Aragó. Se encuentra únicamente en seis cuadrículas U.T.M. 10 x 10.

apar
allí a
pobl
local
indiv

de alt
y los
orien
bien
merid

alora
propo
termo

pastiz
Vicari
los ra
Ocasia
m) de
excep
localid
Capifo

Mapa 1.4. - *A. aurelioi*. Especie endémica de tres macizos pirenaicos a caballo entre Lersida, Andorra y el Aragó. Se encuentra únicamente en seis cuadrículas U.T.M. 10 x 10.

aparentemente adecuados dentro de su área general, sea porque no ha llegado allí o bien porque se ha extinguido y no ha vuelto a recolonizarlos. Sus poblaciones, en general pequeñas o de tamaño moderado, están muy localizadas, y constan desde unas pocas decenas hasta algunos cientos de individuos en las zonas donde más abunda.

A. aurelioi habita el piso alpino, desde 2200 m al menos hasta 2940 m de altura, aunque la mayor parte de las poblaciones se asientan entre los 2300 y los 2500 m (media 2441 m). Se encuentra en circos glaciares con orientaciones sur, más raramente este u oeste. Ha aparecido en localidades bien abrigadas de la zona axial pirenaica (84.6 %) o más raramente en las meridionales (15.4 %), con pendientes moderadas y buena insolación.

Es una lagartija de roca, que habita en todas las localidades afloramientos rocosos de cuarcitas cambroordovícicas bien fisuradas, que le proporcionan un habitat con buenos refugios y sustrato para la termorregulación.

Simpátrida, aunque no sintópica, con *Z. viciaria*, que ocupa zonas de pastizal en las mismas áreas que *A. aurelioi* aunque es mucho más rara. Vicariante altitudinal de *Podarcis muralis*, aunque puede existir un hiato entre los rangos altitudinales de ambas especies o contactar hacia los 2200 m. Ocasionalmente hemos encontrado una hembra (2400 m) o un macho (2230 m) de *P. muralis* en un población de *A. aurelioi* (Estany de Seillo), y más excepcionalmente un macho de *P. hispanica* a más de 2600 m en la única localidad más meridional respecto al eje pirenaico de *A. aurelioi* (Serrat de Capfont).

5.2
5.2
pío

abo
p. c
199
dist
y un

se e
Sup

y Ar

las a
Garc
(cab
lunif
bioge
occl
Subs

limite
fitoge
una
jerar

5.2. Biogeografía.

5.2.1.- Congruencia entre el Área de distribución de las *Archaeolobocera* pirenaicas y la tipología fitogeográfica.

Hasta la fecha, la sectorización biogeográfica de los Pirineos sólo se ha abordado de forma seria y rigurosa desde el punto de vista fitogeográfico (ver p. ej. RIVAS MARTÍNEZ, 1987; VIGO & NINOT, 1987; RIVAS MARTÍNEZ et al., 1991). Estos autores coinciden en que dentro de los Pirineos pueden distinguirse al menos tres zonas en su parte axial: una occidental, otra central y una tercera oriental, con diferentes límites y matizaciones según cada autor.

RIVAS MARTÍNEZ (1987) distingue dentro de la Provincia Pirenaica (que se encuadra en la Región Eurosiberiana, subregión Atlántico-Mediterránea y Superprovincia Alpino-Pirenaica), dos sectores bien diferenciados.

a) Sector Pirenaico oriental: en cuyos subsectores Ribagorzano-Pallares y Andorrano-Ariegense se encuadra el área de distribución de *A. aurelioi*.

b) Sector Pirenaico central: en cuyo sector Altipirenaico se encuadran las áreas de distribución de *A. bonnali* y *A. aranka*, una a cada lado del Garona. Es remarcable el hecho de que la frontera occidental de este sector (cabecera del río Gállego y del Gave de Arrens) coincide plenamente con el límite oriental de *A. bonnali*, en una zona que parece constituir un frontera biogeográfica importante. No se han observado ni en el Subsector Pirenaico occidental (antes considerado sector) ni en los relieves prepirenaicos del Subsector Jacetano Guarense.

Puede considerarse pues que existe una notable congruencia entre los límites naturales de las especies de *Archaeolobocera* y la sectorización fitogeográfica propuesta por RIVAS MARTÍNEZ (1987). Existe, no obstante, una incongruencia entre el grado de diferenciación de estas especies y la jerarquía de la sectorización propuesta, ya que las especies más diferenciadas

(*A. bonnali* y *A. aranka*) aparecen dentro del mismo subsector (Altipirenaico) mientras que dos especies más cercanamente emparentadas (*A. aurelioi* y *A. bonnali*) pertenecen a sectores distintos (Pirenaico oriental y Pirenaico central, respectivamente).

Las causas de la discrepancia hay que buscarlas en que los mecanismos de dispersión de los vegetales alpinos (como la anemocoria) les facilitan una dispersión de tipo "ultramarino" entre macizos a través de barreras que resultan infranqueables para otros grupos, por lo que sus factores limitantes son más de tipo edafológico (p. ej. plantas calcifugas versus plantas calcícolas) o microclimáticos, que hipsimétricos o prográficos. Debe indicarse también que esta sectorización fitogeográfica no sólo incluye el piso alpino sino también endemismos subalpinos y montanos, por lo que su correspondencia no es exacta. Paradójicamente, las plantas alpinas poseen mayor vagilidad en sus propágulos que la mayor parte de animales alpinos, a la excepción de las aves.

VIGO & NINOT (1987) reconocen la clásica diferenciación entre los sectores occidental, central y oriental, aun aceptando que requiere matizaciones. Por lo que se refiere a la vertiente ibérica, el Pirineo oriental sólo se hallaría al E del Coll de Pimoret y del valle del Segre (Cerdaña), mientras que el Pirineo central se extendería desde aquí hasta la cuenca del Aragón y el Pico de Anie, quedando el occidental al oeste del Anie. Toda la distribución de las *Archaeolobocera* pirenaicas quedaría encuadrada en el Pirineo central, si bien estos autores distinguen una porción preoriental que abarcaría Andorra y el Pallars oriental, incluyendo el área de *A. aurelioi*, y una porción central estricta que incluiría las áreas de *A. bonnali* y *A. aranka*, una a cada lado del Garona. Además, existe un sector preoccidental que abarcaría el interfluvio del Aragón y Gállego, donde ya no está presente *A. bonnali*. Este modelo cuadra mejor que el de Rivas Martínez en cuanto a su parcelación del Pirineo con la distribución de las tres especies pirenaicas, aunque tampoco es exacto en cuanto a la jerarquía de las divisiones propuestas respecto al grado de

diferenciación de estas especies.

5.2.2. - Un modelo de sectorización del piso alpino de los Pirineos basado en su carabofauna.

En base a la matriz de presencia-ausencia de 26 especies de carábidos (y de sus respectivas *spp.*) (tabla 1.1), se ha calculado el índice de Jaccard y la matriz de afinidades entre macizos, que se han agrupado mediante el método UPGMA, resultando el dendrograma de la fig. 1.1. Pueden apreciarse los siguientes grandes grupos:

a) Pirineo occidental: las localidades más occidentales de los Pirineos (Orhi, Anie, Ossau y Visaurin) se unen entre sí ($S_j = 0.20$). La diferencia relativamente grande entre los distintos macizos surge probablemente de la baja afinidad causada por el empobrecimiento de las faunas alpinas en estas localidades extremas de la cordillera. No solo son poco afines con el conjunto del Pirineo central, sino que también son moderadamente distintos entre sí.

b) Pirineo central: un gran conjunto de macizos del Pirineo central se unen a $S_j = 0.35$, e incluye a todos los macizos pirenaicos donde habita alguna especie de *Archaeolacerta*.

Los macizos habitados por *A. bonnali* forman un grupo homogéneo a $S_j = 0.44$ que incluye Panticosa, M. Perdido, Neouvielle, Bigorre, Urdiceto, Posets, Maladeta y A. Tortes (Pirineo central al oeste del Garona). Dentro de este grupo resalta la total afinidad de las carabofaunas alpinas de Bigorre-Neouvielle y de Urdiceto (Pta. Suetza), con una afinidad muy marcada también con Posets. Maladeta y Aiguestortes son muy similares entre sí, al igual que M. Perdido y Panticosa, relaciones todas ellas muy congruentes con la posición relativa de los macizos.

Las localidades habitadas por *A. arantica* (Pirineo central al E. del Garona) aparecen más cercanas a las de *A. auretii* que a las de *A. bonnali* ($S_j = 0.43$), aunque incluyen algunas zonas que por causas ecológicas no

Tabla 1.1. Matriz de presencia-ausencia de 26 especies de Carabidae y sus subgrupos respectivos no visitados y habitantes exclusivos del piso alpino de los Pirineos. Las columnas corresponden a las siguientes masas: 1. ORHI; 2.

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27
ORHI	ANIE	VISSAUDI	VISSAUDI	VISSAUDI	VISSAUDI	VISSAUDI	VISSAUDI	VISSAUDI	VISSAUDI	VISSAUDI	VISSAUDI	VISSAUDI	VISSAUDI	VISSAUDI	VISSAUDI	VISSAUDI	VISSAUDI	VISSAUDI	VISSAUDI	VISSAUDI	VISSAUDI	VISSAUDI	VISSAUDI	VISSAUDI	VISSAUDI	VISSAUDI

alpinos

presen

con Na

en dia

ya de

(Carlit

parten

1987).

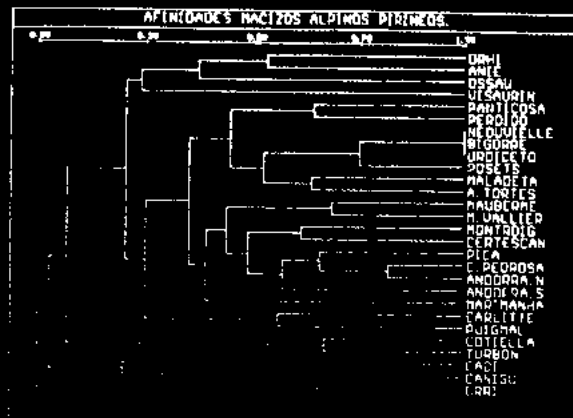


Fig. 1.1. Dendrograma de agrupación mediante el método UPGMA de los macizos alpinos pirenaicos en base a su carabofauna.

presentan hoy en día lagartijas. Así pues, Mauborme (A. *oronica*) se entronca con Neouvette (S_j = 0.68), donde no parecen existir lagartijas de este grupo hoy en día.

Dentro ya de la zona de A. *aurelioi*, las carabofaunas de Montroig y de Certescan (donde esta última donde no hay lagartijas) resultan ser más afines entre sí (S_j = 0.61), mientras que Pica d'Estats entronca con Coma Pedrosa, Andorra N (S_j = 0.65) y Andorra S, localidades de las que sólo la última carece ya de A. *aurelioi*.

e) Pirineo oriental: Los macizos más orientales, con dos localidades (Carlitte y Puighal), se unen a las del Pirineo central en S_j = 0.25.

d) Prepireneo: Otras localidades más exteriores al eje pirenaico, pertenecientes al Subsector Jacetano-Guarense (sensu RIVAS MARTINEZ, 1987), aparecen unidas al resto de macizos alpinos del Pirineo con afinidades

bastante bajas, ora por lo empobrecido de sus faunas alpinas, ora por su alta tasa de endemismo respecto al eje pirenaico. Cotella y Turbón presentan gran afinidad (0.86) ya que se encuentran cercanos y comparten la presencia de endemismos del Pirineo calizo. La escasa afinidad entre Cadí, Canigó y el Macizo del Orri hay que atribuirlo a lo marginal de alguno de ellos (Canigó) o al hecho de que el piso alpino que hoy observamos es un piso "neotalpino", aparecido tras el periodo atlántico (hace unos 3000 años), tras el retroceso de la línea del arbolado que anteriormente habría alcanzado mayor altura (entre 100 y 300 m) durante un periodo bastante largo y de forma general en todas las montañas del sur de Europa (OZENDA, 1985; VEIT & HÖFNER, 1993; THEURILLAT, 1995; TESSIER et al., 1996). En el caso de los macizos más bajos, como el del Orri, en su momento el bosque habría cubierto todo el macizo eliminando cualquier vestigio de fauna verdaderamente alpina.

Las diferencias entre el dendrograma (fig. 1.1) derivado del estudio de la carabofauna y el esquema fitogeográfico deben provenir en gran parte del hecho de que el esquema fitogeográfico es subjetivo e incluye, no sólo endemismos del piso alpino, sino también subalpinos y montanos, mientras que el acercamiento derivado del estudio de las carabofaunas alpinas probablemente refleja mejor la verdadera historia de la evolución de los biotas alpinos de los Pirineos y es más riguroso por el tratamiento de los datos.

Por otro lado, estamos plenamente de acuerdo con MARCUZZI (1973), cuando afirma que "...el examen de los límites de distribución de cada especie no se muestra apropiado para proporcionarnos un índice de lugar o límite de las tres porciones pirenaicas (central, oriental y occidental)..."

No es esperable, pues, que una sola especie, o grupo de especies como el que nos ocupa, marque por sí solo con exactitud los límites de cada una de las subdivisiones biogeográficas de la cordillera. Se ha de tener en cuenta que el proceso de diferenciación de una especie en concreto no tienen porque ser coincidente con la reconstrucción biogeográfica del orobiotoma en cuestión, debido a la naturaleza intrínsecamente estocástica de la diferenciación genética

carabofauna de
Orri: 2
DUSA: 6
DUSA: 8
DUSA: 12
DUSA: 15
DUSA: 18
DUSA: 21
DUSA: 24
DUSA: 27

de la
limite
requer
climá
TALL
tamb
argun
repre
bajo
bioge

en las
hecho
separa
MACA
caso e
nos m
es razi
las co
supern
hayan
hasta
de apa
otras e
mayor

5.2.3 -
las car

de las poblaciones que afecta al ritmo de evolución de los caracteres (morfológicos, moleculares, etc.; SULLIVAN, 1994) y a los distintos requerimientos de cada taxon, que responde de forma individual a los cambios climáticos (GRAHAM & GRIMM, 1990; MOORE, 1990; HUNTLEY, 1981; TALLIS, 1991). Por último, como ya hemos indicado, los resultados son también distintos según el ámbito altitudinal estudiado. Si puede argumentarse, sin embargo, que el estudio de un grupo lo bastante grande y representativo nos proporciona coincidencias en los límites de las especies, bajo los que subyacen, con toda probabilidad, acontecimientos e historias biogeográficas comunes.

Otro hecho destacable es la presencia de *Archaeolacerta* exclusivamente en las partes más centrales del Pirineo. Esta distribución tiene su raíz en el hecho de que las distintas especies han tenido su origen en alopatría, por separación en distintos macizos (islas continentales en el sentido de MACARTHUR & WILSON, 1967) del área original (ver mapa 1 B y C). En este caso es el nivel del bosque, y no el del mar como en las verdaderas islas, el que nos marca las separaciones entre los distintos macizos continentales. Por ello, es razonable esperar que las distintas especies tengan áreas contiguas, donde las condiciones de vida, similares en todas ellas, y las probabilidades de supervivencia-recolonización, son más altas. Es posible, sin embargo, que hayan existido intentos colonizadores o distribuciones pasadas más amplias hacia el este, el oeste, o hacia otros macizos prepirenaicos de los que hayan desaparecido hoy en día, sea por causas climáticas o bien por competencia con otras especies que en zonas climáticamente menos duras pueden ascender a mayores alturas.

5.2.3 - Relación entre la diferenciación de las poblaciones de *Archaeolacerta* y las carabofaunas alpinas del Pirineo.

Al igual que en el siguiente capítulo, donde separamos el estudio por

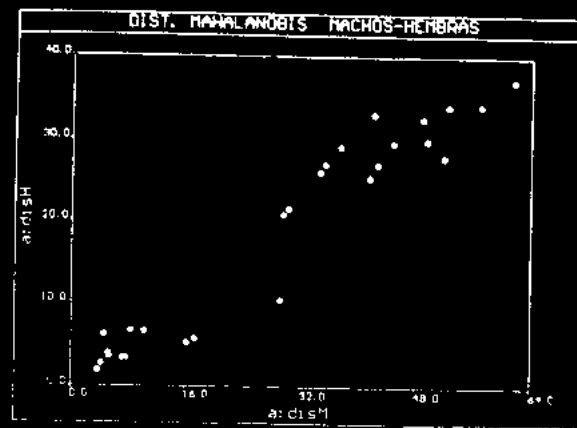


Fig 1.2 - Proyección de los pares de distancias de Mahalanobis (machos y hembras) entre poblaciones. Ambas muestran una muy elevada correlación ($r = 0.96$).

sexos, hemos repetido aquí el análisis tanto para machos como para hembras por separado. Ambos acercamientos son prácticamente idénticos, ya que las matrices de distancias de Mahalanobis entre los dos sexos presentan una elevada correlación ($r = 0.96$) (ver diagrama de Shepard en la fig 1.2).

La única distorsión, entre ambas viene dada por el distinto grado de diferenciación entre los machos y las hembras de las diferentes poblaciones (más marcado en los primeros, ver capítulo siguiente).

La correlación entre las distancias de Mahalanobis de los machos (fig 1.3) y el grado de diferenciación de las carabofaunas alpinas (fig 1.5) no es muy estrecha ($r = 0.38$) y la relación entre las matrices no es significativa (Test de Mantel: $t = 1.97$, NS); mientras que en el caso de las hembras (fig 1.4), aunque débil, es algo mayor y significativa entre ambas matrices ($r = 0.41$, Test

de Mantel: $t = 2.13$, $p < 0.05$). Puede ser que el contraste entre las distancias de Mahalanobis, altas entre muestras pertenecientes a especies distintas, y la gran similitud entre poblaciones conspecíficas distorsione de tal manera las distancias, que éstas no sean muy similares con las de afinidad entre los macizos.

Como ya hemos indicado más arriba, los patrones de diferenciación individuales de una especie no tienen por qué cuadrar con los eventos vicariantes del otobioma en cuestión. Dentro de esta lectura, debemos separar dos hechos distintos:

a) Por un lado, la distribución de las especies coincide con los agrupamientos generales de afinidad entre macizos, independientemente del orden de agrupamiento (jerarquización) entre ellos, por lo que bajo la distribución de las *Amphicolocenta* pirenaicas y los *Carabidae* alpinos, subyacen los mismos eventos históricos. Debe tenerse en cuenta también que estamos comparando acontecimientos biogeográficos de especiación y colonización-extinción (caso de la matriz de carabofaunas) con un grado de diferenciación fenéico probablemente postglaciar dentro de una especie (lagartijas).

b) Por otro lado, poblaciones lejanas de lagartijas (p. ej. *A. bonnali*) muestran distancias de Mahalanobis bastante bajas, hecho este que, unido a las semejanzas citológicas, genéticas y osteológicas, refuerza la hipótesis de un origen común reciente de todas las poblaciones de cada una de las especies, con posterior separación y diferenciación holocénica de las pequeñas poblaciones. Esta diferenciación y posible expansión reciente, hace que las poblaciones lejanas de la misma especie no muestren diferencias muy elevadas; mientras que a poblaciones próximas como las de los valles del Garona y la Noguera Pallaresa, les correspondan grandes distancias morfológicas. Creemos que ambos fenómenos están detrás de la baja correlación entre ambas matrices, y que se debe distinguir entre eventos de

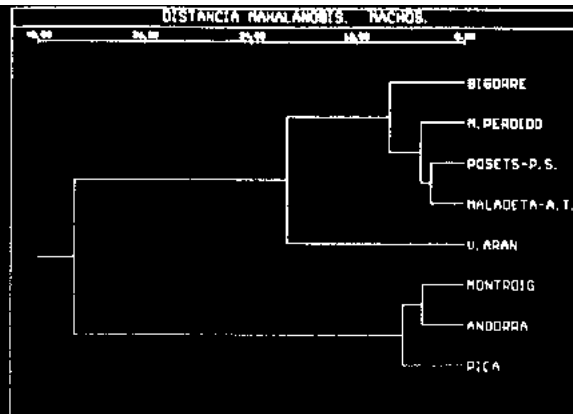


Fig 1.3.- Machos. Dendrograma que muestra las distancias de Mahalanobis (D^2) entre poblaciones.

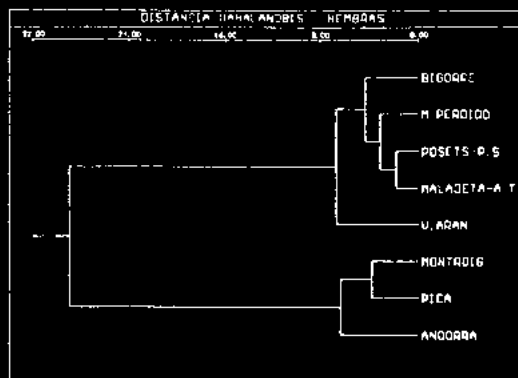


Fig 1.4.- Hembras. Dendrograma que muestra las distancias de Mahalanobis (D^2) entre poblaciones.

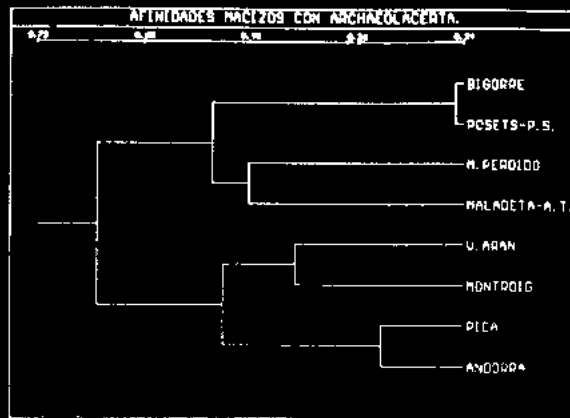


Fig. 1.5 - Dendrograma que muestra el grado de diferenciación entre los macizos habitados por *Archaeocoertya* en función de su carabofauna alpina.

especiación (cladogénesis) y la cuantificación del grado de diferencia (anagénesis), absteniendonos de comparar ambas entre distintos grupos o de esperar una perfecta similitud entre la diferenciación de un taxon dado y el modelo general desarrollado.

Ninguna de las afinidades aquí calculadas, sea en el caso de las lagartijas, sea en el de la carabofauna alpina, coincide con las fronteras biogeográficas que postula MARCUZZI (1973) basándose en las zonas que constituyen límites para la distribución de las especies. Este autor menciona como límites zoogeográficos entre los tres sectores de Pirineos (occidental, central y oriental), el Gave de Pau (entre el central y el occidental), y la región

del Pic de Montcalm (Macizo de la Pica d'Estata), pero se basa en todo tipo de faunas, la mayor parte de zonas bajas, y no sirve como comparación en el presente estudio.

5.2.4. - Relación entre la diferenciación de las poblaciones de *Archaeocoertya* pirenaicas y las distancias geográficas entre ellas.

Para estudiar el efecto de la distancia en el grado de diferenciación entre poblaciones, hemos efectuado dos acercamientos:

- a) Una comparación con las distancias en línea recta entre poblaciones (dist. geométricas a vuelo de pájaro).
- b) Otra comparación con las distancias orográficas, es decir, siguiendo la trayectoria de las crestas que unen las distintas poblaciones estudiadas.

Ambas distancias son muy similares ($r = 0.94$) y se comportan de forma prácticamente idéntica frente a las distintas matrices de distancias con las que se han comparado.

En el caso de los machos, las distancias se ajustan ligeramente mejor con las distancias orográficas (más reales)

($r = 0.59$, test de Mantel: $t = 3.07$, $p < 0.05$) (fig 1.6) que con las aéreas ($r = 0.53$, test de Mantel: $t = 2.76$, $p < 0.05$) (Fig 1.7), mientras que en el caso de las hembras, las distancias entre poblaciones se ajustan ligeramente mejor a las distancias aéreas ($r = 0.53$; test de Mantel: $t = 2.76$, $p < 0.05$) (fig 1.9), que a las orográficas ($r = 0.49$, test de Mantel: $t = 2.58$, $p < 0.05$) (fig 1.8), aunque con muy escasas diferencias entre ambas.

Si la situación de alopatría que observamos hoy en día es el resultado de una retracción del área de distribución desde zonas más bajas a partir del Tardiglacial, sería esperable que el grado de diferencia entre las poblaciones fuera más proporcional a la distancia "aérea", mientras que si la dispersión y colonización se ha dado de forma posterior y a partir de una o pocas áreas de refugio, y mediante expansión a lo largo de los ejes montañosos, el grado de

Fig. 1.6.

TROIG

chos de

G PICA

embras

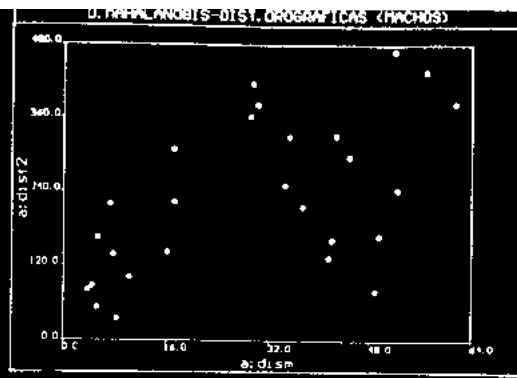


Fig. 1.6: Machos. Proyección de las distancias de Mahalanobis (D^2) respecto a las distancias geográficas entre las distintas poblaciones.

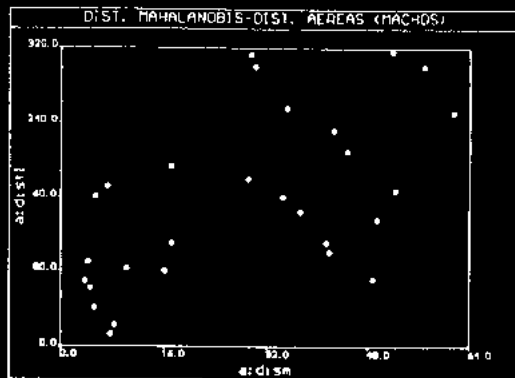


Fig. 1.7: Machos. Proyección de las distancias de Mahalanobis (D^2) respecto a las distancias aéreas entre las distintas poblaciones.

cto a las

cto a las

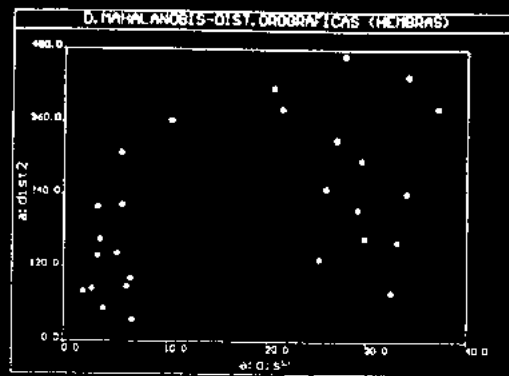


Fig. 1.8 - Hembras. Proyección de las distancias de Mahalanobis (D^2) respecto a las distancias geográficas entre las distintas poblaciones.

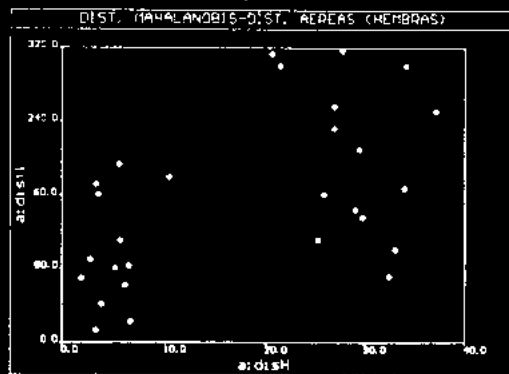


Fig. 1.9 - Hembras. Proyección de las distancias de Mahalanobis (D^2) respecto a las distancias aéreas entre las distintas poblaciones.

F distancia

F distancia

similitud
 las en
 (distancia
 entre
 la con

correlación
 $t = 3.1$
 que la
 modelo
 las afiliaciones
 correctas
 de la d
 las p
 acomp

separación
 prueba
 lagartija
 los ma
 tamaño
 1967).
 observaciones
 zonas
 darse p
 en los

En general, ambos tipos de acercamientos arrojan resultados muy similares, y parece claro que el grado de diferenciación dentro de cada una de las canchales es proporcional a la distancia, produciéndose los saltos bruscos (distancia geográfica pequeña y dist. de Mahalanobis muy alta) en los límites entre especies. Estas diferencias introducen la mayor distorsión y hacen bajar la correlación entre ambas matrices de distancias.

Las afinidades entre las faunas de carábidos alpinos muestra una mayor correlación con ambas distancias (dist. orográficas: $r = 0.80$, test de Mantel: $t = 3.11$, $p < 0.01$; dist. aéreas: $r = 0.85$, test de Mantel: $t = 3.36$, $p < 0.01$) que las poblaciones de lagartijas. De este hecho se desprende además, que el modelo de diferenciación de las faunas alpinas del Pirineo estimado a partir de las afinidades entre las carabofaunas alpinas refleja probablemente de forma correcta sus relaciones, y que éstas son directa o indirectamente un producto de la distancia entre los distintos macizos montañosos, con el incremento de las posibilidades de fenómenos de aislamiento entre poblaciones que acompañan a ésta.

Igualmente, al funcionar los distintos macizos como islas, más o menos separadas según el nivel del bosque, puede argumentarse que las probabilidades de colonización-extinción, y por lo tanto de que encontremos lagartijas hoy en día en los distintos macizos, son función de la distancia entre los macizos de origen y de los de destino de los propagulos colonizadores, y del tamaño de los distintos macizos (de acuerdo con MACARTHUR & WILSON, 1967). Creemos que estas *Archaeolacerta* son, a tenor de lo que puede observarse hoy en día, malos dispersores de tipo "ultramarino" a través de las zonas subalpinas y que, en realidad, la colonización de macizos ha debido darse por contacto directo entre ellos durante períodos fríos del cuaternario o en los períodos de transición climática relativamente rápida.

5.3.-Características del Área de Distribución de las *Archaeolacertas* pirenaicas.

5.3.1.- Factores asociados a la presencia de *Archaeolacerta*.

El primero de los Análisis Canónicos de Correspondencias (CCA) ha sido efectuado con 148 muestras (localidades) pero teniendo en cuenta sólo la presencia de cualquier especie de *Archaeolacerta* (ya que son equivalentes ecológicamente) respecto a otros lacértidos que habitan ocasionalmente el piso alpino pirenaico (*Podarcis muralis*, *Lacerta agilis* y *Zootoca vivipara*). El número de variables ambientales utilizadas en el análisis es de 18.

Los dos primeros ejes (ver fig. 1.10) combinados (especies y variables ambientales explican el 78.6 % de la varianza total: 53.5 % y 25.1 % respectivamente) (valor propio de 0.45 y 0.21 cada uno de ellos).

En la representación gráfica aparece muy diferenciado *L. agilis* en la parte positiva de ambos ejes. Esto se debe a que las especies con baja representatividad (bajo número de localidades o presencia excepcional) muestran una separación muy clara y son poco significativas a la hora del procesamiento de los datos. *L. agilis* aparece asociada a los valores más altos del Pirineo de radiaciones e insolaciones durante los meses de actividad. Esta especie a pesar de ser centro-europea y de clima continental, presenta una elevada termofilia en sus localidades ibéricas, centradas en la zona de la fosa de la Cerdaña y áreas adyacentes (ARRIBAS, en rev.), donde están resguardadas tanto de los frentes de lluvias atlánticos como del denominado frente mediterráneo (precipitación procedente del SE). La presencia de *L. agilis* está negativamente relacionada con la pluviosidad anual (var 16) y la inhiervación de enero y abril (vars. 14 y 15), así como con las superficies alpinas, altura máxima, etc. variables estas últimas que se explican porque la parte del Pirineo que habita no es muy alta y en realidad se trata de una especie del piso

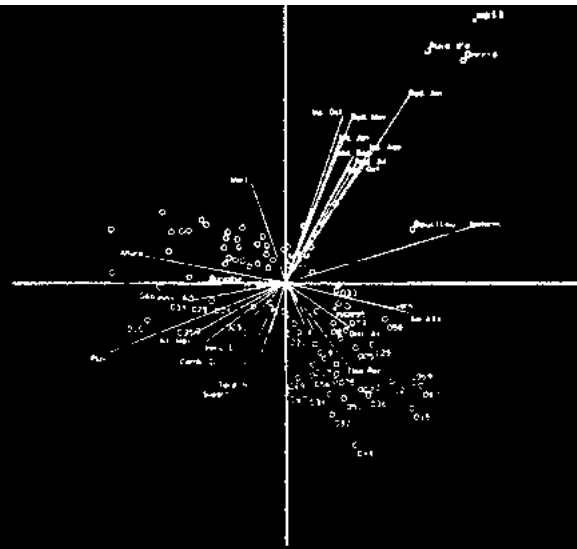


Fig. 110. Proyección de los dos primeros ejes del análisis canónico de correspondencias (CCA) que representan los distintos géneros de lagartijas que habitan el piso alpino de los Pirineos en función de las localidades que habitan y de las características ambientales de éstas. Los dos primeros ejes explican el 78.6 % de la variancia total (Eje 1 = 53.5 %; Eje 2 = 25.1 %) (ver explicación en el texto).

subalpino y montano que sólo localmente alcanza el piso alpino (ARRIBAS en rev.).

Zootoca vivipara aparece poco diferenciada, ya que habita el Pirineo de extremo a extremo y en sus localidades no aparece ligada a factores del sustrato geológico, al ser una lagartija adaptada a desplazarse entre la vegetación. Además, muy frecuentemente es simpátrida con cualquiera de los otros taxones estudiados.

La presencia de *Podarcis muralis* está relacionada con la distancia al eje

del Pirineo (var 13) y con la vertiente sur (var. 2), ya que es más frecuente en localidades exteriores y meridionales del piso alpino del Pirineo. En las partes más axiales es menos frecuente o es reemplazada por *Archaeolacerta* spp. También aparece correlacionada con el número de horas de sol del mes de agosto (hecho que refleja una mayor dependencia de la especie con la temperatura durante el centro del verano, quizá relacionado con la estabilidad térmica durante la incubación - más larga - de sus huevos) o simplemente a que habita preferentemente zonas más benignas y exteriores, que reciben una mayor insolación que la parte más axial. Está negativamente relacionada con la altura (var 1) ya que aparece a alturas relativamente bajas del piso alpino.

La presencia de *Archaeolacerta* está claramente ligada a la altura (var 1), lo que indica que son las lagartijas que habitan mayores alturas dentro de la zona estudiada. También aparecen positivamente correlacionadas con el amplio abanico de variables (pluviometría, altura máxima del macizo, innivación de enero, etc.) y negativamente con la temperatura (var 17). Esto es propio de especies que habitan las partes centrales y más altas de la cordillera, caracterizadas por unas condiciones ambientales muy similares a lo largo de todo el Pirineo (GAUSSEN, 1964; DUPIAS et al., 1982; DUPIAS, 1985), con temperaturas medias anuales del orden de cero grados y gran precipitación. Es interesante constatar la marcada correlación positiva con los gruesos de nieve de primavera (es decir la acumulada), pero no tan marcada con los del invierno (la precipitada, más uniforme). Este hecho podría estar relacionado con el papel protector de la nieve frente a las bajas temperaturas externas, que evitaría igualmente un inicio demasiado temprano de la actividad (en condiciones tróficas y térmicas desfavorables) de los individuos. Al igual que muchos otros organismos de ambientes alpinos, estas especies son oportunistas en cuanto al momento de emergencia primaveral (regido por la fusión nival), pero conservadoras en cuanto al momento del fin de la época de actividad (regido por el fotoperiodo) (datos propios).

del Pirineo localmente más a... También agosto... tiempo térmico que ha mayor la altura... lo que zona e... amplio innivación es prop... cordillera lo largo (1985)... precipitación gruesos con los relaciones externa... (en cor... que mu... oportuna fusión n... actividad

5.3.2
Archaeolacerta

las n... dist... de Ar... entre... respo... muy... cordill... espec... en est... dist... (11)... localid... parám... como... máxim... altas y... taxón... alpino... fecha... el % d... pirena... negativ... periodo

5.3.2. - Factores que distinguen las áreas de distribución de las tres especies de *Archaeolacerta* pirenaicas.

Se ha efectuado un segundo Análisis Canónico de Correspondencias con las mismas matrices de datos, esta vez para determinar qué características distintivas posee cada sección de Pirineo habitada por las diferentes especies de *Archaeolacerta*.

Los dos primeros ejes explican la totalidad de la varianza de la relación entre las especies y las variables ambientales (50.2 % y 49.8 % respectivamente) (valores propios de 0.99 y 0.98 por lo que el análisis resulta muy significativo).

El eje uno puede ser interpretado como una representación de la cordillera pirenaica de oeste a este (longitud geográfica), en la que las tres especies de *Archaeolacerta* aparecen representadas según su posición relativa en ésta. Las variables que aparecen asociadas a este eje son pues las que distinguen las partes más occidentales del Pirineo de las más orientales (fig. 1.11).

La parte más occidental y central, habitada por *A. bonnali* aparece en las localidades habitadas por esta especie fuertemente correlacionada con los parámetros que expresan tamaño de los macizos montañosos (tanto actual como en el tardiglacial: superficie, tardiglacial N., tardiglacial S., altura máxima, "cambio climático", etc.) ya que esta especie habita las partes más altas y con mayor importancia del piso alpino de los Pirineos. Es también el taxón que tiene mayor superficie en la cota a la que podría retirarse en piso alpino si se cumplen los modelos de cambio climático desarrollados hasta la fecha (GUISAN et al., 1995). *A. bonnali* aparece también correlacionada con el % de superficie alpina granítica, ya que es la única de las tres especies pirenaicas que habita sobre este sustrato. Por otro lado, esta especie aparece negativamente correlacionada con las insulaciones y radiaciones durante el periodo de actividad (excepto la ins. de mayo y la de agosto, esta última

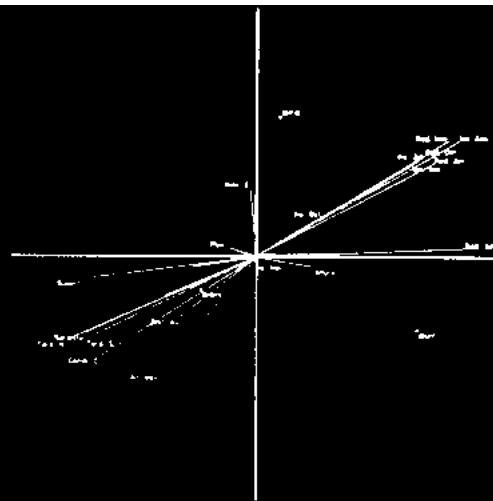


Fig. 1.11. - Proyección de los dos primeros ejes del análisis canónico de correspondencias (CCA) que representan las tres especies de *Archaeolacerta* que habitan el piso alpino de los Pirineos en función de las localidades que habitan y de las características ambientales de éstas. Los dos primeros ejes explican la totalidad de la varianza (Eje 1 = 50.2 %, Eje 2 = 49.8 %) (ver la interpretación del análisis en el texto).

previamente eliminada ya que no presentaba diferencias dentro del área de los tres taxones). La edad de la roca también presenta sus valores máximos en *A. bonnali* ya que, aunque habita sustratos paleozoicos igual que los otros dos taxones, también aparece sobre sustratos geológicamente más modernos (mesozoicos y cenozoicos).

A. aurelioi aparece diferenciada hacia la parte positiva del primer eje, directamente correlacionada con los valores máximos de radiación e insulación arriba mencionados, ya que habita las partes más alejadas del polo de oceanidad pirenaica, que son las más luminosas. Parece tener particular importancia la

corresp
piso al
ambien
% Eje

previa
tres la
bonna
taxon
(meso

direct
arriba
pirena

radi
repe
pob
y al
aun
más

resp
part
poco
Arán
nieve
resp
no s
piren
de la
posic
de A
parte
esta
más

radia
corre
1.99
(1.31
que e
entre
posib

radiación de julio, mientras que la correlación negativa con los valores que representan superficie, altura, etc... de los macizos estudiados, indica que las poblaciones de esta especie se asientan sobre áreas montañosas de superficies y alturas máximas más reducidas, axiales y compuestas de rocas paleozoicas, aunque las localidades donde se ha encontrado *A. aurelioi* son en general algo más altas que las de *A. bonnali*.

El segundo eje puede ser interpretado como un gradiente norte-sur respecto al eje de la cadena, donde *A. aranica* aparece diferenciada hacia la parte positiva de dicho eje ya que habita la parte axial pirenaica que queda un poco excéntrica al norte del eje principal, en las montañas al N del Valle de Aran. Esta parte presenta una correlación importante con los grosos de nieve de enero y abril, que serían comparativamente mayores en esta zona respecto a las medias ponderadas de esta variable en las otras especies. Esto no es de extrañar, ya que la zona, situada *de facto* en la vertiente norte pirenaica presenta una elevada precipitación y persistencia de nieve hasta final de la primavera. El examen de las otras variables nos indica que por su posición geográficamente intermedia en el Pirineo (y en el eje 1), las localidades de *A. aranica* se encuentran en un área con mayor insolación que la mayor parte de las localidades de *A. bonnali*, y que por otro lado, la zona habitada por esta especie es de las que presentan una menor altura máxima, lo que la hace más sensible a los efectos del posible cambio climático.

Como puede apreciarse en la figura 1.11, los distintos valores de radiación e insolación de final de primavera y verano parecen estar muy correlacionados. En efecto, la insolación de agosto explica por sí sola 0.68 del 1.99 de varianza explicada por el análisis. Si le añadimos la radiación de julio (1.31 acumulado) y la insolación de Junio (1.81 acumulado) podemos observar que estas tres variables explican por sí solas el 90.9 % de la variabilidad total entre las localidades de las tres especies, por lo que nos enmascaran los posibles efectos de las otras variables.

Para poder explorar la significación de las demás variables, hemos

calculado la media de la insolación de esos meses de actividad (fin. ver.) y hemos repetido el análisis (Fig 1.12).

El resultado es muy similar, con dos ejes que expresan el 100 % de la varianza de la relación especies-variables ambientales. Los dos primeros ejes muestran valores propios de 0.973 y 0.438 (1.41 acumulado respecto al total que es 2) (eje 1: 68.9 % y eje 2: 31.1 % de la varianza total de la relación especies-var. ambientales). El eje 1 sigue representando un gradiente este-oeste si cabe aún más marcado, y el eje 2 el transecto norte-sur. Las variables más importantes son la superficie del piso alpino (valor prop. 0.16), la insolación de verano (0.14) y la altura máxima de los macizos (0.12).

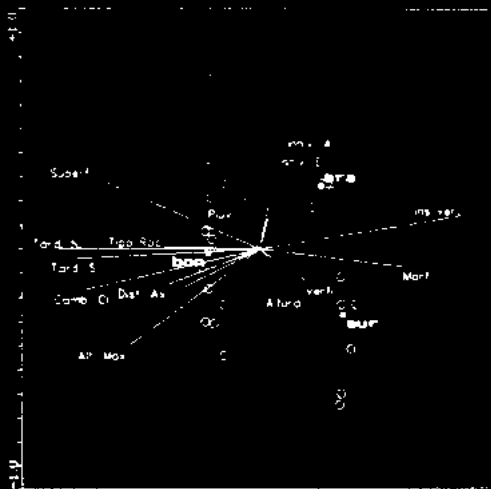


Fig 1.12.- Como 1.11 pero usando las radiaciones e insolaciones del periodo de actividad de las lagartijas en una sola variable (INS VER). Los dos primeros ejes explican el total de la varianza (Eje 1 = 68.9 %, Eje 2 = 31.1 %) (ver interpretación en el texto).

ver.) y

é de la
os ejes
al total
elación
te este
ribles
16). La

todo de
alcan el

Como puede verse en la figura 1.12, la parte más occidental de la cordillera, habitada por *A. bonnali*, presenta respecto a *A. arznica* y sobre todo respecto a *A. aurelioi*, mayor superficie y altura de la parte alpina de los macizos, mayor extensión de la franja deforestada en el tardiglaciario, tanto hacia el norte como hacia el sur, mayor abundancia de rocas calizas (concordante con la presencia de sustratos meso y cenozoicos habitados por esta especie) y mayor distancia al eje de la cadena, sin duda debido a la posición excéntrica de las poblaciones de Neourville y Bigorre. Paralelamente, a esta parte de la cadena corresponden los menores valores de insolación (mayor atlantidad) y de rocas sedimentarias metamorfoseadas (pizarras y esquistos) que constituyen el 100 % del hábitat de *A. aurelioi*, caracterizada esta última por tendencias contrarias en las variables mencionadas, ya que se sitúa en el otro extremo del eje que *A. bonnali*.

En el eje 2 ganan importancia los valores de innivación de enero y abril, y en menor medida la pluviometría como factores característicos de las zonas habitadas por *A. arznica*.

6. CONCLUSIONES.

6.1. - Distribución.

1) *A. bonnali* es endémica del Pirineo central, desde el Macizo de Arriel al oeste, hasta Aigbestortes al este, a lo largo de los macizos más grandes del Pirineo y está presente en 26 cuadrículas U.T.M. 10 x 10.

2) *A. arznica* es endémica del Macizo de Mauherme y sus contrafuertes. Su área potencial tiene menos de 100 Km², su área real es mucho menor. Ha sido hallada en 4 cuadrículas de U.T.M. 10 x 10.

3) *A. aurelioi* es endémica de los macizos del Montrolg, Pica d'Estats y de la Coma Pedrosa. Ha sido encontrada en 6 cuadrículas U.T.M. 10 x 10.

81

6.2. -

norte
encue

parte d

mayor

6.3. - H

7

sustrat

metame

van des

8

tanto z

pizarras

9

conocid

6.4. - Ca

a otras

10

y radia

11

caracter

las otras

al de la
bre todo
a de los
r, tanto
calizas
ados por
do a la
amente,
solación
zarras y
terizada
a que se

y abril,
s zonas

e Arriel
des del

uertes.
or. Ha

ta y de
0.

6.2.- Rango altitudinal.

4) El rango altitudinal de *A. bonnali* va desde los 1700 m en el vertiente norte hasta los 3062 m. La mayor parte de las localidades conocidas se encuentran hacia los 2300 m.

5) El rango altitudinal de *A. arznica* va de 1940 a 2500 m. La mayor parte de sus localidades se encuentran alrededor de los 2300 m.

6) *A. aurelioi* se distribuye desde los 2200 m hasta los 2940 m. La mayor parte de sus localidades se encuentran alrededor de los 2400-2500 m.

6.3.- Hábitat.

7) *A. bonnali* es una lagartija de roca que habita un amplio rango de sustratos presentes dentro de su área de distribución: tanto rocas metamórficas como sedimentarias, tanto calizas como silíceas, de edades que van desde el Cámbrico (Paleozoico) hasta el Eoceno (Cenozoico).

8) *A. arznica* es una lagartija sólo moderadamente saxícola, que habita tanto zonas de roca como zonas de pastos pedregosos sobre sustratos de pizarras, esquistos y calizas cambroordovícicas, silúricas y devónicas.

9) *A. aurelioi* es una lagartija saxícola que habita en las localidades conocidas únicamente sobre cuarcitas cambroordovícicas.

6.4.- Características de las localidades habitadas por *Archaeolacerta* frente a otras especies de lacértidos.

10) *Lacerta agilis* habita localidades caracterizadas por unas insolaciones y radiaciones elevadas respecto a otras lacértidos pirenaicos.

11) Las localidades habitadas por *Zootoca otupara* no presentan rasgos característicos, ya que vive a todo lo largo de los Pirineos y en simpatria con las otras especies.

82

carac
y alt
que

6.5.-
Arch

maciz
ampli
locali
radia
cordill

de rad
de los
camb

nieve

entre l
las ins
Junio)
fos ma

6.6.- B

sectori

12) Las especies de *Archaeolacerta pirenaica* habitan localidades caracterizadas por poseer alturas más elevadas; pluviometrías (e innivaciones) y alturas máximas de los macizos mayores; y temperaturas medias menores que los óptimos de las otras especies.

6.5.- Características propias de las áreas de distribución de las tres *Archaeolacerta* pirenaicas.

13) El área de *A. bonnali* se caracteriza por el mayor tamaño de los macizos montañosos que habita, por presentar localidades graníticas y un amplio espectro de tipos de rocas habitadas por esta especie. Por otro lado las localidades de esta especie se caracterizan por menores insolaciones y radiaciones, como corresponde a la parte de mayor influencia atlántica de la cordillera.

14) El área de *A. aurelioi* se caracteriza por recibir mayores cantidades de radiación e insolación; por poseer menor superficie alpina y altura máxima de los macizos; y por habitar únicamente zonas de rocas paleozoicas (cuarcitas cambroordovicicas).

15) El área de *A. arantzae* presenta medias mayores de acumulación de nieve en invierno y primavera.

16) Globalmente, las variables más importantes en la diferenciación entre las áreas de distribución de las distintas especies de *Archaeolacerta* son las insolaciones de verano (ins. de agosto, radiación de julio e insolación de junio) y en menor medida, la superficie del piso alpino y la altura máxima de los macizos.

6.6.- Biogeografía.

17) Los límites geográficos de las tres especies son congruentes con la sectorización biogeográfica de RIVAS MARTINEZ (1987) y de VIGO & NINOT

(1987)

esta e

(1973)

ni con

desar

deben

carab

de dis

disting

i) Eo

A. bon

ii) Eo

por A.

iii) Eo

por A.

c

2

sectoriz

localida

ya que

2

propues

lagartija

i) Los e

cambios

ii) El c

(1987), aunque no coinciden con la jerarquización de las divisiones dentro de esta sectorización.

18) Los límites de los sectores pirenaicos propuestos por MARCUZZI (1973) no concuerdan ni con los de las especies de lagartijas aquí estudiadas ni con los otros modelos propuestos por los autores arriba reseñados ni el desarrollado para la carabofauna alpina en el presente estudio, por lo que deben ser desechados.

19) La sectorización del piso alpino desarrollada en base a la carabofauna alpina nos divide los macizos alpinos de Pirineo en cuatro grupos:

a) Pirineo occidental: al oeste del Midi d'Ossau.

b) Pirineo central: desde el Arriel hasta el Carlitte. Incluye toda el área de distribución de las tres *Archaeolacerta* pirenaicas. Dentro de él pueden distinguirse:

i) Porción central verdadera, de Arriel a Aigüestortes, que incluye el área de *A. bonnali*.

ii) Porción aranesa, al este del Garona hasta Montvallier, habitada, en parte, por *A. arantzae*.

iii) Porción "preoriental", desde Montroi hasta Carlitte, habitada, en parte, por *A. aurelioi*.

c) Pirineo oriental: al este de la Cerdaña.

20) Existe correlación baja entre el grado de diferenciación en la sectorización basada en la carabofauna alpina y las diferencias entre las localidades con lagartijas, aunque sí existe un paralelismo claro entre los dos, ya que bajo ambos subyacen los mismos eventos históricos.

21) Aunque exista una correspondencia clara entre las sectorizaciones propuestas y los límites y diferenciación entre las distintas especies de lagartijas aquí estudiadas, las discrepancias encontradas provienen de:

i) Los distintos requerimientos y distintas respuestas de cada taxón ante los cambios que acompañan a los eventos históricos.

ii) El comportamiento estocástico de la evolución genética y diferenciación en

cada

iii)

espe

corre

esta

(dist

del m

coloni

de los

dentro de

ARCUIZZI

estudiadas

los ni el

or lo que

se a la

o grupos

a el área

pueden

área de

en parte.

en parte.

n en la

ntre las

los dos.

aciones

cies de

te:

ante los

cción en

cada taxón.

iii) El distinto tipo de datos tratados en cada caso (presencias ausencias, especiación, o grado de diferenciación morfológica).

22) El grado de diferenciación entre poblaciones está significativamente correlacionado con la distancia de separación entre éstas. Las distorsiones a esta correlación provienen principalmente de los límites entre especies (distancia morfológica muy alta y geográfica muy baja).

23) Los distintos macizos actúan como islas cuyo aislamiento es función del nivel del bosque. Como tales islas, las probabilidades de extinción y de colonización deben depender de la distancia y del tamaño de las zonas alpinas de los macizos en cuestión

ausencias.

vamente

stiones a

especies

función

ción y de

alpinas

2. Morfología.

gia.

Archa
la eia
anima
de una
o bien
muy
Algun
ejempl
MELLA
Aran e
a comp
Iberic.

conduc
estudio
aborda
llegand
constit

A
A
A

E
Lacena
rango e
E
parecid
bien dif

El general desconocimiento sobre las poblaciones pirenaicas de *Archaeolacerta s.l.* ha hecho que, hasta estos últimos años y ya como fruto de la elaboración de la presente tesis, el conocimiento sobre la morfología de estos animales fuese muy escaso y centrado generalmente en muestras procedentes de una sola localidad: sea el Lac Bleu de Bigorre (LANTZ, 1927; LANZA, 1963) o bien una mezcla de dos localidades de las pocas conocidas hasta tiempos muy recientes (los parques nacionales de Ordesa y de San Mauricio, Aiguestortes en el caso de MARTINEZ-RICA, 1977; Ordesa y algunos ejemplares de Bigorre en PEREZ MELLADO et al., 1993 y BROWN & PEREZ MELLADO, 1993) o también de tres localidades (Bigorre, Ordesa y Valle de Aran en ARRIBAS, 1993 a, 1994 b). En general, estos artículos corresponden a comparaciones entre una sola muestra de *A. bonnali* con otras especies ibéricas.

No es hasta 1993, cuando a raíz de las investigaciones de campo conducentes a la elaboración de la presente tesis, se elaboran los primeros estudios sobre la variabilidad de este grupo dentro de la Cordillera Pirenaica, abordándose el estudio comparativo de muestras de distintas procedencias y llegando a la conclusión de que las poblaciones de *Archaeolacerta* del Pirineo constituyen un grupo heterogéneo compuesto de tres taxones distintos.

Archaeolacerta bonnali (Lantz, 1927)

Archaeolacerta wanika (Arribas, 1993)

Archaeolacerta aurelioi (Arribas, 1994)

El primero de ellos, se describió en 1927 como *ssp.* de *A. monticola Lacerta (Podarcis) monticola bonnali* (Lantz, 1927, y posteriormente elevado a rango específico (ARRIBAS, 1993 a; PEREZ MELLADO et al., 1993).

El segundo, *A. wanika*, descrito como subespecie de *A. bonnali* por su parecido superficial (ARRIBAS, 1993 b), constituye en realidad una especie bien diferente, tal y como se demuestra a partir de su cariotipo y electroforesis

(RODRIGUEZ et al., en prensa; MAYR & ASHLOCK, 1991; capítulos 5 y 6 del presente estudio).

Por último, *A. aurelioi* ha sido descrita recientemente ya con el rango de especie por su osteología, folidosa y coloración bien distintas de las anteriores (ARRIBAS, 1994).

2. OBJETIVOS.

En este capítulo se pretenden alcanzar los siguientes objetivos:

- a) Saber cuántas unidades morfológicamente distinguibles existen en los Pirineos (morfoespecies, sensu MAYR & ASHLOCK, 1991) y cuál es su grado de diferenciación morfológica.
- b) Conocer cuáles son sus características diferenciales.
- c) Efectuar un primer esbozo de su posible variabilidad intraspecífica e inferir una hipótesis sobre su proceso de diferenciación.

3.- M

3.1.- 5

y 308

autor

públac

includ

reducc

6

1

2

3

4

5

Luenga

6

7

8

9

3.- MATERIAL Y METODOS.

3.1.- Material estudiado

Se han estudiado un total de 618 ejemplares de *Archaeolacerta* (312 ♂♂ y 306 ♀♀). Los ejemplares provienen de las prospecciones realizadas por el autor a lo largo del periodo 1969-1995.

Al objeto de minimizar el efecto de la captura de especímenes sobre las poblaciones, ésta se han escalonado a lo largo de los siete años, por lo que incluso las muestras más grandes están constituidas por muestras anuales reducidas.

Por localidades, los ejemplares se desglosan de la siguiente manera:

- 1.- Macizo de Bigorre (Pic de Midi, Lac Bleu):
35 ♂♂ y 44 ♀♀
- 2.- Col del Tourmalet (Crête du Tourmalet):
2 ♂♂ y 2 ♀♀.
- 3.- Massif de Neouvielle (Crête de Madamette):
1 ♂ y 2 ♀♀
- 4.- Massif d'Arriel (Lac d'Artouste)
1 ♂.
- 5.- Macizo del Monte Perdido (Refugio de Gortz, Circo de Soaso, Faja Luenga, Circo de Cotatuero, Faja de Pelay, La Estiba):
41 ♂♂ y 32 ♀♀
- 6.- Punta Suelza (Lago de Urdiceto):
4 ♂♂ y 1 ♀♀.
- 7.- Macizo de Posets (Vall del Clot, Vall de Uardanal):
9 ♂♂ y 17 ♀♀.
- 8.- Macizo de la Maladeta I, Vallhibierna (Est. de Llauset):
10 ♂♂ y 6 ♀♀.
- 9.- Macizo de la Maladeta II (Port de la Picada):

89

- 10.- Macizo de la Maladeta III (Puerto de Benaque):
8 ♂♂ y 4 ♀♀.
- 11.- Aigüestortes. Muntanyó de Llacs (Muntanyó de Llacs, Bony Blanc y Bony Negre):
6 ♂♂ y 2 ♀♀
- 12.- Sant Maurici. Macizo de la Encantata (Cran Encantat):
1 ♀.
- 13.- Valle de Aran I. (Coll de Barrados, Serra de Guarbes, Serra de Pica Palomera):
58 ♂♂ y 79 ♀♀
- 14.- Valle de Arán II "Canejan" (coll. E.B.D 22541):
1 ♂
- 15.- Valle de Aran III. Estany de Liat (Liat, Maubermel):
4 ♂♂ y 6 ♀♀
- 16.- Port d'Orla:
5 ♂♂ y 12 ♀♀.
- 17.- Macizo de Montroig (Estany de La Gola, Calberante y La Gallina).
8 ♂♂ y 25 ♀♀.
- 18.- Pica d'Estats I (Estany de Sotlo y Estats):
41 ♂♂ y 14 ♀♀.
- 19.- Pica d'Estats II (Circo de Baborte)
2 ♂♂ y 10 ♀♀.
- 20.- Serrat de Capifonts:
1 ♂ y 4 ♀♀.
- 21.- Andorra (Port de Rat, Ordino-Arcalis, Circ de Tristaina, Estany de Creussans y Coma Pedrosa):
68 ♂♂ y 37 ♀♀

El estudio se ha efectuado por grandes macizos pirenaicos, de cara al reconocimiento de las especies existentes así como de las tendencias de su variabilidad intraespecífica. También se efectuó un estudio detallado que

90

10

11

y Bony N

12

13

Palomera

14

15

16

17

18

19

20

21

Creussans

El e
reconocim
variabilidad

represe
y con el
verdad
coment

E

-BIGOR
-MONTE
-POSET
-MALAD
Vallhibi
-VALLE
Muestra
-MONTH
-PICA D
Muestra
-ANDOR

3.2. Car

Só
superior
talla mir
sexualme
To
conserva
de los tej
especime

representación de los datos. Con grandes distancias en sus distancias y con círculos de confianza de radios muy grandes, impide la certeza sobre sus verdaderas relaciones y por tanto desaconseja su inclusión más allá de meros comentarios de parecido relativo con las muestras mejor representadas.

El agrupamiento de muestras utilizado ha sido:

- BIGORRE: (Bigorre, Neouville y Arniel). Muestras 1,2,3 y 4.
- MONTE PERDIDO: (Ordessa, Monte Perdido y Pineta). Muestra 5.
- POSETS-PTA.SUELZA: (Pta. Suelza y Posets). Muestras 6 y 7.
- MALADETA-A.TORTES: (Pto. de Benasque, Ptos de la Picada-Infern, Vallhibierna y Sant Maurici-A. Tortes). Muestras 8, 9, 10, 11 y 12.
- VALLE DE ARAN: (Barrados, Pica Palomera, Estany de Llat y Port d'Orlá). Muestras 13, 14, 15 y 16.
- MONTRDIG: (Macizo de Montrdig). Muestra 17.
- PICA D'ESTATS: (Circos de Bahorte, Sotillo-Estats y Serral de Capifonts). Muestras 18, 19 y 20.
- ANDORRA: (Andorra). Muestra 21.

3.2. 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.

Todas las medidas biométricas han sido tomadas sobre ejemplares conservados, al objeto de evitar las diferencias producidas por la contracción de los tejidos que producen los líquidos fijadores y conservantes respecto a los especímenes frescos.

- 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 púleo (LPI): 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 púleo (API): 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 (eM): longitud de la escama masetérica tomada a lo largo de su mayor diámetro.
- Diámetro de la escama timpánica (eT): 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.

Las medidas simples fueron transformadas en los siguientes índices, más informativos y adimensionales (CHERRY et al., 1978): LMant / LCC, LMpos / LCC, LPI / API, eM / LPar, eT / LPar, LongA / AnchA. Todos estos

3.2.2.- 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 \pm 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.

3.2.3.- Contactos entre escamas:

Se han estudiado las diferencias en las frecuencias de los contactos entre pares de escamas entre las distintas especies. (0 = ausencia de contacto; 1 = contacto). Estos contactos son:

-Contacto Rostral-Internasal (R-I).

3.2.4.- Diseño y coloración:

Puntuaciones ventrales:

Los caracteres de coloración son difíciles de cuantificar y su uso es, por tanto, muy limitado en los estudios de variación microgeográfica o intrapoblacional.

Además, la conveniencia de unirlos con otros estadísticamente mucho más fiables, como son las variables referentes a folidosis y biometría, añade heterogeneidad al análisis y es discutible. Sólo hemos considerado la puntuación del vientre (PtosV) entre las distintas especies, que se da como número de hileras a cada lado de la línea media que presentan diseño oscuro claramente discernible: 0 = sin puntuación ventral; 1 = puntuación en las filas de ventrales más externas; 2 = puntuación en las filas externas e intermedias, pero no en las más internas; 3 = puntuación en todas las filas de escamas ventrales. Se considera que existe puntuación en una fila dada cuando ésta existe al menos en el tercio posterior de dicha fila.

3.2.5.- Aplicabilidad del método y otros criterios para el estudio:

Para mantener la validez de los análisis estadísticos no deben analizarse muestras que no contengan, a ser posible, al menos cinco ejemplares medibles (el mínimo deseable son 10 ej. según CIRER, 1987). Fue necesario unir muestras de localidades cercanas para conseguir un tamaño mínimo estudiable. En las tablas de resultados correspondientes a cada análisis se indican las poblaciones unidas en cada muestra de mayor tamaño (E): Posets-Pta. Suelza, o Maladeta-Aigüestortes) (OTU: Operational Taxonomic Unit; SNEATH y SOKAL, 1973). Estas fusiones sólo fueron efectuadas entre poblaciones que compartieran un aspecto claramente similar y que habitaran localidades de geográficamente cercanas, y tras el estudio cuidadoso de la relación entre estos ejemplares y las poblaciones a las que se pretendía

uniones de muestras son las que se han utilizado en el estudio por grandes macizos (ver más arriba).

En general, sólo se han utilizado en los análisis estadísticos individuales para los que todos los caracteres fueran estudiables. Si sólo faltaba un carácter, de cara al análisis multivariante que no acepta individuos con celdas en blanco, se estimó su valor mediante regresión lineal (HARTMAN, 1988).

Al detectarse dimorfismo sexual en varios caracteres, todos los análisis se llevaron a cabo separadamente para machos y hembras.

3.3.- Métodos estadísticos.

Los análisis estadísticos realizados en el presente estudio son fenéticos, es decir, basados en la relativa semejanza o diferencia entre poblaciones referida a una serie de caracteres considerados simultáneamente y sin una ponderación a priori (JARDINE & SIBSON, 1971; SNEATH & SOKAL, 1973). Se ha evitado la estandarización de los datos ya que esta técnica al transformar en dimensionalmente equivalentes las variables, también aumenta el ruido estadístico debido a los errores de medida (MAYR & ASHLOCK, 1991). Tampoco se han transformado los datos, tras comprobar que las variables respondían de forma correcta al análisis y que proporcionaban el mismo resultado que si eran transformadas en su logaritmo (ver un estudio crítico de estos procedimientos en HARTMAN, 1988).

Para el estudio se han aplicado tanto métodos estadísticos univariantes como multivariantes.

3.3.1.- Métodos univariantes.

Estadística descriptiva (media, desviación estándar, coeficiente de variación y recorrido), test T de Student y Análisis de la Varianza (ANOVA) fueron efectuados mediante el paquete estadístico NCSS (Number Cruncher Statistical System) (HINTZE, 1991).

porcentaje, al igual que las puntuaciones ventrales.

Para la detección de dimorfismo sexual se utilizó un test T de Student para comparar machos y hembras de cada especie. El sumatorio de los valores de T para todos los caracteres se ha tomado como estimación de la cantidad de dimorfismo sexual en una especie dada.

El análisis de la varianza se llevó a cabo separadamente en machos y hembras (SOKAL & ROHLF, 1969). Si el test F detectaba diferencias que excedieran el nivel de significación, se efectuó el test de Student-Newman-Keuls a $p < 0.05$ (* = diferencias significativas) y el más selectivo de Scheffé a $p < 0.01$ (** = diferencias muy significativas) y $p < 0.001$ (***) = diferencias altamente significativas) para múltiples comparaciones entre las medias. En todo caso, estos métodos univariantes son poco sensibles a la variación gradual, y sólo detectan diferencias entre los valores más extremos, por lo que creemos que resultan más útiles como apoyo o complemento a los métodos multivariantes.

Los caracteres de contactos entre escamas y frecuencias de puntuaciones ventrales se han comparado entre sí entre las tres especies mediante tests Chi-cuadrado.

La suma de los coeficientes de variación ha sido usada como estimador de la variabilidad poblacional intrínseca (SOULÉ, 1972; CIRER & MARTINEZ RICA, 1990). Para ello se han tenido en cuenta varios caracteres que tuvieran un grado de variación más o menos similar dentro de cada OTU y que resultaran inambiguos desde el punto de vista de su toma en los ejemplares, de cara a evitar la introducción de ruido estadístico en la estimación de la variabilidad. Para dicha estimación se ha tomado la media de seis caracteres de feldosis (gularia, dorsalia, ventralia, los dos valores de femoralia y lamellae). También se ha comparado por separado la variabilidad de gularia, dorsalia y femoralia para comparar con los datos de otras especies en la bibliografía (ver por ej. DAREVSKY, KUPRIYANOVA & UZZELL, 1985). Estos valores se dan multiplicados por 100 para evitar el exceso de decimales.

(análisis factorial y discriminante lineal) (HINTZE, 1991) y con los programas CANP (análisis canónico de poblaciones) y DISC (análisis discriminante basado en distancias) del paquete estadístico MULTICUA (ARENAS, CUADRAS & PORTIANA, 1991).

3.3.2.1. 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; BLACKBATH & REYMENT, 1971).

3.3.2.2. Análisis discriminante (AD)

El análisis discriminante utilizado tiene dos vertientes: por un lado, en un análisis discriminante de grupos múltiples (ADGM) se dan las probabilidades de clasificación errónea basadas en la discriminación proporcionada por los ejes canónicos resultantes de cada análisis por separado, utilizando todas las variables del análisis canónico 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.

legar a esta capacidad discriminativa a los análisis multivariantes (PEREZ MELLADO & GALINDO VILLARDON, 1988; CIRER, 1987).

Por otro lado, para brindar una fórmula discriminante que permita distinguir las especies basándose en unos pocos caracteres de fósiles tomables *in situ*, se ha procedido a efectuar un análisis discriminante lineal (ADL), en el cual se han seleccionado las variables de fósiles que proporcionan una discriminación más clara entre los distintos taxones.

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

3.3.2.3. 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 discriminativo 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 90 %. Asumiendo que la variabilidad en las distintas poblaciones es más o menos equivalente, el tamaño del círculo de confianza nos viene dado por:

a) El tamaño muestral -observase que muestras distintas de igual tamaño tienen el mismo radio- Debe interpretarse como la probabilidad de error en la ubicación del centroide. Las muestras con pocos individuos, sometidas a altas desviaciones, presentan radios excesivamente grandes, por lo que se debe mostrar cierta reserva a los resultados obtenidos en sus contrastes. También la posición del centroide puede estar sujeta a errores de muestreo en estas muestras excesivamente reducidas (CIRER, 1987).

b) el número de variables estudiadas.

c) el número de poblaciones contrastadas a la vez.

discriminación de las poblaciones si éstas presentan diferencias significativas entre sí. A efectos prácticos de interpretación, sólo se representan gráficamente los dos primeros ejes con la posición de los centroides y sus círculos de confianza. Como la discriminación entre los círculos de confianza es máxima, si existe solapamiento entre éstos (sobre todo en muestras grandes), significa que existen individuos con características intermedias entre ambas poblaciones. No obstante, se representa también la posición tridimensional de los centroides, a fin de poder comprobar la diferenciación intraespecífica asociada a el tercer eje.

La duplicidad de análisis para machos y hembras puede generar resultados contradictorios entre ambos sexos (p. ej. diferencia entre los machos y similitud entre las hembras de dos poblaciones). El problema no tiene solución estadística y queda sujeto al criterio subjetivo del investigador. En principio se recomienda respetar la igualdad manifestada aunque sea en un solo sexo (PETITPIERRE & CUADRAS, 1977; CUADRAS, 1980; CIRER, 1987), aunque creemos que esto debe estar sujeto a interpretaciones distintas según las características de cada grupo en estudio.

Hemos comprobado (ARRUBAS, 1993b, en rev.; y datos propios) que los dos primeros ejes canónicos proporcionan una discriminación jerárquica bastante consistente: Si se trabaja al nivel de género o varias especies, 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 al nivel de especie, el eje uno suele separar las subespecies, y el dos las subespecies menos diferenciadas o las poblaciones entre sí.

Además, se proporciona el valor de la F de Fisher-Snedecor del Análisis Multivariante de la Varianza (MANOVA) obtenida mediante la aproximación asintótica de RAO (1985). Cuanto más grande de 1 es F, mayor capacidad discriminante poseen las variables. El valor resultante, con los correspondientes grados de libertad, se distribuye como una Chi-cuadrado y se compara con el valor tabulado de ésta en busca de significación del MANOVA y por lo tanto del análisis canónico de poblaciones.

puede utilizarse también con variables binarias o incluso con variables cualitativas convenientemente codificadas (MAXWELL, 1981; CLARINGBOULD, 1988; BLACKITH & REYMENT, 1971; CUADRAS, 1981)

3.3.2.4. Distancias entre poblaciones.

Las distancias relativas entre los centroides poblacionales pueden representarse numéricamente mediante la Distancia de Mahalanobis (D^2) (MAHALANOBIS, 1936). Esta distancia se perfila como la más objetiva para representar los datos biométricos muestrales (ATCHLEY, 1980; CUADRAS, 1981). Los valores de la distancia entre los centroides son utilizados como base para la elaboración de los dendrogramas de distancias entre poblaciones. Cuanto más cercanas aparezcan dos poblaciones en el orden de agrupamiento, más cercanos serán sus centroides poblacionales en el hipereespacio (D^2 menores). Esto nos proporciona una representación intuitiva y unidimensional del grado de diferencia entre poblaciones.

Las distancias de Mahalanobis parecen sufrir una importante distorsión para muestras pequeñas (KUNKEL et al., 1980; CHERRY et al., 1982; observaciones propias). Por ésto, hemos renunciado a representar en los dendrogramas los individuos aislados y sus distancias respecto a poblaciones bien representadas. A pesar de ello, las distancias entre los individuos aislados y las grandes poblaciones sí que nos permiten ver, en general, con cuál de ellas presenta más afinidad un espécimen dado.

3.3.2.5. Algoritmos de agregación.

Como algoritmo de agregación para la construcción de dendrogramas utilizamos el método UPGMA (unweighted pair-group method using arithmetic averages) que es ampliamente utilizado y se considera superior a otros métodos de agregación (ROHLF, 1962; SNEATH & SOKAL, 1973; CUADRAS, 1981; McBEE, BAKER & PTMM, 1985; GARCIA-VALDECASAS & SANCHEZ,

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 BLACKHIT & REYMENT, 1971, para ejemplos sobre este tema). Según esta interpretación, el carácter que mejor nos revela este "factor crecimiento" sería la longitud del púeo, en función de la cual podrían darse los otros caracteres, clasificados según sus cargas relativas sobre aquél, 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.

4.1.2. Variables foliolíticas:

En cuanto a las variables de foliolosis, el análisis factorial revela la existencia de variación paralela entre algunas (Tabla 2.2).

El factor uno (σ^2 : v.p. = 3.13, 31.3 % v.e.; $\beta\beta$: v.p. = 2.71, 27.1 % v.e.) presenta cargas significativas para los gr. supracliares, gularia, dorsalia y ventralia. El factor dos (σ^2 : v.p. = 1.96, 19.7 % v.e.; $\beta\beta$: v.p. = 2.24, 22.49 % v.e.) para femoralia, y en menor medida para lamellae y circumanalia y el factor tres (σ^2 : v.p. = 1.09, 10.93 % v.e.; $\beta\beta$: v.p. = 1.2, 12.04 % v.e.) para collaria y en menor grado, circumanalia.

Dejando aparte algunas variables como circumanalia, cuyos valores creemos 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.

VAR FOLIOLICAS

	MACHOS			HEMBRAS					
	Valores prop. % variancia	3.13 31.3	1.96 19.73	Valores prop. % variancia	2.71 27.1	2.24 22.49	1.2 12.04	1.01 10.1	
		Fact 1	Fact 2	Compart 1		Fact 1	Fact 2	Fact 3	Compart 1
Gr. S	0.796	0.899	0.899	0.899	0.899	0.899	0.899	0.899	0.899
Gr. V	0.796	0.899	0.899	0.899	0.899	0.899	0.899	0.899	0.899
Gr. D	0.796	0.899	0.899	0.899	0.899	0.899	0.899	0.899	0.899
Gr. F	0.204	-0.101	-0.101	-0.101	0.204	-0.101	-0.101	0.204	-0.101
Gr. L	0.204	-0.101	-0.101	-0.101	0.204	-0.101	-0.101	0.204	-0.101
Gr. C	0.204	-0.101	-0.101	-0.101	0.204	-0.101	-0.101	0.204	-0.101
Gr. A	0.204	-0.101	-0.101	-0.101	0.204	-0.101	-0.101	0.204	-0.101

Tabla 2.2. Análisis factorial de las variables foliolíticas para machos y hembras. Se dan los valores propios y porcentajes de variancia explicada de los factores con valor propio mayor de 1, así como la contribución de las variables a cada uno de los factores.

Es interesante la asociación entre los números de gránulos supracliares y estos valores de escamas de recubrimiento corporal. Se ha sugerido que los gránulos supracliares 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, Escincidos y Tejidos, por ejemplo) habrían dejado como resto estos gránulos (ROYTBERG, 1991). Por otra parte, estos granulos 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 supracliares sin cambios sustanciales de los otros números de escamas.

Si esto es así, y parece que en efecto se cumple al menos para los

Fig. 4	Componentes
0.2885	0.2885
0.2814	0.2814
0.2803	0.2803
0.2816	0.2817
0.2891	0.2892
0.2891	0.2892
0.2848	0.2848
0.2888	0.2888
0.2822	0.2822
0.2857	0.2854
0.4153	0.4195

... grandes y en menor número. Los estudios taxonómicos se centran 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. praticola* 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 bedriagai* 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, el los que se da mucha importancia a los valores numéricos de folidosis. SOULÉ (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

contabilizar
lejos
si ser
pero
MARTINEZ
mayor
sitios
con la
a pa
encue
en las
radiad

y los
utiliza
determ
hetero
marfol
DOBZ
Pirineo
cualqu
diferen
no pre

4.1.3.-

Biometría
entre
"crecim

uras Se
er propio

colares
que los
efálica
ctuales
ente en
ortidos,
ánulos
mostrar
as, por
mas de
licaría
go, las
n una
uentes
nciales

ra los

escamas
(*marchi*) y
L. agilis).
lizamos
dorsalia
ueñas y
e sugerir
ueñas.
emoralia
udiados.
mero de
presenta
uanto a
blecidas
nque en
resto de
olacerta

números
como la
p. 1978;
r en los
valores
nes con
endrían
, serían
mple en
cionales
SCHMIDTLER
mifares

... aunque la variabilidad se daría por extremos de temperatura, lejos de lo que denomina el "centro climático" de cada taxón, donde los valores sí serían estables. Esta variabilidad se daría sólo entre esp. o grupos de esp. pero no se sabe si se hereda o no, según indica este autor. Otros, como MARTINEZ 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 *Archaeolacerta monticola* (ARRIBAS, 1996). CIRER (1981) encuentra que los mayores valores de folidosis en *Podarcis pitagoricensis* 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 (SOULÉ & 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 deñar 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.

4.1.3. - 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".

"facto
la es
y for
adulto

varia
si (ya
tama
inclu

Folida

dorsal
escam
número
mayor
caso, t
a este

circun
reprod
estos e
filogen

folidos
gulares

... de la longitud 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.

Foldioles:

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 circumaralia, 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 foldiótico con significado filogenético en otras especies emparentadas pero no funcional en éstas.

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

4.2. DIMORFISMO SEXUAL

El dimorfismo sexual aparece tanto en especies insulares (CIRER & MARTINEZ RICA, 1990; CLOVER, 1975) como en especies continentales (VIVES BALMAÑA, 1991; PEREZ MELLADO & GALINDO VILLARDON, 1988; ARRIBAS, 1998). Las diferencias morfológicas entre los sexos han sido interpretadas como una respuesta a la necesidad de disminuir la competición intraespecífica. Así pues, es previsible que en condiciones de mayor presión competitiva (por mayor densidad o escasez de recursos) se produzca un mayor dimorfismo sexual y en este sentido se han interpretado las marcadas diferencias entre sexos en varios lacértidos (ver por ej. CLOVER, 1975; CIRER & MARTINEZ RICA, 1990; MARCO, 1995).

4.2.1.- Resultados y discusión.

Los resultados de los test T para cada especie se dan en la tabla 2.3. Se observa que existen diferencias en varios caracteres, lo que justifica el tratamiento por separado de las muestras de machos y hembras.

DIMORFISMO SEXUAL

	A. heroi (n=13)		A. gularis (n=7)		A. heroi (n=18)	
	T	P	T	P	T	P
LCC	2.29	0.0319	0.27	0	0.71	0
DE	0.99	0.3305	1.02	0.3186	0.11	0.9065
DS	0.29	0.7736	4.28	0.0002	3.27	0.0029
OLA	2.81	0.028	0.26	0.7955	1.71	0.0999
OCAL	0.59	0.5511	1.29	0.2020	0.28	0.784
OCOR	1.7	0.099	1.1	0.2671	1.29	0.202
VENT	17.26	0	17.1	0	18.88	0
PM	1.79	0.0828	0.21	0.8324	0.69	0.492
PEL	0.42	0.6720	2.48	0.0164	1.09	0.2779
LAM	0.09	0.9277	0.87	0.3881	2.29	0.028
COL	1.72	0.0950	0.69	0.492	11.29	0
LAM+HAB+OC	0.77	0	0.69	0.492	11.29	0
LAM+HAB+OC	15.48	0	7.29	0	7.29	0
LF+vent	1.3	0.2173	1.29	0.202	0.99	0.3207
OCAL/PM	1.48	0.1401	4.18	0	0.26	0.795
OCOR/PM	0.28	0.784	0.27	0.795	1.79	0.071
PM+VENT/PM	0.27	0	1.01	0.318	0.41	0

Caracter (n)	A. heroi		A. gularis		A. heroi	
	Chi	P	Chi	P	Chi	P
PM+VENT/PM	2.88	0.0907	2.0	0.157	1.26	0.262
OCOR/PM	2.88	0.0907	0.0	1.000	1.26	0.262
PM+VENT/PM	0.0	1.000	0.0	1.000	0.0	1.000

Tabla 2.3.- Dimorfismo sexual. Valores de las pruebas estadísticas (test T y Chi cuadrado), y significación de las diferencias entre los sexos de las tres especies de *Archaeolacerta* parreanae.

en *A. bonnali* y $p < 0.001$ en *A. aranica* y *A. aurelioi*, con longitudes medias mayores para las hembras.

El número de escamas gulares presenta diferencias en *A. bonnali* ($p < 0.01$) y *A. aranica* ($p < 0.05$), con valores superiores en los machos, de acuerdo con su mayor longitud caudal, pero que no superan el umbral de la significación en *A. aurelioi*.

Ventralla presenta diferencias altamente significativas ($p < 0.001$) entre ambos sexos en todas las especies. Lo mismo ocurre con las longitudes relativas de los miembros anteriores y posteriores que, como veremos más adelante, presentan un grado de desarrollo diferente en los machos de las distintas poblaciones, cosa que no ocurre en las hembras y que contribuye a que estas últimas sean más uniformes por lo que respecta a sus proporciones corporales. Los machos presentan en general patas y cabeza más grandes en relación al tamaño del cuerpo.

El número de poros femorales sólo presenta diferencias significativas entre sexos en *A. aranica* ($p < 0.05$ en el lado derecho y $p < 0.01$ en el izquierdo).

Los números de lamelas subdigitales y de escamas circumanales presenta diferencias significativas en *A. aurelioi* ($p < 0.05$).

Las tres especies difieren entre sexos de forma altamente significativa en las proporciones relativas de los miembros anteriores y posteriores ($p < 0.001$).

La longitud relativa del pileo presenta diferencias altamente significativas en *A. aurelioi* ($p < 0.001$). Interpretamos este hecho como una muestra más de la estrecha adaptación saxícola de esta especie, especialmente en los machos. Así como en *A. bonnali* y sobre todo en *A. aranica* no existen diferencias notables de forma del pileo de una especie a otra, existen poblaciones menos saxícolas (con cabezas más cortas en el caso de los machos) cuyas medidas combinadas no difieren significativamente entre sexos, en *A. aurelioi* los machos presentan cabezas constantemente más largas que las hembras y ocupan un hábitat más saxícola (ARRIBAS, 1994 a).

El diámetro relativo de la placa traspetérica presenta diferencias altamente significativas entre sexos en *A. aranica* ($p < 0.001$), siendo mayor en

Los machos de *A. bonnali* y *A. aurelioi* comparten el poseer escamas anales más cortas que las hembras ($p < 0.001$), mientras que en *A. aranica* no presenta diferencias significativas entre sexos.

Por último, los machos de las tres especies poseen vientres más punteados que sus hembras respectivas.

El número de caracteres con dimorfismo sexual es tan elevado que consideramos plenamente justificado tratar machos y hembras por separado. Si no se hiciera así, como frecuentemente se encuentra en la bibliografía lacertológica, se correría el peligro de que el diferente número de ejemplares de cada sexo presentes en una muestra, sesgase en un sentido u otro la media global, presentando diferencias entre muestras que en realidad no existirían si se tratara cada sexo por separado. Sumando los valores totales de T como medida única del dimorfismo sexual en cada especie, obtenemos que *A. aurelioi* es la especie más dimórfica ($\sum T = 69.38$) y *A. aranica* la que menos ($\sum T = 55.69$). *A. bonnali* presenta un dimorfismo intermedio ($\sum T = 61.23$).

4.2.2. Conclusiones:

1) Las tres especies aquí tratadas presentan un dimorfismo sexual que justifica el tratamiento ulterior de las muestras separado para ambos sexos.

2) La especie menos dimórfica es *A. aranica*, y la más dimórfica *A. aurelioi*, ocupando *A. bonnali* una posición intermedia.

3) La mayor fuente de variación en el dimorfismo sexual son las proporciones de la cabeza y sobre todo de los miembros anteriores y posteriores en los machos, según su mayor o menor grado de adaptación a la vida saxícola. Las hembras son mucho más uniformes e indiferenciadas entre sí por lo que respecta a sus medidas corporales.

4) *A. aranica* se presenta como una especie poco adaptada a la vida saxícola, con pileo y miembros relativamente cortos respecto a la longitud corporal del animal. Existen, no obstante, poblaciones saxícolas con las proporciones corporales más similares a las otras dos especies.

5) *A. bonnali* es una especie marcadamente saxícola. Los machos

er escamas
A. aranka no
ventres más
elevado que
or separado.
bibliografía
emplares de
tro la media
no existirían
es de T como
ue A. aurelioi
menos $\sum T =$
23).

o sexual que
mbos sexos.
dimórfica A.
tual son las
anteriores y
ptación a la
ciadas entre
da a la vida
la longitud
lias con las
Los machos

posteriores, largos.

6) En las tres especies, las hembras son mayores que los machos, tanto en medida como en dimensiones absolutas.

7) Existen diferencias en ventralia entre los machos y hembras de las tres especies, relacionadas con la mayor longitud corporal de éstas.

8) Los machos de las tres especies presentan vientres más punteados que las hembras.

4.3. VARIABILIDAD MORFOLÓGICA INTRAPOBLACIONAL

Los coeficientes de variación se usan como medida de variación relativa en poblaciones que presentan valores distintos para cada carácter. Una manera de obtener una medida global de esta variación es tomar el Coeficiente Medio de Variación (ACV), que es igual a la suma de los coeficientes de variación de los caracteres considerados partido por el número de dichos caracteres (SOULE, 1972). Nosotros hemos utilizado la media de los coeficientes de variación de varios caracteres de foliosos, inambiguos desde el punto de vista de su medida o estima multiplicados por cien ($ACV \times 100$), para evaluar el grado de variabilidad relativa de las poblaciones. Los caracteres utilizados para calcular este ACV son gularia, dorsalia, ventralia, femoralia y lamellar.

Este valor se ha calculado sólo para poblaciones lo bastante grandes o representativas para evitar sesgos debidos a muestras pequeñas (tabla 2.4).

4.3.1. Resultados y discusión:

Globalmente, para los taxones descritos hasta la fecha y por sexo, *Archaeolacerta aurelioi* es la especie más variable ($\sigma\sigma$: 7.3; ♀♀ : 6.98), y *Archaeolacerta aranka* la que menos ($\sigma\sigma$: 6.60; ♀♀ : 7.10), presentando *Archaeolacerta bonnali* una situación intermedia entre ambas ($\sigma\sigma$: 7.12; ♀♀ : 6.6).

Por machos, en el caso de los machos, las poblaciones menos variables son las de Valle de Arán (*A. aranka*) y la de Maladeta-Aigüestortes (*A. bonnali*) (6.60), y las que presentan mayor variabilidad general son las de Andorra (*A. aurelioi*) (7.6) y la de Posets-Pta Suelza (*A. bonnali*) (7.46).

Dentro de las muestras de machos de *A. bonnali*, la muestra indicada de Posets-Pta Suelza es la más variable (7.46), seguida a poca distancia de las de Bignarre (7.23) y de Monte Perdido (7.20). La que menos variabilidad presenta es Maladeta-A.Tortés. Previsiblemente, las muestras compuestas de varias submuestras presentarán una mayor heterogenidad y por lo tanto son

os, tanto
as de las
punteados

Bla
M.
Pos
Ma
V. A
Mon
P. C
And

muestr
suscep
ser el
variac
la espe
muestr
la baja
hetero
A Tort
de Big
que en
taxón
baja (6
D
(7.6), n
d'Estat

Bigorre	7.23	6.76	6.95
M. Perdido	7.20	6.28	6.74
Posets-P.S.	7.46	5.85	6.65
Maladeta-At.	6.60	7.78	7.19
V. Arán	6.60	7.10	6.85
Montrouig	6.9	6.40	6.65
P. d'Estats	7.4	6.25	7.82
Andorra	7.6	3	6.92

Tabla 2.4. Valores de los coeficientes medios de variación (ACV x 100) de las distintas muestras estudiadas, desglosados por sexo y combinados.

susceptibles de presentar mayores coeficientes globales de variación. Podría ser el caso de Posets-Pra. Suetza, en la que a pesar de presentar mayor variación que Bigorre y Monte Perdido, su valor relativamente alto dentro de la especie podría no resultar tan significativo como el de las dos últimas muestras, que sí corresponden a localidades homogéneas. Resulta interesante la baja variabilidad de Maladeta-Aigüestortes, que pese a ser un conjunto heterogéneo de muestras, presenta una baja variabilidad global.

Las hembras de *A. bonnali* presentan la mayor variabilidad en Maladeta-A. Tortes (7.78) (al revés que en el caso de los machos), seguida de la población de Bigorre (6.76) y Monte Perdido (7.20) y finalmente la de Posets (que al revés que en el caso de los machos presenta aquí la mínima variabilidad dentro del taxón (6.60).

Los machos de Valle de Arán (*A. arznica*) presentan una variabilidad baja (6.60), menos marcada en el caso de las hembras (7.10).

Dentro de las muestras de *A. aurelioi*, la más variable es la de Andorra (7.6), mientras que la menos variable es la de Montrouig (6.9). La de Pica d'Estats presentan una situación intermedia (7.4).

113

diferencia con Montrouig (6.40).

Si hacemos la media de ambos sexos vemos que una población de *A. aurelioi* sigue siendo la más variable, la de Pica d'Estats (7.82), seguida de una de *A. bonnali*, la de Maladeta-Aigüestortes (7.19) que por otro lado es bastante heterogénea y de Bigorre (*A. bonnali*) y Andorra (*A. aurelioi*) (ambas con 6.95) y no muy diferenciadas del resto de valores de *A. bonnali* (Monte Perdido: 6.74; Posets: 6.65), *A. arznica* (Valle de Arán: 6.85) y *A. aurelioi* (Montrouig: 6.85).

Resumiendo, la especie globalmente más variable es *A. aurelioi*, lo que puede deberse a que es una especie que vive al límite de lo que es el área de distribución de *Archaeolacerta* en los Pirineos, hacia la parte más seca y continental, donde las poblaciones están más fragmentadas y se favorece la diferenciación individual de cada una debido al aislamiento geográfico y a fenómenos como el efecto fundador y deriva genética. El cómputo del ACV global para la especie revela esta mayor variación global, aunque sin que las poblaciones por separado tengan una variabilidad notablemente más alta y distinta que otras muestras del Pirineo.

A. arznica tiene una variabilidad menor como especie pero en realidad constituye casi una sola muestra, frente a la mezcla de localidades distintas en las otras especies. Si se compara con los resultados por grandes macizos separadamente se observa que el valor de su variabilidad morfológica cae dentro de los límites normales de variabilidad del parámetro, y no se puede considerar que pese a lo reducido de su área padezca una mermada de su variabilidad.

A. bonnali presenta en todos los casos una situación intermedia en los resultados entre la variabilidad de las otras dos especies.

De hecho la comparación entre las medias de los CV de las distintas poblaciones nos indica que no existen diferencias significativas entre ellos (χ^2 : $F = 0.28$, NS y χ^2 : $F = 0.46$, NS).

El uso de los caracteres merísticos como estimador de la variabilidad genética, ha sido probado en un buen número de casos (SOULÉ & YANG, 1973), ya que existe correlación entre la variabilidad genética y morfológica

114

y de hecho parece razonable aceptar que cuando varios caracteres de sólidos están altamente correlacionados (como en el análisis factorial los del factor "escamas de recubrimiento", ver más arriba) es porque tienen un fundamento genético común. La medida de esta variabilidad morfológica general es un estimador de la variabilidad genética activa de la población y está positivamente asociada con algunos parámetros genéticos como la heterocigosidad genética media (SOULÉ, 1972). LEWONTIN (1964a) demuestra que cuando no existe coincidencia entre ambos es porque hay problemas estadísticos o de comprensión misma del problema a resolver.

Se ha postulado que si se toman un número suficiente de caracteres de fuerte determinación genética se obtienen incluso resultados mejores que con técnicas como la electroforesis (THORPE, 1980; JABLOKOW et al., 1980) y se muestra de manera más detallada las discontinuidades en el seno de poblaciones de reptiles.

Los números de escamas resultan excelentes marcadores genéticos, ya que, aunque se haya sugerido que su determinación esté influida por la temperatura a la que son sometidos los embriones durante la incubación (FOX, 1948; FOX et al., 1961; OSGOOD, 1978), en grandes zonas durante el periodo de incubación las condiciones son similares. En el caso de las lagartijas que nos ocupan las condiciones estivales de todas las zonas alpinas de los Pirineos son razonablemente equivalentes. Por otra parte, las grandes diferencias circadianas de la temperatura en alta montaña, unidas a las características de cada lugar de puesta (el tamaño de la piedra y la propia topografía deben influir de forma notable en la velocidad de calentamiento y enfriamiento del lugar de puesta) deberían provocar una gran heterogeneidad en la variabilidad morfológica, que en realidad no se da, por lo que podemos asumir que las diferencias observadas entre especies se deben principalmente a la heredabilidad de los caracteres genéticos.

El uso del coeficiente de variación de los caracteres morfológicos como reflejo del grado de variabilidad genética (y por lo tanto genética) de las especies ha sido utilizado para demostrar la reducida variabilidad, por ejemplo, en las

gularia, dorsalis y femoralis (DAREVSKY, 1988; DAREVSKY, KUPRIYANOVA & UZZELL, 1985). Femoralis apenas muestra diferencias en el grado de variabilidad entre especies bisexuales y partenogenéticas, pero sí se aprecian fácilmente diferencias en los otros dos caracteres (ver por ejemplo, el trabajo de DAREVSKY, KUPRIYANOVA & UZZELL, 1985).

En el caso de gularia, los valores de *A. bonnali* ($\sigma\sigma$: 8.2; ♀ : 7.8), *A. aranki* ($\sigma\sigma$: 6.3; ♀ : 7.3) y *A. aurelioi* ($\sigma\sigma$: 7.5; ♀ : 7.1) quedan entre los valores normales para las especies bisexuales del Caucaso.

En el caso de dorsalis, que es la que muestra diferencias más notables entre las especies bisexuales y las partenogenéticas, los valores de *A. bonnali* ($\sigma\sigma$: 5.6; ♀ : 5.2), *A. aranki* ($\sigma\sigma$: 4.7; ♀ : 6.7) y *A. aurelioi* ($\sigma\sigma$: 5.7; ♀ : 5.3) muestran también niveles de variación típicos de las especies bisexuales (DAREVSKY, KUPRIYANOVA & UZZELL, 1985; ROYTBERG, 1994), por lo que nada hace pensar en una reducción drástica de la variabilidad en ninguna de las especies tratadas.

A pesar de ello, llaman la atención los valores de variabilidad relativamente bajos de los machos de *A. aranki*, especialmente reflejados en gularia, cuyo valor podría cuadrar mejor con los valores en las especies partenogenéticas que en las bisexuales.

4.3.2. Conclusiones:

1) Existe una notable divergencia entre los grados de variabilidad (ACV: average coefficient of variation) de machos y hembras en los distintos macizos.

2) No existen diferencias significativas entre las medias de los coeficientes de variación de las distintas poblaciones estudiadas, ni para machos ni para hembras.

3) Tampoco hay diferencias significativas entre especies. No obstante, *A. aurelioi* aparece con tendencia a ser globalmente más variable, ya que incluye poblaciones aisladas y divergentes y por lo tanto constituye una muestra más heterogénea. *A. aranki* aparece, dentro de esta falta de significación, como la menos variable.

grado de apreciación del trabajo (p: 7.9). A los valores notables de A. bonnali (p: 9.9; 5.3) (bisexuales) por lo que ninguna de variabilidad fijados en especies (ACV: macizos de los n) para obstante, ya que hay una falta de

tanto globales como para caracteres parciales, típicos de especies bisexuales de lacértidos.

5) No se aprecia una reducción sustancial de variabilidad por el hecho de ser especies relicticas de alta montaña y haber sufrido importantes cuellos de botella poblacionales.

4.4.

4.4.1

MACHOS

4.4.1.1

estudio detallado de la presencia de los morfotipos de collar y se col disting

cariotipos de A. aranica

el hecho de los cuellos

4.4.1. RESULTADOS GLOBALES PARA EL PINIBO.

MACHOS

4.4.1.1. Análisis de la varianza machos:

Los valores de los parámetros estadísticos para las distintas variables estudiadas, así como los resultados del análisis de la varianza por variables se detallan en la tabla 2.5. En ella se observa que todos los caracteres empleados presentan diferencias significativas entre las poblaciones estudiadas, siendo los mejores por su capacidad discriminativa: dorsalia, gularia, ventralia y timpánica; y los más pobres en cuanto a capacidad de discriminación: LCC, collaria y lamellae. El resto de caracteres muestran una mayor variación, que se concentra principalmente entre las poblaciones pertenecientes a especies distintas.

Estos tres grupos corresponden con los tres tipos de coloraciones y cariotipos ya descritos (ARRIBAS, 1993 b; 1994a, ODIERNA et al., en prensa); es decir, con los taxones descritos hasta la fecha: A. bonnali (Lantz, 1927), A. aranica (Arribas, 1993) y A. aurelia (Arribas, 1994).

Variable	Pinibó (I)	Pinibó (II)	Pinibó (III)	F	p
Dorsalia	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Gularia	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Ventralia	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Timpánica	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
LCC	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Collaria	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Lamellae	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00

variables
riables se
empleados
s, siendo
tralia y ●
on: LCC,
ción, que
espectes

aciones y
a prensa):
1927). A.

Población	Muestra I		Muestra II		Muestra III		Muestra IV		Muestra V	
	n	Σ	n	Σ	n	Σ	n	Σ	n	Σ
Archaeolacerta	10	100	10	100	10	100	10	100	10	100
Biçorre	10	100	10	100	10	100	10	100	10	100
Monte Perdido	10	100	10	100	10	100	10	100	10	100
Poçeta-Pia	10	100	10	100	10	100	10	100	10	100
Sueiza	10	100	10	100	10	100	10	100	10	100
Maladeta-Aigüestortes	10	100	10	100	10	100	10	100	10	100
Valle de Arán	10	100	10	100	10	100	10	100	10	100
Montrouig	10	100	10	100	10	100	10	100	10	100
Pica d'Estats	10	100	10	100	10	100	10	100	10	100
Andorra	10	100	10	100	10	100	10	100	10	100

Tabla 2.5.- Parámetros estadísticos de los machos de las distintas poblaciones estudiadas.

Tabla
estud

4.4.1.

una b
estud
0.000

discr
ejes d
estruc
valore

pírena
positv
Monte
otro e
centro
poblad
pigme
A. au
Poçeta
aranz

Tabla 2.5.- Parámetros estadísticos de los machos de las distintas poblaciones estudiadas.

Población	Muestra I		Muestra II		Muestra III		Muestra IV		Muestra V	
	n	Σ	n	Σ	n	Σ	n	Σ	n	Σ
Archaeolacerta	10	100	10	100	10	100	10	100	10	100
Biçorre	10	100	10	100	10	100	10	100	10	100
Monte Perdido	10	100	10	100	10	100	10	100	10	100
Poçeta-Pia	10	100	10	100	10	100	10	100	10	100
Sueiza	10	100	10	100	10	100	10	100	10	100
Maladeta-Aigüestortes	10	100	10	100	10	100	10	100	10	100
Valle de Arán	10	100	10	100	10	100	10	100	10	100
Montrouig	10	100	10	100	10	100	10	100	10	100
Pica d'Estats	10	100	10	100	10	100	10	100	10	100
Andorra	10	100	10	100	10	100	10	100	10	100

Tabla 2.5. (sigue).- Resultados del ANOVA de los machos de las distintas poblaciones estudiadas.

4.4.1.2. Análisis canónico machos

El Análisis Multivariante de la Varianza (MANOVA) nos indica que existe una buena discriminación entre las poblaciones tratadas para las variables estudiadas (Lambda de Wilks = 0.0086; F = 15.96 con 126 y 1095 g.d.l., p < 0.0001).

Así pues, el análisis canónico de los machos nos proporciona una discriminación significativa de las muestras en tres grupos. Los dos primeros ejes canónicos (Fig. 2.1) explican el 68.5 % de la variabilidad total. La estructura factorial de las tres primeras variables canónicas, así como sus valores propios y varianza incluida, se detallan en la tabla 2.6.

El eje 1 (72.4 % de varianza explicada) nos separa las poblaciones pirenaicas de *Archaeolacerta* en dos grupos principales: Uno en la parte positiva del eje, que incluye las poblaciones pirenaico centrales de Biçorre, Monte Perdido, Poçeta-Pia, Sueiza, Maladeta-Aigüestortes y Valle de Arán; y el otro en el extremo negativo del eje, que incluye las poblaciones pirenaico centro-orientales de Montrouig, Pica d'Estats y Andorra. Esta disposición de las poblaciones, coincide con la separación en poblaciones con el vientre pigmentado de amarillo (Montrouig, Pica d'Estats y Andorra) (pertenecientes a *A. aurelioi*) y las de vientre blanco (no pigmentado) (Biçorre, Monte Perdido, Poçeta-Pia, Sueiza, Maladeta-Aigüestortes y Valle de Arán) (pertenecientes a *A. aranica* y *A. bonnali*).

Tabla
estud

resulta

caract
circun
hacia

las po
por un
númer
expres

monta
(Biçorre
poblad

valores
circun
supra

explic

Variable propia	71.9			8.1		
	79.4	88.5	88.9	77.2	88.1	82.7
Can	4.108	4.238	4.237	4.237	4.237	4.237
Can	-0.114	0.108	-0.091	-0.089	0.081	-0.107
Can	-0.284	0.146	0.486	-0.287	0.102	0.284
Can	-0.099	-0.082	4.108	-0.078	4.129	4.108
Can	-0.379	0.094	0.701	-0.388	0.091	-0.141
Can	-0.188	0.021	-0.108	-0.209	0.019	0.208
Can	0.181	0.287	0.417	0.288	0.084	0.288
Can	0.10	0.283	0.088	0.241	0.02	0.278
Can	0.089	0.009	0.047	0.108	0.078	0.081
Can	0.289	0.088	-0.088	0.284	0.278	-0.004
Can	0.289	0.088	-0.088	0.288	0.129	0.288
Can	0.115	-0.288	0.287	-0.288	-0.108	0.287
Can	-0.028	0.281	0.089	0.087	0.189	-0.213
Can	-0.048	0.28	-0.089	0.281	0.088	-0.087
Can	-0.022	0.157	-0.128	-0.018	0.108	-0.118
Can	0.181	-0.278	-0.178	0.187	-0.088	-0.078
Can	0.289	-0.108	-0.188	0.487	-0.287	0.28
Can	0.128	-0.081	0.282	0.007	-0.044	0.013

Tabla 2.6. Variables canónicas, valores propios y porcentajes de varianzas explicadas resultantes del ACPL representado en las Fig. 2.1 (186) y 2.5 (188).

La parte positiva del eje 1 presenta cargas significativas de los caracteres: diámetro de la placa timpánica, contacto postocular-parietal y circunancia, que presentan valores más elevados en las poblaciones situadas hacia el extremo de este eje.

La parte negativa del eje 1, hacia donde están segregadas del conjunto las poblaciones del Pirineo centro-oriental, está caracterizada principalmente por un mayor número de aileras ventrales con puntuación oscura y por números elevados de escamas dorsales y gulares, mientras que los caracteres expresados en la parte positiva presentan aquí sus valores más bajos.

El eje 2 (16 % de variabilidad explicada) separa las poblaciones de las montañas al N del Valle de Arán del resto de poblaciones del Pirineo central (Bigorre, Monte Perdido, Posets-Pia, Suelza y Maladeta-A. Tortes). Las poblaciones aranesas se caracterizan en la parte negativa de este eje por altos valores de *am* y de *ptos.* del vientre, y por valores bajos de *dorsalia*, *ventralia*, *circunancia*, longitudes relativas de los miembros anterior y posterior, *gr.* *supracilares* del lado derecho y *poros femorales* de ambos lados.

La representación tridimensional de los tres primeros ejes (Fig. 2.2) nos explica el 92.3 % de variabilidad acumulada entre los tres primeros ejes, y nos

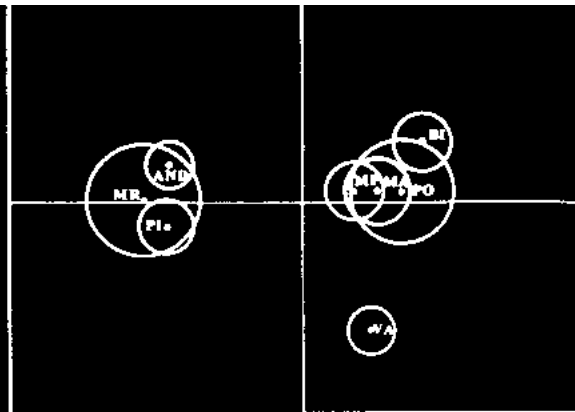


Fig. 2.1 - ACPL Machos. Resultados de ACPL (Análisis Canónico de Poblaciones) para las distintas montañas de machos de las poblaciones estudiadas. Se representan los dos primeros ejes (88.5 % de var. explicada) con la posición de los centroides de las poblaciones y sus círculos de confianza: BI (Bigorre), MP (Monte Perdido), PO (Posets-Pia, Suelza), MA (Maladeta-A.Tortes), VA (Valle de Arán), MR (Montroig), PI (Pica d'Enliza), AND (Andorra).

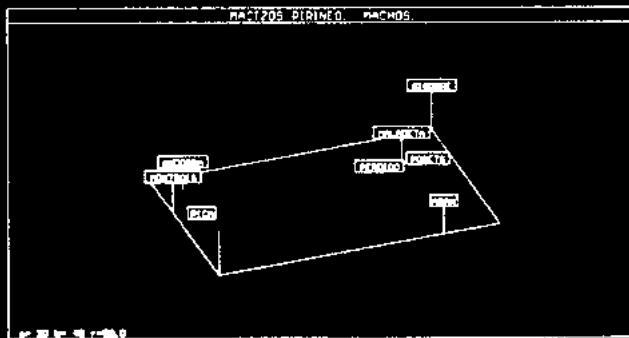


Fig. 2.2 - ACPL Machos. Representación tridimensional de la posición relativa de los centroides de las poblaciones estudiadas. Los tres primeros ejes dan cuenta del 92.3 % de la varianzas total.

Muestra	Machos				Hembras			
	X	Y	X	Y	X	Y	X	Y
Pica d'Estats	1.25	0.21	0.25	0.21	0.25	0.21	0.25	0.21
Montroig	1.25	0.21	0.25	0.21	0.25	0.21	0.25	0.21
Andorra	1.25	0.21	0.25	0.21	0.25	0.21	0.25	0.21
Monte Perdido	1.25	0.21	0.25	0.21	0.25	0.21	0.25	0.21
Poets-Pta. Suelza	1.25	0.21	0.25	0.21	0.25	0.21	0.25	0.21
Maladeta-Aigüestortes	1.25	0.21	0.25	0.21	0.25	0.21	0.25	0.21
Valle de Arán	1.25	0.21	0.25	0.21	0.25	0.21	0.25	0.21

Tabla 2.7. Coordenadas de los centroides y radio de los círculos de confianza de machos (Fig. 2.1) y hembras (Fig. 2.5) resultantes del A.C.V.

permite comprobar que el eje tres separa las poblaciones de cada una de las tres morfoespecies. Dentro del grupo del Pirineo centro-oriental (que corresponde a *Archaeolacerta aurelioi*), separa en la parte negativa a las poblaciones del macizo de la Pica d'Estats respecto a las de Montroig y Andorra. En el grupo principal de Pirineo central (*Archaeolacerta bonnali*), separa en la parte negativa a las muestras de Monte Perdido y Poets-Pta. Suelza de las de Bigorre y Maladeta-Aigüestortes. El tercer grupo (Valle de Arán) (*Archaeolacerta aranica*) queda situado en la parte positiva del eje.

La parte positiva de este tercer eje presenta cargas importantes para los caracteres femoralia, gularia, lamellae, forma de la escama anal y en menor grado, plos. del vientre, mientras que la parte negativa no tiene cargas significativas importantes.

Las coordenadas referentes a la posición relativa de los centroides así como la amplitud de los círculos de confianza del 90% se indican en la tabla 2.7.

Dentro de cada uno de los grupos definidos más arriba se produce globalmente un importante solapamiento entre los círculos de confianza. Dentro del grupo Pirineo central, que corresponde a *Archaeolacerta bonnali*, no se da solapamiento para los dos primeros ejes entre las poblaciones de Bigorre respecto a Monte Perdido y a Maladeta-Aigüestortes, aunque sí con el de Poets-Pta. Suelza, muy amplio probablemente debido a la menor cuantía de esta muestra.

Muestra	Pica d'Estats	Montroig	Andorra	Monte Perdido	Poets-Pta. Suelza	Maladeta-Aigüestortes	Valle de Arán
Pica d'Estats	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Montroig	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Andorra	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Monte Perdido	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Poets-Pta. Suelza	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Maladeta-Aigüestortes	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Valle de Arán	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00

Tabla 2.8. Distancias de Mahalanobis (D²) entre los centroides de las poblaciones de machos y hembras estudiadas (Similares en la parte superior derecha de la diagonal; machos en la inferior izquierda).

Tampoco los centroides de Pica d'Estats y de Andorra se solapan aunque Montroig ocupa una posición intermedia y su círculo de confianza, amplio por el escaso tamaño de la muestra, se solapa ampliamente con ambos sobre la proyección de los dos primeros ejes.

4.4.1.3 Algoritmo de agregación. Machos:

4.4.1.3.1. Método UPGMA.

El análisis de agregación de las muestras mediante el método UPGMA en base a las distancias de Mahalanobis entre los centroides (ver tabla 2.8) arroja el siguiente resultado (fig. 2.3).

Se advierte una separación clara de las muestras en tres grupos que corresponden con las tres especies reseñadas más arriba. Todas las poblaciones estudiadas dentro de cada especie se unen a distancias que van desde 3.76 a 8.8, mientras que las dos especies morfológicamente más parecidas, *A. bonnali* y *A. aranica* se unen a 22.97. Posteriormente, el grupo formado por ambas se une a *A. aurelioi* a una distancia de Mahalanobis de 45.27. El coeficiente de correlación canónica (SORAL & ROHLF, 1962) es de 0.9233, lo que indica un ajuste muy bueno, fuerte jerarquización de las diferencias, y una buena representación sin apenas distorsiones de las distancias entre poblaciones (ROHLF, 1968).

Las distancias de agregación de las tres especies entre sí son muy elevadas y confirman su estatus específico.

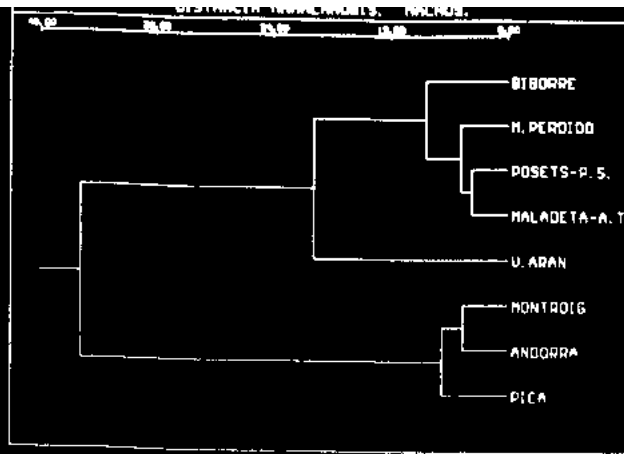


Fig. 2.3.- Fenograma resultante de la agregación mediante el método UPGMA de los centroides de los machos de las distintas poblaciones estudiadas en función de las distancias de Mahalanobis entre ellas (Tabla 2.8). El coeficiente de correlación canónica es de 0.92.

4.4.1.3.2.- Árbol de mínima extensión (MST)

El árbol de mínima extensión nos muestra los mayores parecidos entre las distintas muestras (tabla 2.9, fig. 2.4).

La agregación de las muestras mediante el árbol de mínima extensión nos demuestra de nuevo que las mayores distancias se dan entre especies distintas. La mayor distancia absoluta se da entre la muestra de M. Perdido (A. bonnali) y la de Andorra (A. aurelioi), así como entre las geográficamente vecinas de Maladeta-A. Tortes (A. bonnali) con la del Valle de Arán (A. aranica), lo que indica una clara separación entre las especies.

Dentro de A. bonnali, las muestras de Maladeta-A. Tortes y las de Posets-

		distancia
BIORRE	MALADETA-A.T.	7.270000
MALADETA-A.T.	POSETS-P.S.	3.780000
POSETS-P.S.	M.PERDIDO	4.240000
MALADETA-A.T.	V.ARAN	6.100000
M.PERDIDO	ANDORRA	29.400000
ANDORRA	MONTROIG	4.880000
MONTROIG	PICA	5.310000

Tabla 2.9.- Distancias mínimas de agrupación entre poblaciones para la construcción del árbol de mínima extensión (MST, Minimum Spanning Tree) entre los centroides de las muestras de machos.

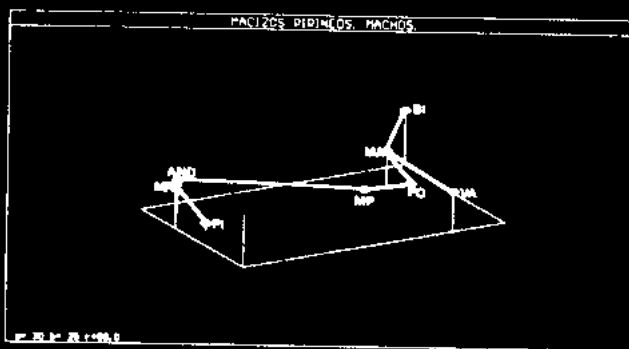


Fig. 2.4.- Representación tridimensional del árbol de mínima extensión entre los centroides de las muestras de machos de las distintas poblaciones estudiadas. Mismas abreviaturas que en Fig. 2.1.

auréoli y salvando la gran diferencia que las separa, la muestra de Andorra es la más similar a *A. bonnali*, presentando una diferencia algo más marcada respecto a Pica d'Estats que respecto a Montroig. La población más similar a *A. aranica* es la geográficamente vecina aunque muy distinta de Maladeta a Tortes.

4.4.1.4. Análisis discriminante de grupos múltiples. Machos.

La clasificación de los individuos efectuada por el análisis canónico de poblaciones (ver tabla 2.10) nos muestra como, en base a los caracteres utilizados, el análisis discrimina perfectamente a todos los individuos de *A. aurelioi* de los de *A. bonnali* y *A. aranica*. Tan sólo existe clasificación incorrecta de tres individuos de *A. aranica* que son asignados por el algoritmo discriminante a muestras de *A. bonnali* (de M. Perdido, Poets-Pta. Suelza y Maladeta-Aigüestortes, respectivamente); así como un ejemplar a la inversa (de Monte Perdido clasificado como *A. aranica*).

Dentro de *A. bonnali* se observa un notable intercambio de individuos entre las poblaciones, lo que da a entender que dichas poblaciones no alcanzan el estatus de al menos un 75 % de distinguibilidad de sus individuos (MAYR, 1969) para ser considerados spp. distintas. Sólo en el caso de Bigorre se alcanza dicho límite (84.21 % de clasificación correcta de sus individuos), aunque 8 ejes de otras poblaciones parecen más afines a Bigorre que a las poblaciones de sus respectivos orígenes. Las otras poblaciones muestran una alta afinidad entre ellas (72.5 % de clasificación correcta en M. Perdido; 69.23 % en Poets-Pta. Suelza y en Maladeta-Aigüestortes).

La clasificación correcta de *A. aranica* asciende al 95.45 % de los individuos, mientras que sólo un individuo de *A. bonnali* (M. Perdido) aparece erróneamente clasificado como perteneciente a esta especie.

En *A. aurelioi* la clasificación correcta es bastante alta también (91.66 % de Montroig, 86.6 % de Pica d'Estats y 88.05 % de Andorra).

El número total de individuos mal clasificados es de 51 (probabilidad

	A. aurelioi	A. bonnali	A. aranica	A. aurelioi	A. bonnali	A. aranica
Bigorre	0	0	0	0	0	0
Montroig	11	0	0	11	0	0
Pica d'Estats	0	0	0	0	0	0
Andorra	0	0	0	0	0	0
Maladeta	0	0	0	0	0	0
Aigüestortes	0	0	0	0	0	0
Poets-Pta. Suelza	0	0	0	0	0	0
M. Perdido	0	0	0	0	0	0
Tortes	0	0	0	0	0	0

PRUEBA HEMBRAS

Población	Clasificación							
	A. aurelioi	A. bonnali	A. aranica	A. aurelioi	A. bonnali	A. aranica	Clas. Total	Clas. %
Bigorre	0	0	0	0	0	0	0	0
Montroig	1	0	0	1	0	0	1	100
Pica d'Estats	0	0	0	0	0	0	0	0
Andorra	0	0	0	0	0	0	0	0
Maladeta	0	0	0	0	0	0	0	0
Aigüestortes	0	0	0	0	0	0	0	0
Poets-Pta. Suelza	0	0	0	0	0	0	0	0
M. Perdido	0	0	0	0	0	0	0	0
Tortes	1	0	0	0	0	0	1	100

Tabla 2.10. Resultados del análisis discriminante de machos y hembras derivado de la capacidad discriminativa de los ejes canónicos del ACPL.

de clasificación errónea del 0.1635), y en su inmensa mayoría se trata de cambios de población dentro de la especie correcta.

HEMRAS.

4.4.1.5. Análisis de la varianza. Hembras:

El ANOVA muestra, de forma similar al análisis de los machos, que las variables con mayor capacidad discriminativa entre poblaciones son a de la timpánica y dorsalia, y en menor medida, gularia, ventralia, femoralia, circumanalia, e maetérica y la longitud relativa de la escama anal. Las que peor capacidad discriminativa tienen son long. relativa del pñeo, LCC, collaria y longitud relativa del miembro posterior. Los valores de los parámetros estadísticos para las distintas variables y los resultados del ANOVA y los test a posteriori, se detallan en la tabla 2.11.

Tabla 2.11 (Segue) - Resultados del ANOVA de las hembras de las distintas poblaciones estudiadas.

4.4.1.6. Análisis Canónico hembras:

El MANOVA es significativo y nos indica que existen diferencias significativas entre las poblaciones tratadas para las variables estudiadas (Lambda de Wilks = 0.0336; F = 10.73 con 126 y 2000 g.d.l., p < 0.0001).

Al igual que en el análisis de los machos, las muestras de hembras por grandes macizos pirenaicos nos proporcionan una discriminación en tres grupos distintos que corresponden a las tres especies descritas. La estructura factorial de las variables canónicas se encuentra en la tabla 2.6.

Los dos primeros ejes explican el 88.6 % de la varianza total y proporcionan una discriminación en tres grupos (ver fig. 2.5).

Como en el análisis de los machos, el eje 1 separa las muestras del Pirineo central (*A. borvali*) y Valle de Arán (*A. arancol*) en su parte positiva, de las del Pirineo centro-oriental (*A. aureoli*) en su parte negativa. Este eje, que explica el 77.2 de la varianza total, proporciona en su parte negativa donde se encuentran bien separadas las poblaciones de *A. aureoli*, valores altos de pto. del vientre, dorsalia y de gularia, y valores bajos de θ T, frecuencia del oto. postocular-parietal, femoralia y circumanalia. Las tendencias inversas caracterizan a las poblaciones situadas en la parte positiva de dicho eje (Pirineo central y Valle de Arán).

Tabla 2.11.- Parámetros estadísticos de las hembras de las distintas poblaciones estudiadas.

129

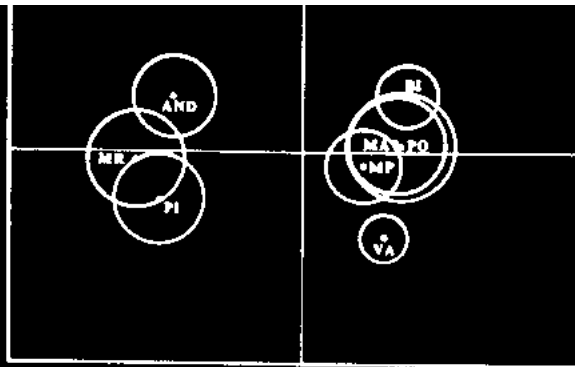


Fig. 2.5.- Resultados del ACEI, para las distintas muestras de hembras de las poblaciones estudiadas. Se representan los dos primeros ejes (86.6% de var. explicada) con la posición de los centroides de las poblaciones y sus círculos de confianza. Mismas abreviaturas que en Fig. 2.1.

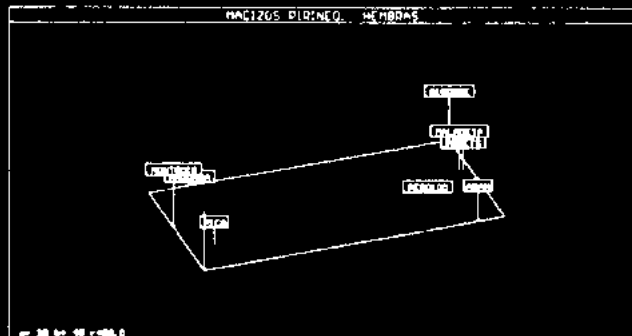


Fig. 2.6.- Hembra. Representación tridimensional de la posición relativa de los centroides de las poblaciones estudiadas. Los tres primeros ejes dan cuenta del 92.7% de la variancia total.

través de las unidades pirineo-oriental (*A. bonnali*). La parte negativa del eje, hacia donde se segregan las poblaciones aranesas se caracterizan por valores altos de *e* M y *e* T, y bajos de *f*emorales, *d*orsales, *v*entrals, longitud relativa del miembro posterior, *g*ranulos supraciliosos y *c*ircumanales. Tendencias inversas caracterizan a las poblaciones pirineo-centrales.

Al igual que en los machos, el eje 3 nos separa poblaciones dentro de cada uno de los grupos definidos. Los tres primeros ejes nos explican el 92.7% de la variabilidad total. La parte positiva de este eje presenta valores altos de *l*amelias, *p*tos. del vientre, *g*ularis y *f*emorals, y bajos sobre todo para el *e* timpanica. La representación en tres dimensiones (fig. 2.6) nos muestra que dentro de las poblaciones del Pirineo central (*A. bonnali*) nos quedan separadas también Bigorre y Maladeta-Algüestortes en su parte positiva respecto a Monte Perdido y Poeta-Pta. Suelza en su parte negativa. Las poblaciones del Valle de Arán se mantienen en la parte positiva, y la única diferencia con el análisis de los machos es que en el grupo de Pirineo centro-oriental, Andorra se sitúa en la parte negativa del eje junto con Pica d'Estats, mientras que Montrouls permanece en la parte positiva.

Las coordenadas relativas a los centroides y sus círculos de confianza se dan en la tabla 2.7.

Sobre la proyección de los dos primeros ejes, en el grupo pirineo central (*A. bonnali*) no existe solapamiento entre las poblaciones de Bigorre y de Monte Perdido, mientras que las de Poeta-Pta. Suelza y Maladeta-Algüestortes se solapan completamente entre sí y parcialmente con las dos anteriores. Las poblaciones de Valle de Arán (*A. araneica*) están menos diferenciadas de las del Pirineo central (*A. bonnali*) que en el análisis de los machos. Esto se debe a que caracteres dimórficos y más desarrollados en los machos como la longitud relativa de las patas o la puntuación ventral, que separan bien a los machos de *A. araneica*, en las hembras que son mucho más uniformes en cuanto a proporciones y diseño oscuro, no se encuentran tan desarrollados y no permiten una tan correcta separación de muestras.

En el grupo pirineo centro-oriental (*A. aurelioi*), no presenta

Andorra.

La escasa distancia entre los controlados de *A. oronca* y los de las poblaciones de *A. bonnali*, revela que la distinción entre éstas no es tan sencilla basándose en su morfología externa. Ambas especies fueron consideradas como formas subspecíficas de un mismo taxón: *A. bonnali bonnali* y *A. bonnali oronica* (ARRIBAS, 1993 b). Sin embargo el estudio osteológico (ver capítulo 4), así como los cariotipos (ODIERNA et al., 1994, 1998 y en prensa) y la electroforesis de aloenzimas (MAYER & ARRIBAS, 1996) indican claramente que se trata de dos especies bien diferenciadas entre sí. Sin embargo, su diferenciación morfológica externa no es muy acusada: ambas especies tienen un aspecto perfectamente distinguible por "Juz" (es decir, por un conjunto de rasgos morfológicos poco definibles categóricamente pero que con la práctica, permiten al observador experimentado distinguir sin dudas ambos taxones): *A. oronica* presenta un aspecto más "viviparóide", con sus miembros y cabeza cortos y su aspecto granuloso debido al gran tamaño de sus escamas dorsales, respecto al aspecto más "podárrico" que tiene *A. bonnali* (ARRIBAS, 1993 b).

Ambas especies ilustran bien el problema de la identificación, no siempre fácil, entre especies de lagartijas. Paradójicamente, *A. aureola*, que desde el punto de vista cariológico y genético es mucho más cercana a *A. bonnali*, es muy distinta morfológicamente (en su coloración y osteología, principalmente).

Sin embargo, no podemos hablar de especies gemelas o cripticas (MAYR & ASHLOCK, 1991), ya que como se observa en ambos análisis canónicos de poblaciones, ambos taxones son perfectamente distinguibles. De hecho, no son más similares que otras especies del mismo grupo o géneros parecidos. Entre las lagartijas del grupo de *L. saxicola* se dan especies tan parecidas entre sí o más que éstas, y a la vez se encuentran especies difícilmente distinguibles entre ellas y que ni siquiera son necesariamente muy cercanas, como por ocurre por ejemplo entre *Archaeolacerta cyreni* y *L. valentini karstkyreni*.

Las dificultades surgen principalmente por dos causas:

que especies diferenciadas incluso desde hace 20 millones de años (BÖHME & CORTI, 1993; MAYER & BENYR, 1994) y pertenecientes a géneros distintos tengan aspectos muy similares.

b) El elevado polimorfismo de las especies, que dentro de modelos de diseño y coloración similares, presentan soluciones paralelas ante los parámetros ambientales, con parecidos morfológicos extraordinarios frente a los mismos condicionantes del medio (plezomorfismo), lo que dificulta más, aún si cabe, su identificación.

En el caso de las lagartijas de alta montaña de los Pirineos, la diferenciación morfológica no ha corrido paralela al proceso de especiación alopatrida, y se expresa sobre todo debida a causas o fuerzas externas que han impulsado esa diferenciación, sean la explotación de distintas zonas adaptativas (hábitat saxícola versus hábitat más terrestre-gliareícola), sea efecto fundador y rápida deriva de poblaciones hacia el límite del área primitiva común de distribución.

Por otra parte, parece probable que los mecanismos de reconocimiento intraespecíficos en estos lacértidos, residan en la vista (diseños oscuros y coloración), en el olfato (feromonas), o en la conducta: mientras que la folidoais puede permanecer invariante durante largos periodos de tiempo (esta es la morfología sensu WAKE et al, 1983).

4.4.1.7. Algoritmo de agregación, hembras

4.4.1.7.1.- Método UPGMA.

Las distancias de Mahalanobis entre poblaciones se dan en la tabla 2.8. El dendrograma resultante de la agregación mediante el método UPGMA de las muestras (fig 2.7) choca a primera vista por el grado de diferencia entre poblaciones y especies notablemente inferior al que existía entre los machos. Ésto se debe a que, como explicamos más arriba al tratar el dimorfismo sexual, los machos presentan una mayor cantidad de diferenciación entre poblaciones y taxones que las hembras. Esta diferenciación viene dada por las

que esp
& CORR
tengan
by
diseño
parámet
los mán
aún si c
En
diferenci
alopátrid
impulsad
adaptatr
fundador
común d
Por
intraespe
coloració
puede p
morfológ

4.4.1.7.2

4.4.1.7.1

Las

El dendro

muestras

poblacion

Ésto se de

los macho

y taxone

y oca
fendm
MBLL

de los

puea.

6.36.

(7.94.

de 0.9

poblac

poblac

12.00

F
centrode
de Maha

... y con mayor rango de variación entre los machos que en las hembras). Este fenómeno está bastante extendido entre los *Leucoroides* (ver p. ej. PEREZ MELLADO & CALINDO VILLARDON, 1986).

El patrón de diferenciación entre las poblaciones es en todo paralelo al de los machos ($r = 0.96$), pero las diferencias no están tan exageradas. Así pues, la diferenciación entre poblaciones de la misma especie va desde 1.85 a 6.36, mientras que el valor mínimo entre especies es sólo un poco superior (7.94, entre *A. bonnali* y *A. aranica*). El coeficiente de correlación cofenética es de 0.9613 y demuestra una baja distorsión en el dendrograma.

Dentro de *A. bonnali* hay un escalonamiento en la diferenciación de las poblaciones, sin saltos bruscos, uniéndose por su mayor afinidad las poblaciones del Pirineo central, y apareciendo, al igual que en el dendrograma

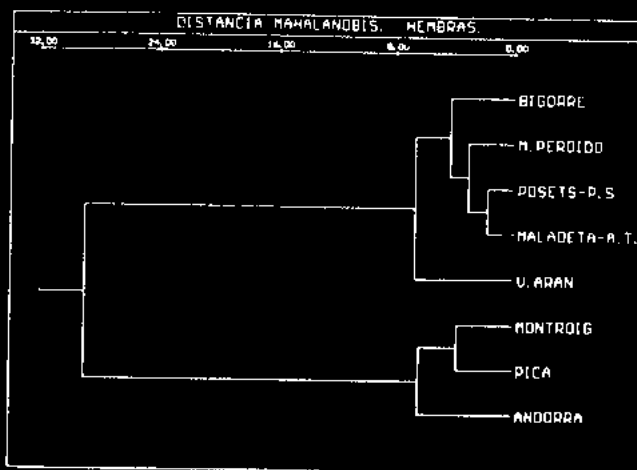


Fig. 2.7.- Dendrograma resultante de la agrupación mediante el método UPGMA de los centros de las hembras de las distintas poblaciones estudiadas en función de las distancias de Mahalanobis entre ellas (Tabla 2.8). El coeficiente de correlación cofenética es de 0.96.

individuales a cada una de las restantes poblaciones de *A. bonnali*, se observa que los ejemplares de Bigorre son más similares a los Poets-Maladeta (7.51) que a sus geográficamente más cercanos de Monte Perdido (10.3).

En cuanto a *A. aranica*, la población de Andorra es la más diferenciada, no sólo de esta especie sino también de toda la variabilidad intraspecífica de las muestras aquí estudiadas.

4.4.1.7.2. Árbol de mínima extensión - Hembras.

El árbol de mínima extensión entre las muestras de hembras es muy similar al de los machos (Tabla 2.12, fig. 2.8).

Al igual que en el de los machos, la mayor diferencia se da entre dos poblaciones pertenecientes a dos especies distintas, la de Monte Perdido (*A. bonnali*) y la de Andorra (*A. aranica*). Es interesante comprobar como la

MST - DISTANCIAS DE MAHALANOBIS - HEMBRAS

i	j	distancia
BIGORRE	POSETS-P.S.	3.260000
POSETS-P.S.	MALADETA-A.T.	1.850000
POSETS-P.S.	M. PERDIDO	2.710000
MALADETA-A.T.	V. ARAN	5.160000
M. PERDIDO	ANDORRA	20.700000
ANDORRA	MONTROIG	6.090000
MONTROIG	PICA	3.810000

Tabla 2.12.- Distancias mínimas de agrupación entre poblaciones para la construcción del árbol de mínima extensión (MST, Minimum Spanning Tree) entre los centros de las muestras de hembras.

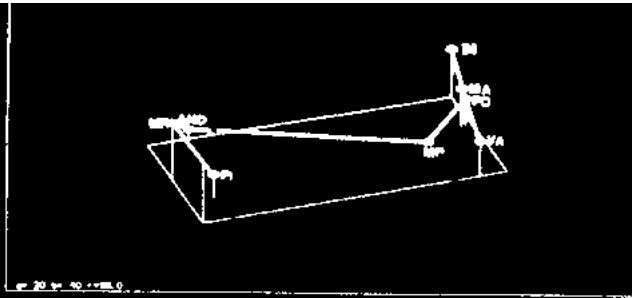


Fig. 2.6. Representación tridimensional del árbol de mínima extensión entre los centroides (MST) de las muestras de hembras de las distintas poblaciones estudiadas. Muevas abreviaturas que en la fig. 2.1.

diferencia entre la de Valle de Arán (A. aranícol) y Maladeta-A. Tortes (A. bonnali) es en el caso de las hembras bastante baja, mayor que cualquier distancia entre poblaciones de A. bonnali, pero menor por ejemplo que alguna de las distancias interespecíficas de A. aurelioi.

Dentro de A. bonnali la población más diferenciada es de nuevo la de Bigorre, mientras que las más similares las de Posets-Pta. Suelza y las de Maladeta-A. Tortes, diferenciándose algo más la de Monte Perdido respecto a Posets-P. Suelza, y sobre todo, la de Bigorre respecto a esta última.

Dentro de A. aurelioi, las mayores diferencias se dan entre Andorra y Montroig, mientras que el algoritmo nos relaciona más estrechamente a esta última con Pica d'Estats.

4.4.1.8. Análisis discriminante de grupos múltiples.

El algoritmo discriminante que deriva del análisis canónico (ver tabla 2.10), nos clasifica incorrectamente en buena parte los caracteres estudiados a un ejemplar de cada población de A. bonnali como A. aranícol. Por poblaciones,

los errores cometidos se refieren por lo que ninguna población alcanza el 75 % de distinguibilidad.

Tal análisis nos clasifica erróneamente a 17 hembras de A. aranícol como A. bonnali (3 en Bigorre, 7 en M. Perdido, 3 en Posets-Pta. Suelza y 4 en Maladeta-A. Tortes) y una como A. aurelioi (la Pica d'Estats), lo que constituye una clasificación correcta del 83.81 % de los ejemplares.

Por último, este método nos clasifica incorrectamente un ejemplar de la población de Pica d'Estats con A. aranícol y otro con M. Perdido, y también uno de Andorra como perteneciente a A. bonnali (Bigorre). Dentro de A. aurelioi, el 76.92 % de Montroig son clasificados correctamente, el 71.42 de Pica d'Estats (que se confunden sobre todo con Montroig) y el 83.78 % de los ejemplares de Andorra, lo que arroja una mejor discriminación de las poblaciones que en A. bonnali.

El número total de individuos mal clasificados por poblaciones es de 90 (probabilidad de error = 0.27) pero éstos se distribuyen en su gran mayoría entre poblaciones distintas dentro de la especie correcta.

4.4.2. DIFERENCIAS GLOBALES ENTRE ESPECIES.

MACHOS

Como queda demostrado más arriba, los métodos estadísticos utilizados permiten la distinción de tres taxones (morfoespecies) en los Pírricos.

Los parámetros estadísticos para cada una de las variables, así como los resultados del ANOVA y *post-hoc* a posteriori se dan en la tabla 2.13.

En ella se observa que existen gran número de diferencias altamente significativas entre las tres especies. Las variables que mayor capacidad discriminadora tienen (valores de F más altos) son gularia, dorsalia, ventralia y timpánica, mientras que las variables que peor discriminan entre especies

73 46 61
 única como
 las y 4 en
 instituye
 pliar de la
 mbén uno
 arellot, el
 a d Estata
 plares de
 que en A.
 es de 90
 mavona
 utilizados
 on
 como los
 3
 altamente
 capacidad
 ventralia
 especies

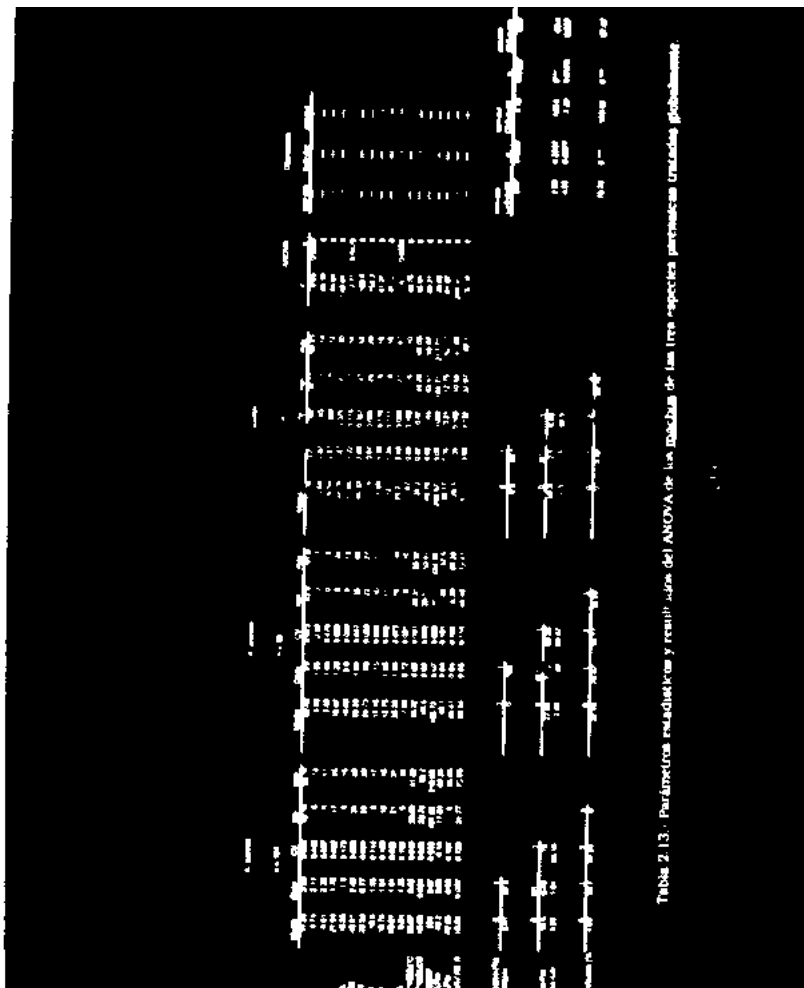


Tabla 2.13. Parámetros estadísticos y resultados del ANOVA de las medidas de las tres especies peruanas: Unidades globales.

4.4
 obt
 sig
 dis
 obe
 pu
 esc
 esp
 a J
 adv
 los
 ecu
 0.00
 0.00
 0.04
 0.03
 0.04
 0.02

Tabla 2.13. Parámetros estadísticos y resultados del ANOVA de las medidas de las tres especies peruanas: Unidades globales.

difere de forma altamente significativa de *A. bonnali* y *A. oronotus* en la frecuencia del contacto postocular-parietal; así como, las tres especies difieren entre sí de forma altamente significativa en su puntuación ventral.

4.4.2.1. Análisis discriminante lineal. Machos.

De forma simplificada, para seis caracteres de fósiles que pueden ser obtenidos en el campo de cualquier ejemplar in uso, hemos obtenido la siguiente fórmula de discriminante lineal, que aunque menos efectiva que la discriminación por los ejes canónicos, puede servir de forma eficiente para obtener la clasificación de animales dudosos. Se ha obtenido una ecuación para cada una de las especies. Sustituyendo los valores de número de escamas en las ecuaciones, se obtiene la probabilidad de que pertenezca a la especie de la ecuación dada. Aquella ecuación cuya solución sea más cercana a 1 es la de la especie a la que pertenece el individuo en cuestión (debe advertirse que pueden darse valores superiores a uno o inferiores a cero, para los cuales truncamos a uno o cero, según corresponda por proximidad). Las ecuaciones obtenidas son:

$$P (A. bonnali \neq) = -2.795983 + 0.073018 * GULARIA + 0.000679 * DORSALIA + 0.093502 * VENTRALIA + 0.090665 * FEMORALIA + 0.008679 * LAMELLAE + 0.1786378 * CIRCUMANALIA.$$

$$P (A. oronotus \neq) = 6.158982 + 0.001038 * GULARIA + 0.045278 * DORSALIA - 0.1452631 * VENTRALIA - 0.013568 * FEMORALIA + 0.031302 * LAMELLAE - 0.097671 * CIRCUMANALIA.$$

$$P (A. aureliot \neq) = -2.382970 + 0.071980 * GULARIA + 0.045855 * DORSALIA + 0.051761 * VENTRALIA - 0.077100 * FEMORALIA + 0.022623 * LAMELLAE - 0.080868 * CIRCUMANALIA.$$

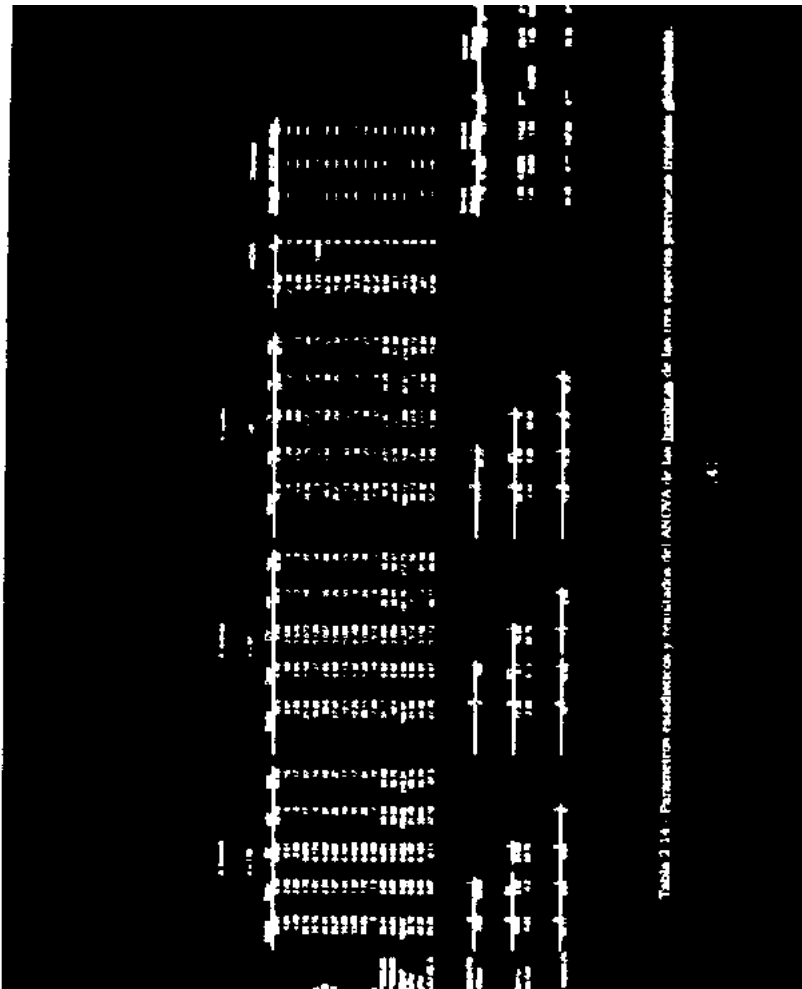
los en la
e diferen

ueden ser
tenido la
va que la
nte para
ecuación
umer de
ezia a la
o cercana
on debe
em para
adl Las

ARIA
RALIA

ARIA
RALIA +

ARIA +
RALIA



clasi
(91.7
A. d
% d

HIEM

EM C
En 4
signi
discr
collar
contá
altam
frecu
estre
hemf
altam
contá

4 4 2

discr

0 001
0 011

Table 2.14 - Parametric estadísticas y resultados del ANOVA de las hembras de las tres especies parietales (incluidas globalmente).

(91.17 % de clasificación correcta); y finalmente, clasifica correctamente 116 *A. aurelia* e incorrectamente 411 como *A. bonnali* y 3 como *A. aranea* (96.8% de clasificación correcta).

HEMBRAS

Los valores globales de faldatos y biometría en cada una de las especies, así como los resultados del ANOVA por variables, se detallan en la tabla 2.14. En ella se observa que existen gran número de diferencias altamente significativas entre las tres especies. Como variables con un alto poder de discriminación están dorsalía, gularia, ventralia y a timpania, mientras que collaría se revela sin capacidad discriminatoria entre las especies. De los contactos entre escamas, *A. aurelia* presenta diferencias muy significativas y altamente significativas con *A. bonnali* y *A. aranea*, respectivamente, en la frecuencia del contacto rostral internasal (que aunque en general mucho más estrecho en *A. aurelia* que en *A. aranea* o *A. bonnali*, falta incluso en algunas hembras de la primera especie). *A. aurelia* también presenta diferencias altamente significativas respecto a las otras dos especies en la frecuencia del contacto postocular parietal.

4.4.2.2. Análisis discriminante lineal - Hembra

Al igual que para los machos, hemos obtenido una fórmula de discriminante lineal para cada especie:

$$P [A. bonnali \#] = -2.008083 + 0.032850 * GULARIA + 0.001470 * DORSALIA + 0.027754 * VENTRALIA + 0.1384137 * FEMORALIA + 0.011245 * LAMELLAE + 0.1156297 * CIRCUMANALIA$$

0.76
0.05
0.04

Disc
clasi

A. x

(4 co

bonnali

ente 110

el 1987

especies.

bla 2 14

ltament.

oder de

stras que

De los

rativas y

te en la

cho más

algunas

erencias

encia del

mula de

ARIA

RALLA

0.064279°CIRCUMARALLA.

$$P(A. aurelix 89) = -2.143100 + 0.064855^{\circ}GULARIA + 0.063498^{\circ}DORSALIA + 0.059807^{\circ}VENTRALIA - 0.074039^{\circ}PIREORALLA - 0.048714^{\circ}LAMPILLAS - 0.061350^{\circ}CIRCUMARALLA.$$

Estas variables nos clasifican correctamente 103 *A. bonnali* e incorrectamente 16/112 como *A. aronica* y 4 como *A. aurelix* (88.56 % de clasificación correcta).

Clasifica correctamente a 81 *A. aronica* e incorrectamente a 16/113 como *A. aronica* y 3 como *A. aurelix* (83.50 % de clasificación correcta).

Finalmente clasifica correctamente 80 *A. aurelix* e incorrectamente a 8/114 como *A. aronica* y 4 como *A. aronica* (90.9 % de clasificación correcta).

4.4.3.- VARIABILIDAD INTRASPECÍFICA.

4.4.3.1.1.- Descripción puntual de *A. bonnali*.

Largura de tórax pequeña hasta 64.1 mm de LCCI, con cabeza, patas y cola de longitud normales en el grupo.

Dorso de color pardogrisáceo, en ocasiones con un reflejo oliváceo. A lo largo del dorso pueden haber dos líneas paravertebrales de manchas o concentrarse éstas en la parte anterior. En algunos ejemplares (especialmente machos), estas manchas delimitan una zona central más oscura. Usualmente las líneas dorsolaterales claras no están marcadas, o como mucho lo están en la parte más anterior del cuerpo. Bandas laterales (temporales) marrones muy oscuras, a veces más difuminadas, pero en general uniformes. Banda lateral inferior presente. Vientre de color blanco, en los machos con una puntuación oscura poco desarrollada en comparación con las otras especies del género. A veces, la pantorrilla puede presentar un ligero color amarillento. Raramente existen puntos azules en las ventrales más externas. Ver la variación de los diseños dorsales en las láminas 1 y 2.

Rostral en contacto con la internaal y sup-anasal con la leveal. Contacto entre la postocular y la parietal frecuente (más del 75 %). Maseterica y timpánica bien desarrolladas, de tamaño intermedio entre las otras dos especies pirenaicas, con dos ramitas entre ellas (en ocasiones una, pero son más pequeñas que en *A. aronica*). Valores de folículos (dorsales, gularia, ventral) intermedios entre los de las otras dos especies pirenaicas. Escama anal grande, especialmente en las hembras. Los valores de folículos de la especie se encuentran en las tablas 2 13 (89) y 2 14 (88).

NEO

BI

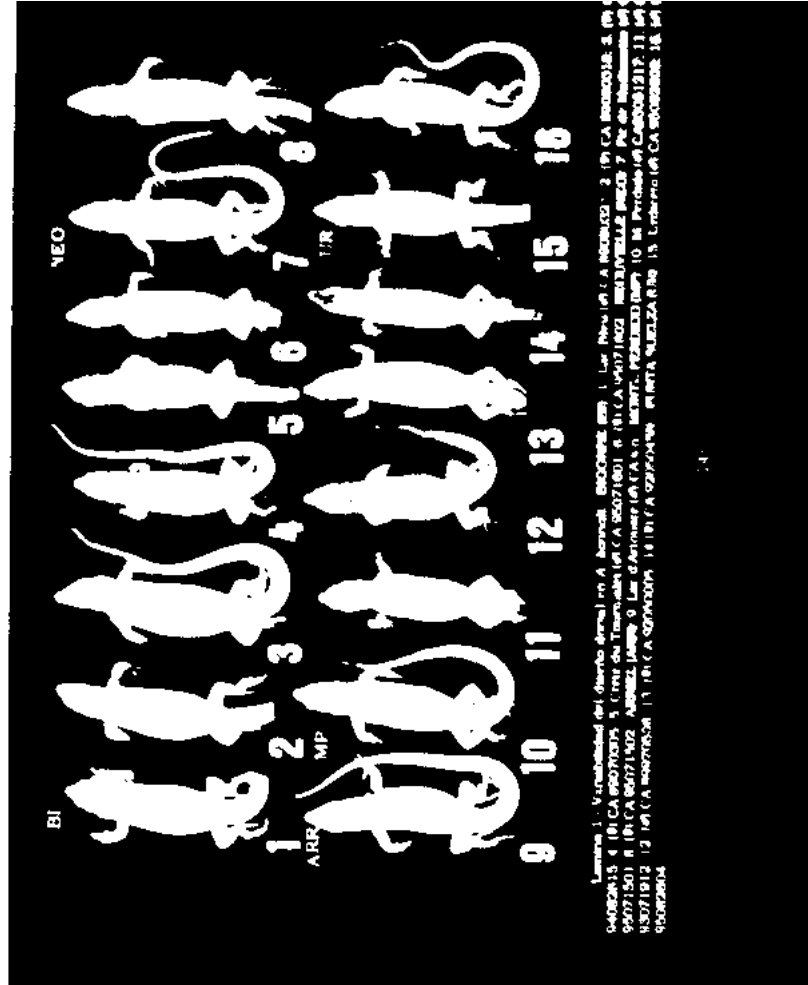
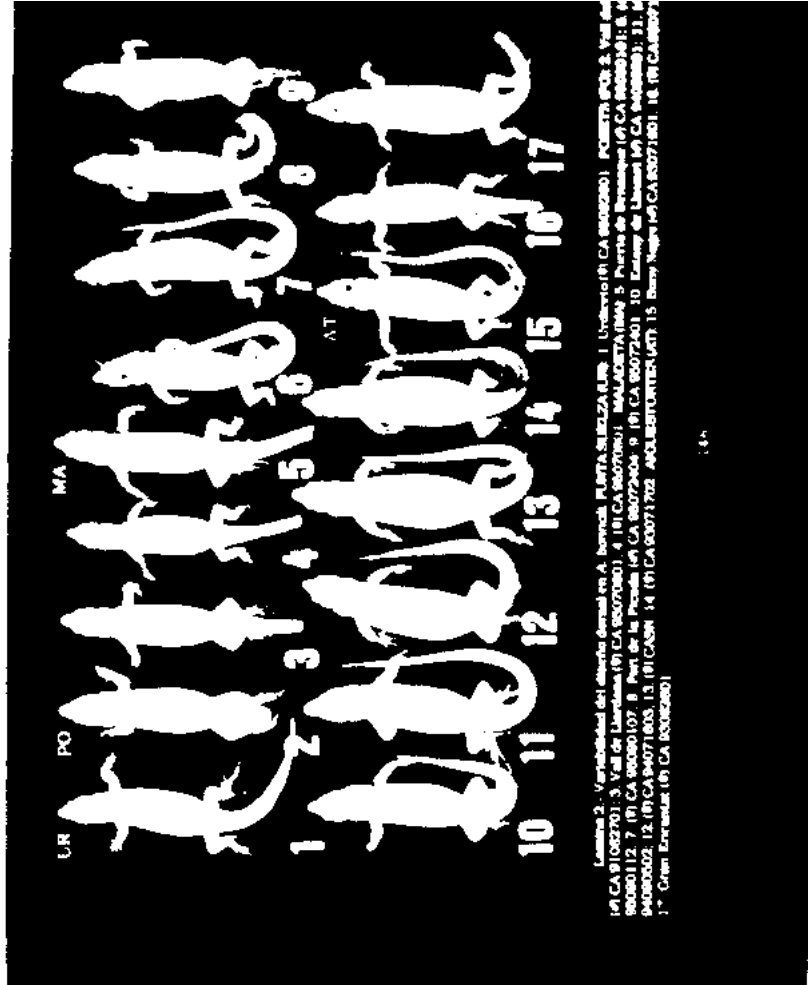
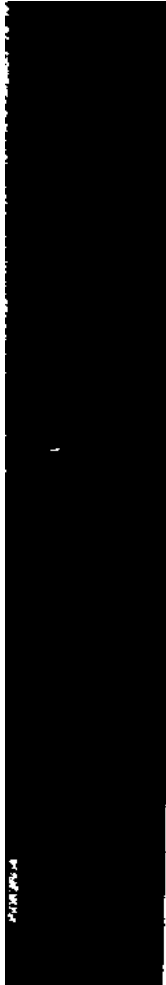


Table 2.15. Parámetros estadísticos y resultados del ANOVA por poblaciones de *A. bursalis*.

Table 2.16. Parámetros estadísticos y resultados del ANOVA detallado por poblaciones de *A. bursalis* (Gibbiana).

4.4.3.1.2.- Variabilidad intrapoblacional en *A. bonnali*

Los valores de los distintos parámetros estadísticos detallados para todas las muestras así como sus diferencias en el ANOVA, se dan en la tabla 2.15 (¶¶) y 2.16 (¶¶).

En el análisis canónico, se da un gran solapamiento entre los centroides de las distintas poblaciones, excepto entre Bigorre y Monte Perdido, que no obstante solapan parte de sus círculos de confianza con las otras poblaciones, sobre todo M. Perdido (ver figs 2.1 y 2.5 para machos y hembras respectivamente).

Si observamos los algoritmos de agregación de los machos y hembras, tanto Posets-Pta. Suelza como Maladeta-A. Torres son muy parecidas entre sí y también con M. Perdido-Artiel (figs. 2.3 y 2.7 para machos y hembras respectivamente).

Aunque en general el nivel de discriminación es bueno, sólo en el caso de los machos la población de Bigorre sobrepasa el 75 % de distinguibilidad (MAYR, 1969) respecto a las otras muestras (84.21 en esta población), mientras que en las hembras tampoco se alcanza este valor.

El marcado grado de diferencia de la población de Bigorre se hace patente también en el árbol de mínima extensión. Además, como veremos más tarde, esta población presenta igualmente rasgos osteológicos propios, por lo que podría ser la única población de *A. bonnali* con diferencias de rango subspecífico respecto a las del eje axial. Al tratarse de la localidad típica de la especie, son las lagartijas del Pirineo axial las que deberían portar el epíteto subspecífico. Estas diferencias se corresponden bien con la posición geográficamente excéntrica del macizo de Bigorre respecto al eje de la cadena pirenaica. Es interesante comprobar que la mayor diferencia de Bigorre es con M. Perdido. Ambas muestran una notable divergencia entre sí pero están ligadas a otras poblaciones centropirenaicas.

El análisis parcial de las muestras del Macizo de Neouvielle y de la zona del Col del Tourmalet demuestra que son, en cierto modo, algo intermedias entre las del Pirineo axial y las de Bigorre; ya que, mientras que los machos

Puede decirse que las muestras estudiadas de Neouvielle, que forma el paso natural entre Bigorre y el Pirineo axial, son distintas tanto de Bigorre como de Monte Perdido, y más afines a Bigorre o bien a Posets-Pta. Suelza, según el sexo. En cierto modo, los resultados dispares de afinidad para machos y para hembras que se efectuaron, previos a la fusión de muestras, sugieren que las poblaciones de Neouvielle y de la zona del Col del Tourmalet hacen de puente (es decir, que son intermedias) entre las de Bigorre y las de la cadena axial. El único ejemplar estudiado del macizo de Artiel parece ser algo más afín a las poblaciones de Bigorre que a las de Monte Perdido.

El MANOVA detecta diferencias entre estas poblaciones e individuos (Bigorre, Neouvielle, Artiel y M. Perdido) (¶¶: $F = 1.9750$, 80 y 336 g.d.l., $p < 0.0001$; ¶¶: $F = 1.8833$, 80 y 322 g.d.l., $p < 0.0001$), por lo que la distinguibilidad de las muestras de Bigorre parece clara.

Las poblaciones de Monte Perdido parecen constituir también una población moderadamente diferenciada, pero con pasos intermedios y gran afinidad con el resto de poblaciones del Pirineo central (principalmente con Posets). De hecho, la población de la Punta Suelza resulta ser intermedia entre M. Perdido y Posets, y al igual que en el caso de Neouvielle, mientras que los machos son más similares a Posets, la hembra estudiada es algo más afín a la muestra de Monte Perdido. No obstante, las tres poblaciones deben ser consideradas como virtualmente idénticas, ya que el MANOVA no detecta diferencias significativas entre ellas en ninguno de los sexos (¶¶: $F = 1.0448$, 40 y 187 g.d.l., NS. ¶¶: $F = 1.5651$, 32 y 74 g.d.l., NS).

La posición de Posets presenta un marcado carácter intermedio entre las poblaciones que la rodean. En el caso de los machos aparece más cercana a Monte Perdido, mientras que en el caso de las hembras, la muestra fusionada de Posets-Pta. Suelza resulta más afín a Maladeta y Aigüestortes. En ambos casos la separación es poco significativa y no existen marcadas diferencias entre las tres poblaciones, ya que el MANOVA tampoco detecta diferencias significativas entre ellas.

Lo mismo puede decirse de la muestra de Aigüestortes, cuya afinidad se resuelve claramente con Maladeta, aunque, mientras que las hembras no son

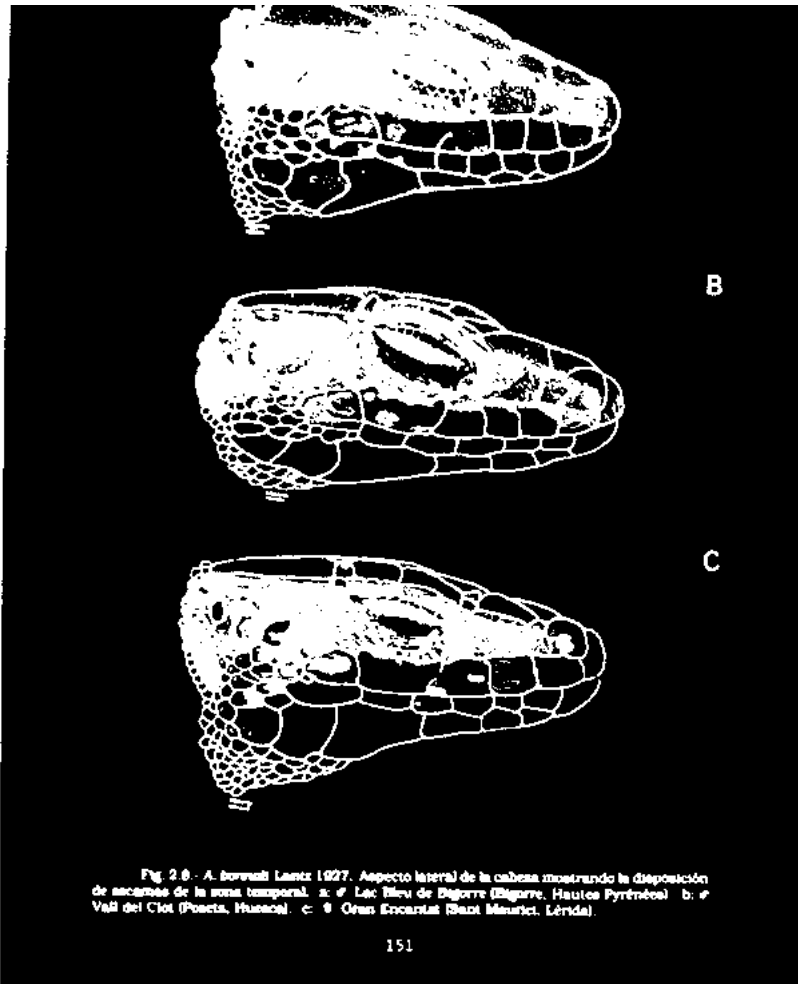


Fig. 2.6 - *A. boronali* Lanza 1927. Aspecto lateral de la cabeza mostrando la disposición de escamas de la zona temporal. a. ♂ Lac Biou de Bigorre (Bigorre, Hautes Pyrénées). b. ♂ Vall del Ciol (Poëta, Huesca). c. ♂ Oran Encantat (Saint-Maurice, Lérida).

detecta diferencias entre las tres poblaciones del macizo de la Maladeta estudiadas y la muestra del Muntanyó de Lloca (40: $F = 2.0828$, 46 y 50 g.d.l., $p < 0.0005$; 80: $F = 1.3838$, 64 y 84 g.d.l., NS).

Resumiendo, la distribución espacial de las poblaciones en los dos primeros ejes (figs. 2.3 y 2.7) nos sugiere que todas las poblaciones de *Archaeolacerta boronali* del Pirineo central son taxonómicamente afines y sin discontinuidades marcadas, por lo tanto la especie debe considerarse por el momento, y a falta de un análisis más profundo de las poblaciones bigurdanas, como monotípica.

No se aprecian clinas claras en ningún carácter morfológico. Cada población se diferencia de forma independiente y estocástica, ligada probablemente a fenómenos de deriva genética y a la adaptación a las condiciones locales del medio. En general se aprecian diferencias reducidas entre las distintas poblaciones.

4.4.3.1.3 - Conclusiones

- 1) Se considera provisionalmente a *A. boronali* como monotípica.
- 2) La población más diferenciada es la de Bigorre, que no obstante, presenta pasos aparentemente intermedios con otras poblaciones de la cadena axial. La designación de las poblaciones axiales como subespecie necesita de un estudio detallado de las poblaciones intermedias de Neouvielle y zona sur del macizo de Bigorre, así como las más occidentales (Arriel).
- 3) El único ejemplar estudiado de Arriel, parece desde el punto de vista de su folidosis cercano a Bigorre y en menor medida a M. Perdido.
- 4) Las poblaciones de M. Perdido, Pta. Suelza y Poëta, son prácticamente indistinguibles entre sí.
- 5) Las poblaciones de Maladeta son muy afines entre sí y muy similares al conjunto pirenaico central arriba reseñado; mientras que algunos ej. de Aigüestortes parecen algo más diferenciados.
- 6) Las diferencias encontradas en los ejemplares de Aigüestortes las

Maladeta
30 g.d.l.

En los dos
ciones de
nes y sin
re por el
blaciones

o Cada
a. ligada
on a las
reducidas

ora
obstante,
la cadena
cesita de
zona sur

o de vista

ets, son

similares
os ej. de
ortes las

El estudio de una población al nivel de su área de distribución, pudiera tratarse realmente de una diferenciación local. Por el momento los hemos tratado como afines al resto de poblaciones de la Maladeta.

7) El esquema de las poblaciones sugiere un aislamiento de la población de Bigorre (al menos la de la zona del Lac Bleu, en la vertiente norte de este macizo) más antiguo que entre el resto de poblaciones de la cadena axial, seguramente postglacial en todos los casos. Esta diferenciación también podría ser una consecuencia de un fuerte efecto fundador y deriva genética de las poblaciones que habitan la vertiente norte de Bigorre.

153

4.4

y co

del d

maci

habi

% de

ocaa

encu

las e

hemi

algun

pued

Posto

Indiv

temp

grand

femor

tabla

a hemos

oblación

de este

na axial.

también

ética de

Lagartija de tamaño pequeño (hasta 68.8 mm de LOCI), con cabeza, patas y cola relativamente cortas.

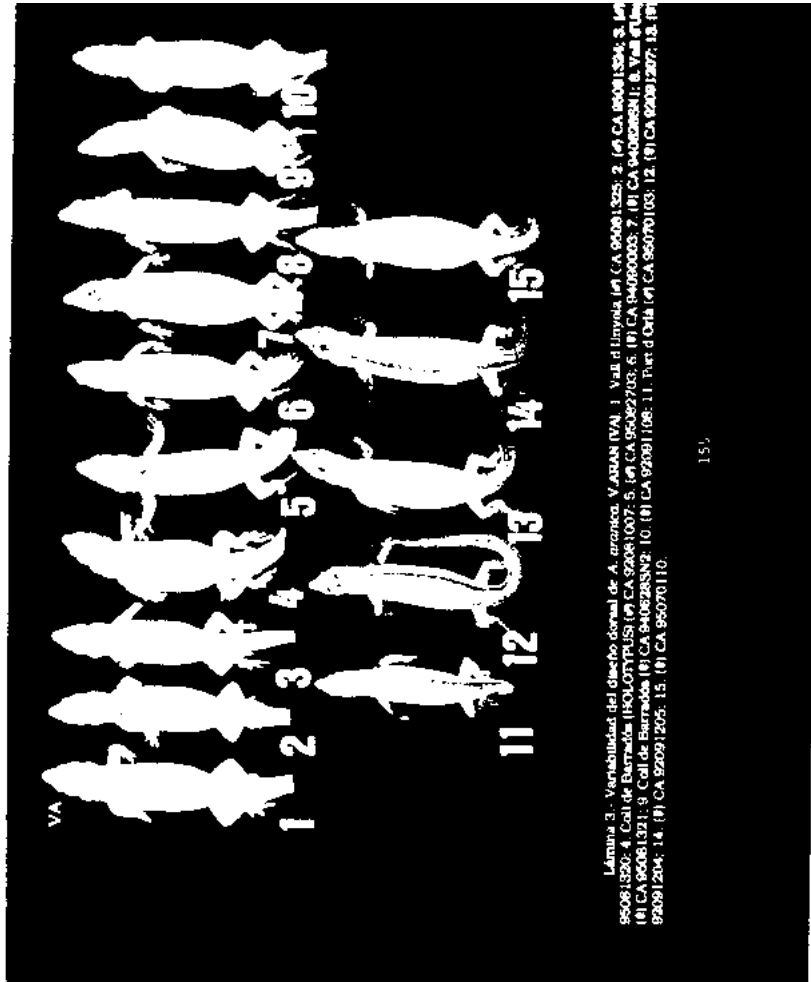
Dorso de color pardogrisáceo, más o menos claro u oscuro según el color del sustrato habitado), en ocasiones con un ligero reflejo oliváceo. Algunos machos presentan dorsos con un fuerte color verde malaquita sobre los tonos habituales (12 %). A lo largo del dorso existen dos líneas paravertebrales (80 % de los machos, 60 % de las hembras). vientre blanco, no pigmentado, en ocasiones con reflejo -no pigmento- azulado o verdoso. La zona ventral se encuentra frecuentemente manchada de negro en los rebordes anteriores de las escamas, especialmente en los machos (90 % de los machos y 30 % de las hembras). Raramente existen puntos azules en las ventrales más externas de algunos machos (10 %). La variabilidad de los diseños dorsales de *A. aranica* puede ser observada en la lámina 3.

Rostral en contacto con la internasal y supranasal con la loreal. Postocular y parietal frecuentemente en contacto (más del 60 % de los individuos). Prácticamente siempre una disposición particular en la zona temporal, con tres grandes escamas (masetérica, timpánica y una escama grande en forma de cuña entre ambas). Valores bajos de dorsalia, ventralia y femoralia. Los valores globales de folidosis para esta especie se dan en las tablas 2.13 (44) y 2.14 (88).

154



patas
 el color
 algunos
 tonos
 es (80
 do, en
 tral se
 ves de
 de las
 nas de
 rantra
 boreal.
 de los
 zona
 scarna
 ralla y
 en las



Lamina 3. - Variedades del género *A. arizonae* de *A. arizonae*. V. JAZAN (VA). 1. Val d'Orléans (VA) CA 95081325; 2. (VA) CA 95081324; 3. (VA) 95081323; 4. Coll de Barrados (BB) ONTARIO (VA) CA 95082725; 5. (VA) CA 95082726; 6. (VA) CA 94060003; 7. (VA) CA 94060001; 8. Val d'Orléans (VA) CA 95081324; 9. Coll de Barrados (BB) CA 94062835; 10. (VA) CA 95081106; 11. Port d'Orléans (VA) CA 95070103; 12. (VA) CA 95081307; 13. (VA) 95081204; 14. (VA) CA 95081205; 15. (VA) CA 95070110.

15)

E
 arizonae
 tamaño
 y los res
 El
 nos ofre
 En
 tres de
 Barrados
 equidista
 hembras
 dos a Ori
 en el cas
 acepta la
 1.0954.
 La
 producida
 localidad
 patas por
 Archaeol
 meteoriza
 habitat e
 constituy
 saxícola.
 morfología

del Coll
 zona tem
 tiempo
 presenta

En nuestro análisis general hemos tratado todas las muestras de *A. arizonae* como una sola, debido a lo diminuto de su área y a la dispersidad de tamaño de las muestras.

No obstante, existen diferencias entre las poblaciones de la zona del alto Pirineo (Port d'Orléans) y las de Barrados, ya que las primeras presentan patas y plécos más largos que las segundas. Los parámetros estadísticos y los resultados del ANOVA se dan en la tabla 2.17 (♂) y 2.18 (♀).

El estudio conjunto de las grandes muestras y los individuos aislados nos ofrece el siguiente panorama:

En el caso de los machos, el individuo de la zona de Canejan (EBD) y tres de los ejemplares de *Liat* estudiados se clasifican con la muestra de Barrados, mientras que un cuarto individuo de *Liat* está más o menos equidistante de las muestras de Barrados y de Orléans. En el caso de las hembras, de seis ejemplares de *Liat*, cuatro están más cercanas a Barrados y dos a Orléans. El MANOVA encuentra diferencias significativas entre las muestras en el caso de los machos ($F = 1.3951, 96 \text{ y } 295 \text{ g.d.l., } p < 0.02$); mientras que acepta la hipótesis de igualdad muestral en el caso de las hembras ($F = 1.0954, 112 \text{ y } 501 \text{ g.d.l., NS}$), aunque muy cerca de la significación.

Las diferencias morfológicas encontradas las interpretamos como producidas por el distinto microhabitat que esta especie ocupa en ambas localidades. Mientras que en la zona de Barrados es una lagartija de suelo con patas posteriores significativamente más cortas que en otras poblaciones de *Archaeolacerta* de los Pirineos (ARRIBAS, 1993 b) y habita zonas de roca muy meteorizada y pastizal pedregoso; las poblaciones del Port d'Orléans utilizan un habitat saxícola de grandes bloques de pizarras del mismo tipo que las que constituyen el habitat de *A. arizonae*, comportándose aquí como una lagartija saxícola. Las poblaciones de *Liat*-Mausberme muestran a este respecto, una morfología intermedia.

del Coll
 zona tem
 tiempo
 presenta

microhábitat disponible en ambas localidades. Las especies fuertemente saxícolas (como *A. angustifolia*, *A. bastrigasi* o moderadamente saxícolas (*A. monticola*, *A. cyreni*, *A. horvathi*, *A. moresneti* o *Podarcis* spp.) muestran asociadas la longitud relativa de las patas y la elongación del pliceo con el modo de vida más saxícola. Asimismo, por lo que respecta al dimorfismo sexual, los machos muestran patas y pliceos más largos, asociados probablemente con una mayor dependencia de las rocas que usan como hábitat (véase por ej. el caso de *A. aureator* en ARRIBAS, 1994a). El grado de diferenciación y la presencia de diferencias morfológicas asociadas al modo de vida en poblaciones tan cercanas, plantean interesantes perspectivas de estudio sobre la diferenciación dentro de esta especie.

4.4.3.2.3. Conclusiones:

- 1) La mayor parte de las diferencias entre las poblaciones de *Archaeolacerta arauca* vienen del mayor o menor desarrollo del dimorfismo sexual de los machos, ligado probablemente a la mayor o menor adaptación saxícola de las poblaciones estudiadas.
- 2) La población de Oriá es moderadamente saxícola, lo que en los machos produce un mayor pronunciamiento de las diferencias con las otras dos submuestras estudiadas, que pueden clasificarse como lagartijas "de suelo".
- 3) En el caso de las hembras, las diferencias son mucho menos pronunciadas, pero aún así, son también las de Oriá las más diferenciadas.
- 4) Creemos que del bajo número de diferencias entre las poblaciones (producidas por el distinto uso del microhábitat, lo que daría lugar al riesgo de describir subespecies politípicas -sensu MAYR & ASHLOCK, 1991-) y de la situación relativamente intermedia de la población de Liat, se desprende que *Archaeolacerta arauca* es monotípica, aunque la existencia de este dimorfismo entre poblaciones cercanas, según el hábitat ocupado, plantea interesantes perspectivas de estudio futuro.

Lagartija de tamaño pequeño (hasta 66.25 mm), con cabeza, miembros y cola de tamaño típico en las lagartijas de este grupo.

Dorso de color marrón claro, en ocasiones con un ligero reflejo oliváceo, salpicado de pequeños y numerosos puntos negros en toda su anchura. Líneas dorsolaterales claras bien visibles. Bandas costales marrón muy oscuras uniformes o rebordadas de negro y con algunas recamas claras en su interior. Línea lateral inferior presente. No existen nunca puntos azules en las ventrales más externas. Cola con una línea oscura en su parte superior, que puede quedar descompuesta en puntos. Vientre pigmentado de color amarillo muy vivo, en ocasiones ligeramente anaranjado. Punteado ventral muy desarrollado, en el que las manchas pueden interconectarse entre sí lateralmente, dando lugar a un barrado transversal, especialmente en los machos. Cola relativamente larga y fina. Ver la variabilidad del diseño dorsal en las láminas 4 y 5.

Rostral usualmente en contacto con la frontonasal. No obstante este contacto falla en algunos ejemplares, y en general la sutura entre ambas escamas es más breve que en las otras dos especies pirenaicas. Supranasal en contacto con la loreal. Postocular usualmente separada de la parietal (más del 85 % de los ej.). Mascética y timpánica pequeñas, especialmente esta última, con normalmente dos o más escamas pequeñas entre ambas. Valores altos de gularia, dorsalia, ventralia y bajos de femoralia y lamellae.



DISEÑOS (REG): 11. Estany de Solís (1) CA 93070405; 12. (1) CA 93070401; 13. (1) CA 93091001; 14. (1) CA 93070409; 15. (1) CA 93070410; 16. (1) CA 93081006; 17. Estany de Baborte (1) CA 93081201; 18. (1) CA 93081202; 19. (1) CA 93081202; 20. (1) CA 93081202.

161

Membros
olívaceo.
anchura.
rón muy
claras en
os azules
superior.
de color
o ventral
entre sí
e en los
o dorsal

ante este
e ambas
pranasal
rial (más
nte esta
Valores

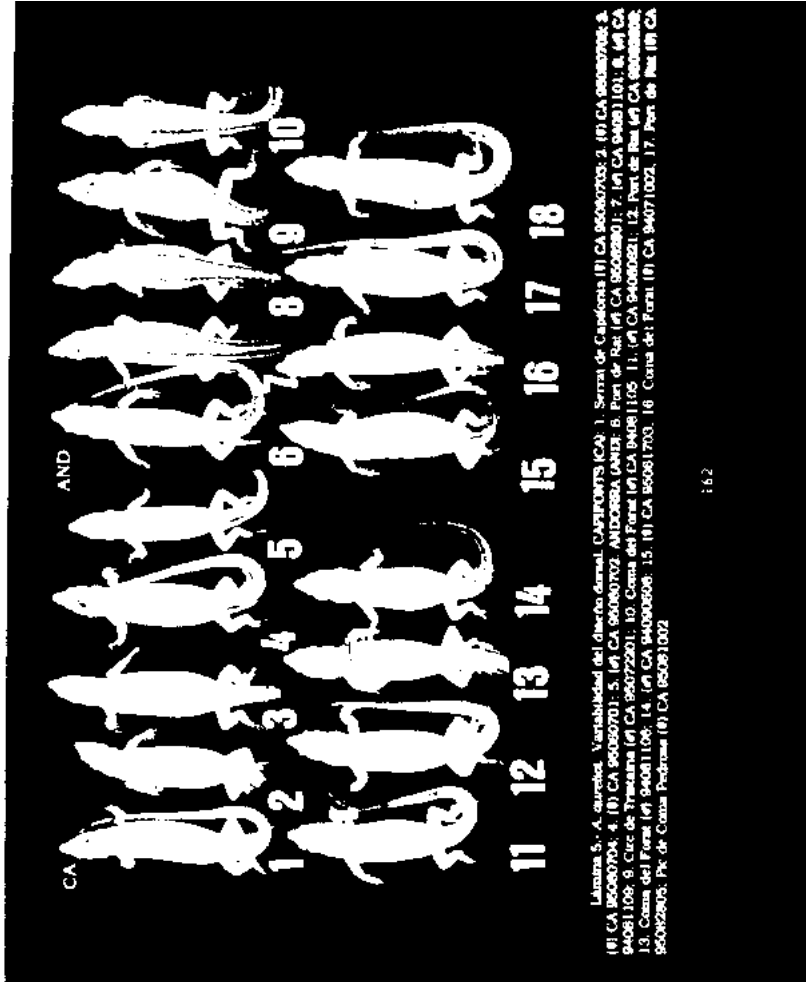


Lámina 5. - A. auruloides. Variabilidad del diseño dorsal. CARRIBONTS (CA): 1. Serra de Casalefets (1) CA 93060705; 2. (1) CA 93060705; 3. (1) CA 93080704; 4. (1) CA 93080701; 5. (1) CA 93080702; ANDESORRA (AND): 6. P. de l'Est. (1) CA 93080701; 7. (1) CA 94081101; 8. (1) CA 94081102; 9. Crec de Tranyana (1) CA 93072201; 10. Coma de Sotol (1) CA 94081103; 11. (1) CA 94080801; 12. Port de l'Est (1) CA 93080702; 13. Coma del Frenal (1) CA 94081104; 14. (1) CA 94080802; 15. (1) CA 93081703; 16. Canal del Forat (1) CA 94071002; 17. Port de l'Est (1) CA 93080805; P. de Costa Pedrana (1) CA 93091002.

162

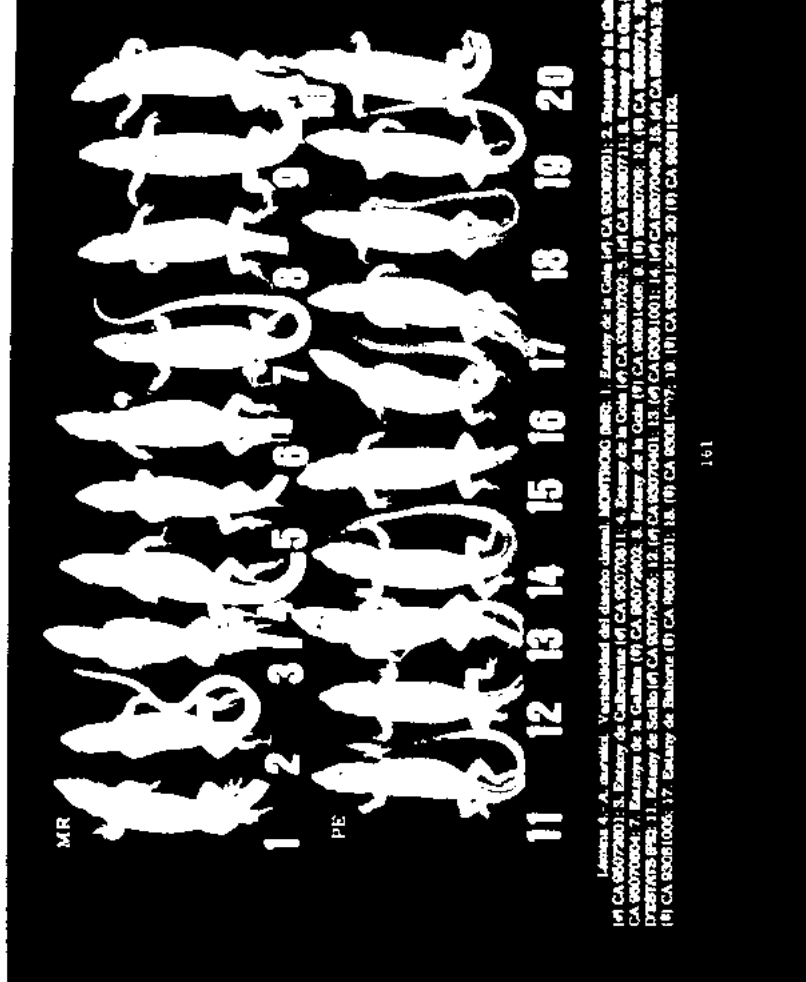


Lámina 4. - A. auruloides. Variabilidad del diseño dorsal. MONTIÓNG (MR): 1. Estany de la Gola (1) CA 93080701; 2. Estany de la Gola (1) CA 93072801; 3. Estany de Calbrenas (1) CA 93070311; 4. Estany de la Gola (1) CA 93080703; 5. (1) CA 93080711; 6. Estany de la Gola (1) CA 93070304; 7. Estany de la Gola (1) CA 93081409; 8. Estany de la Gola (1) CA 93080706; 9. (1) 93080708; 10. (1) CA 93080704; 11. Estany de Solís (1) CA 93070401; 12. (1) CA 93070405; 13. (1) CA 93081001; 14. (1) CA 93070409; 15. (1) CA 93070410; 16. (1) CA 93081006; 17. Estany de Baborte (1) CA 93081201; 18. (1) CA 93081202; 19. (1) CA 93081202; 20. (1) CA 93081202.

161

del r
Cola
de a

dent
mac

los d
d'Est

a Mo

diste

tres

2.5).

aper

baso

con

repe

dife

resu

arpe

tró

el d

con

de

y 2

pop

4.4



4.4.3.3.3.- Yuxtaposición intraspecifica en A. auratus

Los valores de solidez y biometría detallados para las distintas poblaciones, así como el resultado del ANOVA, se dan en las tablas 2.19 (vv) y 2.20 (ff). Las tres poblaciones estudiadas presentan un grado de diferenciación relativamente alto. En el caso de los machos, los círculos de confianza de Pica d'Estats y Andorra no se solapan en absoluto, mientras que el de Montroig (amplio por lo reducido de la muestra) aparentemente se solapa con ambos (fig 2.1). Sin embargo, si observamos la representación tridimensional que incluye el tercer eje (fig 2.2), podemos ver que éste nos separa la muestra del macizo de la Pica d'Estats de las otras dos, por lo que resultan más cercanas las muestras de Montroig y Andorra, aunque bien diferenciadas entre ellas. El UPGMA (fig 2.3) y el MST (fig 2.4) nos representan la distancia entre los centroides y nos agrupan a Montroig primero con Andorra y posteriormente con Pica d'Estats.

En el caso de las hembras la población de Andorra también aparece bastante diferenciada y en representación bidimensional puede apreciarse que apenas existe solapamiento de su círculo de confianza con el de Montroig (fig 2.5), mientras que tridimensionalmente (fig 2.6) el tercer eje separa bien las tres muestras. El UPGMA (fig 2.7) agrupa Montroig y Pica d'Estats, y a mayor distancia, al primero con Andorra, al igual que el MST (fig 2.8), que representa a Montroig unido a las otras dos poblaciones.

En los dos sexos la clasificación correcta es muy elevada, en casi todos los casos superior al 75 % (la única excepción es la de las hembras de Pica d'Estats: 71,4 %).

El análisis detallado por poblaciones e individuos nos muestra que, dentro de la especie, las poblaciones de distintos circo dentro del mismo macizo muestran diferencias bastante elevadas.

En el análisis de los machos, el ejemplar del Circo de la Gallina (dentro del mismo macizo del Montroig, aunque en distinta orientación al Circo de Gola-Calberante y separado de éste por una fuerte umbria) muestra algo más de afinidad por la muestra de los circos de Sollo y Estats (Macizo

19092905, Pk de Campa Pedrosa 181 CA 98081002

distintas
2.19 (vv)
grado de
círculos de
tras que
se solapa
entación
éste nos
or lo que
que bien
2.4) nos
primero

aparece
arse que
troig (fig
bien las
a mayor
presenta

si todos
de Pica

tra que,
mismo

(dentro
Circo de
lgo más

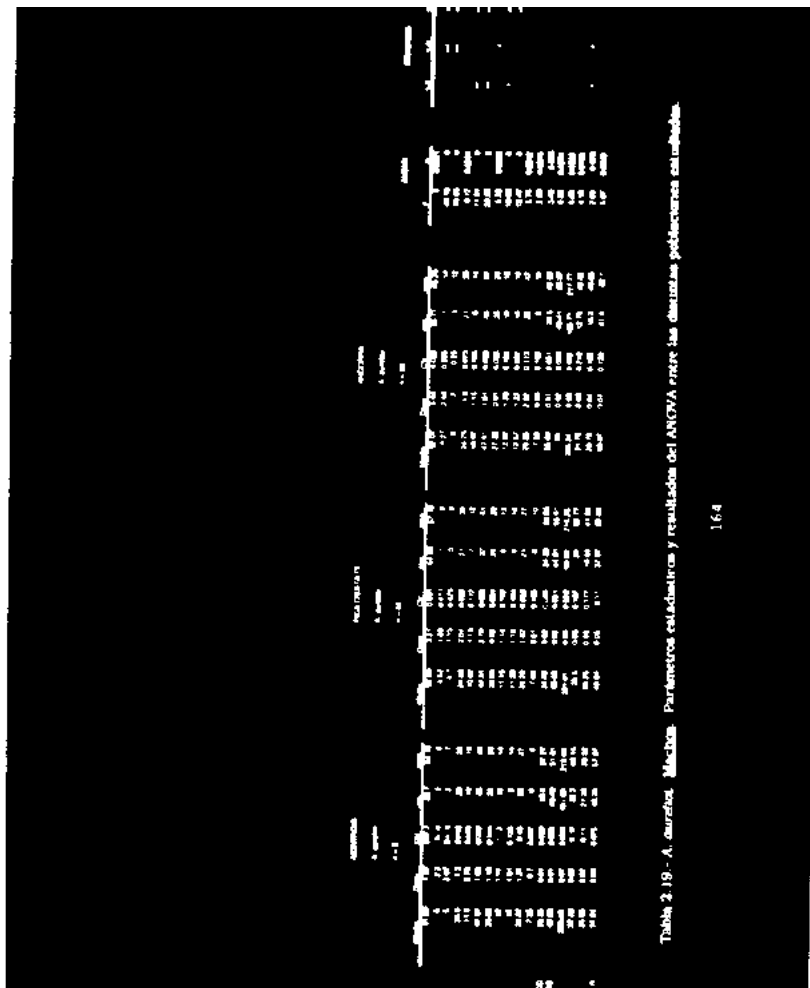


Tabla 2.19.- A. auratus. Machos. Parámetros estadísticos y resultados del ANOVA entre las distintas poblaciones estudiadas.

de la
notad
de Be
Estad

que a

las po
NSI.

d'Est
más c
entre

proye
Trista
indiv
son m
Capit
fígura
geogr
tratad

muest
la Pica
ambas
entre

al del
existen
= 1.27

de la Pica d'Estata) que respecto a la de las solapas de su propio macho.
 Igualmente, los ejes del Circo de Baborte muestran diferencias notables respecto a los del Circo de Estata, aunque tres de los cuatro animales de Baborte estudiados muestran mayor afinidad con los ejemplares de Sotillo-Estata que con los del Macho del Montrouq.

El único macho estudiado del Serrat de Capifonts es más afín a Montrouq que a Pica d'Estata, y está todavía más diferenciado de Andorra.

El MANOVA no encuentra diferencias significativas entre los machos de las poblaciones arriba tratadas en su conjunto ($F = 0.9725, 112 \text{ y } 255 \text{ g.d.l.}$; NS).

Si comparamos el macho de Capifonts con las poblaciones de la Pica d'Estata y Andorra, resulta una distancia muy similar a ambas, ligeramente más cercana a Pica d'Estata. El MANOVA encuentra diferencias significativas entre las poblaciones ($F = 56.5112, 32 \text{ y } 202 \text{ g.d.l.}$; $p < 0.0001$).

La comparación de las muestras de Andorra y Pica d'Estata con la proyección de los individuos aislados de los Estany de Creusaans (2), Circo de Tristaina (1), Coma Pedrosa (2) y Capifonts, nos permite observar que todos los individuos de localidades andorranas cercanas a la muestra principal (Ordino) son mucho más afines a ésta que a la de Pica d'Estata. El individuo de Capifonts se encuentra prácticamente equidistante de las dos muestras (ligeramente más cercana a Pica d'Estata), como era de esperar por su posición geográfica. El MANOVA detecta diferencias significativas entre las poblaciones tratadas (Pica y Andorra) ($F = 2.5604, 112, 630 \text{ g.d.l.}$; $p < 0.0001$).

En el caso de las hembras, dos ejemplares del Circo de La Gallina muestran algo más de afinidad por los de La Gola-Calberante que por los de la Pica d'Estata, mientras que el tercero está prácticamente equidistante de ambas poblaciones. El MANOVA tampoco encuentra diferencias significativas entre las lagartijas de estas tres poblaciones ($F = 1.3997, 64 \text{ y } 115 \text{ g.d.l.}$; NS).

Las hembras del Circo de Baborte se encuentran apenas más cercanas al del vecino Circo de Sotillo-Estata que a las de la Gola-Calberante, sin que existan diferencias significativas en el MANOVA entre las tres poblaciones ($F = 1.27, 32 \text{ y } 64 \text{ g.d.l.}$; NS).

laciones
 animales
 e Sotillo-
 Montrouq
 chos de
 5 g.d.l.,
 la Pica
 ramente
 Activas
 con la
 Circo de
 todos los
 (Ordino)
 iduo de
 uestras
 posición
 laciones
 Gallina
 r los de
 ante de
 Activas
 1. NS)
 ercanas
 in que
 ones IF

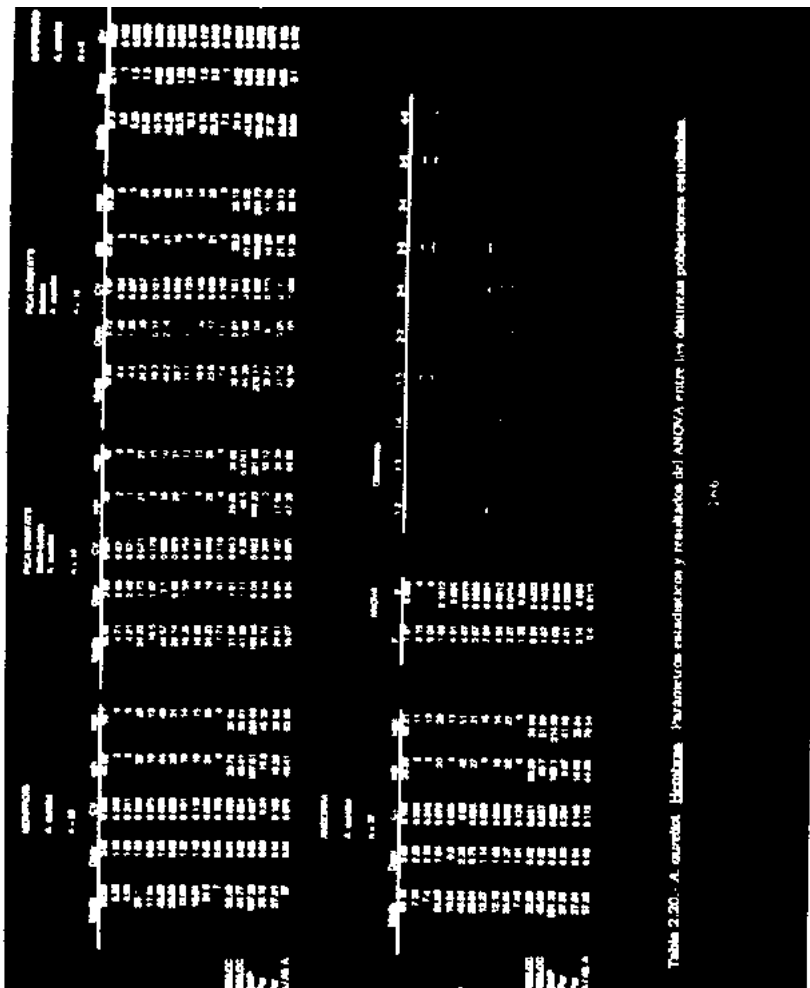


Tabla 2.20 - A. aureolus. Hembras. Parámetros estadísticos y resultados del ANOVA entre las distintas poblaciones estudiadas.

5

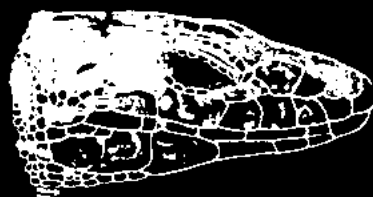


Fig. 2.10. A. curvifol. Arriba, 1904. Aspecto lateral de la cabeza mostrando la disposición de escamas de la zona temporal. De arriba a abajo ♂, ♀ y ♀, respectivamente del Estany de Sotillo (Pica d'Estats, Lérida).

Pica d'Estats ($F = 1.5471, 80 \text{ y } 316 \text{ g.d.l.}, p < 0.01$).

Todo y que el MANOVA nos demuestra que todas las poblaciones de la Pica d'Estats y Montroig son morfológicamente indistinguibles, es interesante subrayar el hecho de que la población del Circo de La Gallina es prácticamente tan diferente de la de la Pica d'Estats como de la del adyacente circo de La Gola-Calberante. No existe una diferenciación homogénea entre macizos. De hecho, el Circo de La Gallina está encajonado de Oeste a Este y probablemente ha permanecido aislado de La Gola-Calberante desde mucho tiempo atrás. Cabe hipotetizar que si la especie habita preferentemente solanas, la umbria del Circo de La Gallina habría impedido el contacto entre las dos poblaciones del Macizo de Montroig. Una se habría diferenciado en las solanas de La Gola-Calberante y la otra en las solanas de La Gallina, sin contacto entre ellas y probablemente habiendo perdido el contacto con las poblaciones de la Pica d'Estats aproximadamente en la misma época (probablemente durante algún periodo hipotético del Holoceno). Actualmente entre Montroig y Pica d'Estats parece haber una discontinuidad importante, ya que la especie falta desde el límite de este último macizo al menos hasta los Estany de Pon y Martola, particularmente en la amplia zona granítica que se extiende entre ambas poblaciones.

Lo mismo puede decirse de Pica d'Estats, donde las poblaciones de los inmediatos circos de Sotillo-Estats y de Baborte muestran diferencias apreciables aunque no significativas, no muy menores que las que aparecen entre las muestras principales de los macizos de la Pica (Sotillo-Estats) y de Montroig (Gola-Calberante).

En general, la diferenciación de estas poblaciones probablemente data del Holoceno y con poca diferencia en el tiempo. Primero habrían quedado aisladas las poblaciones más periféricas y posteriormente las de distintos circos y orientaciones dentro de cada macizo, aunque sin mucha diferencia, ni de tiempo de aislamiento, ni de efectivos originales entre ellas.

Por lo que respecta a las muestras de Capfonsa y Andorra, ambas están

El análisis realizado con todos los datos poblacionales, nos revela o se debió a un sesgo producido por el tamaño tamaño muestral. El estudio debería realizarse, no obstante, en vivo, dado que la limitación de esta población desaconseja la recolección de especímenes.

4.4.3.3 - Conclusiones

1) Aunque cada población está más o menos diferenciada porque existe poco contacto actual entre ellas, pueden apreciarse algunas regularidades en la diferenciación de las poblaciones de *Archaeolepisma aurelioi*.

2) La población de Montroig (Círcos de la Gola y Calberrante) parece poco diferenciada de la de la Pica d'Estats (Círcos de Sotillo-Estata). De forma notable se dan afinidades mayores entre sí entre poblaciones de distintos macizos (e) de La Gallina con Saborte) por lo que debe tenerse prudencia a la hora de juzgar la diferenciación relativa entre muestras supuestamente homogéneas porque procedan del mismo macizo.

3) La población de Andorra está bien diferenciada de Montroig y sobre todo de Pica d'Estats, y es posible que merezca el rango subspecífico. También es necesario estudiar una muestra mayor de la zona de Capdfonta.

4) La diferenciación en *A. aurelioi* sugiere una atomización de las poblaciones, con diferenciaciones en mosaico, y donde no necesariamente las poblaciones más cercanas son las más similares.

4.4.4. - CONCLUSIONES GLOBALES PARA LAS TRES ESPECIES.

1) Las técnicas de estudio utilizadas nos permiten distinguir claramente la existencia de tres taxones distintos en los Pirineos. Estos taxones son los tres descritos hasta la fecha: *Archaeolepisma bonnali* (Lanza, 1927), *Archaeolepisma arantica* (Arribas, 1983) y *Archaeolepisma aurelioi* (Arribas, 1984).

ANOVA:

2) El Anova detecta diferencias para casi todos los caracteres estudiados. Estas diferencias se acumulan entre poblaciones pertenecientes a especies distintas. Los caracteres con mayor capacidad discriminativa (mayores valores de F) entre los taxones son dorsalia, gularia, ventralia y diámetro relativo de la escama timpánica. En menor medida femoralia, lamellae y circumanalia, que junto con los caracteres folidóticos antes expresados, han servido para elaborar una fórmula discriminante por sexos para las tres especies.

Análisis canónico de poblaciones:

3) Sobre la representación de los dos primeros ejes canónicos, el primer eje nos separa los dos grupos más distintos, las poblaciones del Pirineo centro-oriental (*A. aurelioi*) respecto a las del Pirineo central (*A. bonnali* y *A. arantica*). El segundo eje separa las poblaciones pirenaico centrales que viven al este del río Garona (*A. arantica*) de las que viven al Oeste, en la parte principal de la cordillera (*A. bonnali*).

4) *A. aurelioi* se caracteriza por valores altos de puntuación ventral, gularia, dorsalia y ventralia; y valores bajos de diámetro relativo de la masetérica y la timpánica, ausencia generalizada del contacto entre las escamas postocular y parietal y menor número de circumanales y de poros femorales. Además de estos caracteres estudiados, esta especie puede distinguirse inmediatamente por su vientre amarillo, que falta en las otras dos especies.

5) *A. arantica* se distingue por tener un gran diámetro de la masetérica y elevados valores de puntuación ventral, y valores bajos de dorsalia, ventralia,

variación ocupados por *A. aurelioi* y *A. aranciu*.

Análisis discriminante:

7) Las tres especies muestran una buena discriminación entre ellas, superior en todos los casos al 75 %. La mejor discriminación es para *A. aurelioi*, de la que apenas se confunden ejemplares con las otras dos especies. Entre *A. aranciu* y *A. bonnali* existe una discriminación más imprecisa, aunque siempre superior al 75 % y más acentuada en los machos.

8) Dentro de las especies, la que presenta en este análisis muestras que se discriminan mejor entre sí es *A. aurelioi*, cuyas muestras tienen porcentajes de clasificación correcta del 71.42 al 91.6 %. Esto, razonable desde el punto de vista de que presenta poblaciones aisladas, puede indicar diferenciaciones de nivel subespecífico entre algunos macizos. En el caso de las *A. bonnali*, la discriminación es mucho más baja, sólo los machos de Bigorre superan el 75 % de clasificación correcta, lo que sugiere que la especie es bastante uniforme.

3. Morfología genital (Hemipenes).

nes).

fr
B
de
14
tr
lo
m
e
co
e
ge
ca
qu
pu
(14
ge
ca
op
su
re
ca
op
po

1 - INTRODUCCION.

La morfología genital ha sido utilizada desde tiempo atrás como una fuente de caracteres sistemáticos útiles para desarrollar y probar hipótesis filogenéticas en un amplio número de grupos taxonómicos (EBERHARD, 1965; BÖHME, 1968). Ejemplos de esto son el estudio de la morfología del edeago de los insectos, el báculo en los mamíferos, el glánde del pene en tortugas y micromamíferos, el hemipene en serpientes o lagartos, etc. (ver por ej. BURT, 1960; DOWLING & SAVAGE, 1960; ZUG, 1966; y BÖHME, 1968, entre otros).

El principal interés del estudio de la genitalia radica en su supuesta independencia de las presiones evolutivas que afectan a otros caracteres, por lo que se supone que especies cercanamente emparentadas compartirán una morfología genital muy semejante independientemente de que presiones evolutivas hagan muy distintas sus morfologías externas.

La constancia intraespecífica de estos caracteres vendría dada por su control poligénico y su diferenciación interespecífica por un modelo de evolución pleiotrópica (ARNOLD, 1973). Según MAYR (1969), las diferencias genitales se irían acumulando poco a poco como efectos pleiotrópicos de otros cambios en diversas partes del cuerpo. Sin embargo, aunque las mutaciones que dan lugar a estos cambios pleiotrópicos sean originalmente beneficiosas, pueden implicar una reducción de la eficacia reproductiva, por lo que ARNOLD (1973) supone que existe una selección normalizadora que devuelve el órgano genital a cerca de su nivel inicial de eficiencia, suprimiendo gran parte de los cambios pleiotrópicos producidos, lo que explicaría la similitud entre los órganos genitales en distintas especies cercanamente emparentadas. Además, simultáneamente tendría lugar una adaptación paralela de los órganos reproductores femeninos que se seleccionarían tendiendo a compensar estos cambios para que la población donde éstos ocurren retorne a la situación óptima de eficiencia reproductiva. Esto significa que los dos tipos de genitales podrían retornar a su eficiencia plena sin volver a su morfología inicial exacta

(ARNOLD, 1973).
Es
interesante
ofrece
relación
condición
Se
comportamiento
(BÖHME, 1968)
la hibridación
intraespecífica
mecanismos
viven en
Acanthodactylus
emparentadas
et. simpatria
y por lo tanto
hemipene
No
del hemipene
pequeños
distintas
microornamentación
hormonal
en forma
sola célula
espina ac
o digitiforme
pequeño
(microornamentación)
Probablemente

(ARNOLD, 1963).

En el caso de los lacértidos, los hemipenes pueden proveer información interesante, aunque su morfología externa es muy similar en este grupo y no ofrece caracteres diagnósticos de valor, ya que no existen diferencias en relación con el patrón de cópula ni diferencias en la genitalia femenina que condicionen cambios en la morfología de los hemipenes.

Se cree actualmente que existe una fuerte correlación entre el comportamiento reproductivo, el éxito reproductivo, y la estructura genital (BÖHME & SIELING, 1993). En muchos lacértidos las barreras para impedir la hibridación parecen residir en otros mecanismos de reconocimiento intraespecífico, como las coloraciones de los individuos de ambos sexos y mecanismos etológicos, especialmente entre las poblaciones de especies que viven en simpatria (ARNOLD, 1973). En algunos géneros como *Acanthodactylus*, se ha demostrado que entre especies cercanamente emparentadas aparecen modificaciones que impiden su hibridación al entrar en simpatria. Estos son la reducción de talla del órgano copulador masculino (y por lo tanto de la bolsa cloacal femenina donde se inserta) y la asimetría del hemipene en alguna de las dos especies en cuestión (ARNOLD, 1963).

No obstante, el estudio detallado de la microornamentación del epitelio del hemipene durante la época de reproducción, revela la existencia de unos pequeños tubérculos microscópicos que pueden diferir de forma entre las distintas especies. El desarrollo del epitelio que porta esta microornamentación, se halla controlado de forma cíclica por los cambios hormonales que acompañan al ciclo reproductor. Este epitelio se desarrolla en forma de diminutas espinas o tubérculos, cada una de las cuales es una sola célula epitelial (BÖHME, 1971, 1983), que puede aparecer en forma de espina acabada en punta más o menos roma (microornamentación espiniforme o digitiforme), bifurcada (microornamentación bifurcada), o bien como un pequeño tubérculo orlado de prolongaciones espiniformes en su ápice (microornamentación coroniforme) (BÖHME, 1971; ARRIBAS, 1994a). Probablemente existen varios tipos de aspecto virtualmente idéntico pero no

hom
intra
sistem
y sist
BÖHM
micro
poste
BÖHM
2. OB
pirena
interes
la valle
micro

homólogos dentro de cada una de estas microornamentaciones.

Hasta la fecha se ha venido admitiendo que no existen variaciones intraspecíficas, por lo que el epitelio espinoso del hemipene es un carácter sistemático útil (BÖHME, 1993).

El uso de la microornamentación del hemipene con fines taxonómicos y sistemáticos se remonta a el trabajo de KLEMMER (1957) y sobre todo a BÖHME (1971), que proporciona una buena revisión de las microornamentaciones de gran número de especies, habiendo sido utilizado posteriormente por ARNOLD (1973, 1989 a), ARRIBAS (1993 b, 1994 a), BÖHME (1993), y LEPTIEN & BÖHME (1994).

2.OBJETIVOS.

- 1.- Describir la morfología externa de los hemipenes de las especies pirenaicas de *Archaeolacerta* y detectar posibles diferencias entre ellas.
- 2.- Describir su microornamentación genital, variabilidad y diferencias interespecíficas.
- 3.- Evaluar críticamente la utilidad de la microornamentación genital y la validez de su uso en filogenia.
- 4.- Determinar la polaridad de la morfoclasa entre los distintos tipos de microornamentación genital.

3.- MATERIAL Y METODOS.

Se ha estudiado la morfología genital de 22 machos capturados desde final de mayo (inicio de la actividad) hasta primeros de julio (periodo de las primeras puestas), y provenientes de las siguientes localidades:

Archaeolacerta boronaki:

Bigorre (H.P., Francia) (2 indiv.), Monte Perdido (Hu., España) (5 indiv.), Posets (Hu., España) (1 indiv.), Maladeta (Hu., España) (1 indiv.), Aigüestortes (1 indiv.) (L., España).

Archaeolacerta aranica:

Coll de Barradós (L., España) (6 indiv.), Port d'Orlí (L., España) (2 indiv.).

Archaeolacerta aurelioi:

Pica d'Estats (L., España) (3 indiv.), Port de Rat (Andorra) (3 indiv.).

3.1 - Observación de la morfología del hemipene.

Para realizarla, se procedió al estudio del hemipene *in situ* en ejemplares conservados, o bien mediante amputación *post mortem* en ejemplares fijados en el campo *ex profeso* con estos órganos evaginados. En todos los casos, se trata de animales adultos capturados en la época de la reproducción y que posteriormente han sido utilizados también para el estudio de la microornamentación genital.

La morfología general del hemipene se ha dibujado mediante *camera lucida* tipo Zeiss acoplada a un estereoscopio binocular.

La nomenclatura anatómica del hemipene se da en la Fig. 3.1.



Fig. 3.1 - Esquema del hemipene.

3.2 - Esquema del hemipene.

Para realizarla, se procedió al estudio del hemipene in situ en ejemplares conservados, o bien mediante amputación post mortem en ejemplares fijados en el campo ex profeso con estos órganos evaginados. En todos los casos, se trata de animales adultos capturados en la época de la reproducción y que posteriormente han sido utilizados también para el estudio de la microornamentación genital.

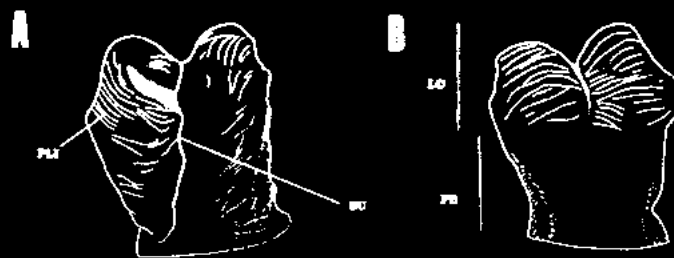


Fig. 3.1. - Aspecto general de un hemipene de lacértido: A. *morfoloía consabriz* (Vilarejo de Ancares, Lago: ESD 25644). A: cara bucal. B: cara aabcal. (PLI: plicae. SU: sulcus spermatícus. LO: lóbulus. PB: parte basal).

3.2 - Estudio de la microornamentación del hemipene.

Para el estudio de la microornamentación, se sometieron los hemipenes o sus lóbulos a un proceso de deshidratación estándar, mediante la inmersión del material en una serie de alcoholes de graduación progresiva (70°, 90°, 100°) durante periodos de 12 horas en cada uno de ellos. Posteriormente se acabó la deshidratación introduciendo el material en xilol durante 2 a 8 horas y xilol-parafina durante igual periodo. Finalmente, se incluyó en parafina fundente durante unas 8 horas.

Los bloques resultantes de la inclusión en parafina fueron cortados, desparafinados con xilol (15 min.) y rehidratados con una serie de alcoholes de graduación decreciente (100°, 90°, 70°) y agua destilada (5 a 10 min. en cada uno de ellos), previamente a la observación entre porta y cubre en un microscopio óptico a 400x y 1000x.



Fig. 3.2. - Aspecto general de un hemipene de lacértido: A. *morfoloía consabriz* (Vilarejo de Ancares, Lago: ESD 25644). A: cara bucal. B: cara aabcal. (PLI: plicae. SU: sulcus spermatícus. LO: lóbulus. PB: parte basal).

hemipenes
versión
(100°)
se acabó
y xilol-
nidente

rtados,
coholes
n. en
en un

4.- RESULTADOS Y DISCUSION.

4.1 - Morfología del hemipene.

La morfología del hemipene es ampliamente equivalente en las tres especies pirenaicas, y se ajusta al patrón típico de todos los lacértidos (Fig. 3.2).

Los hemipenes de las tres especies se presentan simétricamente bifurcados, con una sección basal o pedicelo y una sección apical (es decir, la parte correspondiente a los lóbulos) (truncus + apex) más corta que la sección basal, como es típico de la mayor parte de los lacértidos: excepto *Podarcis*, *Gallotia*, *Psammudromus* y algunas especies cuya posición sistemática puede ser cercana a la de *Podarcis* (como *L. laevis* y *L. danfordi*) en las que las proporciones se invierten (ARNOLD, 1973).

En cuanto al tamaño, hemos observado que para tallas equivalentes, *A. aurelioi* presenta los hemipenes de tamaño más pequeño que las otras dos especies, fenómeno que se traduce en una base de la cola marcadamente menos abultada en los machos de esta especie.

El sulco espermático (sulcus spermatícus) aparece bien visible en las tres especies, y los labios que lo forman (estudiados mediante una sección a la altura de la bifurcación del hemipene) aparecen asimétricos, con un grado de desarrollo del labio externo diferente entre ellas. *A. bonnali* presenta un labio externo con un desarrollo notable, mucho más modesto en *A. aurelioi* y *A. arunika*. Estos labios se ensanchan en los lóbulos y aparecen reflejados hacia el exterior, especialmente en *A. bonnali*. Grandes labios en el sulco espermático aparecen típicamente en *Podarcis*, *L. danfordi*, *L. laevis* y *Teira*.

La superficie de los lóbulos aparece regularmente recubierta de pliegues desde el ápice hacia la base, como es habitual en la práctica totalidad de los lacértidos, excepto *L. parva* y *L. franssi*. El ápice de los lóbulos carece de papilas, espinas o tubérculos del tipo de los que aparecen en las especies más primitivas del grupo (*Gallotia*, *Psammudromus* spp.-especies pequeñas del género- y algunas *Podarcis*).

las tres (Fig. 3.2).
 icamente
 decir, la
 a sección
 Podarcis.
 ca puede
 s que las
 entes. A.
 otras dos
 damente
 en las tres
 sión a la
 grado de
 un labio
 eliot y A.
 los hacia
 el sulco
 s y Teuz.
 pliegues
 ad de los
 arece de
 cios más
 erías del

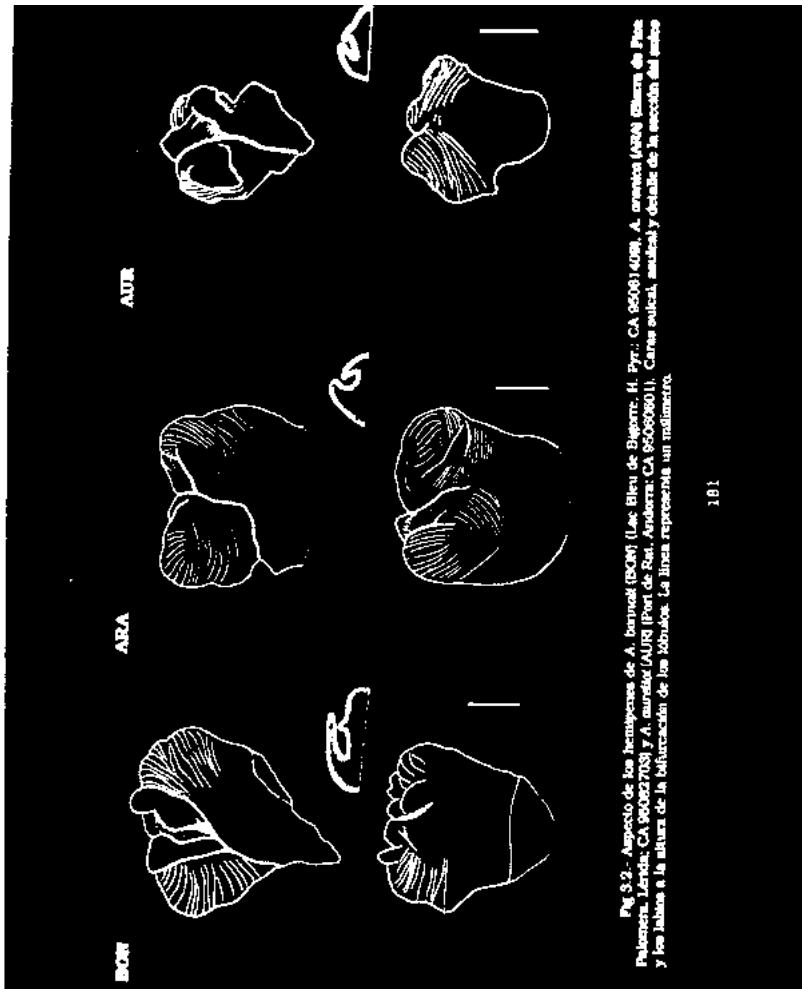


Fig. 3.2.- Aspecto de los hemipenes de *A. borealis* (BOR) (Las Bieles de Eigorre: H. Pyr.: CA 96081408), *A. aranius* (ARA) (Bieles de Puz Palamara: Lérida: CA 96082703) y *A. aureliot* (AUR) (Port de Ros: Andorra: CA 96082801). Cabeza subcaudal, anal y distal de la sección del labio y los labios a la altura de la bifurcación de los lóbulos. La línea representa un milímetro.

y los labios a la altura de la bifurcación de los lóbulos. La línea representa un milímetro.

4.3. - Microornamentación del hemipene.

Archaeolacerta borealis

Se han obtenido resultados satisfactorios en ejemplares de Eigorre, Monte Perdido, Maladeta y Aigüestortes, aunque no en el ejemplar de Posets, que no presentaba un epitelio desarrollado.

Sus hemipenes tienen una microornamentación de tipo espiniforme (ARRIBAS, 1993 b, 1994 a), que es la única que hemos encontrado en los ejemplares estudiados de Eigorre, Maladeta y Aigüestortes. Uno de los ejemplares de Monte Perdido presenta también una microornamentación coroniforme típica y bien desarrollada (ver Fig. 3.3).

Archaeolacerta aranius

La microornamentación encontrada en esta especie es de tipo espiniforme (ARRIBAS, 1993 b), aunque hemos podido observar algún tubérculo claramente coroniforme en uno de los individuos estudiados (Fig. 3.3).

Archaeolacerta aureliot

En esta especie, la microornamentación es de tipo claramente coroniforme (ARRIBAS, 1994 a) (Fig. 3.3).

El hecho de que el desarrollo del epitelio que porta la microornamentación esté ligado al ciclo hormonal implica que solo aparezca desarrollado plenamente durante el momento de la reproducción, entre dos periodos de muda (BÖHME, 1971). Al tratarse de tejido ectodérmico, todo el epitelio de los hemipenes se desprende durante los procesos de ecdisis, por lo que la utilidad de su estudio se ve reducida al tener que centrarse en animales recogidos durante el periodo de reproducción.

Los modelos de microornamentación se reducen básicamente a tres: el bifurcado, el espiniforme y el digitoforme (BÖHME, 1971), y se acepta que no

4.3.
 Mon
 que n
 (ARR
 ejemp
 ejemp
 coron
 espin
 tubér
 3.3).
 coron
 micro
 desarroll
 period
 epitelio
 que la
 recog
 bifurc

Fig.
 Archaeol
 de verteb
 (CA 9306
 Banyarq
 y 960816



BIGORRE



M. PERDIDO



MALADETA

ALGÜSTORTES



V. ARAN



PICA

Fig. 3.3.- Microornamentación del hemipene en las tres especies pirenaicas de *Archaeolacerta*. Se representa la forma de una serie de células epiteliales que reflejan el grado de variabilidad aumentado. A. *Bigorre* de Bigorre (CA 95061404 y CA 95061409), M. *Perdido* (CA 95060003 y CA 95060002), *Maladeta* (Llansa, CA 94071802, CA 95071703) y *Algüstortes* (Bantanyé de Liza CA 95071902); A. *aran* del Valle de Aran (CA 95061901, CA 95061902 y 95061810; y A. *arabizi* de la Pica d'Estan (CA 95070305 y CA 910728).

existe variabilidad intraspecífica (BÖHME, 1993). Sin embargo, es difícil asegurar cuál es el modelo de microornamentación más primitivo, ya que falta información de grupo externo en otras familias de saurios. ARNOLD (1980) argumenta que es menos parsimonioso considerar que el modelo de microornamentación más complejo (el coroniforme) sea el más primitivo. Por ello, podemos considerar que el espiniforme es el más primitivo y que de él deriva el coroniforme y otros modelos más apomórficos como el bifurcado. Esta teoría encaja bien con las observaciones sobre el desarrollo ontogénico de la microornamentación del hemipene. Durante éste, los tubérculos todavía incompletamente desarrollados (por ejemplo en la muda al salir de la hibernación, anterior al pleno celo) presentan un aspecto análogo a los espiniformes, por lo que puede argumentarse que éstos corresponden a la microornamentación más simple y probablemente más primitiva.

Además, la microornamentación espiniforme aparece en algunas de las especies más primitivas dentro de la radiación euroasiática de lacértidos (MAYER & BENYR, 1994), como *Gallota* spp., *Psammadromus algirus*, *Podarcis* spp., *Tetra* spp., *Apathya cappadocica*, etc.).

Sin embargo, ambos tipos de microornamentación aparecen en especies cercanamente emparentadas, como *Omanosaura cyanura* y *Omanosaura jayakari*, las especies de *Alysiatides*, *Archaeolacerta bedriagae* respecto a la mayor parte de *Archaeolacerta* europeas (BÖHME, 1971; LEPTIEN & BÖHME, 1994), o en las especies pirenaicas aquí tratadas. Además, ambos tipos aparecen completamente mezclados entre las distintas líneas filéticas de la radiación euroasiática de *Lacertidae*. Esto ha hecho sugerir con ciertas reservas, que la microornamentación coroniforme ha aparecido varias veces a lo largo de la evolución de este grupo de lacértidos (BÖHME, 1993), así como que la microornamentación del hemipene tiene utilidad diagnóstica para clasificar especies pero no filogenética para reconstruir su parentesco (ARRIBAS, 1994 a).

A la vista de que especies claramente emparentadas presentan microornamentaciones diferentes y de que aparecen ambos tipos de

microornamentación en *L. rotunda* y en ocasiones en el mismo individuo también ocurre en *Lacerta a. str.*, donde ambos tubérculos aparecen en distintas partes de los lábulos del hemipene; ver DÖRNER, 1971:199). creemos que buena parte de las microornamentaciones espiniformes que se encuentran en estos géneros y especialmente cuando se trata de géneros en los que ambos modelos aparecen mezclados, se deben a reversiones al modelo primitivo, es decir, que se tratan de microornamentaciones apomórficas indistinguibles del modelo primitivo. Tal cambio de polaridad evolutiva se ha conseguido probablemente por un mecanismo de heterocronía, que impide el desarrollo completo de los tubérculos que constituyen la microornamentación del hemipene. En apoyo de esta teoría viene el hecho de que ejemplares subadultos o adultos con epitelios incompletamente machurados (ver más arriba), puedan presentar modelos espiniformes. Incluso en especies con modelo habitualmente coroniforme. El caso de *A. bonnali* y *A. arnica* sería una reversión hacia el modelo primitivo que presenta todavía *A. aurelioi*. Este hecho queda reforzado por la aparición de tubérculos coroniformes en algún individuo de las primeras y porque esta ornamentación es la presente en otras especies presuntamente cercanas a este grupo, como *A. monticola*, *A. cyreni*, *A. horvathi*, etc., aunque no en *A. bedriagae*, que la presenta también espiniforme. El hecho de tratarse, en algunos casos, de especies ligadas a habitats extremos podría ser indicativo de que la reducción del ciclo de actividad tuviera algún papel en este incompleto desarrollo de la microornamentación, al menos en algunos casos. Así pues, no se trataría de que la microornamentación coroniforme haya aparecido varias veces, hecho nada parsimonioso y por lo tanto poco probable evolutivamente, sino de que parte de las microornamentaciones espiniformes son secundarias. La obtención de una filogenia robusta para este grupo permitirá dilucidar cuáles son las primitivas y cuáles las secundariamente derivadas (ver capítulo 7).

5.-CONCLUSIONES:

Morfología del hemipene:

- 1.- La forma general del hemipene de las *Archaeolacerta* pirenaicas no presenta diferencias relevantes, ni intraspecíficas ni interespecíficas.
- 2.- *A. bonnali* presenta un desarrollo notable del labio externo del sulco espermático, que no presentan *A. arnica* ni *A. aurelioi*.
- 3.- A igualdad de tamaño, *A. aurelioi* presenta hemipenes sensiblemente más pequeños que *A. bonnali* y *A. arnica*.

Microornamentación del hemipene:

- 4.- El análisis detallado de la bibliografía y nuestros datos concuerdan con la hipótesis de considerar el modelo de microornamentación espiniforme como el más primitivo en la radiación euroasiática de los lacértidos y al coroniforme como derivado, al igual que el bifurcado.
- 5.- Se dan frecuentes reversiones, que atribuimos a heterocronías y que hacen que ambos modelos aparezcan mezclados entre especies hermanas, grupos cercanamente emparentados e incluso, en la misma especie.
- 6.- Esta aparición imbricada de ambos modelos resta eficacia a la microornamentación del hemipene como carácter filogenético, ya que resulta poco factible *a priori* distinguir una microornamentación espiniforme primitiva de una derivada por reducción secundaria. En cambio, sí tiene importancia como carácter diagnóstico en general, y muy especialmente como carácter filogenético en los modelos de microornamentación más apomórficos y raros como el bifurcado.
- 7.- *A. aurelioi* presenta el modelo de microornamentación coroniforme primitivo.
- 8.- Tanto en *A. bonnali* como en *A. arnica*, en general se da una reducción secundaria de la microornamentación, con vuelta generalizada al modelo espiniforme, aunque los tubérculos coroniformes que delatan que se trata de una reversión secundaria.

naicas no
na.
del sulco

blemente

ocuerdan
onforme
dos y al
das y que
ermanas.

ocia a la
e resulta
primitiva
ortante
carácter
s y raras

onforme

da una
lizada al
n que se

4. Osteología.

ogía.

1.

es
rep
19

co
a l

tra
la
po
den
(19
los
dis

SIE
ref

rev
esp
oste
car
la d
car
(19

1.- INTRODUCCION.

La bibliografía existente sobre osteología de Lacértidos resulta extremadamente escasa, en especial si se compara con la dedicada a otros reptiles de análogo o mucho más reducida dispersión (BARBADILLO & SANZ, 1983).

Al margen de los trabajos ya clásicos sobre osteología general de reptiles, como los de CAMP (1923) o ROMER (1966), muy poca atención se ha dedicado a las variaciones osteológicas de los Lacértidos con fines taxonómicos.

Respecto a la morfología craneana, es de obligada referencia el detallado trabajo de MEHELY (1909) donde al estudio morfológico minucioso acompaña la descripción del cráneo, prestando atención especial a la forma del postorbitario, postfrontal, número de dientes premaxilares, maxilares, dentarios (mandibulares), etc. También destaca el trabajo de KLEMMER (1957), que presta especial atención al dimorfismo sexual en el desarrollo de los osteodermos (crusta calcárea) y al distinto grado de platicefalia de las distintas especies en función del modo de vida más o menos faurícola.

Respecto a la columna vertebral, son destacables los trabajos de SEEBENROCK (1894), KÜHNE (1913), HOFFSTETTER & GASC (1969) y, referentes a la región caudal, los de ETHERIDGE (1967).

En los últimos años, los trabajos de ARNOLD (1973, 1969 a) pasaron revista a un buen número de caracteres osteológicos de un amplio abanico de especies truchas de las cuales encuentran aquí su primera y única referencia osteológica, utilizando posteriormente esta información junto con otros caracteres morfológicos, para la construcción de filogenias de los *Lacertidae* y la delimitación y diagnóstico de algunos de sus géneros. Otras referencias a caracteres osteológicos recientemente aparecen en PEREZ MELLADO et al. (1983) y ARRIBAS (1983 b, 1983 c y 1984).

2.- OBJETIVOS.

1.- Caracterizar osteológicamente las tres especies de *Archaeolacerta* pirenaicas y encontrar caracteres que permitan su distinción.

2.- Comparar los caracteres osteológicos de las especies pirenaicas con otras *Archaeolacerta* de España y del resto de Europa.

3.- Estudiar las especies caucásicas del grupo de "*L.*" saxicola, usualmente asimiladas al grupo de *Archaeolacerta* (ARNOLD, 1973, 1969 a; DAREVSKY, 1967, 1972; MAYER & BENYR, 1994) o de *Apathya* (BISCHOFF, 1991).

4.- Obtener una buena serie de caracteres osteológicos para utilizarlos en el posterior análisis filogenético (cap.7).

5.- Evaluar críticamente la importancia y fiabilidad de los distintos caracteres para su posterior utilización filogenética.

3.- MATERIAL Y METODOS.

Las especies de atribución genérica incierta se dan provisionalmente como "*Lacerta*", ya que este nombre adlo es utilizable para el grupo de los lagartos verdes (*Lacerta s. str.*) (MAYER & BENYR, 1994). Consideramos como *Archaeolacerta* los taxones incluidos sin rango taxonómico en este grupo por MAYER & BENYR (1994) (*Archaeolacerta* europea, *Apathya* y el grupo de "*L.*" saxicola). En cuanto a la nomenclatura genérica se sigue la propuesta de ARNOLD (1973, 1969 a) actualizada por MAYER & BISCHOFF (en prensa).

3.1.- Material estudiado.

Se indica el número de ejemplares estudiados, así como su procedencia. El primer número es el de los ejemplares estudiados mediante radiografía y

entre paréntesis se da el de los ejemplares transparentados y tintados con albatras.

Especies pirenaicas:

- *Archaeolacerta borroali*.

Lac Bleu de Bigorre (H.P., F.): 6 (1) ♂♂, 12 (3) ♀♀.

M. Perdido (Huesca, E.): 2 (1) ♂♂, 3 (3) ♀♀.

Vall del Clot, Poseta (Huesca, E.): (1) ♀.

Est. de Llauset, Maladeta (Huesca, E.): (1) ♂.

Gran Encantat, Algüestortes (Lérida, E.): (1) ♀.

- *Archaeolacerta aranica*.

Barrados (Lérida, E.): 6 (2) ♂♂, 3 (2) ♀♀ (Paratypus).

Port d'Orlá (Lérida, E.): (1) ♂, (1) ♀ (Paratypus).

- *Archaeolacerta aurelioi*.

Montroig (Lérida, E.): (2) ♀♀.

Pica d'Estats (Lérida, E.): 6 (2) ♂♂, 2 (3) ♀♀ (Paratypus).

Port de Rat (Andorra): (2) ♀♀.

Otras especies europeas de *Archaeolacerta*:

- *Archaeolacerta monticola monticola*.

Estrela (Beira Alta, P.): 5 (3) ♂♂, 5 (1) ♀♀.

- *Archaeolacerta monticola cantabrica*.

Incio (Lugo, E.): (1) ♂.

Somiedo (Asturias, E.): (3) ♂♂, (1) ♀.

Pto. de Vegarada (León, E.): (2) ♀♀.

Pto. de las Señales (León, E.): (1) ♀.

Vega de Enol (Asturias, E.): (1) ♀.

- *Archaeolacerta cyreni cyreni*.

Pto. de Navacerrada (Segov., E.): 2 (1) ♂♂, 4 (1) ♀♀.

- *Archaeolacerta cyreni castillana*.

Circo de Gredos (Ávila, E.): 2 (3) ♂♂, 3 (2) ♀♀ (Paratypus).

- *Archaeolacerta bedriagae bedriagae*.

Carroga (F.): 1 (1) ♂♂.

- *Archaeolacerta bedriagae pascuerti*.

Monte Lambars (Cerdeña, I.): 2 ♂♂, 1 ♀.

- *Archaeolacerta hornathi*.

Val Dagna (Údine, I.): 2 (1) ♂♂, 1 (2) ♀♀.

- *Archaeolacerta moesensis*.

Dumitor Pl. (Montenegro, Yu.): 3 (1) ♂♂, 6 (1) ♀♀.

- *Archaeolacerta oxycephala*.

Nisic-Trubjeja (Cr.): 1 (1) ♂♂.

Especies del grupo de "L." saxicola, usualmente asignadas al grupo de *Archaeolacerta* s.l.:

- "*Lacerta*" *alpina*.

Terskol, Mt. Elbrus (Kabardino-Balkariya, Ru.): 1 ♂.

Mte. Elbrus (Kabardino-Balkariya, Ru.): 2 (1) ♂♂, 4 (2) ♀♀.

Mte. Fisht (Krasnodar, Ru.): (1) ♂.

- "*Lacerta*" *armeniaca* (partenogenética).

Arpalich (Armenia): 8 (3) ♀♀.

Lago Gel-Gel (Azerb.ijan) (1) ♀.

- "*Lacerta*" *caucasica*.

Khvanab (Daghestan, Ru.): 3 (1) ♂♂, 2 ♀♀.

Pereval (Osetia del Sur, Ru.): (1) ♀.

Cañón del río Terck (Georgia): (1) ♀.

- "*Lacerta*" *chlorogaster*.

Alexidzika (Azerbaijan): 3 (1) ♂♂, 3 (1) ♀♀.

Guirkanaky Zapovednik (Azerbaijan): 3 ♂♂, 2 ♀♀.

- "*Lacerta*" *clariorum*.

Cankurtaran Ge., Artvin (Turquía): 1 (1) ♂♂, 1 ♀♀.

- "*Lacerta*" *dahl* (partenogenética).

Jodieri circa Tiflis (Georgia): 6 (1) ♀♀.

- "*Lacerta*" *daghestanica*.

- Khvarshi (Daghestan, Ru.): 10 ♂♂, 12 (1) ♀♀.
 Tpqg (Daghestan, Ru.): (1) ♂.
 - *Lacerta dezagjini*.
- Mtshe (Georgia): 2 (1) ♂♂, 2 (1) ♀♀.
 - *Lacerta mtshe*.
- Zekari (Adjara, Georgia): (1) ♂♂, (1) ♀♀.
 Bantakvi (Georgia): 1 ♂, 1 ♀.
 Rio Chkhura (Georgia): 1 ♂, 1 ♀.
 - *Lacerta parvula adjarica*.
- Adakuri (Georgia): 3 (1) ♂♂, 3 (1) ♀♀.
 - *Lacerta portschinskii*.
- Rbemoshuri (Georgia): 3 ♂♂, 3 (1) ♀♀.
 - *Lacerta praticola*.
- Kutorskaya (Krasnodar, Ru.): 1 (1) ♂♂, 4 (1) ♀♀.
 - *Lacerta raddet raddet*.
- Ichik (Armenia): 3 ♂♂ (1), 3 (1) ♀♀.
 - *Lacerta raddet nairensis*.
- Agri (Armenia): 1 ♂, 1 ♀.
 - *Lacerta raddet vanensis*.
- Bendimahi, Muradiye, Van (Turquia): 2 ♂♂, 1 ♀ (Paratypus).
 - *Lacerta rostombekovi* (partenogenética)
- Zurnabad (Azerbaijan): 6 (2) ♀♀.
 - *Lacerta rudis chechenica*.
- Khvarshi (Daghestan, Ru.): 2 (1) ♂♂, 2 ♀♀.
 - *Lacerta rudis obscura*.
- Achalabab (Georgia): 3 (1) ♂♂, 3 (1) ♀♀.
 - *Lacerta sapphirina* (partenogenética)
- 30 Km NW Ertsi (límite Van/Agri, Turquia): 2 ♀♀ (Paratypus).
 - *Lacerta saxicola darevskii*.
- Dagomys, circa Sochi (Ru): 5 (1) ♂♂, 4 ♀♀.
 - *Lacerta saxicola braueri*.

- Garganta del río Inguri (Georgia): (1) ♀.
 - *Lacerta saxicola bredhalni*.
- Bakhchisarai, Crimea (Ucrania): 1 ♂, 1 (1) ♀.
 - *Lacerta tatarica* (partenogenética)
- Tsomakaberd (Armenia): 2 (1) ♀♀.
 - *Lacerta valentini valentini*.
- Mte. Legh (Armenia): (1) ♀.
 Gukasyan (Armenia): 2 ♀♀
- Karvansaray (Armenia): 1 ♂, 1 ♀♀.
 - *Lacerta valentini tantszyrent*.
- Yükari Narlica, Van (Turquia): 2 ♂♂, 1 ♀.

Apathya:

- *Apathya cappadocica wolteri*.
- Kirikan, Amanus Mts. (Turquia): 1 (1) ♂, 1 ♀.

Además se han estudiado con fines comparativos otras especies de géneros cercanos al grupo de *Archaeolacerta* s.l.: *Lacerta agilis*, *Lacerta bilineata*, *L. schreibleri*, *Zootoca vivipara*, *Podarcis muralis*, *Podarcis hispanica*, *Podarcis bocagei*, *Podarcis pitagausensis*, *Podarcis lifordi*, *Algyroides marchi*, *Tetra dugesi*, *L. andreanskij* y *Timon leptus*. También se han estudiado *Gallotia galloti* y *Psemmadromus algirus*, pertenecientes a otra subfamilia (*Gallotinae* MAYER & BENYR, 1964) para su uso como grupo externo tanto en la discusión de los caracteres osteológicos como en el capítulo de filogenia.

3.2.- Métodos

Las radiografías de los ejemplares se han realizado con un aparato Philips Super 100 cp. Los mejores resultados se han obtenido con una potencia de 40 Kv., una intensidad de 4 miliamperios por segundo y una exposición de 19 milisegundos. Estas radiografías han permitido estudiar el

número de vértebras presacras de un número mayor de ejemplares sin destruir el material de estudio, y ha sido empleado de forma generalizada con éxito por otros autores como ARNOLD (1973).

El transparentado se ha efectuado sobre material fijado mediante KOH, tiñéndose los huesos con rojo de almaria y conservándose de forma permanente los ejemplares así preparados en glicerina (TAYLOR, 1967; DURFORT, 1978).

3.3. Caracteres estudiados.

Se han estudiado un total de 20 caracteres osteológicos en todas las especies tratadas. Estos caracteres desglosados por regiones corporales son:

3.3.1.- Caracteres craneales:

- 1.- Forma del proceso nasal.
- 2.- Número de dientes en el premaxilar.
- 3.- Número de dientes en el maxilar.
- 4.- Número de dientes en el dentario.
- 5.- Forma del *margo ocularis* del maxilar ("stepped jugal", ARNOLD, 1989).
- 6.- Presencia de proceso anterodistal en el postfrontal.
- 7.- Presencia de proceso anteromedial en el postocular.
- 8.- Longitudes relativas de postocular y postfrontal.
- 9.- Grado de solapamiento entre el postocular y el escamoso.
- 10.- Unión o separación del postorbitario y del postfrontal.

3.3.2.- Caracteres postcraneales:

- 11.- Existencia de costillas óseas visibles en la tercera vértebra presacra.
- 12.- Forma de las costillas asociadas a la sexta vértebra presacra.
- 13.- Fórmula costal external.
- 14.- Número de vértebras presacras.
- 15.- Número de vértebras dorsales posteriores.
- 16.- Presencia y forma de la fontanela external.

- 17.- Forma de las clavículas (emarginadas o marginadas posteriormente).
- 18.- Forma de la interclavícula.
- 19.- Longitud relativa de las ramas interclaviculares.
- 20.- Morfología de primeras vértebras autotómicas de la cola (ver ARNOLD, 1973, 1989).

4.- RESULTADOS Y DISCUSION.

Los resultados para los veinte caracteres arriba reseñados en las especies del Pirineo se exponen seguidamente, comentándose su presencia o ausencia en las otras especies corrientemente asignadas a *Archaeolacerta* o consideradas como cercanas (*L. saxicola* complex y *Apathya cappadocica*) (ARNOLD, 1973, 1989 a; BISCHOFF, 1991; MAYER & BENYR, 1994).

CARACTERES CRANEALES.

4.1. Forma del proceso nasal.

El proceso nasal, que desde el premaxilar se dirige hacia los huesos nasales, presenta en todas las especies pirenaicas una forma alargada simple, que en los ejemplares más viejos puede aparecer algo espatuliforme por crecimiento de sus rebordes más externos por encima de los huesos nasales.

En las otras especies ibéricas cercanamente emparentadas, aparece un proceso nasal sinuoso en su base y con forma de punta de lanza en su ápice, que es la forma dominante en *A. cyreni* y aparece también frecuentemente en *A. monticola monticola* y en algún ejemplar gallego de *A. monticola cantabrica* (de Incio, Lugo). Los ejemplares del resto de la Cordillera Cantábrica presentan procesos nasales simples y alargados, al igual que las especies pirenaicas. Todas las demás especies de *Archaeolacerta* europeas así como los

componentes del "L." *saxicola* complex y *Apathya cappadocica*, presentan procesos nasales de forma indiferenciada, igual que los especies del Pirineo. De los otros géneros estudiados, sólo *Timon* presenta un proceso nasal en forma de punta de lanza, mientras que *Pulicaria*, *Tetra*, *Algyroides*, *Loxura* (s. str.), *Zootoca*, *Psammotromus* y *Gallota* poseen procesos nasales simples.

La presencia de procesos nasales simples debe considerarse como el estado más primitivo del carácter, ya que aparece en los especies del grupo externo, es el más simple estructuralmente y aparece más extendido en la radiación de los lacértidos euroasiáticos (sensu MAYER & BENYR, 1994).

4.2.- Número de dientes en el premaxilar.

Resulta difícil saber cuál es el número primitivo en los Lacértidos. Los dos número modales más comunes: 7 y 9 aparecen más o menos entremezclados en la radiación euroasiática de Lacértidos. En el grupo externo aparecen ambos números (7 en *Gallota* y 9 en *Psammotromus*). En algún género de la radiación africana (*Acanthodactylus*) el número usual es 7, mientras que en *Loxura* s. str. es 9, y 7 de nuevo en *Zootoca*.

Las tres especies pirenaicas presentan usualmente siete dientes en el premaxilar. En *A. monticola cantabrica*, este número es el omnipresente en toda la Cordillera Cantábrica, en contra de lo dicho por PEREZ MELLADO et al. (1993) y aparece junto al número de 8 en *A. monticola monticola*. *A. cyreni* presenta usualmente 8 o 9 dientes premaxilares, raramente 7.

El número de 9 dientes premaxilares aparece en *A. bedriagae* (9) y en *A. mosorensis* (8 o 9), mientras que *A. horvathi* y *A. oxycephala* presentan 7. Según MEHELY (1909), *A. mosorensis* poseería también 7 dientes, en discrepancia con los datos de SIEBENROCK (1894), KLEMMER (1957), y nuestros propios datos. Las especies del complejo de "L." *saxicola* tienen usualmente 7 dientes, raramente 8, excepto "L." *derjugini* (8) y la incierta "L." *chirogaster* que muestra 9 o 10. *Apathya cappadocica* tiene también 10.

4.3.- Número de dientes del maxilar.

195

A. horvathi presenta de 15 a 18 dientes en cada maxilar (15,7 de media, std = 0,9, n = 10). *A. aranzica* de 14 a 17 (15,41 de media, std = 1,18, n = 12) y *A. aurelioi* de 15 a 17 (15,96 de media, std = 0,86, n = 20). Otras especies ibéricas muestran números sólo muy ligeramente superiores, como *A. monticola* (16,41 de media, rango 15-18, n = 26), o claramente superiores, como *A. cyreni* (18,07 de media, rango 16-20, n = 14), apareciendo en otros taxones valores muy variables, aunque en general superiores.

4.4.- Número de dientes del dentario.

Las tres especies del Pirineo muestran valores muy similares, relativamente bajas para el conjunto de especies estudiadas. *A. horvathi* tiene de 17 a 21 (media de 19,05, std = 1,20, n = 20). En *A. aranzica* el número va de 16 a 20 (media de 18,58, std = 1,03, n = 12) y en *A. aurelioi* de 16 a 22 (media de 19,66, std = 1,94, n = 18). Los valores más bajos corresponden a *A. aranzica* que, como quedó explicado en el capítulo 2, tiene una cabeza más corta y por lo tanto un maxilar y un dentario ligeramente más cortos.

Otras especies cercanas, como *A. monticola* presentan valores ligeramente superiores (media de 20,53, std = 1,49, rango de 17 a 23, n = 20), o claramente superiores como en *A. cyreni* (media de 22,07, std = 1,03, rango de 20 a 24, n = 16). Las otras especies europeas de *Archaeolacerta* tienen también números superiores (21 a 23 dientes), excepto *A. horvathi* que los presenta muy similares a las especies pirenaicas. Las especies del "L." *saxicola* complex presentan valores variables: las especies de tamaño más pequeño, como "L." *derjugini*, "L." *dagestanica* y "L." *rosambekovi* (o bien con la cabeza pequeña como "L." *pratolica*) presentan números algo más bajos de dientes, equivalentes a los de las especies pirenaicas.

Parece haber dentro de cada especie una relación clara entre el tamaño general del individuo y el número de dientes del dentario. Individuos en crecimiento y los de gran tamaño muestran una pequeña diferencia en el número de dientes superior en estos últimos (ver por ejemplo ROCEK, 1980). No obstante y según el desarrollo alométrico de la cabeza que alcanzan los

machos de cada especie, pueden dividirse éstas en especies que desarrollan cabezas simétricamente grandes (con más dientes) y especies de cabeza corta o pequeñas (con menos dientes). Estas diferencias aparecen, sin embargo, ligadas entre especies parecidas, parecen tener una cierta validez filogenética, y que se conservan en las formas de mayor tamaño como *Gallotia stromyi*, cuyos números de dientes no difieren de las especies de pequeño tamaño. Por otra parte, los números dentales del premaxilar y maxilar no parecen estar sujetos a estas variaciones ontogénicas (ROCEK, 1980).

4.5.- Forma del margen ocularia maxilar.

La forma del margen ocularia maxilar ("stepped jugal", ARNOLD, 1969 a) ha sido utilizada como carácter para la reconstrucción filogenética. Según ARNOLD (1969 a) la sutura entre el maxilar y el yugal aparece marcadamente sinuosa ("stepped") en *Lacerta s. str.* y en *Podarcis*, y constituiría el estado derivado del carácter. Sin embargo, en nuestra muestra de *Podarcis ferox* apenas aparece en algún ejemplar mucho más sinuosa que en el resto de *Lacertidae* examinados, por lo que creemos que el carácter es de limitado uso filogenético. En *Lacerta s. str.*, si que hemos comprobado la presencia de esta morfología sinuosa.

En las tres especies pirenaicas objeto de estudio, la transición entre el maxilar y el yugal es ligeramente sinuosa pero suave, sin inflexiones bruscas, al igual que en todas las especies del grupo de las *Archaeolacerta s. l.* (*Archaeolacerta "L." saxicola* complex y *Apollonia cappadocica*). Lo mismo puede decirse de los otros géneros de lacértidos de la radiación euroasiática, excepto *Lacerta s.str.*, donde esta sutura aparece fuertemente angulosa y marcada.

4.6.- Presencia de proceso anterodistal en el postfrontal.

Este proceso está presente en la generalidad de los *Lacertidae* y su falta la consideramos como el estado derivado del carácter.

Dentro de los *Pireneae*, falta únicamente en la generalidad de los

especímenes de *A. aurelioi* procedentes de los tres macizos estudiados (con la sola excepción de un individuo de Andorra que consideramos una reverción al estado primitivo del carácter, fig 4.2), mientras que está presente y bien desarrollado en *A. bonnali* y *A. aranica*. También está presente en todas las demás especies de lacértidos incluidos en este estudio (Fig 4.1 a 4.4). Su reducción y desaparición es una autapomorfia de *A. aurelioi* única entre todos los *Lacertidae*.

4.7.- Presencia de proceso anteromedial en el postorbitario.

La presencia de este proceso está más sometida a variación que el carácter anterior. El estado primitivo del carácter es la posesión de proceso anteromedial desarrollado, como es frecuente en todos los géneros estudiados en los que postfrontal y postorbitario están separados (*Lacerta*, *Podarcis*, la mayor parte de *Archaeolacerta s.l.*, etc.); pero falta o aparece en reducción de forma paralela en algunas especies pertenecientes a líneas filéticas distintas.

En las especies pirenaicas, el proceso anteromedial del postocular aparece bien desarrollado en *A. aranica*, mientras que está ausente en *A. bonnali* y *A. aurelioi*. Estas morfologías se conservan constantes en todos los ejemplares estudiados y todas las localidades, por lo que permiten, junto al carácter anterior, la distinción específica inequívoca de todas las especies de *Archaeolacerta* pirenaicas.

El resto de grupos estudiados, incluyendo los del grupo externo, presentan desarrollado este proceso, excepto algunas especies del grupo de "*L. saxicola*". Falta frecuentemente en "*L. maza*" y "*L. raddai*" que son las especies maternas del cruzamiento que dio lugar a las especies partenogenéticas "*L. armeníaca*" ("*L. maza*" ♀ x "*L. valentini*" ♂), "*L. dahlí*" ("*L. maza*" ♀ x "*L. portschinskii*" ♂), "*L. rostambekovi*" ("*L. raddai*" ♀ x "*L. portschinskii*" ♂) y "*L. unisexualis*" ("*L. raddai natrensis*" ♀ x "*L. valentini*" ♂) (UZZELL & DAREVSKY, 1975; DAREVSKY & DANIELYAN, 1977; DAREVSKY et al., 1986; KUPRIYANOVA, 1989; MORITZ et al., 1982). Es destacable el hecho de que el proceso también falta en todas estas especies

dos (con la
 eversión al
 nte y bien
 n todas las
 a 4.4). Su
 entre todos

ón que el
 de proceso
 estudiados
 olucis, la
 educido de
 distintas.
 postocular
 ente en A.
 n todos los
 n, junto al
 especies de

o externo.
 upo de "L"
 as especies
 éticas "L"
 a \times "L".
 y "L"
 AREVSKY,
 al., 1966:
 o de que el

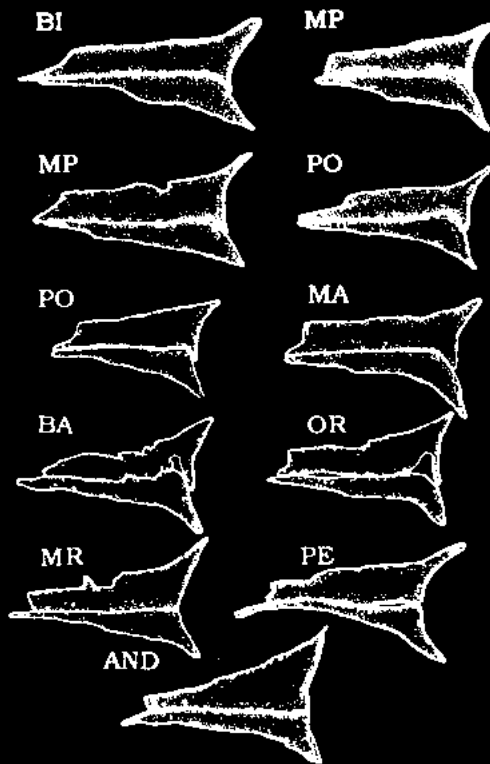


Fig. 4.1.- Morfología de los huesos prefrontal y postorbitario de las especies de Archosauromorpha s.l. En blanco se muestra la parte del proceso anteromedial del postorbitario oculto bajo el prefrontal. A. horvathi BI, Lac. Blau de Ziguere; MP, Monte Perdido; PO, Vall del Chiv, Fosets; MA, Estany de l'Isaure, Maladeta; A. granulos BA, Coll de Barradón; OR Port d'Orti; A. caraltoc MO, Estany de Calherants, Montroig; PE, Estany de Sotillo, Pica d'Estaña; AND, Port de Rat, Andorra.

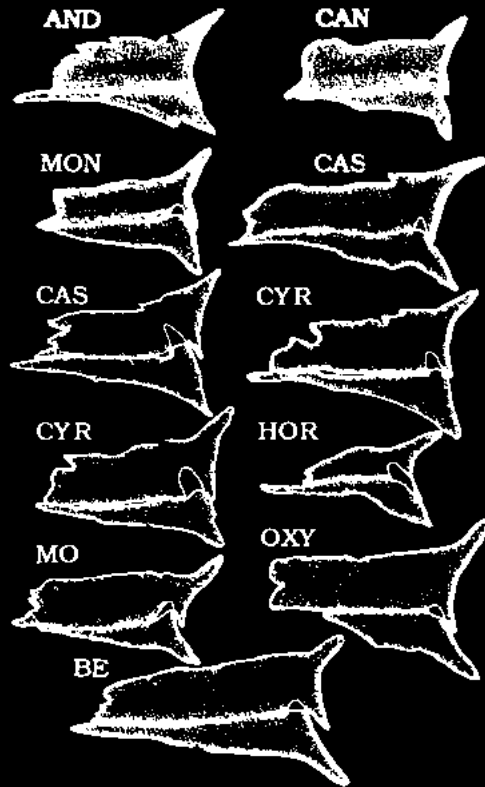


Fig. 4.2.- Como 4.1. A. caraltoc AND, Port de Rat, Andorra (ej. atávico); A. monticola canabrinz CAN, Somiedo; A. monticola variscensis MON, A Torre, Estrela, Portugal; A. cyreni castilianz CAS, Laguna Grande, Oredes; A. cyreni cyreni CYR, Puz. de Navacerrada; A. perusschi HOR, Val Digna, Italia; A. moscovitica MO, Zlatko Jezero, Montenegro, Yugoslavia; A. oxycephala OXY, Nisze, Croacia; A. hadriacus hadriacus BE, Córcega, Francia.

Archosauromorpha

especies de
 orbitario
 O, Vall del
 a; OR Port
 d'Estaña;

constru
 caestilo
 horvath
 A. ogy

brauneri
 alpinz
 Rania,
 Armenia
 "L": mas
 cheche

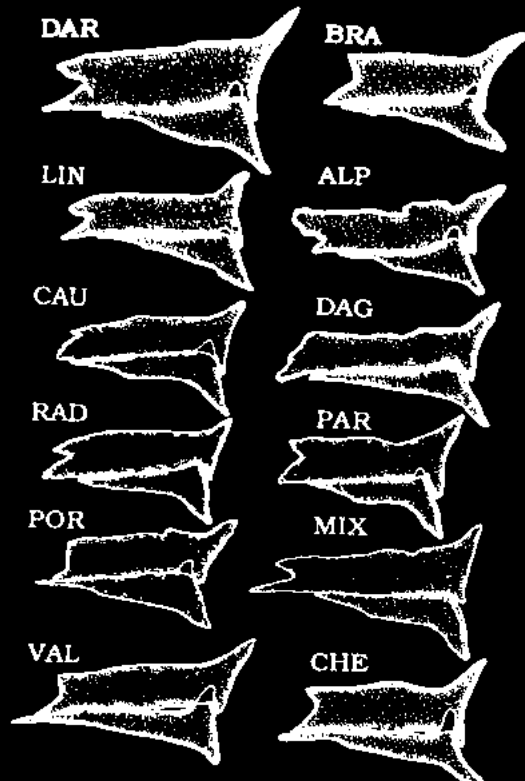


Fig 4.3. - Como 4.1. *L. anastolis* darvazkhi DAR, Dagestano, Sochi, Rusia. *L. anastolis* brauzverti BRA, Rio Inguri, Georgia. *L. anastolis* linthofviti LIN, Bakhtchisaray, Georgia. *L. alpeur* ALP, Monte Piat, Krasnodar, Rusia. *L. caucasicus* CAU, Pervval, Caucaso del Sur, Rusia. *L. daghestanicus* DAG, Khvarshi, Daghestan, Rusia. *L. ruddlet ruddlet* RAD, Lichk, Armenia. *L. parvulus* PAR, Adshuri, Georgia. *L. portochvazkhi* POR, Rhamtskhuri, Georgia. *L. rubeus* MEX, Rhamtskhuri, Georgia. *L. solenitvi* VAL, Mtsota Lgh, Armenia. *L. rudis* chavchavazi CHE, Khvarshi, Daghestan, Rusia.

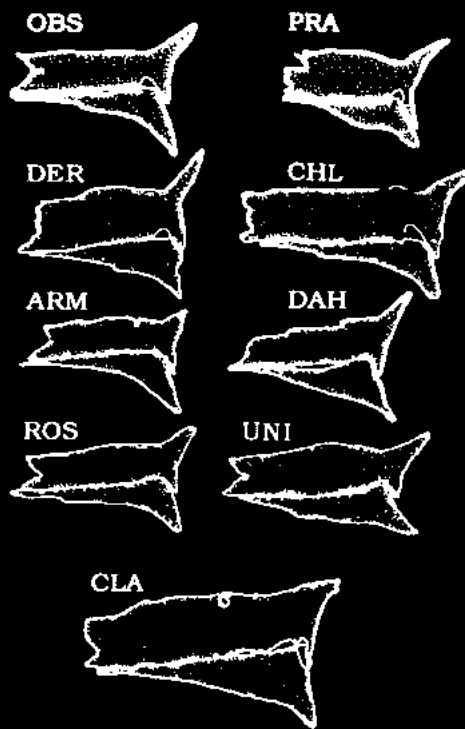


Fig 4.4. - Como 4.1. *L. rudis* obscurus OBS, Achaklaba, Georgia. *L. prototus* PRA, Kutorskaya, Krasnodar, Rusia. *L. derjavezi* DER, Mtsaba, Georgia. *L. chlongaster* CHL, Akedafaba, Azerbayjan. *L. armenicus* ARM, Arpalch, Armenia. *L. dahit* DAH, Jodieri, Georgia. *L. zurnabadi* ROS, Zurnabad, Azerbayjan. *L. unimaculata* UNI, Tzonakaberd, Armenia. *L. clarkorum* CLA, Canhartaran Goc., Turquia.

partenogenéticas, por lo que parece existir una dominancia o una fuerte herencia materna en la heredabilidad de este carácter. A este respecto sería revelador el estudio de *L. ussuri*, que presenta las mismas especies parentales que *L. uralsensis* pero con *L. orientis* como especie maternal.

4.8.- Longitudes relativas del postorbitario y del postfrontal.

En general, ambos huesos tienen una longitud más o menos equivalente (estado primitivo de carácter), aunque secundariamente, se dan variaciones de esta longitud primitiva en algunas especies (por ejemplo, por reducción de la osteificación craneal ligada a la vida larvicular).

En las especies pirenaicas, ambos huesos presentan longitudes similares (subiguales). En *A. aureola* y en algunos ejemplares de *A. arctica*, el hueso postorbitario puede prolongarse claramente más allá del extremo del postfrontal. Esta prolongación puede considerarse derivada para el conjunto del grupo pirenaico, mientras que la equivalencia de longitudes en *A. bonnali* sería una reversión secundaria al estado primitivo.

En el resto de *Archaeolacerta* europeas, las longitudes son más o menos equivalentes, con dos excepciones específicas: *A. herosii*, con un postorbitario notablemente más largo que el postfrontal, y *A. saxicola* con el primero bastante más corto que el segundo.

En las especies del grupo de *L. saxicola* ambos huesos pueden ser subiguales, pero hay una fuerte tendencia a presentar el postocular más corto que el postfrontal (*L. saxicola* ssp., *L. alpina*, *L. daghestanica*, *L. raddei*, *L. parvula* y *L. mixta*).

4.9.- Grado de solapamiento entre el postocular y el escamoso.

En las distintas especies estudiadas se observa que la longitud del contacto del escamoso con el postocular varía a lo largo de un continuo que va desde algo menos de un tercio de la longitud de este último hasta cerca de la mitad. En general, dentro de una misma especie, la variación se mantiene dentro de unos límites razonables y es posible cuantificar si es más hacia la

mitad o hacia un tercio de la longitud relativa del postocular en un taxón dado. La morfología más extendida es la que implica un tercio de solapamiento (que es la que muestra el grupo externo y es también la más común en el grupo interno), por lo que asignaremos a ésta el estado primitivo del carácter.

En *A. bonnali* usualmente existe un solapamiento de alrededor de 1/3 de la longitud del postocular (un 20 % de los ejemplares se aproxima a 1/2). En *A. arctica*, el solapamiento entre ambos huesos es de cerca de 1/2 de la longitud del postocular (100 % de los ejemplares) y en *A. aureola* también de 1/2 (30 % de los ejemplares se aproxima a 1/3). Dado que las especies con más solapamiento son las que tienen el postocular más largo respecto al postfrontal, es posible que ambos hechos estén relacionados, aunque esta relación no es constante ni está claramente definida.

4.10.- Postocular y postfrontal unidos o separados.

Los huesos postfrontal y postorbitario pueden aparecer unidos o separados desde el nacimiento según la especie de la que se trate. En las especies en que aparecen unidos desde el nacimiento, ambos se forman en una sola pieza, resultando del todo indiferenciables (ver por ej. el desarrollo de *Z. utupuzi* en RIEPPEL, 1982). En las especies que hemos considerado como grupo externo los dos huesos aparecen unidos por lo que consideraremos éste como el estado primitivo del carácter y la presencia de ambos separados como el derivado. No obstante, ARNOLD (1989 a) observó que, en algunas especies de lacértidos, los juveniles presentan ambos huesos separados fusionándose en los individuos más viejos. Por ello arguye, usando un criterio ontogenético, que la presencia de dos huesos individualizados es el estado primitivo del carácter. Nosotros, sin embargo, creemos que la mencionada fusión no es tal, sino una marcada imbricación e interdigitación de las suturas entre ambos huesos, que junto con el robustecimiento craneal y la proliferación de osteodermos craneales (*crusta calcarea*) hace que ambos huesos aparezcan indistinguibles. Hay que distinguir, pues, lo que es la existencia de un sólo hueso desde el embrión de lo que es la fusión de dos huesos durante la

ontogenia.

Las tres especies pirenaicas tienen ambos huesos separados, tanto en las crías como en los individuos viejos. Un ejemplar de *A. oronico* presenta como carácter aberrante una fusión unilateral de ambos huesos, mientras que en el otro lado los muestra perfectamente separados. Esta excepción cabe bien con la consideración de la condición de huesos fusionados desde el origen como primitiva, ya que se trataría de una reversión (o atavismo), no de la adquisición unilateral de un carácter derivado.

Todas las demás especies del grupo de las *Archaeolacerta* s. l. muestran ambos huesos separados, al igual que la mayor parte de las especies de la radiación euroasiática. Dentro de los *Lacertidae*, la posesión de ambos huesos fusionados (el estado primitivo del carácter) aparece en los géneros que consideramos como grupo externo: *Gallota*, *Pezomachus* y también en *Zootoca* y en algún *Lacerta*, como *L. schreiberi*.

CARACTERES POSTCRANEALES.

4.11.- Existencia de costillas óseas visibles asociadas a la tercera vértebra presacra.

La literatura osteológica sobre saurios indica que la tercera vértebra presacra carece de costillas y que éstas comienzan a partir de la cuarta (ver por ej. BARBADILLO & SANZ, 1983). Sin embargo, hemos encontrado que en las especies de lacértidos calificados como más primitivos, incluyendo las del grupo externo, existen asociadas a esta vértebra pequeñas costillas óseas que en el resto de especies pertenecientes a grupos más modernos también existen pero no se aprecian por estar reducidas y ser cartilagueas (no osificadas), o reducidas sólo a su parte más proximal.

Hemos detectado la presencia de costillas óseas asociadas a la tercera vértebra en *Gallota*, *Pezomachus*, *Zootoca utuponi* y *Lacerta agilis*, y también en las tres especies de *Archaeolacerta* pirenaicas. Falta en la mayor

parte de los géneros de la radiación euroasiática (*Archaeolacerta* s. l. -excepto las pirenaicas-, *Podarcis*, *Tetra*, *Algyroides*, etc.).

El grado de constancia de este carácter es variable. En *A. oronico*, aparece en el 90 % de los ejemplares examinados; en *A. mureletii* en el 70 %, y en *A. bonnali* la proporción es algo superior al 50 % de los ejemplares. Sin embargo, la presencia de costillas óseas asociadas a la tercera vértebra es la norma y no la excepción en las *Archaeolacerta* del Pirineo y creemos que denota un grado de primitivismo y diferenciación respecto a grupos afines mayor del sospechado hasta la fecha.

En todas las demás *Archaeolacerta* de la Península Ibérica y de Europa examinadas faltan estas costillas óseas, así como en las especies del grupo de "*L.*" *saxicola*. Muy ocasionalmente aparece algún ejemplar dentro de estos taxones que puede presentar estas costillas osificadas (un ejemplar de *A. horvathi* y otro de "*L.*" *unisexuata* -partenogenética-). En ambos casos podría tratarse de un caso de atavismo. En otros géneros cercanos (*Podarcis*, *Tetra*, etc.), la presencia es igualmente excepcional y puede darse en algún individuo aislado, igualmente por atavismo.

4.12.- Forma de las costillas asociadas a la sexta vértebra presacra.

La sexta vértebra porta unas costillas cortas con una amplia zona de inserción, y es la última vértebra previa a las que portan costillas largas y que todavía no se unen al esternón. En algunas especies relativamente primitivas como *Pezomachus alpinus*, *Lacerta agilis* y *Zootoca utuponi* las costillas de la sexta vértebra son relativamente indiferenciadas y alargadas (estado primitivo), mientras que en la mayor parte de los *Lacertidae* es corta, espatuliforme y con dos pequeñas prolongaciones hacia la suprascápula (estado derivado). A este último grupo, el más extendido (*Archaeolacerta* s. l., *Podarcis*, *Tetra*, "*L.*" *saxicola* complex, *Algyroides*, *Gallota*, etc.) pertenecen las tres especies del Pirineo. Excepcionalmente dentro del grupo anterior hemos detectado algún individuo aislado (de "*L.*" *dopeshonensis*) que se acerca al primer modelo.

4.13.- Fórmula costal esternal-xiosternal.

La fórmula costal esternal ($x + y$), donde x es el número de costillas de inserción esternal e y el xiosternal. Dentro de los Lacertidae existen tres fórmulas esternales habituales, la (3+1), la (3+2) y la (3+3). La segunda es la más común, pero algunas especies pueden presentar a la vez dos de estas fórmulas, por ejemplo comúnmente (3+2) y más raramente (3+1), como ocurre en *Gallotia* y *Zootoca* (estado primitivo del carácter). Otras tienen (3+2) y algunas veces (3+3), como sucede en el resto de géneros (estado derivado de carácter).

En las especies pirenaicas la fórmula universal que hemos encontrado es (3+2), excepto un ejemplar de *A. aurelioi* del macizo de Montroig, que presentaba (3+3). Las otras especies de *Archaeolacerta* s.l. presentan igualmente (3+2) o raramente algún individuo (3+3) en las especies caucásicas.

4.14.- Número de vértebras presacras.

Los Lacertidae presentan, como estado primitivo de carácter, dimorfismo sexual entre el número de vértebras presacras. Tal dimorfismo falta secundariamente en *Gallotia* y en algunas especies de *Acanthodactylus*. El número modal de vértebras es superior en las hembras que en los machos. Aquellas presentan de una a tres vértebras más que los primeros. Según ARNOLD (1963 a), existe una clara aunque imprecisa correlación entre números vertebrales y hábitat: las especies con números vertebrales más altos ocupan hábitats relativamente húmedos, mientras que los números menores aparecen en especies de lugares más áridos, abiertos y con menos vegetación. Según este autor, podría ser que el primer tipo de hábitat requiriera una mayor flexión del cuerpo para desplazarse entre la vegetación y que un mayor número de vértebras facilitara este movimiento. El dimorfismo sexual en el número de vértebras reflejaría diferencias en el microhábitat entre ambos sexos, siendo los machos los que por cuestiones territoriales permanecerían más tiempo en zonas al descubierto. La otra teoría propuesta por este autor, más acorde con nuestras observaciones, es que las vértebras extra incrementarían el volumen

corporal de las hembras y les permitirían aumentar el volumen de la puesta. Nosotros creemos que existe una importante carga filogenética en este carácter, y que por encima de cual sea la causa primera de su origen, los números vertebrales se conservan en especies filogenéticamente cercanas.

En *A. borvanki*, los machos presentan siempre 26 vértebras presacras y las hembras 27. Estos números son también prácticamente fijos para *A. aranka* y *A. aurelioi*, pero en estas últimas hemos encontrado alguna hembra con 28 vértebras. Estos mismos valores modales en los machos (26 vértebras) los presentan distintas *Archaeolacerta* de Europa (*A. monticola*, *A. cyreni*, *A. bedriagae* y *A. horvathi*) mientras que otras presentan frecuentemente una reducción a 25 vértebras (*A. mosorensis* y *A. oxycephala*; aunque ARNOLD, 1973, encuentra conteos de 26 en estas mismas especies procedentes de otras zonas a las aquí estudiadas). Las hembras son más variables: las de *A. monticola* y *A. cyreni* con frecuencia tienen 28 vértebras, mientras que en *A. mosorensis* aparecen los números de 26, 27 y 28. Las hembras de *A. horvathi*, *A. oxycephala* y *A. bedriagae* presentan usualmente 27.

En otros grupos el número es variable (p. ej. *Rodardis*); y en algunos como por ejemplo en *Algyroides* y *Apathya*, es frecuente la reducción a 25 en los machos, mientras que todas las especies del Cáucaso (grupo de "*L. saxicola*") presentan 27.

Los géneros que consideramos como grupos externos presentan 26 vértebras en los machos (*Gallotia* y *Pezomachus*) por lo que consideramos éste como el número plesiomórfico, y tanto la reducción a 25 como la ampliación en el número de vértebras a 27 o incluso 28 (como ocurre con "*L. parva*" y "*L. fraasi*") como estados apomórficos independientes.

4.15.- Número de vértebras dorsales posteriores.

Entendemos por tales, las últimas vértebras presacras que portan costillas cortas asociadas a ellas. Su número puede variar desde 7 u 8 (estado primitivo), presente en *Gallotia* y en *Timon*, por ejemplo; pasando por 6 o 7 que son los números más habituales (estado derivado n° 1) hasta reducir de forma

habitual a cinco (*Stocon*) (estado derivado nº 3). ARNOLD (1969 a) compara el número de estas vértebras posteriores ("number of short free dorsal ribs") con el número de las anteriores, pero este autor considera invertida la polaridad respecto a nuestro criterio. El hecho de que ambos estados aparecieran en el grupo externo y de que un número elevado de vértebras cortas sea el estado de carácter extendido en las especies más avanzadas de la radiación africana, hace difícil la toma de una decisión sobre la polaridad de este carácter.

Las especies pirenaicas presentan usualmente seis vértebras dorsales posteriores, independientemente del sexo del individuo en cuestión.

Dentro de *A. bonnali*, destaca la población de Bigorre por presentar una reducción constante a sólo cinco costillas dorsales posteriores. El único ejemplar transparentado de *Agdestortes* presenta siete costillas dorsales posteriores. En ambos casos se trata de poblaciones extremas y relativamente aisladas en las cuales presumiblemente es más fácil la fijación de variaciones aparecidas por azar. También es interesante constatar que esta reducción a cinco vértebras dorsales posteriores se da sin reducción en el número de vértebras presacras, lo que implica que en esta población exista una vértebra larga más en la región dorsal. Dado que dichas vértebras tienen importancia en condiciones de hipotermia por ser las que permiten el aplanamiento del cuerpo, la fijación de esta característica podría estar ligada a una presumible ventaja adaptativa termorreguladora en esta localidad concreta de la vertiente norte pirenaica. El estudio detallado de una mayor muestra y de otras de localidades vecinas podría arrojar más luz sobre este tema.

Todos los ejemplares estudiados de *A. aronica* presentan 6 vértebras dorsales posteriores, con la excepción de un macho joven del Port d'Orla que presenta 5.

Todos los ejemplares examinados de *A. aurelioi* presentan 6 vértebras dorsales posteriores.

En otras especies de *Archaeoleptis*, seis es también el número dominante. Así ocurre en *A. monticola* y en *A. cyreni* (con excepción de una

hembra de Guadarrama que presenta 7). Otras *Archaeoleptis* de Europa presentan habitualmente 6 y sólo muy ocasionalmente algunos individuos aislados de *A. horvathi*, *A. macrinus* o *A. oxycephala* tienen 5.

Las especies caucásicas (grupo de "L." asiaticas) presentan también habitualmente 6, menos frecuentemente 5 o 7. "L." portachinai, que presenta 7, es la especie parental de las partenogenéticas "L." dahli (con dudas hasta ahora) y "L." rossobskoi, que también presentan frecuentemente 7.

4.16. Presencia y forma de la fontanela esternal.

La fontanela esternal es una abertura presente desde el nacimiento en la placa esternal de la mayor parte de los lacrítidos. Su forma es variable, pudiendo ser redondeada, más o menos oval (la más extendida), ligeramente cordiforme o claramente cordiforme (*Podarctis*). Parece claro que los modelos redondeados u ovals, poco diferenciados, son primitivos, y que los cordiformes son derivados (ARNOLD, 1973, 1969 a), sin que esté claro que los ligeramente cordiformes sean intermedios o regresiones secundarias al modelo primitivo. Por ello los trataremos como carácter independiente, al igual que hizo ARNOLD (1969 a).

En *A. bonnali* la fontanela esternal adopta formas ovaladas o redondeadas (cordiforme en un ejemplar de Bigorre).

En *A. aronica* todos los ejemplares estudiados presentan la fontanela oval.

En *A. aurelioi* cerca del 80 % de los ejemplares (de los tres mactros distintos estudiados) carece de fontanela, y un 20 % más la presenta reducida a un par de pequeños orificios, presentando el resto (cerca de un 30 %) fontanela oval típica. Esta ausencia o reducción de la fontanela es una pérdida secundaria, como demuestra el hecho de que existan individuos con fontanelas normales. De hecho, la desaparición de ésta se daría por una disminución del espacio libre de la abertura, que en algunos casos no deja más que uno o dos pequeños orificios provenientes del incompleto cierre de ésta. También cabe la posibilidad de que la fontanela cordiforme sea un paso previo al cierre total

de ésta.

Las demás especies europeas de *Archaeoloxera* estudiadas presentan fontanelas ovales. Esporádicamente aparecen individuos de *A. cyreni* y *A. horvathi* con la fontanela reducida. Las especies caucásicas del grupo de *L. saxicola* la presentan oval, aunque en algún individuo también aparece algo reducida pero visible (un ej. de *L. chlorogaster*) o bien cordiforme (un indiv. de *L. dejugati*, *L. armenica* y *L. rubra* y varios de *L. alpina*). En general, excepto *Podarcis* y algunas especies como *L. leuca*, *L. darjvoti*, algunos *Algyroides* (*A. mureticus* y *A. marchii*) y *L. andreanatzkyi*, el resto de especies, incluyendo las del grupo externo la presentan oval o redondeada, por lo que consideramos este estado del carácter como el más primitivo.

4.17.- Forma de las clavículas.

La clavícula de los lacértidos tiene una expansión hacia su parte medial que presenta ordinariamente una abertura inferior que queda entre las dos ramas claviculares, la anterior y la posterior (clavícula emarginada o cerrada), o bien puede faltar la rama posterior y quedar la clavícula abierta (clavícula marginada). Obviamente, el modelo cerrado es el primitivo pero ambos tipos de clavículas aparecen mezclados con gran frecuencia en la misma especie. Algunas especies tienden a presentar mayoritariamente modelos emarginados (*Pezomachus*, *Gallota*) o bien abiertos (*A. bedriagae* y *A. oxycephala*, por ejemplo). Por ello, algunos autores como ARNOLD (1969 a), consideran la presencia de ambos modelos como la situación primitiva y la presencia de uno u otro exclusivamente como la derivada.

Todos los ejemplares de *A. borroli* examinados, excepto un ej. recién nacido de *Aigüestortes* (el mismo que tenía siete vértebras dorsales posteriores), presentaban clavículas abiertas.

A. arana también presenta clavículas abiertas.

Por el contrario, todos los ejemplares estudiados de *A. aurelioi*, excepto uno, presentaban clavículas cerradas (emarginadas). Un ejemplar discordante, del Port de Rat (Andorra) (el mismo que presentaba el postfrontal aberrante

Ver apartado 4.3.6.) muestra una clavícula abierta. Ambos fenómenos podrían interpretarse como derivados en este individuo.

En otras *Archaeoloxera* de Europa la situación es variable. Mientras que *A. monticola monticola* presenta clavículas cerradas, en *A. monticola caubrica* hay cerca del doble de clavículas abiertas que cerradas (contrariamente a lo indicado en PEREZ MELLADO et al, 1968). En *A. cyreni* es mayoritariamente cerrada, mientras que en *A. bedriagae*, *A. oxycephala* y *A. mureticus* son abiertas; y por último, variables en *A. horvathi*. En las especies del Cáucaso ambos tipos de clavícula aparecen mezclados en casi todas las especies, al igual que en *Apathya cappadocica*.

4.18.- Forma de las interclavículas.

La interclavícula de los lacértidos presenta en todas las especies un aspecto cruciforme, con una rama anterior muy corta en relación a la posterior, y unas ramas laterales moderadamente largas.

En general, las ramas laterales están orientadas de forma más o menos perpendicular al eje sagital, en ocasiones algo inclinadas hacia delante o hacia atrás, o bien claramente dirigidas en alguna de estas direcciones. El estado primitivo del carácter es la posesión de interclavícula cruciforme con las ramas laterales perpendiculares al eje sagital, que es como aparece en las especies del grupo externo, siendo la forma más extendida en todos los lacértidos de la radiación euroasiática. Ramas claramente dirigidas hacia adelante sólo las hemos encontrado en *L. chlorogaster* y, moderadamente dirigidas hacia adelante, en *A. oxycephala*. Con ramas interclaviculares claramente dirigidas hacia atrás figuran *Tetra dugesi*, *Tetra perspicillata* y menos claramente en *L. andreanatzkyi* (ARNOLD, 1973, 1969 a: datos propios). Ambas situaciones deben considerarse como derivadas.

Las tres especies pirenaicas tienen el modelo cruciforme primitivo, sin desviaciones acentuadas, al igual que todas las demás *Archaeoloxera* de Europa y las especies del Cáucaso y Asia Menor, con la salvedad de *L. chlorogaster*.

Ver
podr
que
con
cont
es m
A. m
espec
todas

4.18.-
aspect
poster
perpen
atrás,
primit
lateral
grupo
radiac
hemos
adelan
hacia
andrea
deben
desvia
y las e

Archae
Bleu de
Mabou

ómenos

Mientras
ponticola
berradae
A. cyreni
cephala y
En las
en cast

ecies un
ón a la

o menos
o hacia
El estado
las ramas
ecies del
ca de la
sólo las
a hacia
trigidas
e en 'L'.
aciones

tivo, sin
Europa
ogaster.

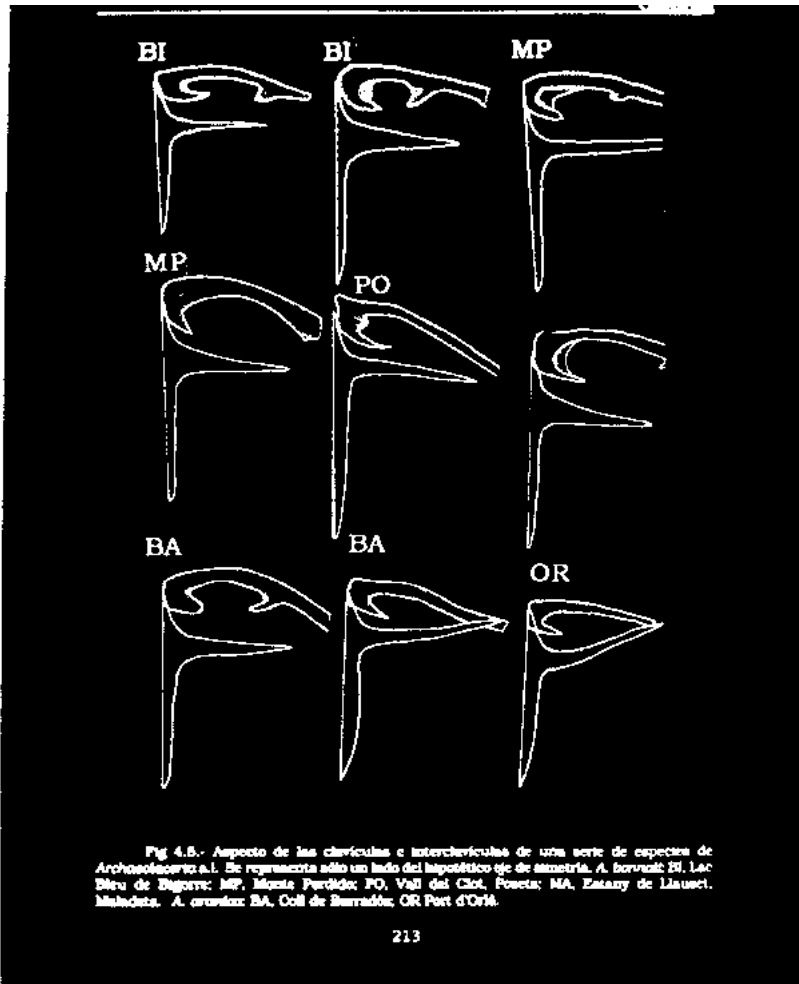
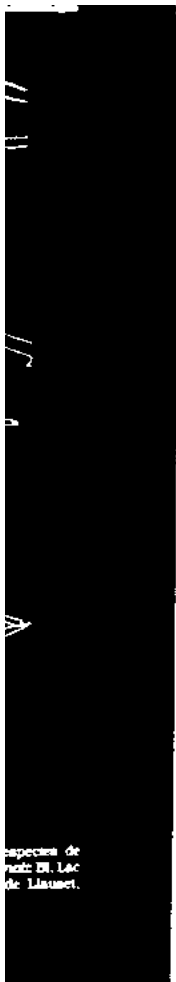


Fig 4.5.- Aspecto de las clavículas e interclaviculas de una serie de especies de *Archaeoleucos* s.l. Se representa sólo un lado del hipotético eje de simetría. A. borvat: BI, Lac Bleu de Bigorre; MP, Monte Perdido; PO, Vall del Clot, Fosca; MA, Estany de Liauset, Maladeta. A. crassus: BA, Coll de Barradós; OR Port d'Orléans.

MON, A
cyreni
d'Estany



especies de
noti: BI, Lac
de Liauset.

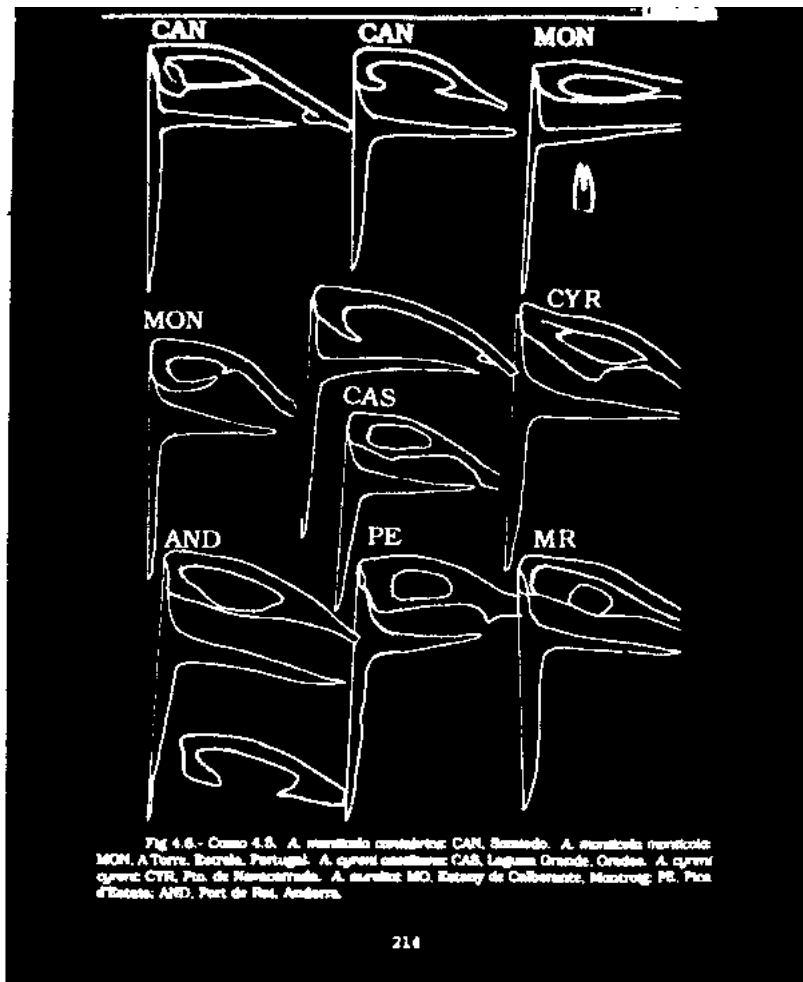
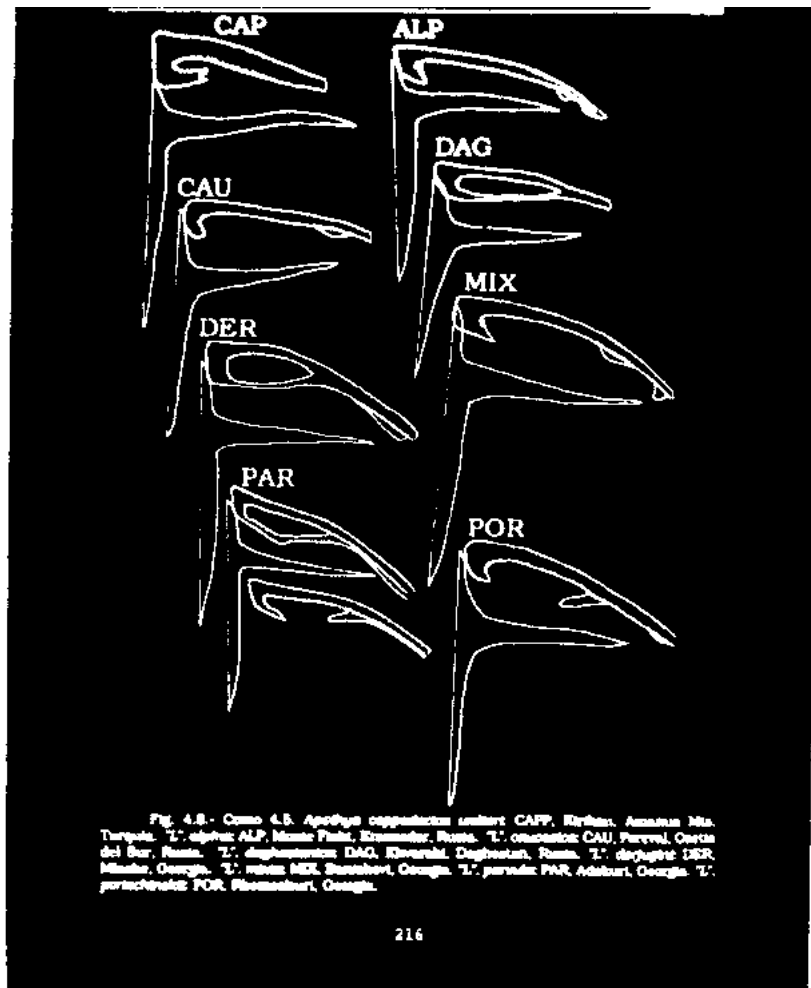
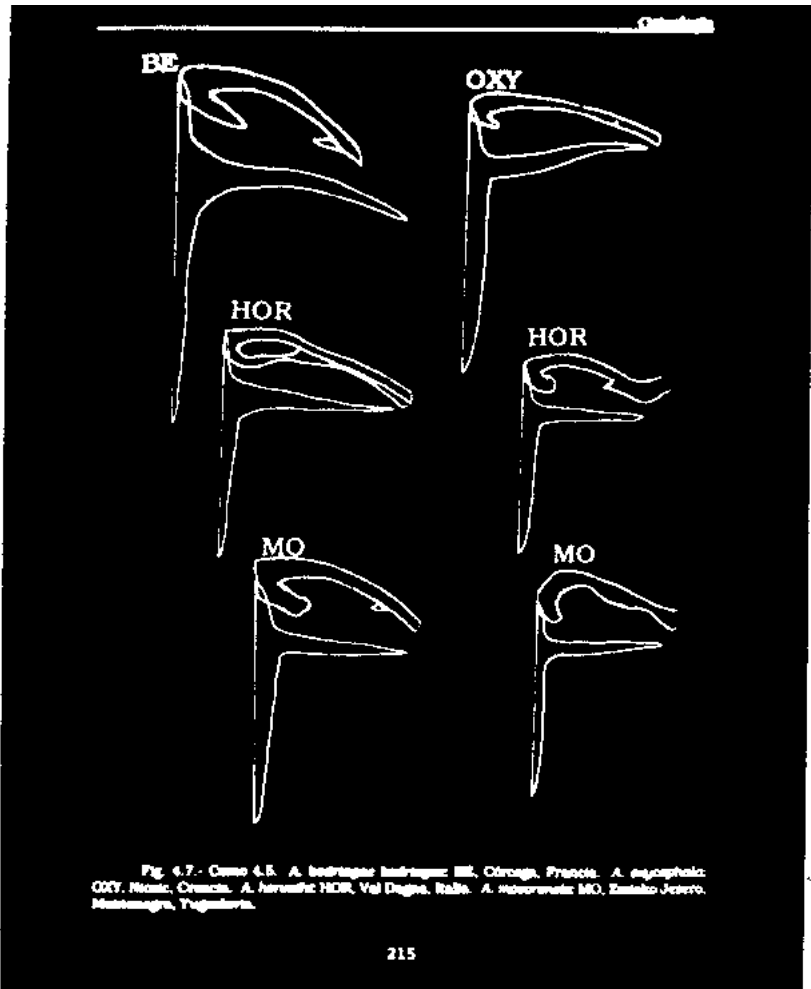
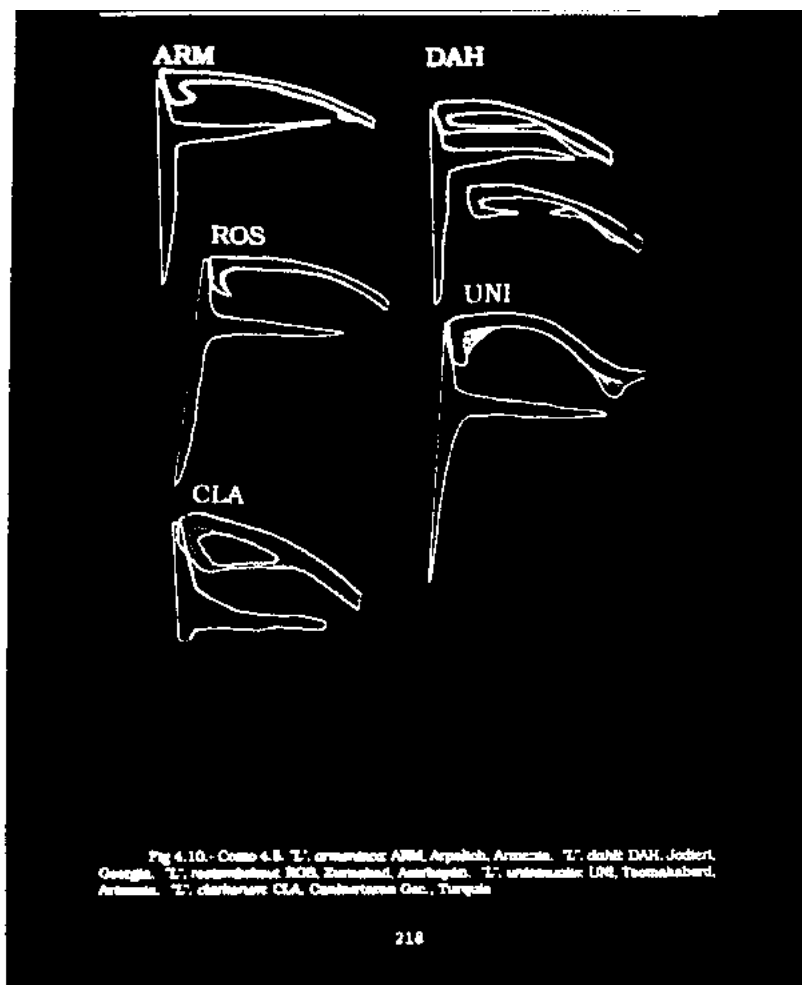
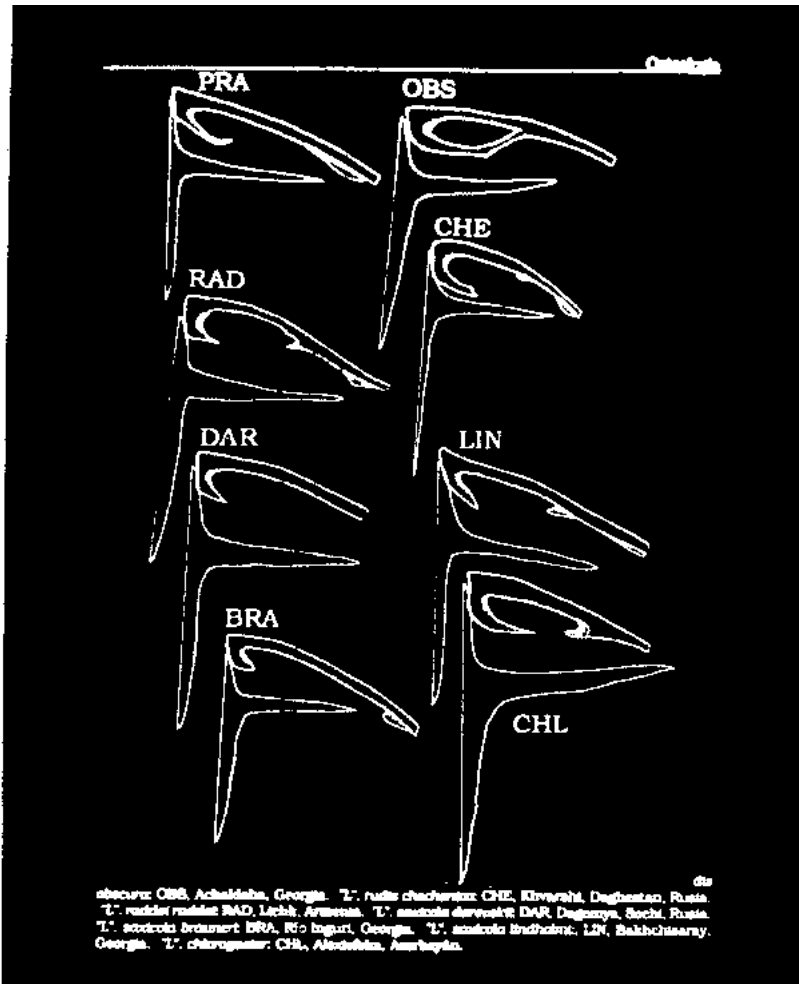


Fig 4.6.- Como 4.5. A. variegata complex: CAN, Sanzado. A. variegata ponticola: MON, A Torre, Estrada, Portugal. A. cyreni casiliensis: CAS, Laguna Grande, Oreses. A. cyreni cyreni: CYR, Pico de Remostrada. A. auribulb: MO, Estany de Calberast, Montroig; PE, Pico d'Estany; AND, Port de Rei, Andorra.

ORY, I
Monst





4.19.- Longitud relativa de las ramas anterodorsales.

Las proporciones entre la rama anterior y la posterior pueden variar en algunas especies. Así, en *Phaenodromus algeris* la rama anterior es bastante larga y llega a cerca del 80 % de longitud de la posterior.

Dentro de las especies pirenaicas, *A. bonnali* presenta una relación rama anterior/rama posterior que va de 0.21 a 0.38 (media de 0.29, $std = 0.04$, $n = 6$), *A. oronica* de 0.20 a 0.35 (media de 0.26, $std = 0.03$, $n = 8$) y *A. aurelioi* de 0.22 a 0.35 (media de 0.29, $std = 0.03$, $n = 9$).

En las demás *Archaeolacerta* s.l., los valores individuales van de 0.25 a 0.46, con gran variabilidad individual dentro de cada población. Estas longitudes no parecen estar relacionadas con el tipo de hábitat, ya que índices similares aparecen tanto en especies de suelo como en saxícolas. Así pues, se deduce que excepto en casos muy concretos, las longitudes relativas de las ramas claviculares están sometidas a considerable variación y son de escasa utilidad en el estudio filogenético de los lacértidos.

4.20.- Morfología de las primeras vértebras autoómnias caudales.

ARNOLD (1973, 1980 a) distingue tres tipos de vértebras en esta región: el primero sólo presenta procesos perpendiculares en su parte anterior (tipo A). El segundo tipo, tiene dos pares de procesos, uno anterior y otro posterior, siendo los primeros mayores que los posteriores (tipo B). El tercer tipo, también con dos pares de procesos, pero con los posteriores mayores que los anteriores (tipo C).

Los tipos A y B aparecen con frecuencia juntos y están muy extendidos entre los grupos de la radiación euroasiática de los Lacértidos, incluyendo todas las especies de *Archaeolacerta* s.l., *Apathya*, etc. El tipo C aparece en *Pezomachus*, algunas especies de *Aste Mezer* (*L. danfordi*, *L. anatolica*) y en las especies del grupo externo (*Gallioia*, *Phaenodromus*, *L. parva*, *L. fraasi* y *L. brandtii*) presentes, según ARNOLD (1980 a), modelos intermedios entre B y C. Aunque este autor considera que A y B son los modelos primitivos por

estar más extendidos, creemos a partir de las datos del grupo externo y de las especies de la radiación africana (como *Acrotvinctylus*), que el modelo primitivo podría ser el C. No obstante, la polaridad y homología entre los distintos modelos no está clara.

Las especies pirenaicas estudiadas: *A. bonnali*, *A. oronica* y *A. aurelioi* presentan únicamente el tipo A.

En las otras especies de *Archaeolacerta* de la Península Ibérica la situación es muy similar. *A. monticola monticola* presenta vértebras de tipo A. *A. m. cantabrica* presenta también de tipo A, pero aparece ocasionalmente en algún lado de la vértebra algún proceso remitiécente del tipo B (es decir, se dan vértebras de morfología mixta entre A y B, con un sólo proceso anterior a un lado y dos procesos al otro) (30 % de los individuos). En *A. cyrena* también son del tipo A. En algún proceso aislado de tipo B en proporción muy similar a la de la especie anterior.

En las otras especies europeas asignadas a *Archaeolacerta* la situación sigue siendo muy parecida. Así, en *A. bedriagae* y en *A. horvathi* sólo hemos encontrado el tipo A, mientras que *A. moionensis* y *A. oxycephala* presentan vértebras de tipo A pero con algún proceso aislado de tipo B.

Apathya cappadocica presenta vértebras de tipo A, y en las especies del grupo de *L. saxicola* la situación es variable dentro de la misma tónica general, con procesos de tipo A (frecuentemente con alguno de tipo B en alguna vértebra) como modelo más común y algunos claramente de tipo B (con alguna vértebra con procesos de tipo A). Esto último es especialmente claro en *L. mada*, *L. parva*, *L. praticola*, y en *L. raddai*.

5.- CONCLUSIONES.

1.- Las especies pirenaicas de *Archaeolacerta* se distinguen inequívocamente del resto de las especies de la radiación euroasiática (sensu MAYER & RENYR, 1984), por la posesión de costillas óseas asociadas a la

tercera vértebra. Esta es un estado de carácter plesiomórfico dentro de los leurdidos.

2.- *A. bonnali* se caracteriza, dentro del grupo pirenaico, por tener desarrollado el proceso anteroorbital del postfrontal y la falta del proceso anteromedial del postorbitario. Además posee clavículas abiertas (marginadas) y fontanela externa oval o redondeada bien desarrollada.

3.- *A. orania* se caracteriza dentro de este mismo grupo, por presentar bien desarrolladas tanto el proceso anteroorbital del postfrontal como el anteromedial del postorbitario, y por la posesión de clavículas abiertas (marginadas) y de fontanela externa oval o redondeada bien desarrollada.

4.- *A. aurelioi* se caracteriza a su vez por la falta de ambos procesos (tanto el del postfrontal como el del postorbitario), por la posesión de clavículas cerradas (marginadas) y la frecuente falta o reducción de la fontanela externa.

5.- Dentro de las especies se pueden dar patrones claramente divergentes, como la adquisición de una costilla larga más, en detrimento del número de las cortas, en la población de Bigorre (*A. bonnali*).

6.- A la vista de los resultados osteológicos, se desprende que las especies europeas actualmente asignadas a *Archaeoleucis* no constituyen un grupo natural. Por un lado, las especies pirenaicas aparecen diferenciadas y, por otro, las ibéricas, balcánicas y trinienses sólo comparten caracteres simpliomórficos que no indican nada acerca de su parentesco.

7.- Las especies caucásicas del grupo de "*L.*" *saxicola*, corrientemente asimiladas a *Archaeoleucis*, presentan diferencias apomórficas tanto respecto a las *Archaeoleucis* de Europa (una vértebra más) como a *Apothya* (una vértebra más y menor número de dientes del premaxilar -este último carácter de polaridad incierta-).

8.- Dentro del grupo caudales, "*L.*" *chirogaster* aparece claramente diferenciada del resto por el número de dientes del premaxilar y la forma de su interclavícula, lo que coincide con su reconocida incierta posición sistemática (ver por ej. BISCHOFF, 1991).

9.- Las especies partenogenéticas presentan marcados rasgos característicos de sus especies parentales, particularmente de los hembras del cruzamiento original que les dio origen. Caracteres como la falta, o extrema reducción, del proceso anteroorbital del postocular, que falta en las especies maternas "*L.*" *raddei* y "*L.*" *mita*, se observan también en las especies partenogenéticas estudiadas. Igualmente, el número modal de vértebras de las hembras partenogenéticas es algo superior a las del resto de especies del grupo de "*L.*" *saxicola*, con la excepción de sus especies maternas, que también presentan estos valores altos ("*L.*" *raddei*).

10. El hecho de que "*L.*" *portachinskii* presente frecuentemente 7 vértebras dorsales posteriores, habla en favor de que sea ésta la especie parenta de "*L.*" *dahl* y "*L.*" *rostombekovi*, que también lo presentan con frecuencia.

1.- INTRODUCCION.

El estudio del cariotipo de un grupo zoológico proporciona importantes caracteres que permiten el establecimiento de filogenias entre los distintos taxones que lo componen.

Al margen del estudio ya clásico de la morfología y número de cromosomas mediante técnicas de tinción estándar, desde la aparición de las técnicas de bandeo y de análisis del DNA, los estudios citológicos han experimentado un importante empuje que permite la detección de un buen número de caracteres estructurales de cromosomas que, mediante técnicas estándar se revelaban como absolutamente uniformes, y que permiten un acercamiento más profundo a la filogenia de los insectos (ODIERNA et al., 1987; CAPROGLIONE et al., 1989; 1990; OLMO et al. 1987 a, 1987 b, 1990, 1991, 1993, 1995). Por otro lado, las diferencias entre cariotipos de especies cercanamente emparentadas han puesto de relieve la importancia de las mutaciones cromosómicas y el especial papel de éstas en el proceso de especiación (WHITE, 1968, 1973, 1978 a, 1978 b; BUSH et al., 1977; CAPANNA, 1982; BAKER & BICKHAM, 1988).

Por ello se emprendió el estudio citológico de los distintos taxones pernillos, macizo a macizo, dado el aislamiento y distribución en poblaciones residuales de las distintas especies, lo que ha revelado interesantes hallazgos en sus cariotipos. Para hacerlo se procedió al estudio de ejemplares de los distintos taxones *A. bonnali*, *A. aratica* y *A. aurelioi* por medio de técnicas convencionales y de bandeo de los cromosomas. También se estudiaron los otros dos taxones de la Península Ibérica (*A. monticola* y *A. cyreni*) con fines comparativos.

2. OBJETIVOS.

- 1.- Describir y comparar los cariotipos de las distintas especies de *Archaeoloxera* de los Pirineos.
- 2.- Relacionar las diferencias en sus cariotipos con diferencias en otros niveles estudiados e inferir el papel de dichas diferencias en el rango taxonómico de las distintas formas y su papel en el proceso de especiación.
- 3.- Establecer un modelo de evolución cromosómica para estas especies, cuyos tamaños poblacionales reducidos y condiciones ecológicas de insularidad, las hace susceptibles de representar importantes modelos evolutivos.

3. MATERIAL Y METODOS.

3.1. Material estudiado.

Se han estudiado un total de 62 ejemplares que se desglosan por especies y localidades de la siguiente forma:

Archaeoloxera aurelioi.

- Estany de Calberante, Macizo de Montroig (L. E.): 1 ♂.
- E. de Bahorre, M. de la Pica d'Estats (L. E.): 3 ♀♀.
- E. de Sollo, M. de la Pica d'Estats (L. E.): 1 ♂ y 3 ♀♀.
- Coma del Forat (Andorra): 1 ♂ y 3 ♀♀.

Archaeoloxera bonnali.

- Lac Bleu, Massif de Bigorre (H.P., F.): 1 ♂ y 3 ♀♀.
- Pic de Madarnette, M. de Nouvelle (H.P., F.): 1 ♀.
- La Estiba, M. del Monte Perdido (Hu., E.): 2 ♂♂ y 3 ♀♀.

- Valle del Chit. M. de Pineda (Ba. E.): 3 ♂ y 4 ♀.
- Estany de Llançet. M. de la Maladeta (Ba. E.): 2 ♂ y 1 ♀.
- Montanyó de Llacs. P. N. Algodanarum (L. E.): 1 ♂ y 1 ♀.

Archaeolacerta arantia.

- Coll de Barradós. Valle de Arán (L. E.): 1 ♂ y 3 ♀.
- Tur des Crabes. Valle de Arán (L. E.): 2 ♂ y 2 ♀.
- Port d'Orlí. Valle de Arán (L. E.): 2 ♀.

Archaeolacerta monticola.

ssp. *monticola*.

- A Torre. Sº de Estrella (B.A. P.) 3 ♂ y 3 ♀.
- ssp. *cantabrica*.
- Pro de Vegarada (Le. O.). E.) 3 ♂ y 3 ♀.

Archaeolacerta cyreni.

- Puerto de Navacerrada (M. Sg.). E.) 3 ♂ y 2 ♀.

3.2. Métodos de estudio.

Todos los especímenes fueron inyectados intraperitonealmente con 0.01 ml por gramo de peso corporal de una solución de Colchicina (0.5 mg / ml). Treinta minutos después, los ejemplares eran anestesiados con vapores de éter acético y sacrificados.

Las preparaciones citogenéticas fueron obtenidas de la médula de los huesos largos, intestino, glándulas y bazo, mediante las técnicas de suspensión y secado al aire ("air drying spreading") o del raspado ("scraping") descritas en OLMO et al. (1988). Posteriormente fueron suspendidas durante 10 min. en una solución al 5% de Giesma en tampón fosfato para una tinción estándar. El raspado fue realizado mediante la técnica de SUMNER (1972) usando

un tratamiento de 1h 10m, a 40°. La tinción argéntica para la localización del Organómero Nuclear (RON) fue realizada mediante la técnica de HOWELL & BLACK (1960), y la tinción con DAPI (4-6-diamidino-2-fenil indol) de acuerdo con el método de SCHWEIZER (1976). La digestión con el sistema de restricción ALLU I fue llevada a cabo de acuerdo con MEZZANOTTE et al. (1983). Las preparaciones se mantuvieron en digestión durante 16 horas en una solución de enzima a concentración de 50 unidades / 100 µl del tampón.

cción del
WELL. 6
enlo con
stricción
N). Las
olución

4.- RESULTADOS.

Todas las especies de la Península Ibérica y Pirineos estudiadas comparten un carácter anaploidico, que es la carencia de microcromosomas y presentan, por lo tanto, cariotipos formados sólo de macrocromosomas, de uno (monobraquiales acrocéntricos) o de dos brazos (dibraquiales meta o submetacéntricos).

Por especies, las características son:

A. monticola

Tanto *A. m. monticola* como *A. m. cantábrica* presentan el mismo cariotipo de 36 macrocromosomas acrocéntricos gradualmente decrecientes (Fig 5.1 A y B). Todos ellos muestran una conspicua banda C en posición centromérica (Fig. 2 A y C). La digestión con Alu I hace desaparecer las bandas C centroméricas y revela la existencia de bandas pericentroméricas en los seis primeros pares de homólogos (Fig. 2 B y D). El NOR está localizado en un par de los cromosomas mayores, correspondientes al tipo I, de OLMO et al. (1993). No se aprecian cromosomas sexuales diferenciados.



Fig 5.1.- Metáfases de *A. m. cantábrica* (A), *A. m. monticola* (B) y *A. cyreni cyreni* (C).

227

estudiadas
cromosomas
osomas, de
ales meta o

n el mismo
decrecientes
posición
aparecer las
méricas en
localizado en
OLMO et al.



A. cyreni cyreni (C).



Fig 5.2.- Preparaciones de metafases femeninas con bandado C (A, C, E), digeridas con el enzima Alu I (B, D, F) y teñidas con DAPI (G) de *A. monticola monticola* (A y B), *A. monticola cantábrica* (C y D) y *A. cyreni cyreni* (E, F y G). Las flechas indican el cromosoma W.

A. cyreni

Los ejemplares de *A. cyreni* presentan 36 macrocromosomas acrocéntricos (Fig 5.1 C), al igual que en *A. monticola*, pero difieren de ésta en la localización del NOR, el bandado C de los cromosomas sexuales (que si están diferenciados) y hasta cierto punto, también en el contenido de heterocromatina.

En efecto, el NOR de *A. cyreni* está localizado subteloméricamente en un par de cromosomas medianos-pequeños (MS de OLMO et al., 1993) (Fig 5.2 C). El bandado C revela bandas centroméricas (Fig 5.2 E) que quedan digeridas por el Alu I (Fig 2 F) y teñidas con DAPI (Fig 5.2 G). Además, el bandado C muestra una heterogameta femenina del tipo ZW, donde W es más pequeño que Z y completamente heterocromático excepto una banda intercalar micromática (Fig 5.2 E). La heterocromatina de W es digerida por Alu I (Fig 5.2

228

F
el enmo
cantábric

A
L
acrocén
la local
están
heteroc

E
par de
El band
por el
muestr
que Z
microm

Py
band
Ol.

band
pobla
1987

macr
subm
meto

acroc
pres
subm
acroc

en lo
band
para
qued
reint
reinh

cromo
cromo
L de C

tres m

Fig 5.3 F) y controlada por el DAPI (Fig 5.3 G). El tratamiento con Alu I descubre además bandas pericentroméricas idénticas a las observadas en *A. monticola* (Fig 5.3 G).

Tanto la localización del NOR como la presencia del cromosoma W heterocromático son equivalentes a las ya descritas para ejemplares de otra población de esta especie (*A. c. castiliana*, de la S. de Oredos) (OLMO et al., 1987 b).

A. caurelii

Las preparaciones mitóticas de los machos de *A. caurelii* muestran 26 macrocromosomas, 10 de los cuales presentan dos brazos (metacéntricos o submetacéntricos) y 16 de un sólo brazo (acrocéntricos). Las preparaciones mitóticas presentan 13 bivalentes (Fig 5.4 D).

Las hembras presentan 25 macrocromosomas, 11 bíbraquiales y 14 acrocéntricos (Fig 5.4 A). Esta diferencia entre ambos sexos se debe a la presencia de cromosomas sexuales del tipo Z_1Z_2W , donde W es submetacéntrico y Z_1 es fácilmente reconocible por el mayor cromosoma acrocéntrico (Fig 5.4 A).

El bandeo C muestra bandas centroméricas especialmente intensas en los cromosomas acrocéntricos y poco marcadas en los bíbraquiales. Bandas pericentroméricas muy poco visibles aparecen en los primeros tres pares de cromosomas bíbraquiales (Fig 5.5 B). Las bandas centroméricas quedan digeridas por el Alu I, mientras que las pericentroméricas fueron resistentes a él (Fig 5.5 C). Ningún tipo de banda quedó especialmente resaltada por el DAPI (Fig 5.5 E).

El NOR fue localizado en posición telomérica en el brazo largo del tercer cromosoma bíbraquial, cuya longitud relativa es equivalente a la del cromosoma acrocéntrico portador del NOR de *A. monticola*, asimilable al tipo L de OLMO et al. (1980, 1983) (Fig 5.3 D).

No existe variabilidad intraspecifica reconocible en el cariotipo entre los tres machos estudiados.

Fig 5.3.-
98. *A. c.*
portado

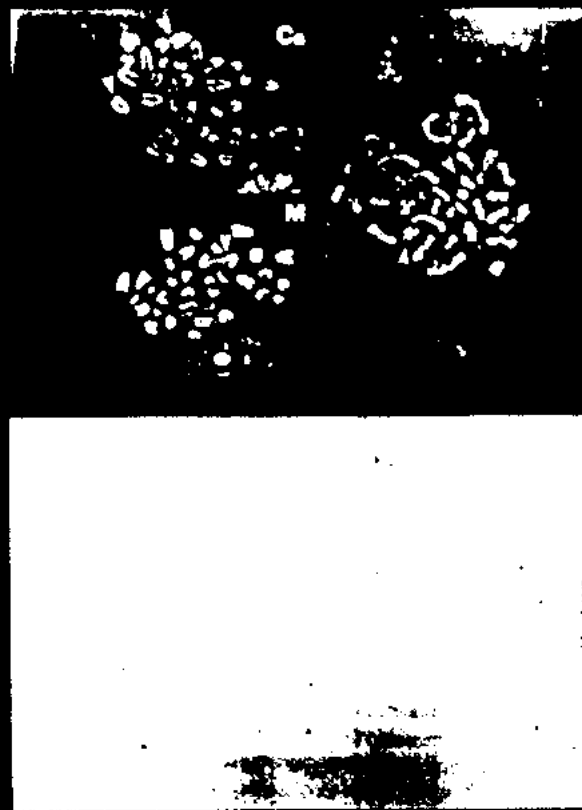


Fig 5.3.- Mitosis con tinción específica de *A. caurelii* castiliana (Ca), *A. monticola* monticola (M), *A. caurelii* (Ca), *A. caurelii* (Ca) y *A. caurelii* (Ca). Las flechas identifican el cromosoma portador del NOR.

macro
mitó
pres
mitó
El cro
y dife
por p
subte
en los
Alu I
per de
del NO
largo
cromo
postc
bonno
cromo
discin
sola r
estudi
se pu
robert
cromo
centro
cromo

A. bonnali

Las preparaciones mitóticas de los machos presentan 24 microcromosomas, 12 bibrasquiales y 12 acrocentricos, y las preparaciones mitóticas muestran 12 bivalentes (Fig 5.4 B). Como en *A. curvifol*, las hembras presentan cromosomas sexuales del tipo Z_1Z_2W , y en sus preparaciones mitóticas sólo aparecen 23 cromosomas (13 bibrasquiales y 10 acrocentricos). El cromosoma W es fácilmente reconocible por ser el menor de los bibrasquiales y diferente del de *A. curvifol* por ser más pequeño y metacéntrico (Fig 5.4 B) y por presentar una conspicua banda C en uno de los brazos en posición subtelomérica (Fig 5.5 D). Bandas pericentroméricas poco marcadas aparecen en los primeros tres cromosomas bibrasquiales, que además son resistentes al Alu I. Esta enzima, no obstante, revela una intensa banda telomérica en un par de cromosomas bibrasquiales, que probablemente corresponde al portador del NOR (Fig 5.5 F). De hecho, la tinción argéntica tñe los telómeros del brazo largo del tercer par de homólogos. El DAPI tñe de forma uniforme todos los cromosomas (Fig 5.5 E).

El NOR aparece en el tercer par de cromosomas de dos brazos en posición telomérica (tipo L de OLMO et al., 1990, 1993).

Es destacable el hecho de que ha sido detectado un ejemplar de *A. bonnali* del macizo de Posets con un cariotipo diferente, constituido por 22 cromosomas, todos ellos bibrasquiales y con el tercer par heteromórfico por las distintas longitudes del brazo largo (Fig 5.6).

Este cariotipo parece derivar del cariotipo normal de *A. bonnali* pero con seis reordenaciones cromosómicas distintas y simultáneas. A partir del estudio de la longitud relativa de los telómeros de los diferentes cromosomas, se puede hipotetizar lo siguiente: por un lado, ha tenido lugar una fusión robertsoniana entre dos cromosomas monobrasquiales (probablemente los cromosomas 6 y 7). Por otro, ha habido un desplazamiento de la posición del centrómero hacia posiciones intercalares de los últimos cuatro pares de cromosomas acrocentricos, probablemente obtenido a través de inversiones

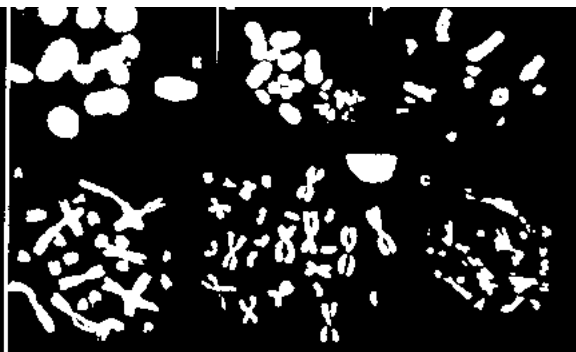


Fig 5.4.- Metáfases femeninas (A, B y C) y machos masculinas (D, E y F) de *A. curvifol* (A y D), *A. bonnali* (B y E) y *A. orantii* (C y F). Las flechas indican el cromosoma W.

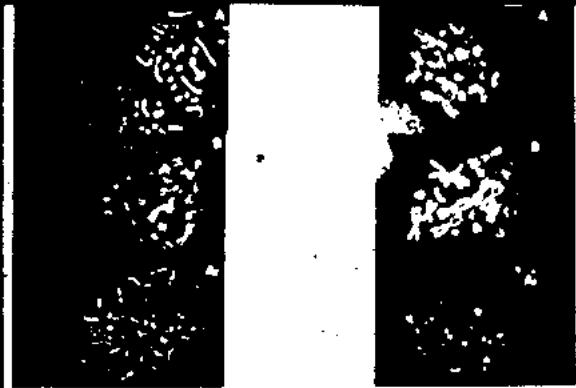


Fig 5.5.- Preparaciones metafásicas con banda C (columna de la izquierda), tinción con DAPI (columna central) y digestión con Alu-I (columna derecha) de *A. curvifol* (A, fila superior), *A. bonnali* (B, fila central) (la flecha negra indica el cromosoma W) y de *A. orantii* (C, fila inferior) (la flecha blanca identifica la cromatina DAPI positiva).

presentando una inversión de la organización del cariotipo con respecto a cromosomas bibrasquiales que se halló en este individuo. Además, parece haber tenido lugar una translocación homóloga, es decir, la transferencia de un trazo de cromosoma al correspondiente homólogo, lo que explicaría el heteromorfilismo del cuarto par de homólogos.

Se trata del menor número cromosómico conocido en un insecto y una de las pocas evidencias que demuestran que pueden darse reordenaciones cromosómicas múltiples a la vez en algunos raras animales mutantes (ver KINO, 1982). Desgraciadamente, al tratarse de un solo individuo, no se ha podido analizar la meiosis para poder inferir su posible viabilidad reproductiva (meiosis con segregación normal de pares de homólogos); así como obtener un número suficiente de preparaciones para proceder al bandeo.

Por lo demás, no existe variabilidad reseñable entre los cariotipos de las distintas poblaciones de *A. bonnali*.

A. ornata:

Al contrario que en las otras dos especies pirenaicas arriba explicadas, tanto los machos como las hembras de *A. ornata* muestran metafases con 10 cromosomas bibrasquiales y 16 acrocéntricos, similares a los de *A. caerulea* en su morfología (Fig 5.4 C); y meiocitos con 13 bivalentes (Fig 5.4 E), por lo que debe poseer un sistema de cromosomas sexuales ZW no diferenciables (cr. sex. homomórficos y eucromáticos) ya que se asume que todos los leotridos presentan heterogameta femenina, independientemente de que esta sea evidenciable citogenéticamente (OLMO et al., 1987, 1990, 1993, 1995; ODEERNA et al., 1994).

El NOR está presente en posición telomérica en el brazo largo del tercer par de homólogos (Fig 5.5 E) (tipo L de OLMO et al., 1990, 1993) como en las otras especies pirenaicas.

El bandeo C revela bandas centroméricas internas en los cromosomas acrocéntricos y bandas centroméricas y pericentroméricas débiles en los bibrasquiales (Fig 5.5 G). Las bandas centroméricas son completamente

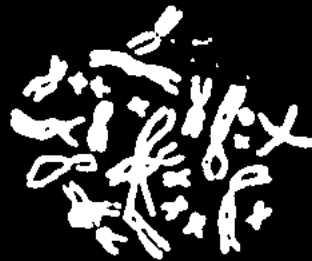


Fig 5.6. Cariotipo mutante de un ejemplar de *Psect*, con todos sus cromosomas bibrasquiales. Se supone que este cariotipo deriva del normal en *A. bonnali* por una fusión recíproca entre 6^o y 7^o pares, 4 inversiones pericéntricas y una translocación entre los homólogos del 4^o par.

digeridas con Alu I, mientras que las pericentroméricas de los tres primeros cromosomas bibrasquiales, la banda subtelomérica asociada al NOR y la intensa banda pericentromérica del séptimo par (acrocentrico) son reactivas a esta tinción (Fig 5.5 B). Sólo esta última banda fue positiva a la tinción con DAPI (Fig 5.5 H).

Las dos poblaciones estudiadas presentan iguales características en el cariotipo.

5.- DISCUSION.

Los resultados del estudio cariológico revelan claramente la existencia de cinco taxones distintos en la Península Ibérica: *A. monticola*, *A. cyreni*, *A. bonnali*, *A. aurelii* y *A. oroncho* (ODIERNA et al., en prensa). Todos ellos comparten la falta de microcromosomas, un hecho raro dentro de los Lacertidae y que sólo ocurre en *A. horvathi* (probablemente el adelfotaxón de todo el grupo aquí estudiado) y en *Zootoca stejnegeri*.

Los cariotipos de los lacértidos están compuestos en la inmensa mayoría de las especies por 36 macrocromosomas acrocéntricos y dos microcromosomas, lo que supone un número diploide de $2n = 38$ (ver por ej. KUPRIYANOVA, 1986; OLMO et al., 1983, 1986). La pérdida de los microcromosomas es un carácter derivado que parece haber tenido lugar de forma paralela en estas Archaelacerta y en *Zootoca*. Gran parte de la evolución que tiene lugar en los cariotipos de los lacértidos afecta a su morfología y se da por heterocromatinización o por inversiones paracéntricas que cambian el ligamiento genético cuya expresión visible es el bandeo.

Todo este conjunto de especies ibero-pirenaicas puede ser dividido en dos grupos: uno en el que sólo faltan los microcromosomas y que por lo tanto presenta un cariotipo de $2n = 38$, que incluye *A. monticola* y *A. cyreni*, especies muy relacionadas y presumiblemente hermanas (ver capítulo siguiente) que hasta hace poco (ARRIBAS, 1986; MAYER & ARRIBAS, 1986; ODIERNA et al., en prensa) eran consideradas como conspecíficas (ver por ej. MERTENS, 1979; ARRIBAS, 1983 a; PEREZ MELLADO et al., 1983), y otro grupo caracterizado por una dramática reducción en el número de cromosomas por fusiones robertsonianas, que incluye a las tres especies pirenaicas (*A. bonnali*, *A. oroncho* y *A. aurelii*) y que constituye indudablemente un grupo monofilético.

Pasaremos revista a las características y significado evolutivo de los cariotipos de ambos grupos:

235

5.1.-Grupo Ibérico:

Dentro del grupo de *A. monticola*, se observa que las dos subespecies descritas y aceptadas de *A. monticola* (*A. m. monticola* y *A. m. cantabrica*), presentan cariotipos absolutamente indistinguibles. *A. cyreni*, a pesar de presentar el mismo número diploide de cromosomas, se diferencia por la distinta posición del NOR y por la posesión de un cromosoma W heteromórfico y heterocromático (caracteres constantes en las dos subespecies estudiadas: *A. c. cyreni* y *A. c. coadunata*; ver ARRIBAS, 1986).

Aunque *A. monticola* y *A. cyreni* son alopátridas, la diferencia en el cromosoma sexual es relevante, y sobre todo, la diferencia tan notable en la ubicación del NOR en *A. cyreni* (única entre las Archaelacerta s.l.) parecen indicar que se trata de dos especies cariológicamente bien diferenciadas.

Se ha demostrado que la localización del NOR tiene un gran valor diagnóstico en los Lacertidae (ODIERNA et al., 1987) y no se conocen casos de variabilidad intraespecífica en esta familia (OLMO et al., 1983). Además, varios autores (AMEMIYA & GOLD, 1966; FORESTI et al., 1963; LOZANO et al., 1983; PHILLIPS et al., 1986) han demostrado que en taxones con una localización uniforme del NOR, la variación de ésta tiene una particular importancia en filogenia.

La presencia de un NOR de tipo MS (OLMO et al., 1983) en *A. cyreni*, es única entre las Archaelacerta s.l. y puede deberse a una translocación con inversión. Esto nos proporciona una aparente convergencia con otros grupos filogenéticamente alejados donde este tipo de NOR aparece (como *Zootoca*, *Aconthodactylus*, etc.). El NOR en posición MS también está presente dentro de la propia radiación curanética en las especies del grupo de los *Bremia* (sensu MAYER & BERTH, 1984) (*Bremia*, *Oreocercus*, *Ophisops*) a la que pertenecen también estas Archaelacerta s.l.

A. monticola y *A. cyreni* difieren en la diferenciación por heterocromatinización del cromosoma W. Esta heterocromatinización constituye el primer paso en la diferenciación de los cromosomas sexuales de los

236

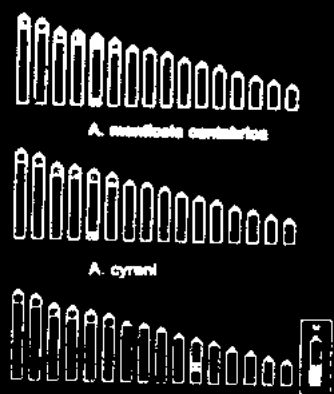


Fig 5.7 - Idiogramas haploides de *A. monticola* y *A. cyreni*. Negro: Patrón de bandado C; Círculos: AgNOR; Gris: patrón de bandado Abu-I.

lacérridos [OLMO et al., 1992, 1993, 1995; ODIERNA et al., 1993].

5.2.- Grupo pirenaico:

Dada la notable variación en número, presencia de cromosomas sexuales diferenciados y bandado C trataremos cada uno de estos aspectos por separado.

5.2.1.- Número de cromosomas:

El grupo pirenaico se caracteriza por presentar cariotipos con una drástica reducción del número de cromosomas. Esta reducción se da por fusiones robertsonianas que implican una fusión céntrica de dos cromosomas acrocéntricos para dar uno de dos brazos. El análisis morfométrico de los cariotipos de las tres especies pirenaicas parece indicar que los pares

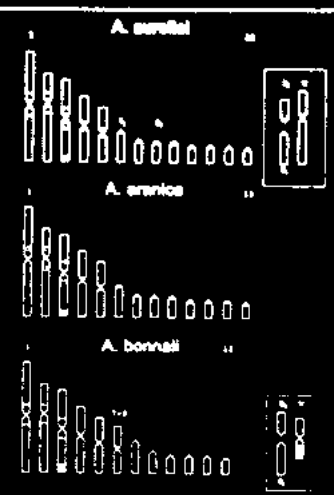


Fig 5.7 - Idiogramas haploides de *A. bonnali*, *A. aurelioi*, *A. arancia*, *A. monticola* y *A. cyreni*. Negro: Patrón de bandado C; Círculos: AgNOR; Gris: patrón de bandado Abu-I.

correspondientes de homólogos tienen la misma morfología y longitud relativa. El par de cromosomas metacéntricos adicionales, presente en el cariotipo de *A. bonnali*, parece provenir de la fusión céntrica (robertsoniana) del 7º y 9º pares acrocéntricos presentes en el cariotipo de *A. aurelioi* y *A. arancia* (Fig 5.8). No obstante, en ausencia del bandado G que evidencie la absoluta homología de los cromosomas biraquiales del grupo pirenaico, tampoco puede descartarse la posibilidad de que en cada especie los elementos biraquiales se hayan formado independientemente, mediante acontecimientos simultáneos de fusiones de cromosomas acrocéntricos distintos. Tal posibilidad de cambios múltiples y simultáneos está refrendada por el séptuple mutante de 22 cromosomas, aunque la morfometría de los cariotipos normales de las tres especies pirenaicas sugiere una evolución cariotípica más bien por fusiones

sucumben y con cromosomas bifracados homólogos entre especies.

La aparición de cartotipos con cromosomas de dos brazos es extraordinariamente rara dentro de los lepidópteros. De hecho, de las 90 especies estudiadas hasta la fecha, además de en las pirenaicas, sólo aparecen en *L. parva* (GORMAN, 1966; KUPRYSTANOVA, 1980) y en *L. frassii* (ODIERNA et al., 1966; OLMO et al. en prensa) que probablemente son especies hermanas. Sin embargo, el parecido cariológico es sólo superficial y no parece existir una relación directa entre ambos grupos. De hecho, mientras que las dos especies del grupo de *L. parva* presentan microcromosomas, éstos faltan en las especies pirenaicas (ver Fig 5.8). Además, ambos grupos parecen estar muy diferenciados tanto genética (MAYER & BENYR, 1994) como morfológicamente (ARNOLD, 1973, 1986) y parecen ser convergencias hacia la reducción del número cromosómico o, lo que es lo mismo, hacia el progresivo empaquetamiento del cariotipo en un número menor de cromosomas.

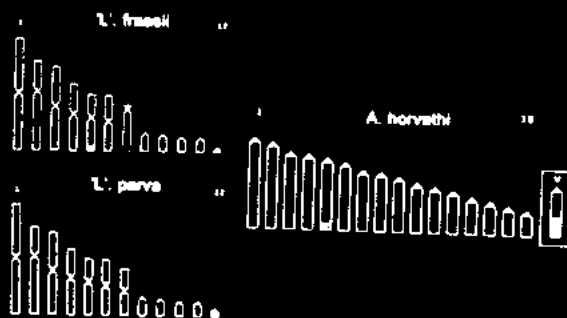


Fig 5.8.- Diagramas de *A. horvathi* y de *L. parva* y *L. frassii*. La primera de ellas es probablemente muy cercana a las especies ibéricas, mientras que la segunda y tercera muestran cariotipos con abundantes fusiones robertsonianas.

El significado de esta reducción del número de cromosomas no está claro, pero al tratarse en ambos casos de especies de alta montaña o zonas elevadas, podemos sugerir a modo de hipótesis que podría estar relacionado con una protección del material genético frente a agentes externos, como por ejemplo la capacidad mutágena de las rayas ultravioleta, mucho más activas en alta montaña. Este empaquetamiento falta, no obstante, en otras especies de alta montaña como *Lacerta endrogonalysi* del Alto Atlas ($2n = 38$; VOLOBOUEV et al., 1980), por lo que deben existir otros factores subyacentes que condicionan la presencia o no de fusiones robertsonianas.

Aunque considerado como un condicionante importante en la biología de las plantas de montaña (CALDWELL, 1968; VIGO, 1976; OZENDA, 1980; HAEDER & TEVINI, 1967), la radiación ultravioleta no es usualmente tenida en cuenta a la hora de tratar los efectos que ésta puede tener sobre los animales de alta montaña. Sin embargo, hace largo tiempo que se conoce que las radiaciones ionizantes causan daños transitorios o permanentes a los cromosomas por sección de éstos con posteriores reordenaciones de los distintos segmentos (FECHHEIMER, 1969). En el caso del material genético, se ha comprobado que la radiación U.V. produce una fotorreacción sobre la timina, produciéndose dímeros de timina y otros productos que alteran el normal funcionamiento del DNA (HAEDER & TEVINI, 1967). Paralelamente, MARTINEZ RICA (1977) argumenta que el alto grado de anomalías en la escutelación celular que se da en *A. bonnali* podría deberse al efecto de la radiación UV.

Por otro lado, la morfología conservativa del cariotipo, según STEBBINS (1966), puede ser explicada como un sistema de reducción de la variabilidad genética. Al reducirse el número de cromosomas se refuerzan los ligamientos de los genes y por tanto, disminuye la probabilidad de que grupos de genes ligados ventajosos se recombinen y segreguen. Aunque es muy difícil probar que exista una ventaja adaptativa en poseer un cariotipo más empaquetado, se ha observado que las reordenaciones cromosómicas en vegetales acompañan a la especiación, especialmente en aquellos grupos vegetales como las plantas

permanes y anales en las que cabe esperar que una disminución de la recombinación tuviera un alto valor selectivo por diversas causas (KORANT, 1961). STEBBINS (1960: 176 y sigs., 448 y sigs. 1967 a) ha señalado que plantas herbáceas pioneras de hábitats extremos, requieren un alto grado de uniformidad genética en la reproducción por semilla para explotar los genotipos de alto valor adaptativo para unas condiciones dadas, y este requisito lo obtienen presentando números cromosómicos bajos y baja frecuencia de quiasmias. Este autor sugiere y argumenta el hecho de que el valor adaptativo de los números cromosómicos bajos reside en el aumento de la cantidad de ligamiento génico (STEBBINS, 1960: 459). En este sentido, KABACK et al. (1962) han demostrado que la frecuencia de quiasmias es inversamente proporcional a la longitud de los cromosomas, por lo que los grandes metacéntricos podrían tener menor frecuencia de entrecruzamientos relativos que los acrocéntricos, y MATRAJT et al. (1966), han comprobado la influencia de parámetros climáticos (temperatura mínima y humedad) en determinados tipos de reordenaciones cromosómicas que actúan como fuente de posibles grupos de genes ligados ('coadapted supergenes' según DOBZHANSKY et al., 1960) e influyen en la diferenciación genética de poblaciones. Así, los cariotipos más condensados podrían garantizar un ligamiento genético, adaptativamente ventajoso para el hábitat extremo que constituye la alta montaña, cariotipo óptimo modelado a lo largo de miles de años de evolución y preservarlo, al menos en parte, de cambios recombinativos que pusieran en peligro ese ligamiento ventajoso. Los mecanismos para evitar nuevos cambios dentro del cariotipo, una vez alcanzado el ligamiento óptimo, vendrían por selección diferencial de aquellos cariotipos en los que aparecieran heterocromatinizaciones centroméricas o pericentroméricas que impidieran nuevas fusiones, siendo seleccionados en contra nuevas reordenaciones cuyas ligamientos genéticos tuvieran un valor adaptativo peor. Esto no es óbice para que nuevos cariotipos aparezcan con frecuencia (como el ejemplar con $2n = 22$ cromosomas braquiales de Poeta), ya que parece que, dentro de cada línea filética, los cariotipos tienen una predisposición estructural hacia ciertos tipos

de reordenaciones y no hacia otras (recombinación anatómica, como ERIC, 1961, 1966, 1968). Por ello, una vez fijada una tendencia en un grupo, éste se desarrollaría y extendería según los avatares evolutivos de cada taxón. Entre nuevos cariotipos, si bien usualmente acabarían desapareciendo por contraselección de las heterocigotas, si encuentran un nuevo hábitat en el que sean ventajosos, pueden expandirse y fijarse en poblaciones pequeñas, dando lugar a un nuevo taxón alopátrico.

Por otra parte, se ha sugerido que la uniformidad cariológica es el resultado de que las especies de un grupo determinado han alcanzado el cariotipo (esto es, el empaquetamiento, ligamiento genético, etc.) idóneo para su 'zona adaptativa', es decir, aquel cariotipo que asegura mediante su disposición de genes el mejor éxito de los individuos. En una segunda fase y dentro ya de este cariotipo óptimo, la evolución de éste se daría de una forma restringida (teoría de la canalización de BICKHAM & BAKER, 1973) mediante reordenaciones robertsonianas que no alterarían sustancialmente el ligamiento genético. De hecho, este atractivo modelo sería cierto si los cariotipos de morfología conservadora retuvieran también el ligamiento genético, pero esto no se da, ya que el bandedado G cambia notablemente (ODIERNA, 1963) y en general, esta diferencia es proporcional a la distancia filética entre los taxones dados, independientemente de que se conserven el mismo número y morfología de cromosomas. Por otro lado, en grupos envueltos en una rápida evolución cromosómica, no se aprecian diferencias ambientales importantes que justifiquen el cambio cromosómico ligado a nuevas zonas adaptativas preconizado por BICKHAM & BAKER (1973) (ver p. ej. HAUSSER et al., 1965), así que los mecanismos implicados parecen ser más complejos que los expuestos hasta la fecha.

En todo caso, y sin entrar en teorizaciones más heurísticas sobre el significado de las reordenaciones del cariotipo en base a los distintos modelos de evolución cromosómica propuestos, es posible que exista una relación entre la protección o el valor adaptativo de unos determinados ligamientos del material genético frente a ambientes hostiles y algunos tipos de fusiones

robertsonianas. Así, los cariotipos notablemente divergentes de las lagartijas pirenaicas, parecen sugerir una clara diferenciación que podría tener clara ventaja adaptativa inherente: el cariotipo así "empaquetado", sea como protección ante agentes mutágenos externos, sea reduciendo la probabilidad de apareamientos de homólogos con recombinaciones incorrectas susceptibles de modificar el ligamiento genético.

Cabe recordar aquí que *Z. stepveni*, que es una especie también de hábitats extremos (habita zonas alpinas, entre dentro del Círculo Polar Ártico y probablemente fue el acurto de distribución más septentrional durante los periodos fríos del Pleistoceno), carece también de microcromosomas y presenta un sistema de cromosomas sexuales Z,Z,W cuyo W procede de la fusión del cromosoma W acrocéntrico con un autosoma (ODIERNA et al., 1993 a), por lo que muestra esa misma tendencia al empaquetamiento del cariotipo.

Desde el punto de vista de la especiación, el efecto de las reordenaciones robertsonianas ha sido estudiado en un buen número de especies y aunque existen ejemplos claros de la posibilidad de cruzamiento intraspecífico de individuos con cariotipos muy distintos en número debido a reordenaciones robertsonianas (ver p. ej. SEARLE, 1968 a, 1968 b; NEET & HAUSSER, 1969; CAPANNA et al. 1977), las mutaciones robertsonianas afectan al éxito individual ("fitness") o a la fertilidad de los individuos heterocigotos y hacen que se transmitan de forma diferencial los cariotipos "normales" y mutantes. Según el distinto grado de homología entre los brazos de cromosomas metacéntricos se producen alteraciones de la meiosis (figuras en cadena, falta de entrecruzamiento, y frecuentemente la muerte celular, lo que implica en mamíferos esterilidad en los machos) (SEARLE, 1968 a y b) y por lo tanto el aislamiento reproductivo. SITES & MORTZ (1967) postulan dos tipos de modelos de especiación cromosómica. El más frecuente es el arriba explicado, en el que los reajustes cromosómicos por sí mismos causan el aislamiento reproductivo y la especiación mediante la disminución del éxito (fitness) del portador heterocigoto (en los casos de hibridación interespecífica, con frecuencia el sexo heterogamético se encuentra asiente, es raro, interesexual

o esteril, es lo que se conoce como regla de Haldane; LINCOLN et al., 1968). El proceso de fijación de los reajustes cromosómicos y de aislamiento reproductivo entre poblaciones ha sido revisado por CAPANNA et al. (1977), CAPANNA (1982, 1986) y REDD et al. (1980 b).

En las lagartijas pirenaicas, el modelo de especiación más plausible, a la luz de la actual distribución que presentan los cariotipos, es un proceso de especiación en pequeñas poblaciones alopátricas, en las que a partir de una condición previa de monomorfismo cromosómico en el antepasado común, el aislamiento habría favorecido la fijación más o menos al azar de las variantes si estas conferían ventaja adaptativa en esas poblaciones periféricas. En *Drosophila* se ha demostrado que el polimorfismo cromosómico está mejor desarrollado en las poblaciones centrales de una especie, mientras que las periféricas muchas veces presentan ya monomorfismo para los reajustes cromosómicos (CARSON, 1955, 1959, CARSON & HEED, 1964), por lo que la nueva especie surgiría típicamente de una población periférica, aislada y monomórfica de la especie ancestral (LEWIS & RAVEN, 1958; LEWIS, 1962; CARSON, 1971, 1975; GRANT, 1981).

5.2.2. Cromosomas sexuales:

La presencia de cromosomas sexuales del tipo Z,Z,W es también muy rara en los lacértidos. De hecho sólo se han descrito en *Zootoca utupura* (CHEVALIER, 1969; CAPRIGLIONE et al., 1984; CHEVALIER et al., 1979; KUPRIYANOVA et al., 1990; ODIERNA et al., 1993 a) que no obstante, presenta variabilidad geográfica en la forma del cromosoma W e incluso posible inexistencia de este sistema en algunas poblaciones suizas (MARGOT, 1946 y BRINK, 1959).

Dentro del Pirineo, presentan este sistema de cromosomas sexuales *A. bonnali* y *A. ocellifera*, mientras que falta en *A. arizica*. Este hecho parece casar bien con la hipótesis de que los dos primeros taxones son especies hermanas (ver capítulo siguiente), mientras que *A. arizica* sería la primera especie en diferenciarse, antes de la adquisición en este grupo del sistema Z,Z,W.

En otras especies de lestrados se encuentra variabilidad, incluso intraspecifica, por lo que respecta al grado de diferenciación de los cromosomas sexuales. Algunas de las formas involucradas, no obstante, podrían ser especies distintas y parece que en varios grupos han tenido lugar evoluciones paralelas de estos cromosomas (OLMO et al., 1981, 1983, 1986). En nuestro caso, *Zootoca utopara* es considerada, tanto por ARNOLD (1983) como por MAYER & BENYR (1984), como una especie muy alejada del grupo de especies al que pertenecen las especies del Pirineo. Si a esta presumible distancia añadimos que tanto en el grupo pirenaico (*A. aronica*), como posiblemente en algunas poblaciones alpinas de *Z. utopara* falta este sistema de cromosomas sexuales, llegamos a la conclusión de que se ha producido en ambos grupos de forma paralela por fusión de un cromosoma W con un autosoma.

5.2.3 - Posición del NOR

Por lo que respecta al NOR, las tres especies pirenaicas lo presentan localizado teloméricamente en el brazo largo del tercer par de homólogos. Evidentemente, debido al proceso de fusiones robertsonianas, la homología de este tercer cromosoma de dos brazos debe buscarse entre algunos de los acrocentricos de otras especies. Por su tamaño, el telómero portador del NOR, parece equivalente al de otras especies (Tipo I de OLMO et al., 1983) que se encuentra también en otras especies de *Archaeolacena* s.l. (*A. monticola*, *A. bedriagae*, *A. horvathi*), de *Lacerta* s. str. (*L. viridis*, *L. trilineata*, *L. agilis* y *L. schreiberi*), del grupo de "*L. saxicola*" ("*L. caucasica*", "*L. mixta*", "*L. saxicola*" y "*L. dahli*") (OLMO et al., 1983; ODIERNA et al., en prensa).

5.2.4 - Bandeado C

La heterocromatina es un constituyente genético con una tendencia evolutiva bien definida (CHARLESWORTH et al., 1994). En su pues, los patrones de variación en las secuencias repetitivas que constituyen esta heterocromatina proporcionan información sobre la filogenia y a sistemática.

de muchos organismos, incluso los lestrados (CAPPELLONI et al., 1981, 1984 b). Aunque se han descrito variaciones intraspecificas en el bandedo C (OLMO et al., 1983, 1987 b), asimismo existe una notable correlación entre las diferencias en el bandedo C y el grado de diferenciación y especiación. La función de esta heterocromatina constitutiva no está clara. Se ha sugerido que participa en el reconocimiento entre homólogos (FEACOK, et al., 1977), por lo que su delección o reordenación causaría dificultades en el reconocimiento cromosómico, aunque se ha observado que en organismos sin bandas C este reconocimiento se da igualmente (JOHN & MIKLOS, 1978). También se ha sugerido que regula la recombinación y formación de quiasmas y existe clara evidencia de que algunos bloques heterocromáticos pueden conducir a alteraciones en los patrones de entrecruzamiento de áreas próximas (MIKLOS & NANKIVELL, 1978; JOHN & MIKLOS, 1979). De hecho se observa que las bandas C escasean en las regiones intersticiales donde se dan los entrecruzamientos (KING & JOHN, 1980). Por todo ello, se puede deducir que las reordenaciones cromosómicas o los cambios en la disposición de estas bandas facilitan la evolución de los cariotipos y por lo tanto la especiación (WHITE, 1978 b). Por otros autores, las diferencias en el bandedo no serían la causa sino la consecuencia de la especiación (ARANO et al., 1991).

Las tres especies pirenaicas estudiadas, muestran importantes diferencias en cuanto a la heterocromatina presente en sus cariotipos (Fig 5.8). Mientras que en *A. aurelioi* los cromosomas de dos brazos presentan intensas bandas centroméricas, éstas son más débiles en *A. aronica* e invisibles en *A. bonnali*. Por lo que respecta a los cromosomas acrocentricos, tanto *A. aurelioi* como *A. aronica* presentan bandas centroméricas, que faltan también en *A. bonnali*. Las bandas pericentroméricas de los cromosomas bíbraquiales aparecen más desarrolladas en *A. aronica* y muy poco marcadas en *A. bonnali*, ocupando *A. aurelioi* una posición intermedia en cuanto al grado de desarrollo de dichas bandas. En cuanto a los cromosomas acrocentricos, sólo *A. aronica* presenta una banda pericentromérica en el séptimo par de homólogos. También es destacable que *A. aronica* y *A. bonnali* comparten una banda en

posición telomérica junto al NOR, banda que se ha perdido en *A. aurelioi*. Igualmente es destacable también la intensa banda heterocromática que presenta *A. bonnali* en el cromosoma W.

Si bien una limitada variabilidad en la heterocromatina puede darse de forma intraspecífica (OLMO et al., 1989), las notables diferencias en la localización y composición de la heterocromatina en las tres especies pirenaicas podría sugerir un aislamiento bastante antiguo entre estos taxones, que habría favorecido a su vez la fijación de mutaciones robertsonianas.

Es un hecho conocido que la fijación de mutaciones robertsonianas está favorecida por el aislamiento geográfico (ver por ej. CAPANNA et al., 1977; LANDE, 1979) y este hecho parece cumplirse en el caso de las especies pirenaicas, cuyas poblaciones reducidas y localizadas se integran en una estructura de metapoblaciones aisladas entre valles glaciares y picos de distintos macrotos, constituyéndose como verdaderas islas continentales.

A este respecto se ha sugerido que la distribución de la heterocromatina en los cromosomas indica que este material genómico podría favorecer o bien impedir la aparición de mutaciones robertsonianas como las inversiones y las fusiones céntricas (MAYR et al., 1984; REDI et al., 1990 b; LUTKE et al., 1992; CAPANNA & REDI, 1994). Según OLMO et al. (1993), varios investigadores han observado frecuentemente que los cromosomas metacéntricos carecen de bandas C centroméricas, presentes en los acrocéntricos, que se coloran con DAPI y que por lo tanto contienen DNA rico en A-T (MAYR et al., 1984; JOHN & KING, 1977; JOHN et al., 1985; KING et al., 1986; CAPRICCIONE et al., 1989, 1991). Estas evidencias sugerirían que la falta de heterocromatina centromérica favorece la fusión de cromosomas acrocéntricos, mientras que de estar presente este DNA rico en A-T, favorecería la condensación rápida de la heterocromatina (LEVINGER & VARSHAVSKY, 1982 a, 1982 b; STRAUSS & VARSHAVSKY, 1984; LOW et al., 1986) lo que tiende a limitar drásticamente la interacción entre los centrómeros y por lo tanto evitaría la fusión robertsoniana de dos cromosomas acrocéntricos.

Es interesante constatar que en las especies pirenaicas los cromosomas

acrocéntricos presentan anchos bloques centroméricos de heterocromatina, mientras que los cromosomas de dos brazos presentan muy poca o carecen de ella (con la excepción de *A. aurelioi*, cuya heterocromatinización centromérica podría ser, a la vista de la filogenia del grupo, secundaria y posterior a su especiación). También *Z. parva* presenta una distribución de heterocromatina centromérica similar.

Ligado a este hecho, un tipo particular de heterocromatina, positiva al DAPI y resistente al A1u I es exclusiva y está significativamente presente pericentroméricamente en el séptimo par de acrocéntricos del cariotipo de *A. aranica*. En base al análisis morfométrico de los brazos cromosómicos, puede observarse que el par adicional de cromosomas braquiales que aparece en el cariotipo de *A. bonnali* parece provenir de la fusión de los pares 7^o y 9^o presentes en *A. aranica* y *A. aurelioi*. Dado que, en base a la presencia compartida del sistema Z,Z,W y a la evidencia genética, neotológica, etc (presente estudio), parece ser que *A. bonnali* y *A. aurelioi* son taxones hermanos. Puede hipotetizarse que la heterocromatina centromérica y pericentromérica presente en el séptimo par de homólogos de *A. aranica*, o bien ha aparecido tras la diferenciación de ésta respecto al antepasado común de *A. aurelioi* y *A. bonnali*, o bien, si ya existía, se habría dado un proceso de eucromatinización en el antepasado común de estas últimas. En *A. aranica*, al conservar la heterocromatina centromérica, se habría inhibido la posterior fusión robertsoniana de los pares 7 y 9. Esta fusión al se dio, sin embargo, en *A. bonnali*, que carece prácticamente de heterocromatina centromérica, y que, al menos en teoría y como parece demostrar el ejemplar mutante de Posets, sigue involucrada en una potencial vía de reordenaciones cromosómicas. Está por ver si la posterior heterocromatinización centromérica de los cromosomas de dos brazos tiene algún efecto sobre las fusiones, así como si la presencia de heterocromatina centromérica en los restantes acrocéntricos impide ulteriores fusiones, como sería el caso teórico de *A. aurelioi*.

Es interesante resaltar que, los taxones que aparecen claramente diferenciados desde el punto de vista citológico, también lo están en la

electroforética de proteínas (ver capítulo siguiente y MAVER & ARNEBOLD, 1969), en morfología (ver capítulo 3) y en ecología (ver capítulo 4). No obstante, el grado de divergencia entre las taxones para cada una de estas características es variable (ver m. + adjuntando el resumen y conclusiones sobre la sistemática y taxonomía de las *Archaeoleucista* pirenaicas). Esta diferencia entre las diversas aproximaciones al problema, es particularmente notable en el caso de *A. arantica*, que si bien está claramente diferenciada genética y citológicamente de *A. aurelioi* y *A. bonnali*, morfológicamente no es fácil de distinguir de la última. Esto no debe sorprendernos ya que, como indicamos en el capítulo 2, las morfologías de estos pequeños leucídeos son muy conservadoras, y como expresa ARNOLD (1969 a: 244): "...in some sections of the Loricidae, ecological differentiation is rather subtle (...) Species differ in fairly modest aspects of spatial niche and in relatively small scale climatic parameters, and there is evidence of considerable ecological parallelism. As might be expected from this, morphological variations are fairly restricted and homoplasious, and reconstruction of phylogeny is often difficult". En otros grupos donde las especies presentan una gran similitud morfológica y ecológica, como algunos peces antárticos, los cariotipos son muy diferentes, quedando establecido que la evolución citológica ha precedido a otros tipos de diferenciación (OZDUF-COSTAZ, 1969; EASTMAN, 1963). En nuestro caso se han dado diferenciaciones en todos los niveles, aunque a distintas "velocidades" en cada uno de ellos.

6. CONCLUSIONES.

- 1) El grupo de especies de *Archaeoleucista* ibéricas forma un grupo monofilético, junto con *A. horvathi* (que probablemente pertenece a este grupo), caracterizado por la carencia de microcromosomas.
- 2) Tanto la falta de microcromosomas en *Z. utipano*, como su sistema sexual Z_1Z_2W son, probablemente, convergencias con el grupo aquí tratado.

Catálogo

- 3) Las especies iberopirenaicas pueden ser divididas en dos grupos: un grupo ibérico, que incluye *A. monticola* y *A. cyreni* y un grupo pirenaico, con *A. bonnali*, *A. aurelioi* y *A. arantica*.
- 4) El grupo ibérico está caracterizado por su cariotipo de $2n = 30$ cromosomas acrocéntricos, con bandas centroméricas en todos ellos y pericentroméricas en los seis primeros pares de homólogos.
- 5) *A. monticola* y *A. cyreni* difieren por la presencia de un cromosoma W homomórfico y parcialmente heterocromático en *A. cyreni*, y por la distinta posición del NOR en ambas (MS subtelomérico en *A. cyreni* y L telomérico en *A. monticola*).
- 6) Las especies pirenaicas están caracterizadas por presentar cariotipos fuertemente reducidos en número, por fenómenos de fusiones céntricas (robertsonianas) entre cromosomas.
- 7) Las especies pirenaicas difieren entre sí, en el número de cromosomas, por su heterocromatina y por la presencia diferenciada y la morfología de los cromosomas sexuales.
- 8) La especie del grupo pirenaico con el cariotipo más primitivo es *A. arantica*. Presenta el número pleiomórfico del grupo ($2n = 26$) y no tiene cromosomas sexuales diferenciados. *A. arantica* es la especie hermana del clado *A. aurelioi-A. bonnali*.
- 9) *A. aurelioi* y *A. bonnali* son especies hermanas caracterizadas por la posesión de un sistema de cromosomas sexuales Z_1Z_2W , lo que hace que ♀♀ y ♂♂ presenten números distintos de cromosomas. Ambas especies difieren en el número de cromosomas (♀♀ $2n = 26$ y ♂♂ $2n = 25$ en *A. aurelioi* y ♀♀ $2n = 24$ y $2n = 23$ en *A. bonnali*, la morfología y heterocromatinización del cromosoma W, y la cantidad de heterocromatina presente en los autosomas.
- 10) En el grupo pirenaico parece existir un tendencia clara hacia la reducción del número de cromosomas por fusiones robertsonianas. Esta tendencia parece seguir activa, a juzgar por el hallazgo de un ejemplar de *A. bonnali* mutante $2n = 22$ cromosomas (todos bíbraquiales).
- 11) Se sugiere que la reducción robertsoniana del número de

Los cromosomas podrían estar relacionados con la ventaja adaptativa que en habitats extremos (alta montaña), supone la posesión de un cariotipo más empaquetado. Tal ventaja podría consistir en el mantenimiento de ligamentos genéticos ventajosos o en la necesidad de protección del DNA frente a agentes mutágenos externos, como la radiación UV.

tipos: un
nico, con

 $2n = 36$
ellos y

osoma W
distinta
hétrico en

anotipos
centricas

mero de
ada y la

ivo es A.
no tiene
mana del

as por la
que #4 y
ñeren en
 $2n = 24$
mosoma

hacia la
a. Esta
lar de A.

nero de

2

habitats
ipo más
amientos
a agentes

6. Electroforesis.

esis.

1. -

1.1.

prot
(LEV
difer
1974
gené
exst
1967

en es
hasta
1994
dent
la ev
RODI
acero
morfo
al 19
sin e
WAK
as me
deca
decia
siemp
1990

1.- INTRODUCCION.

1.1.- La electroforesis de proteínas.

El desarrollo de la genética bioquímica, en particular la electroforesis de proteínas, ha permitido cuantificar la variabilidad genética entre poblaciones (LEWONTIN & HUBBY, 1966) y trazar paralelismos entre los procesos de diferenciación genética y de especiación (ver por ej. HEDGECOCK & AYALA, 1974; AVISE & SMITH, 1977; ZIMMERMAN et al., 1978), la cual, genéticamente hablando, resultaría de la transformación del polimorfismo existente en el interior de las poblaciones en variación entre éstas (LEWONTIN, 1967).

La electroforesis de aloenzimas ha demostrado ser una técnica muy útil en estudios sistemáticos y taxonómicos a niveles que van desde el de población hasta el de género (BLUTH, 1984; HILLIS & MORITZ, 1990; NILSON et al., 1994). Proporciona información genética que permite estimar la fragmentación dentro de un taxón, aunque esta información no necesariamente cuadre con la evolución morfológica (ver por ej. LARSON, 1984, 1989; FESTING & RODERICK, 1989; SHAFFER et al., 1991). Por ello, constituye un acercamiento más, contrastable con otras técnicas como el estudio de la morfología externa, osteología, citogenética, etc. (VEITH, 1994; NILSON et al., 1994). El uso y abuso de las distancias genéticas desde hace unos años, sin contrastar con otras metodologías de estudio, ha hecho argumentar a WAKE (1981) que: "...chaos would result if the amount of genetic divergence as measured by allozyme data, were used as a basis for making taxonomical decisions on the status of allopatric populations...", y asumir que las decisiones deben tomarse sólo tras contrastar con otros acercamientos y siempre de acuerdo con el concepto de especie biológica (FROST & HILLIS, 1990; WILEY, 1978). El acercamiento genético es, pues, un punto de vista

Electroforesis

más, contrastable, y complementario de otros acercamientos. Se han intentado encontrar valores críticos de distancias genéticas para el reconocimiento del estatus específico por gran número de autores y para grupos taxonómicos muy variados (AVISE, 1978; BAVERSTOCK et al., 1977; THORPE, 1982; GRAF, 1982; HIGHTON et al., 1989; HIGHTON, 1990; RICHARDSON et al., 1986), pero como mucho se trata de acercamientos a posteriori para cada caso (AYALA & RIGER, 1980). Por otro lado, no es conveniente comparar directamente entre grupos taxonómicos distintos o con estudios realizados mediante conjuntos de enzimas diferentes (BUSACK, 1986; HILLIS & MORITZ, 1990).

Las divergencias genéticas pueden darse como número de alelos diferentes o como una distancia genética, lo que nos permite inferir un tiempo aproximado de divergencia (cese del flujo genético) entre taxones, mediante lo que se denomina "reloj molecular", que se basa en el supuesto de que las mutaciones son neutrales y que constituyen un proceso estocástico, más similar al fenómeno de la descomposición radioactiva que a un metrónomo de ritmo constante (KIMURA, 1968, 1969, 1983; UZZELL & CORBIN, 1971; WILSON et al., 1977, 1987; GILLESPIE, 1991). No obstante, se asume que la probabilidad de que ocurra una de estas mutaciones al azar es más o menos constante y por ello que tienen lugar a un ritmo más o menos uniforme (NE, 1975).

1.2.- Estudios previos.

Como ya se ha indicado en capítulos anteriores, *Archaeolacerta* s.l. incluye un grupo de especies más o menos heterogéneo que habita las montañas del sur de Europa, desde la Península Ibérica hasta el Cáucaso, Asia Menor e Irán (ARNOLD, 1969 a; MAYER & BENYR, 1994) y cuyas relaciones tanto internas como respecto a otros taxones están aún lejos de ser bien conocidas.

más,
Intenta
recono
grupos
THORPE
RICHAR
posteri
conven
estudio
HILLIS
L
diferent
aproxim
que se
mutació
similar
ritmo c
WILSON
probabl
constan
1975).

1.2.- Es
C
incluye
montaña
Menor e
tanto in
conocid

foresis de
blaciones
ocesos de
& AYALA,
la cual,
morfismo
WONTIN.

muy útil
población
ON et al.,
entación
madre con
STING &
tuye un
do de la
ILSON et
os años.
mentar a
vergenca
onomical
que las
ientos y
HILLIS,
de vista

sidó
bon
hor
cara
5 y

a la
estu
form
SCH
al.,
dist
elect
euro
TIED
lació
da u
y los
pero

2.- O

taxon
posib

aprox
taxon

Electroforesis

Se han para el y para 1977; 1990. entos a o. no es os o con K, 1966. e alelos n tiempo diante lo que las co. más omo de . 1971; e que la o menos ne (NEI.

enta s.l. bita las o, Asia aciones er bien

que han cyreni. A. alpina. A. especies capitulos

foréticas e algunos e ciertas b. 1975: 95; FU et establecen de datos acértidos MAYER & o a otros el tercero R, 1985) ucásicas.

distintos ecto a su datación junto de

Dentro de este grupo, los seis taxones de la Península Ibérica que han sido descritos hasta la fecha (*A. m. monticola*, *A. m. cantábrica*, *A. cyreni*, *A. bonnali*, *A. aranica* y *A. aurelioi*), junto con la especie dinárico-alpina, *A. horvathi*, parecen constituir un grupo natural (monofilético) de especies caracterizadas por la falta de microcromosomas en su cariotipo (ver capítulos 5 y 7).

Hasta la fecha, se han efectuado pocas aproximaciones electroforéticas a la taxonomía y sistemática de las *Archaeoloxeria* s.l. Al margen de algunos estudios encaminados al esclarecimiento del estatus taxonómico de ciertas formas caucásicas (JZZELL & DAREVSKY, 1973 a, 1973 b, 1975; SCHMIDTLER, EISELT & DAREVSKY, 1994; MacCULLOCH et al., 1995; FU et al., 1995; MURPHY et al., 1996), sólo los últimos cinco de ellos establecen distancias genéticas entre las especies de este grupo a partir de datos electroforéticos. El primero, que cubre de forma general taxones de lacértidos europeos, incluye a *A. bedriagae*, *A. oxycephala* y *A. horvathi* (MAYER & TIEDEMANN, 1982). Otro incluye sólo a *A. bedriagae* (y *sap.*), junto a otros lacértidos del Mediterráneo occidental (GUILLAUME & LANZA, 1982), el tercero da una visión general sobre las especies del Cáucaso (LUTZ & MAYER, 1985) y los últimos se integran como una revisión del grupo de especies caucásicas, pero ninguno de ellos incluye a las especies ibero pirenaicas.

2.- OBJETIVOS.

1) Establecer el grado de diferenciación genética entre los distintos taxones que habitan la Península Ibérica y Pirineos, y de éstos respecto a su posible adelfotaxon *A. horvathi*.

2) Utilizar las distancias genéticas obtenidas para efectuar una datación aproximada de los fenómenos de especiación acaecidos en este conjunto de taxones.

Electroforesis

3.- MATERIAL Y METODOS.

En el presente estudio han sido estudiados 15 loci enzimáticos. Con respecto a cuatro de estos loci los resultados han sido insatisfactorios, apareciendo idénticos en todos los taxones estudiados (SDH = Sorbitol dehidrogenasa, EC 1.1.1.14; LDH-2 = Isocitrato dehidrogenasa catódica, EC 1.1.1.42; MPI = Manosa fosfato isomerasa, EC 5.3.1.8; y ADA = Adenosin desaminasa, EC 3.5.4.4.) por lo que no han sido incluidos en el siguiente análisis, así como los dos loci de LDH (Lactato dehidrogenasa, EC 1.1.1.27) que aunque son usualmente de fácil interpretación, en nuestro caso presentan idénticos electromorfos en todas las muestras. Los siguientes análisis se han centrado en las nueve proteínas para las que se han encontrado diferencias entre los taxones estudiados.

3.1.- Ejemplares estudiados:

<i>A. horvathi</i>	n = 3	[hor] Austria, Carintia.
<i>A. m. monticola</i>	n = 2	[mmc] Portugal, S ^o de Estrela.
<i>A. m. cantábrica</i>	n = 3	[mmc] España, Pto. Vegarada.
<i>A. cyreni</i>	n = 3	[mcy] España, S ^o Guadarrama.
<i>A. bonnali</i> (1)	n = 5	[bon] España, Monte Perdido.
<i>A. bonnali</i> (2)	n = 3	[bon] España, Macizo de Poseta.
<i>A. aranica</i>	n = 3	[ara] España, Valle de Arán.
<i>A. aurelioi</i>	n = 4	[aur] España, Pica d'Estata.

3.- M

reape
apare
dehid
EC
Aden
signt
1.1.1
prese
análi
encon

3.1.- E

A. hor
A. m.
A. m.
A. cyr
A. bon
A. bon
A. ara
A. aur

3.2.

Crea
Ade
Pos
Olu
laoc
Mala

3.3.-

a -80
de ag
de pe
lamp
confo

Mód

electr
& VO
muy f

de se

caric

const

3.2.- Enzimas estudiadas:

Creatín fosfoquinasa [CPK]	E.C. 2.7.3.2.
Adenilato quinasa [A.K.]	E.C. 2.7.4.3.
Fosfoglucomutasa (2 loci) [PGM]	E.C. 2.7.5.1.
Glutamato-oxalacetato transaminasa (2 loci)[GOT]	E.C. 2.6.1.1.
Isocitrato deshidrogenasa [icDH]	E.C.1.1.1.42.
Malato deshidrogenasa (2 loci) [MDH]	E.C.1.1.1.37.

3.3.- Método de estudio.

Muestras de músculo esquelético, corazón e hígado fueron congelados a -80° C hasta su estudio. Las muestras fueron homogenizadas con un poco de agua destilada y puestas en el gel por medio de unas pequeñas porciones de papel de filtro. La electroforesis se efectuó en gel de almidón al 12 %. El tampón usado fue Tris-citrato a pH 7. El revelado de las enzimas se realizó conforme a los métodos estándar al uso.

Método de interpretación:

Hasta la fecha, pocos investigadores han tratado de analizar los datos electroforéticos desde una perspectiva cladística (ver, no obstante, ALBRECHT & VON HAGEN, 1981; JOGER & STEINFARTZ, 1994; NILSON et al., 1994; y muy recientemente MURPHY et al., 1996).

Los patrones de bandas resultantes de la electroforesis son susceptibles de ser interpretados cladísticamente bajo los siguientes supuestos:

- a) Una banda es equivalente a un alelo y es tratada como un estado de carácter.
- b) Bandas en igual posición se consideran alelos idénticos.
- c) Bandas en posiciones similares pero ligeramente diferentes se consideran alelos distintos del mismo locus genético.

La decisión sobre qué bandas (alelos) compartidas por dos o más muestras son simplesiomórficas o sinapomórficas con respecto a otros alelos homólogos de otras poblaciones puede ser difícil. Puede asumirse que las bandas únicas de una o varias muestras pertenecientes a un solo taxón son autapomórficas de ese taxón y que las bandas compartidas por especies distintas o geográficamente distantes son plesiomórficas respecto a los alelos autapomórficos antes definidos. Para la elección de la polaridad también se puede utilizar el criterio de grupo externo (FARRIS, 1972; HILLIS, 1985), que es el que hemos empleado en el presente estudio.

En base al número de diferencias de alelos entre los taxones, hemos calculado la distancia genética estándar de NEI (1971, 1972) (D_{gen}) que es la más utilizada con este tipo de datos:

$$D_{gen} = - \ln I$$

siendo I la identidad genética media entre dos especies, que se calcula como:

$$I = I_{xy} / (I_x + I_y)$$

donde I_{xy} representa la probabilidad media (teniendo en cuenta todos los loci) de que dos genes escogidos al azar, cada uno de una de las poblaciones X e Y, sean idénticos; y I_x e I_y representan la probabilidad media de que dos genes escogidos al azar de una sola población (X o Y respectivamente) sean idénticos.

Para valores de D_{gen} bajos y medios puede haber correlación con el tiempo de divergencia (NEI, 1981) y asumirse que hay relación entre tiempo de aislamiento y frecuencia de especiación (FICHT, 1978; WILSON et al., 1977; THORPE, 1982, entre otros). Las distancias genéticas han sido calibradas con sus tiempos de divergencia respectivos por varios autores y para diversos grupos (NEI, 1975; CASE et al., 1975; SARICH, 1977; MAXON & MAXON, 1979; THORPE, 1982), pero las dataciones más fiables se obtienen en base a fenómenos de especiación correlacionables con sucesos históricos de datación conocida (ver por ej. BUSACK, 1986). Estas fórmulas proporcionan dataciones muy dispares (una unidad de D_{gen} representa 5 M.A. según NEI, 1975; 18.9

M.A. según THORPE, 1982; o 14 M.A. según MAXON & MAXON, 1978, por lo que se recomendaba calibrar las estimas caso por caso, en base a la comparación de la distancia genética entre dos taxones vicariantes respecto a la datación geológicamente conocida de un evento histórico, método no suento de riesgos por especulación. Por otro lado, según los lotes de enzimas estudiados en cada laboratorio, las diferencias en las distancias entre dos taxones dados pueden variar del simple al triple (ver ejemplos de esto en OOSTERBROEK & ARVITZEN, 1982). En nuestro estudio hemos encontrado que la calibración de NEI (1975) nos proporciona dataciones bastante aceptables y con aislamientos entre especies coincidentes con acontecimientos Plio-pleistocénicos, por lo que usaremos esta última.

4.- RESULTADOS.

Mediante electroforesis, no se observa ninguna diferencia entre *A. m. monticola* y *A. m. cantabrica* ni entre las dos poblaciones de *A. bonnali* (de Monte Perdido y de Poseta). Por ello, se han unido bajo el mismo código 'mmc' y 'bon' respectivamente.

Los electromorfos de los distintos taxones han sido listados de acuerdo con su movilidad anódica (ver tabla 6.1).

Las diferencias entre los taxones estudiados se reflejan en la tabla 6.2. Estas diferencias consisten tanto en número de enzimas diferentes, como distancias de Nei (1971, 1972).

A partir de esta matriz, los 26 posibles dendrogramas se calcularon de acuerdo con el método de Fitch & Margoliash (opción 'Fitch' del programa 'PHYLP'). El mejor árbol no enraizado se da en la Fig 6.1.



Fig 6.1.- Mejor árbol no enraizado calculado mediante el método de Fitch & Margoliash a partir de los 26 posibles dendrogramas entre taxones.

Ya que la máxima diferencia en el grupo aparece en *A. horvathi*, que es igualmente la única especie no ibérica, parece coherente escogerla como grupo externo para enraizar el árbol. El árbol resultante se muestra en la figura 6.2, en el que aparece el grupo de especies ibero-pirenaicas conectado por la rama más larga (4 unidades -diferencias enzimáticas-) al taxón externo *A. horvathi*.

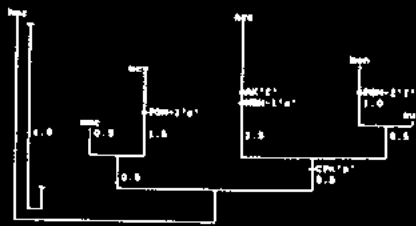


Fig. 6.2. - Arbol ensaiado con *A. horvathi* como grupo externo. Abreviaturas como en la Fig. 6.1. Se indican las variantes aponómicas de cada rama así como sus longitudes.

Los números situados al lado de las ramas indican las diferencias respecto a los antepasados comunes. Valores fraccionarios como 0.5, 1.5 o 2.5 deben ser considerados como indeterminaciones debidas a los estados plesiomórficos.

Con respecto a las plesio- y aponomías de los electromorfos enzimáticos, las siguientes parecen obvias tras la comparación con el grupo externo:

CPK: "s" es una sinapomorfía del grupo pirenaico.

AK: "f" es una autapomorfía de *A. aranica*.

IdDH-1, MDH-2 y GOT-2: *A. horvathi* se diferencia de todas las especies ibéricas por presentar el electromorfo "s". La decisión sobre el estado plesiomórfico no es posible.

MDH-1: "s" es una autapomorfía de *A. aranica*.

GOT-1: No es posible una decisión inequívoca, aunque parece improbable que el electromorfo "m" de *A. horvathi* y *A. aranica* sean proteínas idénticas.

PGM-1: "s" es una autapomorfía de *A. cyreni*.

PGM-2: "f" es una autapomorfía de *A. bonnali*. La homoplasia entre los electromorfos de *A. bonnali* y *A. horvathi* parece obvia en este caso.

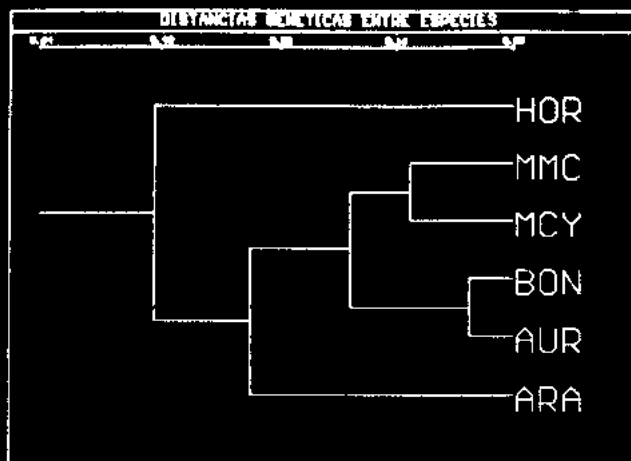


Fig. 6.3. - Dendrograma resultante de la agrupación de las especies en función de sus distancias genéticas de Nei, agrupadas mediante el método UPGMA.

Si agrupamos las especies mediante el método UPGMA en únicamente en función de su distancia de Nei (Fig. 6.3), la especie más diferenciada es *A. horvathi*. Dentro del grupo iberopirenaico, *A. aranica* nos aparece en el dendrograma como la especie más diferenciada de la Península, dejando a los grupos de *A. monticola*-*A. cyreni* y de *A. aurelioi*-*A. bonnali* unirse entre sí con mayor afinidad que *A. aranica* respecto al resto de especies pirenaicas.

Tabla 6.1.- Variantes alométricas encontradas. Las abreviaturas (f = típica; m = media; s = baja; vs = muy baja) se refieren a la cantidad relativa respecto al fondo. Taxones: hor. *horvathi* mac. *maculata* mcj. *cyreni* bon. *bonnali* ara. *arizica* sur. *suricata*.

Enzima	hor	mac	mcj	bon	ara	sur
CPK	f	f	f	s	s	s
AK	s	s	s	s	f	s
IdDH-1	s	f	f	f	f	f
MDH-1	f	f	f	f	s	f
MDH-2	s	f	f	f	f	f
GOT-1	m	s	vs	f	m	f
GOT-2	s	f	f	f	f	f
PGM-1	f	f	s	f	f	f
PGM-2	f	s	s	f	s	s

Tabla 6.2.- Número de diferencias entre los taxones referidos a los 11 loci estudiados (parte superior derecha de la diagonal) y distancia genética de NEI (1971, 1972) calculada respecto al total de 15 loci estudiados (parte inferior izquierda). Abreviaturas como en 6.1.

	hor	mac	mcj	bon	ara	sur
hor	0	5	6	5	7	6
mac	0.47	0	2	3	4	2
mcj	0.51	0.14	0	4	5	4
bon	0.40	0.22	0.31	0	4	1
ara	0.62	0.40	0.51	0.31	0	3
sur	0.51	0.14	0.22	0.06	0.22	0

6. DISCUSION.

Como se ha indicado más arriba, el grupo de especies que habitan la Península Ibérica y los Pirineos junto con *A. horvathi*, constituyen muy probablemente un grupo monofrético caracterizado por la falta de microcromosomas y cuyas relaciones son todavía inciertas.

Dentro de este grupo, la especie más diferenciada es *A. horvathi*, que es la única no ibérica. La distancia genética media respecto al resto de especies ibero-pirineicas es de 0.48, lo que corresponde a unos 2.44 millones de años. Esto coincide con el comienzo de las perturbaciones climáticas que marcan el inicio del deterioro climático pleistocénico (ocurrido hacia los 2.3 M.A. según LOPEZ MARTINEZ, 1989). Esto sugiere una mayor extensión prefrética de este grupo, seccionado en dos por las glaciaciones que habrían eliminado a los representantes de estas lagartijas en la mayor parte de la Cordillera Alpina. *A. horvathi* quedó aislada en las Cordilleras Dináricas, al SE de la extensa calota glaciar alpina desde donde recolonizaría durante el Holoceno una parte de los Alpes, mientras que el resto de especies quedaría acantonado durante el Pleistoceno en la Península Ibérica y Pirineos.

Dentro de las especies ibero-pirineicas, la más diferenciada es *A. arizica*, ya que si las agrupamos mediante el método UPGMA (SNEATH & SOKAL, 1973) el dendrograma resultante (Fig. 6.3) nos dejaría a esta especie como hermana de todas las demás de este grupo. Este resultado es susceptible de ser mal interpretado, ya que *A. arizica* constituye junto a *A. bonnali* y *A. cyreni* un grupo monofrético, que no incluye a *A. monticola* ni *A. cyreni* porque carecen de los caracteres derivados de las primeras. Sin embargo, si que nos indica que el aislamiento y diferenciación de *A. arizica* puede ser casi tan antiguo como la propia diferenciación de los dos grupos ibérico y pirineico. Por ello, lo que preferimos tomar las distancias genéticas únicamente como referencias de la diferenciación relativa entre taxones y no

de la sucesión de fenómenos de especiación. A la vista del grado de diferenciación entre el grupo pirenaico y el ibérico, parece razonable creer que ya debían estar diferenciados desde el inicio del Pleistoceno.

A. horvathi parece algo más diferenciada de las especies del grupo pirenaico que de las del ibérico, con las que comparte más parecido (aunque se trata de simplesiomorfias dentro del grupo aquí estudiado). Sin embargo, el análisis filogenético (cap. 7) nos agrupa a *A. horvathi* con las especies pirenaicas, constituyendo el grupo ibérico el adelfotaxon de las anteriores.

A. aravnica comienza a diferenciarse tempranamente del antepasado común de *A. aurelioi* y *A. bonnali*, hace aproximadamente 1.75 millones de años, coincidiendo con el inicio del Pleistoceno mientras que estas últimas dos especies se habrían diferenciado hace 300.000 años, durante el interglacial Mindel-Rias. *A. monticola* y *A. cyreni* se habrían diferenciado hace unos 700.000 años, datación que coincide con el interglacial Günz-Mindel.

Ciemos que las diferencias encontradas entre *A. aurelioi* y *A. bonnali* son relativamente bajas para el notable grado de diferenciación alcanzado entre ambos taxones. Tanto en morfología (fóldosts y coloración), osteología (que usualmente no brinda diferencias infragénicas en los lacértidos), así como en el cariotipo las diferencias son notables y aunque es un hecho conocido que la evolución morfológica está correlacionada con la cromosómica pero no con la genética (WILSON et al., 1974 a, 1974 b; MAXON & WILSON, 1975; BICKHAM & BAKER, 1979), no deja de sorprender una disparidad tan pequeña para dos especies bien diferenciadas. Una posible causa de la misma puede estar en el lote concreto de enzimas estudiadas (probablemente otras enzimas hubieran proporcionado algunas diferencias más) y, por otra parte, para valores pequeños de D_{100} el error relativo debido al tamaño muestral puede ser elevado (NEI, 1978; GRAF, 1982). No obstante, el marcado grado de aislamiento, bajo número de individuos de las poblaciones y los dramáticos cuellos de botella poblacionales que deben haber sufrido estas especies deben haber favorecido la fijación de características diferenciales propias en periodos

de tiempo marcadamente breves.

Comparando las diferencias genéticas entre estas lagartijas con otros estudios semejantes sobre el grupo de "L." saxatilis (MAYER & LUTZ, 1988), nos encontramos con una situación parecida, con especies cercanas diferenciándose desde 0.5 loci ("L." saxatilis - "L." rufus), o 1 ("L." nuda - "L." rufus; "L." caucasicus - "L." nuda y "L." dequardi - "L." praticola) hasta un máximo de 9 electromorfos ("L." parvula - "L." rufus) estando la mayor parte separados por 1 a 3 diferencias. Estos resultados indican una radiación y diversificación reciente, con gran número de especies diferenciadas pero muy cercanas que han hibridado ocasionalmente dando en algunos casos taxones partenogenéticos que datan del final del Pleistoceno (DAREVSKY, 1967). Otros ejemplos de especies de lacértidos sólo distinguibles por un sólo locus enzimático son *Lacerta viridis-Lacerta trilineata* (MAYER & TIEDEMANN, 1985) y *Podarcis erhardti-Podarcis peloponnesiaca* (MAYER, 1988). Por lo que respecta a distancias genéticas, la situación en el recientemente revisado grupo de "L." caucasicus (FU et al., 1993) es muy similar a lo que acontece en el grupo pirenaico, salvando las diferencias de comparabilidad por los distintos lotes de aloenzimas estudiados y la fórmula de distancia utilizada: dos especies hermanas muy similares genéticamente, que son "L." caucasicus y "L." daghestanica (en el caso del Pirineo, *A. aurelioi* y *A. bonnali*) y una especie notablemente diferenciada de ambas: "L." alpina en el Cáucaso y *A. aravnica* en el Pirineo.

Respecto a las relaciones de las especies del grupo electroforéticamente estudiado con el resto de especies asignadas a *Archaeolacerta* s.l., las investigaciones mediante técnicas de fijación del microcomplemento de albúminas (MCF) (LUTZ & MAYER, 1985), muestran una mayor relación de *A. bedriagai* con *A. horvathi* (5 M.A.) que con *A. oxycephala* (10 M.A.) (las tres únicas especies de *Archaeolacerta* estudiadas en ese trabajo). En cambio, la electroforesis (MAYER & TIEDEMANN, 1982) sugiere una mayor similitud entre *A. oxycephala* y *A. horvathi* ($D_{100} = 0.36$, divergencia de 1.8 M.A., del inicio del

con otros
TZ, 1989),
cercanas
bita - L -
hasta un
mayor parte
radiación y
pero muy
tasiones
37). Otros
ólo locus
NN, 1985)
por lo que
ado grupo
n el grupo
as lotes de
especies
co y L'.
a especie
branca en
dicamente
s.), las
mento de
ción de A.
(las tres
ambio, la
tud entre
nicio del

Pleistoceno) que de la primera con *A. bedriagai* ($D_{ST} = 0.67$, divergencia de 2.85 M.A., pliocénica), siendo la distancia de *A. horvathi* a *A. bedriagai* de 0.67, es decir de 3.35 M.A., pliocénica). Como puede verse, existe un claro conflicto de evidencias entre ambos acercamientos metodológicos, pero los datos parecen indicar la diferenciación de las tres especies mencionadas (y sus grupos) en un periodo de tiempo que al menos cubre todo el Plioceno (desde el final del Mioceno hasta el inicio de las glaciaciones pleistocénicas).

En cuanto a las especies ibero-pirenaicas, MAYER & BENYR (1994), mediante MCF, muestran que *A. cyreni* se separa de la rama de las *Archaeolócera* europeas (representada en dicho estudio por su especie tipo, *A. bedriagai*) en un momento muy temprano, por lo que su relación con éstas no es muy marcada. Además, todo el grupo ibero-pirenaico parece mostrar una distancia muy similar con respecto a *A. bedriagai* (alrededor de 14 unidades) en contraste con la distancia de unas 8 unidades entre ésta y *A. horvathi* (MAYER, in litteris; MAYER & ARRIBAS, 1996). Esto puede indicar que las especies ibero-pirenaicas constituyen un grupo monofilético y que *A. horvathi*, independientemente de ser o no el adelotaxon del grupo ibérico, es más cercana a *A. bedriagai* que el resto del grupo.

De hecho, las relaciones arriba indicadas son compatibles con las que se desprenden del estudio de los cariotipos (ver capítulo 5) que muestran un posible monofilétismo de *A. horvathi* y de las especies ibero-pirenaicas, sustentado por la reducción del número de cromosomas mediante la pérdida de los microcromosomas, y por otros rasgos morfológicos como las configuraciones que adoptan las escamas nasales. *A. oxycephala* y *A. bedriagai*, en cambio, muestran una mayor similitud morfológica (con algún rasgo autapomórfico, como la eliminación de los dientes listados incluso en los juveniles) y comparten cariotipos plesiomórficos (de 38 cromosomas y por tanto transformativos en su número).

cia de 2.85
de 0.67, es
conflicto de
no parecen
upos) en un
el final del
YR (1994),
ma de las
especie tipo.
n con éstas
mostrar una
unidades)
A. horvathi
car que las
A. horvathi,
co, es más
on las que
uestran un
pirenaicas,
la pérdida
como las
hala y *A.*
(con algún
luso en los
y por tanto

6.- CONCLUSIONES:

- 1) Los taxones descritos hasta la fecha son los que presentan diferencias electroforéticamente detectables, excepto *A. m. canaliculata* respecto a *A. m. monticola*.
- 2) Los datos electroforéticos confirman el estatus específico de *A. cyreni*.
- 3) *A. cyreni* y *A. monticola* son taxones hermanos.
- 4) *A. aurelioi* y *A. bonnali* son taxones hermanos.
- 5) Se confirma que *A. arznica* no sólo es una especie distinta, sino que es la especie más diferenciada genéticamente de la Península Ibérica.
- 6) *A. arznica* es la especie hermana del clado *A. aurelioi* + *A. bonnali*.
- 7) *A. horvathi* es un taxon externo al grupo ibero-pirenaico, aunque, comparte con él la falta de microcromosomas, por lo que podría ser su adelotaxon.
- 8) Si las dataciones que se desprenden de la aplicación de la técnica del reloj molecular a las distancias genéticas son correctas, *A. horvathi* se habría diferenciado del grupo ibérico hace unos 2.44 M.A., hacia el inicio de las perturbaciones climáticas que desembocarían en las glaciaciones pleistocénicas. *A. arznica* se separaría del antepasado común de *A. aurelioi* + *A. bonnali* hace 1.75 M.A., al inicio del Pleistoceno, mientras que estas dos últimas se habrían separado en el interglacial Mindel-Riss (300.000 años). Por otro lado, la separación entre *A. cyreni* y *A. monticola* dataría de 700.000 (interglacial Oórz-Mindel). Las demás muestras que no han mostrado diferencias entre sí en *A. bonnali* (Poeta-M. Perdida) y *A. monticola* (sep. monticola y sep. canabrica) presentan con toda probabilidad un aislamiento postglacial (Holocénico).

erencias
a A. m.
curren.
ino que
on/ni.
aunque.
er su
rica del
habria
de las
aciones
retos +
tas dos
be). Por
700.000
ostrado
o insp.
amiento

7. Filogenia

enia

1.- D

desde
super
puede
del m

a meo
estimil
morio
o esta
apoyo
la luz

en bas
(SWOP

con la
fiabes
extern
ayudas
del mi
tratare
pertene
resulta
un con
sobre u
y para
filogene

1.- INTRODUCCION.

La reconstrucción de la filogenia de los lacértidos se ha encontrado, desde sus primeros intentos, con ciertos problemas, debido al gran parecido superficial entre todos los grupos a estudiar. Los métodos de acercamiento pueden ser varios: morfo-anatómicos, genéticos (mediante técnicas de fijación del microcomplemento inmunológico o electroforesis), cariológicos, etc.

Los datos procedentes de los estudios de tipo genético pueden someterse a medidas de distancia mediante las que puede hacerse una estima de la similitud entre taxones (ARNOLD, 1983). Los otros tipos de datos, morfológicos y cariológicos, pueden ser tratados como caracteres por separado o estados de caracteres, lo que confiere a su análisis la ventaja de que los apoyos a las relaciones entre dos taxones pueden ser analizados en detalle a la luz de su consistencia y homoplasia relativas (ARNOLD, 1983).

De entre los métodos más utilizados para la reconstrucción de filogenias en base a caracteres, el más utilizado es el cladista o sistemático filogenético (SWOFFORD, 1985; MAYR & ASHLOCK, 1991).

En el estudio de los Lacertidae estos métodos han sido empleados, aun con la dificultad que entraña en este grupo la identificación de caracteres fiables para la reconstrucción filogenética. Como ya indicamos, la morfología externa de los lacértidos es enormemente conservadora y los caracteres que ayudan a la distinción entre especies son muy variables, no sólo entre especies del mismo género, sino incluso entre poblaciones de la misma especie. Por tratarse de una familia muy extendida y diversificada, con frecuencia grupos pertenecientes a líneas distintas entran en zonas adaptativas similares, resultando en la aparición de respuestas convergentes o paralelas que traen un considerable nivel de homoplasia. La consecuencia de todo esto es que, sobre una morfología externa poco informativa se dan abundantes reversiones y paralelismos que hacen aparecer sorprendentes similitudes en grupos filogenéticamente alejados entre sí. Así, para un acercamiento cladista,

Filogenia.

pueden no existir suficientes caracteres, ser difíciles de identificar los estados derivados, existir conflictos de evidencia entre los distintos caracteres o sufrir distorsiones debidas a homoplasia incluso cuando ésta no es aparente (ARNOLD, 1983). La solución a estos problemas se ha tenido que buscar en la identificación y estudio de caracteres previamente no utilizados, como son los procedentes del esqueleto (ver p. ej. ARNOLD, 1973, 1989 a) y hemipenes (KLEMMER, 1987; BÖHME, 1993; BÖHME & CORTI, 1983; ARNOLD, 1973, 1989 a) que han permitido en el caso de los primeros, reconstruir la filogenia a niveles taxonómicos altos de la familia, y en el caso de los segundos, especular sobre las relaciones genéricas de taxones concretos.

Dentro de los Lacertidae, la revisión más completa mediante estas técnicas es la de ARNOLD (1989 a), si bien algunos grupos concretos han sido objeto de revisiones parciales, como *Acanthodactylus*, *Adolfus*, *Gastropholis*, *Holaspis*, *Meroles* y *Pedioplanis*, todos ellos por el mismo autor (ARNOLD, 1983, 1989 a, 1991).

La filogenia propuesta por ARNOLD (1989 a) para el conjunto de los Lacertidae (44 géneros estudiados), parte la familia en dos grandes grupos: 1: un Grupo Paleártico y Oriental, parafilético y compuesto de formas relativamente primitivas e inespecializadas, que incluiría a todas las taxones aquí estudiados; y 2: el grupo de taxones Etiópicos y Saharo-Eurasiáticos avanzados, monofilético, que se entroncaría con el primero. Como el mismo autor indica (ARNOLD, 1989 a, 1993), mientras que la filogenia del segundo está bastante bien resuelta, en el caso del primero, no es éste el caso.

Esta filogenia es contrastable con acercamientos alternativos derivados de otras técnicas de tipo genético, aunque en general, en su mayor parte se trata de acercamientos muy restringidos. Entre los estudios genéticos (inmunológicos y de electroforesis de proteínas) se cuentan los de ENGELMANN (1982), ENGELMANN & SCHÄFFNER (1981), JUILLAUME & LANZA (1982), LANZA & CEI (1977), LANZA, CEI & CRESPO (1977), LUTZ & MAYER (1984, 1985), LUTZ, BISCHOFF & MAYER (1988), MAYER (1981, 1988), MAYER & TIEDEMANN (1980a, 1980b, 1981, 1982), MAYER &

ARRIBAS (en prensa), BORISOV & OILOVA (1986) y BUSACK & MAXON (1987). El reciente trabajo de MAYER & BENYR (1994) cubre la mayor parte de los Lacertidae y es un buen contrapunto de comparación con los trabajos de ARNOLD (principalmente el de 1989).

Desde el punto de vista cariológico, la puesta a punto de técnicas como el bandeo y la localización del NOR, que permiten un acercamiento más profundo a la estructura de los cariotipos, aparentemente invariantes mediante técnicas estándar, ha permitido en los últimos años comenzar a establecer modelos de relaciones en los lacértidos basándose en sus cromosomas (OLMO et al., 1991, 1993, 1995; CAPRIGLIONE, 1995).

Tanto el esquema filogenético propuesto por ARNOLD (1989 a), como el de MAYER & BENYR (1994), llegan básicamente a conclusiones muy parecidas, pero tropiezan con el problema de la clasificación de los pequeños lacértidos de Europa y Cercano Oriente. Sólo progresivamente se va logrando poner orden y limitar algunos de sus géneros (*Algyroides*, *Podarcis*, *Lacerta* s. str.) (ARNOLD, 1989 a), mientras que de otros, se encuentra en prensa su designación como géneros (*Omanosaura*, *Tetra*, *Timon*, *Zootoca*) (MAYER & BISCHOFF, en prensa, ver también en BÖHME & CORTI, 1993). Aparte queda un buen conjunto de taxones sin sistematizar, y entre ellos, *Archaeolacerta* s.l., cuya elevación al rango de género (LANZA et al., 1977) tropieza con la dificultad de establecer sus límites y parentescos, lo que ha llevado a su uso de manera informal (*Archaeolacertas* o *Archaeolacertae* en ARNOLD, 1989 a; ARRIBAS, 1993a; "*Archaeolacerta Gruppe*" en MAYER & BENYR, 1994) aunque sin una definición clara.

2.- OBJETIVOS.

1) Establecer los límites y relaciones entre las especies asignadas al taxon *Archaeolacerta* s.l., estableciendo en su caso su monofilia y sinapomorfias en base a un gran número de caracteres óseos, cariológicos y morfológicos, buen número de ellos utilizados aquí por primera vez para reconstruir la filogenia del grupo.

2) Esbozar las relaciones entre los taxones de *Archaeolacerta* y el resto de taxones del grupo de la Radiación Euroasiática, sensu MAYER & BENYR (1994) (= Grupo paleártico y Oriental de ARNOLD, 1989 a; incluyendo *Omanosaura* que este último autor incluye en el Grupo Avanzado Saharo-Euroasiático).

3) Proporcionar una taxonomía acorde a las relaciones establecidas para todas las especies de lagartijas de alta montaña de Europa y Cercano Oriente (*Archaeolacerta* s.l.)

3.- MATERIAL Y METODOS.

3.1.- Especies estudiadas.

Se han estudiado todas las especies bisexuales asignadas formal o informalmente al género o grupo de las *Archaeolacerta* excepto *L. deillippt*, *L. mostoufi* y *L. stiereri* (la segunda sólo conocida por dos ejemplares - BALOUTCH, 1977 - y esta última, recién descrita de Iran -EISELT, 1995-). En cuanto al estudio osteológico, los ejemplares estudiados se detallan en el capítulo 4. Para algunas especies como *L. parva* o *L. brandtii*, no estudiadas personalmente, nos hemos basado en los datos de ARNOLD (1973, 1989 a), BOULENGER (1916, 1920) y OLMO et al. (en prensa) por lo que presentan una posición más tentativa en el cladograma general debido a

número relativamente alto de caracteres no estudiados (codificados como "missing": 7).

3.2. Método de estudio:

El análisis ha sido realizado mediante el programa HENNIG 86 vers. 1.5 (FARRIS, 1988). La evolución de los caracteres ha sido examinada posteriormente en detalle con el programa CLADOS v. 1.2 (NIXON, 1992).

Se han utilizado algunos taxones ajenos al grupo de la Radiación Euroasiática (*Gallotia*, *Psammobromus*, *Lacerta* y *Zootoca*) para estudiar la polaridad de los caracteres. Sólo se han establecido las polaridades más claras, dejando en muchos caracteres, especialmente en los morfológicos, la polaridad como incierta ("?" en el grupo externo) para que el algoritmo decida la solución más parsimoniosa de acuerdo con los caracteres de polaridad clara. Los caracteres variables dentro de un taxón se han dejado también como inciertos ("?").

Tras un primer análisis general para establecer los grandes grupos incluyendo los grupos externos, se agruparon algunas especies como las ibéricas (*A. monticola* y *A. cyreni*), las pirenaicas (*A. bonnali*, *A. arana* y *A. aurelii*) y las del grupo de *L. saxicola* (incluyendo a *L. dejeani* y *L. praticola*), efectuándose el análisis conjunto del grupo de especies de la Radiación Euroasiática.

Se ha utilizado la opción del cargado sucesivo ("strps w") que fija la carga de los caracteres de acuerdo con su acceso en los árboles del fichero de árboles, calculándola a partir de los mejores accesos. La carga asignada a cada carácter dependerá de la aditividad del mismo. La carga sucesiva se efectúa automáticamente hasta que se estabiliza y no cambia más. Este método tiene la ventaja de proporcionar grupos básicos de caracteres más fiables sin decisiones a priori sobre las cargas a establecer. En la práctica, la carga sucesiva reduce la ambigüedad de los datos complejos y el número de árboles de menor longitud encontrados.

Discusión

Las opciones utilizadas han sido "mh" y "mh bb" (ver FARRIS, 1988). La primera construye varios árboles, cada uno por un simple paso, añadiendo los taxones terminales en varias secuencias diferentes. Los árboles más pequeños encontrados se retienen. Esta opción nos proporcionó 3 cladogramas de igual longitud e índices de consistencia y retención; mientras que la segunda, aplica un cambio de ramas a los árboles producidos por la opción anterior, reteniendo todos los árboles más pequeños que pueda encontrar. Esta opción nos produjo 72 árboles. Elegimos uno de ellos, coincidente en ambos, como el cladograma preferido.

Posteriormente se ha repetido el análisis para cada uno de los taxones identificados dentro de *Archaeolacerta s.l.* (excepto el grupo caucásico que apenas presenta caracteres utilizables que varíen entre especies) de cara a establecer sus relaciones internas.

Dos pruebas han sido utilizadas para examinar la consistencia de los caracteres utilizados: FTP ("Permutation Tail Probability") (FAITH, 1991; FAITH & CRANSTON, 1991), y la del estadístico G₁ (SOKAL & ROHLF, 1995). Ambas tienen en cuenta el sesgo en la distribución de los árboles generados al azar y su longitud como medidas de la información filogenética de un conjunto de datos; estando la mayor carga de dicha información (es decir, la bondad de los datos) relacionada con el grado de sesgo negativo de la distribución generada, en nuestro caso, por 10.000 árboles (FITCH, 1979; HILLIS & HUELSENBECK, 1992; SIDDALL, 1995).

También se calcularon los valores de autodominación ("Bootstrap") (FELSENSTEIN, 1985; SANDERSON, 1989; GARCIA-VALDECASAS & SANCHIZ, 1999) en base a 10.000 árboles, como medida de la consistencia relativa y límites de confianza de cada uno de los clados del árbol preferido. Se considera que valores superiores a 0.95 revelan relaciones estadísticamente significativas. Todas estas pruebas se efectuaron con el programa RandomCladistics v. 3.0 (SIDDALL, 1995).

3.3.- Caracteres estudiados:

Las polaridades y el criterio de su elección se encuentran explicados en los capítulos de osteología y cariotipos. La mayor parte de los caracteres morfológicos, muy variables y homoplásicos entre grupos y especies se han dejado como no ordenados ("?" en el antepasado hipotético).

Caracteres craniales:**Cranio:**

- 1.-Número más frecuente de dientes del premaxilar: (0) siete; (1) nueve.
- 2.-Dientes pterigoideos: (0) presentes; (1) ausentes.
- 3.-Forma del "processus nasalis": (0) alargada e indiferenciada; (1) en forma de punta de flecha.
- 4.-Postfrontal y postorbitario: (0) fusionados; (1) separados.
- 5.-Proceso anterodistal del postfrontal: (0) existe; (1) no existe.
- 6.-Proceso anteromedial del postorbitario: (0) existe; (1) no existe.
- 7 y 8.-Longitudes relativas del postorbitario y postfrontal: (0,0) subiguales; (1,0) claramente desiguales, con Pf > Po; (0,1) Pf < Po.
- 9.-Sutura maxilo-yugal notoriamente sinuosa ["stepped yugal" sensu ARNOLD, 1989 a]: (0) no; (1) sí.

Columna vertebral:

- 10.-Dimorfismo sexual en el número de vértebras: (0) existe; (1) no existe.
- 11 y 12.-Número modal de vértebras de los machos: (0,0) número modal de 26 vértebras presacrales; (1,0) número modal de 27; (2,0) número modal de 28; (0,1) número modal reducido a 25.
- 13 y 14.-Número modal de vértebras en las hembras: (0,0) 27; (1,0) 28; (2,0) 29; (0,1) 26.
- 15.-Vértebras dorsales posteriores (parasternales posteriores, sensu BARBADILLO & SANZ, 1985): (0) tendencia a conservar siete u ocho; (1) usualmente seis; (2) tendencia a reducir a 5.

- 16.-Presencia de costillas desde la tercera vértebra linc. Atlas y Axial: (0) sí; (1) no.

17.-Forma de las costillas asociadas a la sexta vértebra: (0) cortas y espatuliformes; (1) otras formas (alargadas generalmente).

18.-Pórcula costal externa: (0) (S+1) o (S+2); (1) (S+2) o (S+3).

19,20 y 21.-Tipo de vértebras caudales: (0,0,0) tipos A y B indistintamente; (1,0,0) tipo A solamente; (0,1,0) tipos B y C; (0,1,1) tipo C solamente.

Cinturas:

22 y 23.-Forma de las clavículas: (0,0) variable; (1,0) siempre cerrada; (0,1) siempre abierta.

24,25 y 26.-Fontanela externa: (0,0,0) oval; (1,0,0) débil u ocasionalmente cordiforme; (1,1,0) cordiforme; (0,0,1) reducida o ausente.

27 y 28.-Forma de la interclavícula: (0,0) con las ramas laterales más o menos perpendiculares al eje central; (1,0) con las ramas laterales dirigidas hacia atrás; (0,1) con las ramas laterales dirigidas hacia adelante.

Hemipenes:

29.-Proporciones de los lóbulos del hemipene: (0) parte apical mayor que la basal; (1) parte apical menor que la basal.

30.-Presencia de pliegues ("plicae") en los lóbulos del hemipene: (0) presencia; (1) ausencia.

31.-Presencia de papilas apicales en los lóbulos del hemipene: (0) no existen; (1) exist n.

32 y 33.-Microornamentación del hemipene: (0,0) espiniforme; (1,0) coroniforme; (0,1) bifurcada.

Cariotipo:

34.-Número total de cromátidas en macrocromosomas: (0) 38; (1) 36.

35.-Presencia de microcromosomas: (0) sí; (1) no.

- 36.-Existencia de fístulas robertsonianas: (0) no; (1) sí.
- 37.-Número de fístulas robertsonianas: (0) no existe; (1) número de pares de homólogos fusionados.
- 38.-Heterogameteo sexual: (0) ZW (homomórfico o heteromórfico, eu o heterocromáticos); (1) Z,Z,W.
- 39.-Posición del NOR (carácter no ordenado): (0) no; (1) S; (2) MS; (3) M; (4) L.

Caracteres morfológicos:

- 40.-Contacto entre las escamas rostral e internaal: (0) existe; (1) no existe.
- 41 y 42.-Número de postnasales: (0,0) dos; (1,0) una; (0,1) tres.
- 43.-Supranasal en contacto con la loreal: (0) no; (1) sí.
- 44.-Número usual de labiales anteriores a la subocular: (0) usualmente cuatro; (1) tendencia a tener cinco o más.
- 45.-Gránulos supraorbitales: (0) en hilera completa; (1) reducidos o ausentes.
- 46.-Mascletérica: (0) indiferenciada, área temporal compuesta por grandes escamas; (1) presente y diferenciada; (2) ausente por reducción, área temporal compuesta de escamas granulares diminutas.
- 47.-Ventana ocular: (0) no desarrollada; (1) desarrollada.
- 48.-Formación de grandes escamas en el dorso, presumiblemente por fusión de escamas pequeñas: (0) no existen; (1) existen.
- 49 y 50.-Forma y tamaño de la placa anal: (0,0) pequeña y entera; (1,0) grande y entera; (0,1) partida.
- 51.-Escamas preanales: (0) todas pequeñas y subiguales; (1) dos preanales más desarrolladas antes de la anal; (2) una sola preanal más desarrollada anterior a la anal.
- 52.-Collar: (0) existe; (1) no existe.
- 53 y 54.-Número de hileras transversales de escamas ventrales: (0,0) seis hileras; (1,0) ocho hileras; (0,1) diez o más hileras.

- 55.-Lameletas subdigitales: (0) no apiculadas; (1) apiculadas.
- 56 y 57.-Coloración de la garganta diferenciada: (0,0) no diferenciada; (1,0) azul; (0,1) roja.
- 58.-Coloración ventral de la gamba del rojo: (0) no existe; (1) existe (amarillo-anaranjado, naranja y rojo).
- 59.-Coloración ventral de la gamba de los verdes: (0) no existe; (1) existe (amarillo-verdoso, verde y azul).
- 60.-Puntuación ventral: (0) no existe (1) presente.
- 61.-Ventrales externas azules: (0) no existen; (1) existen.
- 62.-Diseños dorsales adultos: (0) estriados o con bandas uniformes, al menos en alguno de los sexos; (1) siempre reticulados.
- 63 y 64.-Diseños dorsales de las crías al nacer: (0,0) con bandas uniformes o estrias; (1,0) sin traza de bandas o estrias, completamente reticuladas; (0,1) diseños a base de ocelos, con o sin otros motivos de fondo.
- 65.-Ocelos azules en los costados: (0) no existen; (1) existen.
- 66.-Presencia ocasional de una segunda fila de poros femorales: (0) ausencia; (1) presencia.

Caracteres eto-biológicos:

- 67.-Mordisco en flanco durante la cópula: (0) mordisco en el cuello; (1) mordisco en el flanco.
- 68.-Mordisco en el muslo durante la cópula: (0) sólo en cuello o flanco; (1) mordisco en muslo.
- 69.-Tipo de reproducción: (0) ovípara; (1) vivípara.
- 70.-Formación de clones de reproducción partenogenética por hibridación con otras taxones: (0) no; (1) sí.

utilizado 48
un 12.6 %.
polarizados.
presentan
en dejado 9
porque son
el análisis

0 pasos (IC
caracteres)
LEY et al.

ente menor
cteres (PTP
importante
00 arboles
an que del

antepasado
eancia de
loraciones
esto de los

nte, es de
vértabras
36

radiación
dice un
caracter
inferior.
decalado:

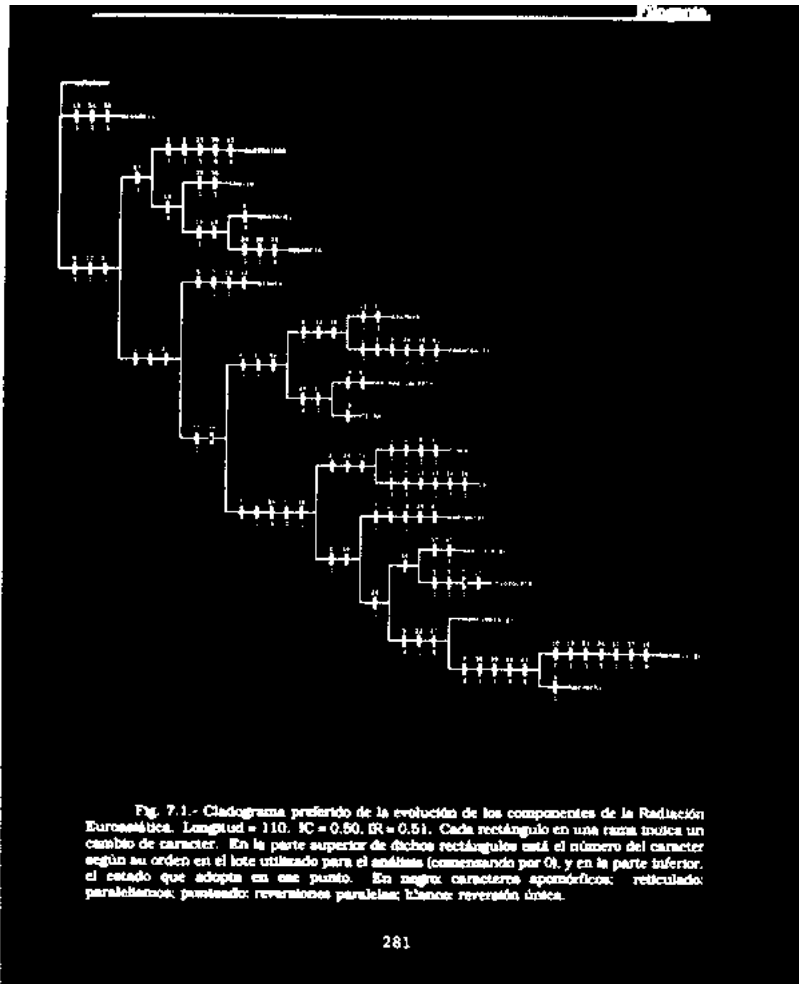


Fig. 7.1.- Cladograma preferido de la evolución de los componentes de la Radiación Euroasiática. Longitud = 110. IC = 0.50, BI = 0.51. Cada rectángulo en una rama indica un cambio de carácter. En la parte superior de dichos rectángulos está el número del carácter según su orden en el lote utilizado para el análisis (comenzando por 0), y en la parte inferior, el estado que adopta en ese punto. En negro: caracteres apomórficos; reticulado: paralelismos; punteado: reversiones paralelas; blanco: reversiones únicas.

cromosómicas en los macrocromosomas) y la pérdida de las costillas asociadas a la tercera vértebra (carácter desconocido en *L. brandti*).

Este clado a su vez se divide en dos: uno que incluye a *Algyroides*, *L. danfordi*, *L. laevis* y *Podarcis*, caracterizado por un paralelismo (fontanelas esternales cordiformes), y otro que incluye al resto de especies, caracterizado por una sinapomorfía (la pérdida de los dientes pterigoióicos), un paralelismo (9 dientes en el premaxilar, con abundantes reversiones) y una reversión paralela (microornamentación espiniforme en el hemipene).

Clado de *Podarcis* y afines

Incluye las *Podarcis* y taxones afines (*L. danfordi*, *L. laevis* y las especies de *Algyroides*) (BS = 0.98).

Algyroides aparece caracterizado por 3 paralelismos (postfrontal más corto que el postorbitario, coloraciones azules diferenciadas en la garganta, y reducción a 25 vértebras en los machos), y 2 reversiones paralelas (desaparición de los puntos del vientre, pérdida de los ocelos azules en la zona axilar), constituyendo el grupo hermano (adelfotaxón) del resto del clado de las *Podarcis* y afines (BS = 0.63), que a su vez se caracteriza por una reversión única (parte apical del hemipene mayor que la basal), un paralelismo (9 dientes en el premaxilar) y una reversión paralela (microornamentación espiniforme en el hemipene).

Dentro de este clado, *L. laevis* constituye el grupo de especies hermano del clado que incluye al grupo de *L. danfordi* y *Podarcis*.

L. laevis está caracterizada por una autapomorfía (garganta diferenciada del resto del vientre con tonalidades rojas) y un paralelismo (presencia también de color azul diferenciado en la garganta, según poblaciones).

El clado de *L. danfordi* y *Podarcis* (BS = 0.95) muestra una sinapomorfía (clavículas usualmente cerradas) y un paralelismo (vértebras de la cola de tipo C).

El grupo de *L. danfordi* se caracteriza por una reversión paralela (más

de seis vértebras dorsales posteriores), mientras que *Fodoris* presenta un paralelismo (presencia de una sola postrnasal) y dos reversiones paralelas (microornamentación del hemipene espiriforme y reducción a cuatro labiales anteriores a la subocular).

Clado más avanzado de la Radiación Eurasiática.

El clado más avanzado de la Radiación Eurasiática (BS = 0.14) presenta a *L. grueca* como especie hermana del resto de especies del grupo.

L. grueca aparece caracterizada por cuatro paralelismos (27 vértebras en los machos, 28 vértebras en las hembras, clavículas siempre abiertas y placa masetérica indiferenciada por reducción secundaria).

Su grupo hermano (BS = 0.54) queda caracterizado por una reversión única (pérdida de las coloraciones de tonos rojos en el vientre, con posterior reversión de nuevo en algunas grupos de especies del Cáucaso y Pirineos) y otra reversión paralela (desaparición de la puntuación del vientre, recuperada por paralelismo en *A. horvathi* y el grupo de *A. bonnali*). Todo este grupo se divide en dos: un clado con *Omanosaura*, *Apathya*, *Archaeolacerta* y *Tetra* (BS = 0.99), y otro que incluye al resto de especies (BS = 0.55).

El primero está caracterizado por dos sinapomorfias (diseños dorsales reticulados tanto en los adultos como en las crías desde el nacimiento) y una reversión paralela (desaparición de los puntos azules en las ventrales más externas -que no se pierden o revierten de nuevo posteriormente, en *A. masorensis*), y se divide a su vez en dos grupos hermanos: uno de tipo mediterráneo oriental (BS = 0.99), que incluye a *Omanosaura* y *Apathya*, con una reversión múltiple (más de seis vértebras dorsales posteriores) y dos paralelismos (masetérica indiferenciada y coloraciones ventrales verdes); y otro mediterráneo occidental, con *Archaeolacerta* y *Tetra* (BS = 0.95), caracterizado por una reversión paralela (pérdida de ocelos azules en la zona axilar) y un paralelismo (NOR es un cromosoma de tipo L).

Omanosaura presenta una autapomorfía (26 vértebras en las hembras), 2 paralelismos (25 vértebras en los machos; ocho hileras de ventrales), 1 reversión

paralela (recuperación de los dientes pterigoides) y dos reversiones únicas (mordisco en cuello durante la cópula).

Apathya presenta una autapomorfía (ausencia de una ventana ocular, que aparece de forma paralela pero estructuralmente distinta en *Tetra*) y un paralelismo (vértebras sólo del tipo A).

Archaeolacerta s. str. se caracteriza por una autapomorfía (presencia ocasional de una segunda hilera de poros femorales) y dos paralelismos (clavículas siempre abiertas y recuperación de las ventrales externas azules).

Tetra presenta un paralelismo (interclavícula con las ramas laterales claramente dirigidas hacia adelante -paralelo (?) con *L. andreanskya*, que sin embargo aparece aquí bien separada-).

El clado que contiene al resto de taxones (BS = 0.55) se caracteriza por 4 paralelismos (27 vértebras en los machos, 28 vértebras en las hembras, NOR en un cromosoma de tipo L, y coloraciones ventrales del grupo de los verdes -con pérdida en grupo de *A. bonnali*) y 1 reversión paralela (a 4 labiales antes de la subocular), y se divide en dos grupos hermanos:

a) Un clado con *Timon* y el grupo de *L. parva* como taxones hermanos (BS = 0.99), con una sinapomorfía (una o más fusiones robertsonianas de cromosomas) y dos paralelismos (presencia de fusiones robertsonianas en general, y ocho hileras de ventrales).

b) El clado con *L. andreanskya* y las especies caucásicas e iberopirineáticas (BS = 0.95), definido por un paralelismo (una sola postrnasal) y una reversión paralela (presencia usual de 7 dientes en el premaxilar -revertida en *A. cyreni* y *L. chlorogaster*).

Grupo de *Timon* y *L. parva*.

Dentro de este clado, *Timon* se caracteriza por una autapomorfía (proceso nasal de forma lanceolada -paralelo en *A. cyreni*, y que sin embargo aparece poco marcado en *T. princeps*) y tres reversiones paralelas (recuperación de los dientes pterigoides, más de seis vértebras dorsales posteriores, y pérdida de los puntos azules en las ventrales más externas).

El grupo de *L. parva* (*L. parva* y *L. fassati*) muestra 3 autapomorfías (7 fusiones robertsonianas, clavículas siempre cerradas, 26 vértebras en los machos), 2 paralelismos (vert. caudales de tipos B y C, 29 vértebras en las hembras) y una reversión única (cromosoma portador del NOR de tipo m en *L. parva* -aunque l en *L. fassati*).

Grupo de lagartijas de montaña.

El clado que contiene al resto de especies de la Radiación Buroasiática, incluye grupos de los que muchos de sus componentes son especies de montaña.

L. andrenalixi aparece como el adelotaxon de todas las especies iberocaucásicas más *A. horvathi*, asignadas previamente a *Archaeoleiocerta* s.l.. Esta especie, se caracteriza por una reversión paralela (falta de ocelos azules en la zona axilar) y cuatro paralelismos (29 vert. en las hembras- también en *L. rodiei* y afines del grupo caucásico- fontanela esternal levemente cordiforme -que aparece también en algunos ejemplares de las especies caucásicas-, interclavículas con las ramas laterales dirigidas hacia adelante -aunque luego se flexionan hacia atrás hacia su parte más distal-, y supranasal en contacto con la loreal -como en las especies pirenaicas y *A. horvathi*).

Su grupo hermano (BS= 0.87), que incluye *L. chlorogaster*, el grupo de *L. saxicola*, así como *A. horvathi* y los grupos de *A. monticola* y *A. bonnali*, está caracterizado en su conjunto por un sólo paralelismo (microornamentación del hemipene coroniforme).

Dentro de este grupo de especies de la Península Ibérica, Alpes y Cáucaso se distinguen dos grupos claramente diferentes: un grupo caucásico (grupo de *L. saxicola* y *L. chlorogaster*) (BS = 0.96) y otro europeo occidental (iberopirenaico y alpino, con los grupos de *A. monticola* y *A. bonnali*, además de *A. horvathi*) (BS = 0.96).

El grupo caucásico se caracteriza por una sinapomorfía (presencia de mordisco a la hembra en el muslo durante la cópula); e incluye al grupo de *L. saxicola*, caracterizado por una autapomorfía (formación de clones

partenogénéticos por hibridación entre sus miembros) y un paralelismo (preparación en su interior de coloraciones ventrales del grupo de los rojos) y a *L. chlorogaster*, caracterizada por una autapomorfía (postfrontal mayor que el postocular) y tres paralelismos (6 dientes premaxilares, 29 vert. en las hembras y color azul en la garganta).

El grupo de especies de montaña europeo occidental, que incluye a las especies iberopirenaicas y *A. horvathi*, está caracterizado por una sinapomorfía (la pérdida de los microcromosomas), una reversión única (escamas rostral e internasal en contacto) y una reversión paralela (a 26 vértebras en los machos). Dentro de este grupo, el de *A. monticola* aparece como el grupo hermano del grupo pirenaico (BS = 0.99) (*A. bonnali*, *A. aurelioi* y *A. arancia*) más *A. horvathi*.

El grupo ibérico (*A. monticola* y *A. cyreni*) no presenta ningún carácter propio en nuestro análisis, mientras que su grupo hermano (grupo pirenaico más *A. horvathi*) se caracteriza por 2 paralelismos (supranasal en contacto con la loreal y recuperación de los puntos del vientre -variable en el de *A. monticola*, ya que aparecen en ésta pero están bastante reducidos en *A. cyreni*) y 3 reversiones múltiples (reducción a 27 vértebras dorsales en las hembras, pérdida de los ocelos azules en los costados, y pérdida de los pto. azules en las ventrales externas).

Por su parte, *A. horvathi* está caracterizada por un paralelismo (postocular mayor que el postfrontal), mientras que el grupo de *A. bonnali* (*A. bonnali*, *A. arancia* y *A. aurelioi*) queda finalmente caracterizado por 2 autapomorfías (gránulos supraciliares reducidos, presencia de heterogameta Z_1Z_2W en su interior), 3 paralelismos (existencia de fusiones robertsonianas, al menos cinco pares de fusiones robertsonianas en el cariotipo, y coloraciones ventrales del grupo de los rojos) y 2 reversiones paralelas (presencia de costillas asociadas a la tercera vértebra, y pérdida de las coloraciones verdes del vientre).

Discusión sobre las relaciones entre las taxones de la subfamilia *Archaeolacertinae* de las *Lacertidae*.

Los datos preliminares aquí obtenidos proporcionan algunas agrupaciones de taxones claras, aunque para la obtención de una filogenia más robusta sería necesario el estudio de mayor número de caracteres, debido al alto grado de homoplasia y paralelismo que aparece en el grupo interno.

La conclusión más firme e importante del análisis es que *Archaeolacerta* s.l. (en el sentido utilizado hasta ahora, ver capítulo 0) es un taxon polifilético: es decir, no natural, compuesto, al menos, de dos taxones monofiléticos.

El primero de ellos, *Archaeolacerta* s.str., presenta una autapomorfía, la presencia frecuente de una segunda hilera de poros femorales (que parece faltar, no obstante, en *A. mosorensis*). Además, está caracterizado en nuestro cladograma general por dos paralelismos (presencia de clavículas siempre abiertas y la recuperación de la presencia de ventrales externas azules). Si *Ormanosaura* no perteneciera a la radiación eurasiática, como postula ARNOLD (1989 a), y en contra de la opinión de MAYER & BENYR (1994), los diseños reticulados tanto de adultos como de juveniles (en ocasiones variables o con traza de líneas dorsolaterales claras en géneros cercanos como *Telral* podrían constituir también una autapomorfía de este taxon.

El segundo grupo, filogenéticamente alejado del anterior, es el clado que incluye a todas las especies de montaña de Europa occidental y del Cáucaso y Cercano Oriente. Este grupo está constituido por dos subgrupos bien definidos, que se agrupan por un paralelismo (microornamentación del hemipene coroniforme). El valor de BS de este clado es alto pero no estadísticamente significativo (0.87). No obstante, valores bajos de BS no necesariamente implican falta de confianza en un nodo, sino que simplemente se dan relativamente pocos cambios de caracteres en dicho nodo (MURPHY et al., 1996).

El grupo europeo occidental se caracteriza por la pérdida de los microcromosomas (autapomorfía), la presencia de contacto entre las escamas

Filogenia.

rostral e intermaxilar (reversión única) y la reducción a 28 vértebras en los machos (reversión paralela) y parece constituir un grupo natural bien delimitado (BS = 0.98).

Lo mismo puede decirse de las especies caucásicas, a las que incluimos *L. chirogaster* (BS = 0.99). Esta última especie ha sido atribuida de forma informal al grupo, y aunque presenta algunos caracteres distintos que denotan un cierto grado de aislamiento (como el postrostral más largo que el postocular -autapomorfía-, la presencia de nueve dientes en el premaxilar, de 29 vértebras en las hembras, y de color azul en la garganta -paralelismo-, así como las escamas aquilladas -presentes también en *L. praticola* y probablemente con un significado ecológico ligado a la vida en el suelo-), ninguno de estos caracteres parece suponer un impedimento consistente para unir ambas especies, que por otro lado comparten áreas geográficas contiguas. *L. chirogaster* presenta en común con las especies del grupo de *L. sauricola* una sinapomorfía, que es la posibilidad de sujeción de la hembra por el muslo durante la cópula.

Por otro lado, *L. sauricola* presenta un DNA satélite (pSHS) que no aparece en otros géneros estudiados por CAPRIGLIONE (1995), incluyendo ni *Archaeolacerta* ni *Podarcis*, lo que garantiza el grado de aislamiento de este taxon, al menos respecto a las verdaderas *Archaeolacerta*. Por otra parte es característico de este grupo que varias de las especies han hibridado desde el final del Plioceno dando lugar a clones partenogenéticos ("especies partenogenéticas": *L. armenicola*, *L. dahli*, *L. rostambekovi*, *L. unisexualis*, *L. uzelli*, *L. sapphirina* y *L. bendimahiensis*; ver DAREVSKY & DANIELYAN, 1977; DAREVSKY et al., 1985; SCHMIDTLER, 1993; SCHMIDTLER et al., 1994).

Creemos que la polifilia de *Archaeolacerta* s.l. aconseja dividir este taxon en los tres taxones monofiléticos arriba indicados.

Por otra parte, otras asociaciones parecen bastante claras, como la de las especies de *Algeroides* y de los grupos de *L. danfordi* y *L. laevis* (*danfordi*, *certseni*, *anatolica*, *laevis*, *laevis* y cf. *hulberti*; ver EISELT &

SCHMIDTLER, 1988; HOOPFEN et al., 1990; BISCHOFF & FRANZEN, 1988; BISCHOFF & SCHMIDTLER, 1994) con *Podarcis* (BS = 0.98). La asociación de *L. laevis* y *L. darfordi* con *Podarcis* ya fue puesta de manifiesto por ARNOLD (1989 a) basándose en el tipo de vértebras de la cola y en los grandes lóbulos del hemipene. Sin embargo, el orden de entroncamiento de *L. laevis* propuesto en nuestro cladograma no es significativo (BS = 0.83).

La relación entre los géneros *Omanosaura* (*O. jayalart* y *O. cyanura*), *Apathya* (*A. cappadocica*), *Tetra* (*T. perspicillata* y *T. dugesi*) y *Archaeolacerta* s.str. (*A. bedriagai*, *A. mosonensis* y *A. oxycephala*) parece igualmente clara (BS = 0.99). Por un lado se nos diferencia un grupo mediterráneo centrooccidental, con dos géneros (*Archaeolacerta* y *Tetra*) (BS = 0.95) y por otro, otro grupo mediterráneo oriental (*Apathya* y *Omanosaura*) (BS = 0.99), cuya relación aparece clara en nuestro análisis y está de acuerdo además con la opinión de ARNOLD, 1972, y a pesar del punto de duda puesto por LEPTIEN & BÖHME, 1994).

La relación entre *Timon* (*T. leptodus*, *T. palear* y *T. princeps*) y el grupo de *L. parva* (*L. parva* y *L. fraasii*) demanda una cierta precaución debido a que todavía está pendiente un estudio osteológico completo de este último. No obstante, ambos taxones aparecen muy significativamente relacionados en el análisis (BS = 0.99) y ya se había sugerido una relación entre *L. parva* y *Timon princeps* y *T. leptodus* basada en electroforesis de proteínas (ENGELMANN & SCHÄFFNER, 1961). La atribución del rango genérico para el grupo de *L. parva* es indudable, tal como indica BISCHOFF (1991), aunque deben estudiarse todos los aspectos todavía ignorados antes de pronunciarse sobre este tema.

La relación entre *L. graeca* y las especies del género *Podarcis* ha sido sugerida, tanto con técnicas inmunológicas (ver p. ej. MAYER & BENYR, 1994) como carológicas (OLMO et al., 1991, 1993, 1995). También comparte con *Podarcis* un DNA satélite relativamente extendido (que, no obstante, también lo tienen *Algyroides* y *Tetra* entre los taxones estudiados por CAPRIGLIONE, 1996). En nuestro cladograma, la posición de *L. graeca* no está entre las más

cercanas a *Podarcis*, aunque por su posición basal respecto al clado de la radiación Euroasiática, su propuesta relación con *Podarcis* podría estar basada en simpatomorfias.

La relación de *L. andreae* con las especies de montaña de Europa occidental y oriental es una sugerencia nueva y significativa en nuestro análisis (BS = 0.96). Usualmente se la ha venido acercando a *Podarcis* (ARNOLD, 1973, 1989 a), aunque otros autores la aproximan o incluyen en *Tetra* (BÖHME & CORTI, 1993; MAYER & BISCHOFF, en prensa), a pesar de que su aspecto externo es muy diferente al de *Tetra*. Por otro lado, la orientación de sus ramas interclaviculares merecería un estudio más detallado. Por otro lado, su distancia inmunológica es bastante alta respecto a cualquiera de los grupos a los que se la ha atribuido (ver MAYER & BENYR, 1994). Por sus características particulares y su posición relativamente aislada podría merecer un nombre genérico o subgenérico propio, pero su atribución es todavía incierta.

Aunque quedan importantes lagunas en el estudio de *L. brandii*, parece claro que su posición basal en el árbol filogenético indica una separación relativamente temprana del tronco de la Radiación Euroasiática. Ya BOULENGER (1920) la consideraba uno de los miembros más primitivos del grupo. De confirmarse esta posición relativamente aislada, avalada por la presencia de un número fundamental de 40 en su cartotipo, como en *Gallotia*, parece lógica también la inclusión de esta especie en un género propio.

Se observa a partir de los datos anteriores que se dan una buena serie de fenómenos de vicarianza entre ambos extremos del mediterráneo:

- *Algyroides* respecto *L. darfordi* y *L. laevis*; y estas últimas a su vez respecto a las *Podarcis* (cuyos representantes más primitivos parecen ser los de la Península Ibérica (*P. bocagei*, *P. maura* y *P. hispanica*) y zonas cercanas (*P. ilfordi*, *P. ptyausensis* y *P. filiguensis*), ya que no han adquirido el número de 27 (44) y 28 (11) vértebras ni la forma de inserción de los labios externos del "sulcus spermaticus" (ver ARNOLD, 1973, 1989 a).

- El grupo de *Tritia* (árbitica) y *Archaeolacerta* (europea) en el Mediterráneo occidental, respecto a *Agasiz* (Asia Menor) y *Omanosaurus* (*P.* árbitica) del Mediterráneo oriental.

- El grupo de *L. parva* (*L. parva* en el Cercano Oriente y *L. frossi* en las montañas del Líbano) con un patrón de distribución similar a otros grupos de la zona, como el de *Daboia saxatilis* (NILSON & ANDRÉN, 1986) respecto a *Timon*, cuyo origen cabe suponer en Europa occidental, donde existen dos especies (*T. lapetus* y *T. pater*) presumiblemente separadas desde el fin del Meseniense.

- Los grupos caucásico (*L. sauroloia* y *L. chlorogaster*) y europeo occidental de lagartijas de montaña (grupo iberopirenaico más *A. horvathi*). Dentro de este último, *A. horvathi* aparece separada al otro lado de los Alpes a raíz de las glaciaciones pleistocénicas, en un claro ejemplo de la llamada discontinuidad de Kellhack (ver MARGALEF, 1996).

Alguno de ellos como los parentescos entre las especies caucásicas e iberopirenaicas de lagartijas de montaña encuentran paralelos en otras conocidas disyunciones iberocaucásicas, como el género *Pelodytes* (*P. punctatus* en Europa occidental, respecto *Pelodytes caucasicus* en el Cáucaso y Cadenas Pónicas); o de *Chionosaia lusitanica* en el NO de la Península Ibérica respecto a *Mertensia* en Turquía (*M. luschari*) y *C. Pónicas* más Cáucaso (*M. caucasica*). Otros ejemplos son muy numerosos (*Bianus*, *Mauremys*, etc. entre los reptiles), los géneros *Cechenus* e *Iniochys* entre los Carabidae (Coleópteros), *Galemys* y *Desmana* entre los Mamíferos, etc.

En algunos casos, la disyunción entre la parte este y oeste del mediterráneo se debe a las glaciaciones -discontinuidad de Kellhack- en la orilla septentrional del Mediterráneo, mientras que en la parte meridional es debido a la creciente aridez postglaciar del N. de África, correspondiéndose en estos casos a diferentes especies del mismo género a ambos lados de la discontinuidad (es el caso de *A. horvathi* respecto al resto de especies ibéricas; de *Bianus strauschi* versus *B. cinereus*, *B. metietali* versus *B. tingitanus*; *Mauremys leprosa* versus *M. caspica*, etc). En otros casos, como los arriba

indicadas, en los que son géneros distintos los implicados en relaciones de grupos hermanos, los acontecimientos deben ser muy anteriores, de alrededor de 20 millones de años (ver referencias en BÖHME & CORTI, 1993; Para una síntesis de los acontecimientos vicariantes en varios grupos, ver OOSTERBROEK & ARNTZEN, 1992).

4.2.- Revisión taxonómica de las lagartijas de alta montaña de Europa y Cercano Oriente (*Archaeolacerta* s.l.).

Como hemos indicado más arriba, el taxón *Archaeolacerta* *Sensu Auct.* es polifilético, y engloba un conjunto de dos taxones monofiléticos (el clado de *Archaeolacerta* s. str. por un lado, y el que incluye a las especies caucásicas y a las iberopirenaicas junto con *A. horvathi* ambos alejados entre sí).

El clado que contiene como grupos hermanos las especies caucásicas y las de Europa occidental presenta un sólo carácter que las una, la aparición paralela de microornamentación coroniforme. Los dos grupos que contiene están bien diferenciados y caracterizados, y creemos que constituyen dos géneros distintos.

El taxón *Archaeolacerta* s.str. se sustenta en una autapomorfia (presencia frecuente de poros femorales en una segunda fila) y por dos paralelismos (clavículas siempre abiertas y presencia de ptoas azules en las ventrales más externas).

La taxonomía de este género queda como sigue:

4.2.1.- Lagartijas hircánicas y balcánicas.

Archaeolacerta Mertens, 1921. *Sensu Novo*.

Species-typica: *Lacerta bedriagae* Cameron, 1885.

Distribución: *Archamia hebratica* (Dumeril 1835), *Archamia mosorensis* (Salmabsteria, 1895) y *Archamia oxycphala* (Dumeril & Blaron, 1839).

El grado de cercanía de la primera con las otras dos especies balcánicas requiere un estudio más profundo.

-Diagnóstico: *Leucostictus* de pequeño tamaño, muy adaptados a la vida acuática, con cabeza y cuerpos muy aplanados, miembros largos y cabezas largas y estrechas. Colas con frecuencia notablemente largas y finas. Díscos reticulados o decompuestos en gruesos puntos, sin ocelos azules conspicuos en los costados pero con puntos azules en las ventrales más externas (enmascarados por el color azul general del vientre de *A. oxycphala*). Cinco supralabiales anteriores a la subocular. Dos postnasales. Clavículas siempre abiertas. Caracterizados dentro de las especies de la radiación eurasiática por presentar ocasionalmente poros femorales ordenados en una segunda hilera. Cariotipo de 38 cromosomas (36 macro y dos microcromosomas).

-Descripción: Escamas rostral e internasal en amplio contacto o separadas. Una o dos postnasales. Sin contacto entre la supranasal y la loreal. Usualmente cinco supralabiales anteriores a la subocular. Gránulos supracilares en hilera completa. Escama mascetérica muy variable, desde muy grande hasta reducida e inconspicua. Ventana palpebral ausente. Escamas dorsales pequeñas o medianas, más o menos granulares y sin quillas marcadas. Flaca anal de tamaño variable. Seis hileras de ventrales. Ocasionalmente una segunda hilera con poros femorales extras presente.

Adultos y crías reticulados o al menos con el diseño decompuesto en gruesos puntos desde el nacimiento. Sin ocelos azules en los costados. Puntuación ventral variable (ausente o ausente según la especie). Puntos azules en las ventrales externas usualmente presentes.

Seis o nueve dientes premaxilares. Proceso nasal alargado e indiferenciado. Postfrontal y postorbitario separados y de tamaño subigual o

con el primero mayor que al segundo. Proceso antemedial del postorbitario y anterodistal del postfrontal desarrollados. Sutura mandibulo-yugal suave, sin inflexiones marcadas.

Dimorfismo sexual en el número de vértebras. Los machos presentan números modales de 26 o 25 vértebras, mientras que las hembras presentan de 26 a 28. Tercera vértebra siempre sin costillas óseas desarrolladas asociadas a ella. Costilla asociada a la sexta vértebra corta y espátuliforme. Usualmente seis vértebras dorsales posteriores. Clavículas siempre abiertas. Interclavícula cruciforme típica, de ramas laterales perpendiculares al eje anteroposterior. Fórmula costal esternal (3+2). Fontanela esternal oval, en ocasiones ausente en algún individuo. Vértebras caudales de tipos A y B.

Hemípenes con el aspecto típico de la familia, con su parte apical mayor que la basal, con los lóbulos profusamente plegados y sin papilas ni espinas en su parte más distal. Microornamentación del hemipene variable, coroniforme (*A. mosorensis* y *A. oxycphala*) o espátuliforme (*A. bedriagoi*).

Cariotipo compuesto (en las dos especies de las que se conoce) por 38 cromosomas acrocéntricos (36 macro y 2 microcromosomas). Organizador nucleolar en un par de cromosomas grandes (tipo L). Cromosomas sexuales de tipo ZW.

Cópula con sujeción de la hembra mediante mordisco en el flanco.

-Distribución geográfica: Croacia, Cerdeña y montañas dináricas (Croacia, Hercegovina y Montenegro).

Biogeografía: La edad del taxon según MAYER & BENYR, (1994) es de 18 a 20 M.A. El antepasado de *A. bedriagoi* habría alcanzado Croacia y Cerdeña durante el Messiniense (alrededor de 5 M.A.), habiendo quedado posteriormente aislada y diferenciada de la línea que da lugar a *A. mosorensis* y *A. oxycphala*. De estas últimas, a pesar de que se carece de datos genéticos sobre su diferenciación, cabe hipotetizar por su notable grado de divergencia que se habrán separado también tempranamente.

Su probable adelfotaxón es *Tetra*. Este género comprende dos especies: *T. parasitica* del NO de África (introducida también en Menorca); y *T. dugesi* de Madeira e islas Selvagens (introducida en las Azores y Lisboa).

Relaciones filogenéticas entre las especies de *Archaeolacerta* s.str.

El estudio detallado de los doce caracteres (Tabla 7.2) que varían entre las tres especies de este género nos proporciona un sólo cladograma (Fig 7.2) con una longitud de 15 pasos (IC = 80 y IR = 50). El árbol nos presenta una relación entre las tres especies esperable desde el punto de vista biogeográfico, con una mayor relación entre las dos especies balcánicas, que se agrupan en un clado apoyado en una sinapomorfia: la reducción frecuente del número de vértebras de los machos a 25 (existe en este punto una curiosa e interesante divergencia entre nuestros conteos vertebrales y los de ARNOID, 1973), y una reversión única: la reducción de la puntuación ventral. *A. mosorensis* se caracteriza por una autapomorfia (placa anal de tamaño grande), un paralelismo (presencia de 9 dientes en el premaxilar, como *A. bedriagae*) y una reversión única (contacto entre las escamas rostral e internasal). *A. oxycephala* por su parte aparece caracterizada por dos autapomorfias (un hueso postfrontal notablemente mayor que el postorbitario y reducción frecuente en las hembras a 26 vértebras preacrales), así como por una reversión única (desaparición de las coloraciones ventrales de tonos rojizos) y dos paralelismos (coloración ventral del grupo de los verdes-azul en este caso y presencia ocasional de la segunda fila de poros femorales).

A. bedriagae, que aparece como el adelfotaxón de las otras dos especies, presenta una autapomorfia (presencia de una sola postnasal), una reversión única (microornamentación del hemipene espiniforme) y dos paralelismos (presencia ocasional de una segunda fila de poros femorales y de nueve dientes en el premaxilar).

Los estudios genéticos muestran, no obstante, que el tiempo de separación entre las especies balcánicas y *A. bedriagae* es bastante alto. Existe contradicción entre los datos genéticos y los cariológico-morfológicos.

***Archaeolacerta* s.str.**

Caracteres utilizados:

	001134445566
	172420198906
GR. EXTERNO	000011001110
<i>mosorensis</i>	101010011000
<i>oxycephala</i>	011111000101
<i>bedriagae</i>	10000?101011

Tabla 7.2. Matriz de los estados de los caracteres utilizados en el análisis filogenético de *Archaeolacerta* s.str.

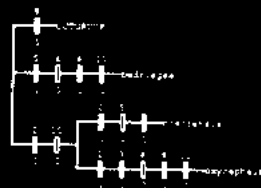


Fig 7.2. Cladograma (preferido y de consenso) de las especies de *Archaeolacerta* s.str. Longitud = 15. IC = 0.80. IR = 0.50.

tanto por lo que respecta a los tiempos de divergencia como a la diferenciación respecto a otros taxones (ver capítulo de electroforesis). También es interesante subrayar que el grado de diferenciación morfológica así como el grado de divergencia genética entre las subespecies descritas de *A. bedriagae*, son relativamente altos para una sola especie (ver GUILLAUME & LANZA, 1982). Sobre *A. mosorensis* poco se puede decir, ya que no ha sido estudiada ni desde el punto de vista genético ni cariológico (es la única especie europea de cariotipo desconocido).

4.2.3. -Relaciones filogenéticas entre las lagartijas de alta montaña de Europa occidental.

Como indicamos más arriba, dentro de la radiación eurasiática, el clado compuesto por las especies caracterizadas por la falta de microcromosomas, constituye un grupo monofilético. Este, además, se caracteriza por una reversión paralela y una reversión única en relación a otros taxones: la aparición del contacto entre las escamas rostral e internaal y la vuelta a 26 vértebras en los machos, respectivamente. Este clado constituye un taxon monofilético nombrado que describimos a continuación:

Iberolacerta gen. nov.

Species typica: *Lacerta monticola* Boulenger, 1905.

Especies incluidas: *Iberolacerta aranica* (Arribas, 1993); *Iberolacerta aurelia* (Arribas, 1994); *Iberolacerta bonnali* (Lantz, 1927); *Iberolacerta cyreni* (Müller & Hellmich, 1937); *Iberolacerta horvathi* (Méhely, 1904); *Iberolacerta monticola* (Boulenger, 1905).

Diagnóstico: Grupo de lagartijas de tamaño pequeño y moderadamente saxícolas. Dorsito y coloración típicos de la Radiación eurasiática (bandas vertebrales, costales, etc.). Vientre con frecuencia profusamente moteado. Se caracterizan de manera inequívoca dentro de la radiación eurasiática por presentar ardotipos desprovistos de microcromosomas (36 macrocromosomas o menos, ya que en parte del género se dan fusiones ribertsonianas). Además presentan cuatro supralabiales anteriores a la subocular, la rostral frecuentemente en contacto con la internaal y una sola postnasal. Machos con 26 vértebras, hembras 27 a 29 según los taxones.

Platygaster

Descripción: Lagartijas de tamaño medio o pequeño, moderadamente saxícolas, con diseño dorsal típico, formado por una banda vertebral compuesta de gruesas manchas o dos hileras de pequeñas manchas paravertebrales. No existen líneas dorsolaterales oscuras. Bandas costales uniformes o reticuladas, de reborde superior liso o dentado. Una línea irregular de puntos en los costados, por debajo de la banda costal. Colores de fondo pardos, grisáceos o verdosos, en ocasiones algo más claros hacia la zona dorsolateral. Con o sin ocelos anales axilares según las especies (*I. monticola* y alguna sap. de *cyreni* con ocelos, el resto los han perdido). Vientre con colores del grupo de los verdes (*I. monticola*, *I. cyreni* y *I. horvathi*) o de los rojos (*I. aurelia*). En algunas especies, esta coloración se ha reducido y sólo aparece en las patas posteriores (*I. bonnali* y *I. aranica*). El vientre puede presentar puntos (*I. monticola*, *I. aurelia* y *I. aranica*) o estar reducido a las ventrales más externas (algunas *I. horvathi* y *I. cyreni*) o faltar (otras *I. horvathi* e *I. cyreni*). Puede haber puntos anulados en las ventrales más externas (*I. monticola* e *I. cyreni*), ser éstos raros (*I. aranica* e *I. bonnali*) o ausentes (*I. aurelia* e *I. horvathi*).

Rostral e internaal comunmente en contacto (excepciones frecuentes en *I. monticola* y más raras en *I. aurelia*). Una sola postnasal, que en *I. horvathi* y en las especies pirenaicas contacta con la internaal. Usualmente cuatro supralabiales anteriores a la subocular. Gránulos supraoculares en hilera completa o reducida (especies pirenaicas). Masetérica y timpánica bien diferenciadas; y bastante grandes. Sin ventana palpebral. Escamas dorsales lisas, más o menos granulares. Seis hileras transversales de escamas ventrales. Placa anal de tamaño variable. Una hilera de escamas preanales las más anteriores de las cuales (un par) están generalmente algo más desarrolladas.

Premaxilar con 7 (*I. aranica*, *I. bonnali*, *I. aurelia*, *I. horvathi*) y la mayor parte de *I. m. cantabrica*) o 9 dientes (*I. m. monticola* y algunas *I. m. cantabrica*). Sin dientes pterigoides. *Processus nasalis* de forma variable; o indiferenciado (especies pirenaicas, *I. horvathi*) y buena parte de las *I. m.*

constabrics) o en forma de punta de lanza (*I. m. monticola* y algunas *I. m. constabrics*). Postorbitario y postfrontal separados desde el nacimiento y con una longitud relativa similar (excepto *I. aurelioi* e *I. horvathi*, en las que el primero es notablemente más largo que el segundo). Proceso anterodistal del postfrontal presente (excepto en *I. aurelioi*). Proceso anteromedial del postorbitario usualmente presente (ausente en *I. aurelioi* e *I. bonnali*). Sutura maxilo yugal suave, sin inflexiones marcadas.

Dimorfismo sexual en el número de vértebras. Los machos presentan usualmente 26 vértebras y las hembras 27 (esp. pirenaicas e *I. horvathi*) o 27, 28 y 29 (*I. monticola* e *I. cyreni*). Costillas asociadas a la tercera vértebra ausentes o presentes (especies pirenaicas). Costilla asociada a la sexta vértebra corta y espátuliforme. Usualmente seis vértebras dorsales posteriores. Fórmulas externas (3+2). Vértebras preautotómicas caudales de tipos A y B (sólo A en las especies pirenaicas, y quizá en *I. horvathi*). Claviculas variables, generalmente abiertas en unas especies (*I. horvathi*, *I. arancica*) y cerrada en otras (*I. m. monticola*, *I. cyreni* e *I. aurelioi*), o muy variables (*I. m. constabrics*). Foranclas externas ovales, en ocasiones reducidas (mayoría de *I. aurelioi*). Interclavícula cruciforme típica, de ramas perpendiculares a su eje anteroposterior.

Hemipenes con la parte apical más desarrollada que la basal, con lóbulos profusamente plegados y sin espinas ni tuberculos apicales. Microornamentación generalmente de tipo coroniforme, aunque algunas especies la presentan usualmente reducida al tipo espiniforme (*I. bonnali* e *I. arancica*).

Caritipo compuesto exclusivamente de macrocromosomas ($2n = 36$ o menos). Microcromosomas ausentes. Frecuentemente drástica reducción del número de cromosomas por fusiones robertsonianas (especies pirenaicas). Heterogameta sexual ZW o más raramente Z_1Z_2W (*I. bonnali* e *I. aurelioi*). Organizador nuclear de tipo L y posición telomérica (excepto en *I. cyreni*, que es de tipo MS y posición subtelomérica).

Cópula con sujeción de la hembra mediante mordisco en el flanco.

Distribución zoológica: *Iberolacerta* de Iberia, la Península Ibérica (no la Iberia de Asia Menor), donde habitan y probablemente se originaron la mayor parte de las especies que componen este género.

Distribución geográfica: Montañas del N de la Península Ibérica, Pirineos centrales, Alpes orientales y N. de las Cadenas dináricas.

Biogeografía: La edad del taxon es de 15 a 16 M.A (aunque según LUTZ & MAYER, 1985, *I. horvathi* sería más cercana a *A. bedriagai* (ver por ej. en MAYER & ARRIBAS, 1999)). Los datos genéticos (ver capítulo 6) indican que la especie más diferenciada es *I. horvathi*. Por ello, cabe postular una distribución preglacial más extensa que la actual, que habría quedado cortada en dos con el inicio del deterioro climático Plio-pleistoceno, dejando a *I. horvathi* en su refugio al E de los Alpes y, a las otras especies (probablemente ya diferenciadas en dos grupos), en los Pirineos y O de la Península Ibérica. El grupo pirenaico presenta una gran divergencia tanto morfológica como citológica y, dentro de él, se habría separado primero *I. arancica* y posteriormente *I. aurelioi* e *I. bonnali* a lo largo del Plio-pleistoceno. *I. cyreni* e *I. monticola* se habrían separado también durante las glaciaciones cuaternarias.

Relaciones filogenéticas entre las especies de *Iberolacerta* sens.

Hemos efectuado un análisis detallado dentro de este grupo para hallar el grado de relación entre las distintas especies, así como su diferenciación relativa. Para ello, hemos utilizado 22 caracteres que presentan variación en el grupo interno (Tabla 7.3). El resultado son dos árboles de idéntica longitud (29 pasos, IC = 0.89 e IR = 0.89) que difieren en la posición de *I. horvathi*, tal y como queda reflejado en la indeterminación del diagrama de consenso (30 pasos, IC = 0.86, IR = 0.86) (fig 7.4). Nuestro diagrama preferido (fig 7.3) es el que agrupa a *I. horvathi* con *I. monticola*. No obstante, el diagrama de consenso (fig 7.4) es mucho más corto (long. de 29 pasos, IC =

Iberolacerta gen. nov.
Caracteres utilizados:

	0000011123333344455556
	1356836942678903567893
GR. EXTERNO	0: 0000?0010000100111110
<i>monticola</i>	??000110010000?0001111
<i>cyreni</i>	110001100100010000101?
<i>bonnali</i>	000100010?161001110110
<i>arantina</i>	000000010?150001110110
<i>aurelii</i>	0011100111151001110100
<i>horvathi</i>	0000101001000001001100

Tabla 7.3.- Matriz de los estados de los caracteres utilizados en el análisis filogenético de *Iberolacerta* gen. nov.

0.89; IR = 0.89) y se presenta como una tricotomía con *I. horvathi*, el grupo ibérico (*I. monticola* e *I. cyreni*) y el grupo pirenaico (*I. bonnali*, *I. arantina* e *I. aurelii*) separados.

Los caracteres que unen a *I. horvathi* con el clado de *I. monticola* e *I. cyreni* son una sinapomorfía (la desaparición de la costilla asociada a la tercera vértebra) y una reversión única (la falta de coloraciones del grupo de los rojos en ese clado). Partimos del hecho de que la presencia de costillas asociadas a la tercera vértebra es el estado primitivo del carácter, ya que aparece en varios de los grupos externos empleados en la determinación de las polaridades (ej. en *Z. utapuru*, *Galtonia* spp., *Pezomachus* spp.) y por ello consideramos que el estado apomórfico es su reducción. No obstante, en el contexto del cladograma general de la Radiación Euroasiática expresado más arriba, la tercera costilla ya ha desaparecido en antepasados de *Iberolacerta*, por lo que el estado más apomórfico sería la "recuperación" de ésta (y por lo tanto una autapomorfía del grupo pirenaico).

I. horvathi aparece caracterizada dentro de *Iberolacerta* nov. por dos paralelismos y una reversión múltiple. Los paralelismos a.n. por una parte, el poseer un postfrontal notablemente más largo que el postorbitario (paralelo

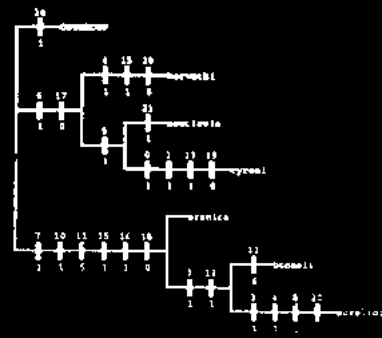


Figura 7.3.- Cladograma preferido de las especies de *Iberolacerta* gen. nov. Longitud = 29. IC = 0.89. IR = 0.89.

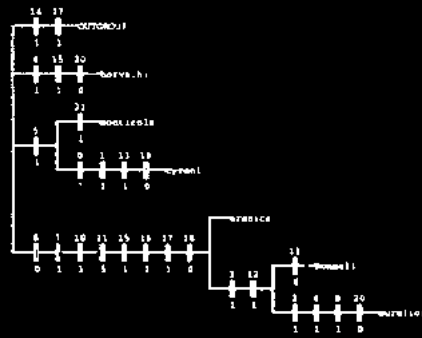


Figura 7.4.- Cladograma de consenso de las especies de *Iberolacerta* gen. nov. Longitud = 30. IC = 0.88. IR = 0.88.

a *I. aurelii* también pérdida de *I. aurelii*. El sinapomorfía o 29, en igualmente consider de *I. monticola* punta de autapomorfía parecen ARRIBAS caracterizada punta de NOR con y una reversión. El sinapomorfía la posesión robertson coloración pigmento a la rod considera posterior escama y la reversión los verdos. De

a *I. aurelioi*) y el presentar la escama supranasal en contacto con la loreal (que también aparece en las especies pirenaicas); la reversión múltiple es la pérdida de los puntos azules en las ventrales externas (que también se da en *I. aurelioi*, y aparecen muy raramente en *I. bonnali* e *I. aronica*).

El grupo ibérico (*I. monticola* e *I. cyreni*) se sustenta en una sinapomorfía, el incremento en el número de vértebras de las hembras (27, 28 o 29, es, contra de las 27 casi universales en las otras especies del género). Igualmente podría incluirse el número de 9 dientes en el premaxilar, aquí considerado como autapomórfico de *I. cyreni*, pero que aparece en ejemplares de *I. monticola* también, al igual que ocurre con la característica forma en punta de lanza del *processus nasalis*. Por su parte, *I. monticola* presenta una autapomorfía: la presencia generalizada de ocos azules en el costado (que parecen haberse perdido en *I. cyreni*, excepto en la ssp. *martinezkoi* - ARRIBAS, 1996- de la Peña de Francia); mientras que *I. cyreni* aparece caracterizada por 3 autapomorfías (9 dientes en el premaxilar, la forma de punta de flecha del *processus nasalis* -ver comentario más arriba-, y el tipo de NOR, completamente excepcional en toda la radiación eurasiática de lacertidos) y una reversión única (la desaparición de la puntuación ventral).

El grupo pirenaico está muy bien caracterizado por presentar cuatro sinapomorfías, un paralelismo y una reversión única. Las sinapomorfías son la posesión de vértebras caudales sólo del tipo A; la presencia de fusiones robertsonianas (5 en *I. aurelioi* e *I. aronica* y 6 en *I. bonnali*); posesión de coloraciones ventrales del grupo de los rojos (a es que presentan algún pigmento); y reducción de las hileras de gránulos supraclivares. La tendencia a la reducción en la microornamentación del hemipene podría ser considerada también como una sinapomorfía de este grupo, con reversión posterior en *I. aurelioi*. El paralelismo es la presencia de contacto entre la escama supranasal y la loreal (que aparece también en *I. horvathi*). Por último, la reversión única es la desaparición de las coloraciones ventrales del grupo de los verdes.

Dentro del grupo pirenaico, *I. aronica* carece de autapomorfías y se

perfila como el adelofotomun del clado compuesto por *I. bonnali* e *I. aurelioi*. Este clado viene definido por dos sinapomorfías: la reducción del proceso anteromedial del postorbitario y la posesión de cromosomas sexuales del tipo Z₁Z₂W que hace que los machos posean un cromosoma más que sus correspondientes hembras. *I. bonnali* queda caracterizada por una autapomorfía, la presencia de seis fusiones robertsonianas -es decir, una más que *I. aurelioi* o *I. aronica*-, mientras que *I. aurelioi* posee dos autapomorfías: la desaparición del proceso anterodistal del postfrontal y la oclusión muy frecuente de la fontanela externa. Este último taxón también se caracteriza por un paralelismo (tener el postorbitario más largo que el postfrontal) y una reversión múltiple (la desaparición de los puntos azules de las ventrales externas).

4.3.3.- Relaciones filogenéticas entre las lagartijas de montaña del Caucaso y Cercano Oriente.

El clado que forman *L. chirogaster* y las especies del grupo de *L. saxicola* está definido por una sinapomorfía (la sujeción de la hembra mediante un mortisco en el muslo).

Se ha sugerido que este grupo de especies podía ser más o menos afín a *Apathya* ("Apathya s.l." en BISCHOFF, 1991; MAYER & BISCHOFF, en prensa) pero, como puede verse en el cladograma general (fig 7.1), ambos taxones están muy alejados y presentan caracteres muy divergentes (números vertebrales menores, microornamentación del hemipene espiniforme, distinto número de supralabiales, veniana palpebral, lamelas subdigitales aquilladas, mayor número de postnasaes y diseño reticulado, entre otras características distintivas en *Apathya*). Lo mismo puede decirse respecto a *Archaeolacerta s. str.*, con el cual se las ha venido identificando, y que se encuentra también alejado de estas especies caucásicas.

Por su aislamiento, tanto de *Tetra* como de *Archaeolacerta* y su monofilia, describimos este taxón denominado a continuación como:

perfil
Este
anter
Z₁Z₂W
corres
autap
que I.
la des
frecue
por un
revers
extern

4.3.3.-
Cerca
saxico
un mo
5
a Apa
prensa
taxone
vertebr
númer
mayor
distint
str., co
alejado
F
monof

1909
1994
& Ve
1957
1898
portad
(Boeth
(Bedr
(parte
unise
Danie

probab

saxico
parte e
anter
vertebr
sujeció
se pro
fcarac
en el b
microd

Darevskia gen. nov.

Species typica: *Laocerta saxicola* Eversmann, 1834.

Especies incluidas: *D. alpina* (Darevsky, 1987); *D. armenica* (Méhely, 1909) (partenogenética); *D. benadzharensta* (Schmidtler, Eiselt & Darevsky, 1994) (partenogenética); *D. caucasica* (Méhely, 1909); *D. clarorum* (Darevsky & Veimerja, 1977); *D. daghestanica* (Darevsky, 1967); *D. dahl* (Darevsky, 1957) (partenogenética); *D. defflippi* (Camerano, 1877); *D. derjugini* (Nikolsky, 1898); *D. mixta* (Méhely, 1909); *D. parvula* (Lantz & Cyrén, 1913); *D. portschinski* (Kessler, 1878); *D. praticola* (Eversmann, 1834); *D. raddet* (Boettger, 1892); *D. rostambekovi* (Darevsky, 1957) (partenogenética); *D. rudis* (Bedriaga, 1896); *D. sapphirina* (Schmidtler, Eiselt & Darevsky, 1994) (partenogenética); *D. saxicola* (Eversmann, 1834); *D. stebneri* (Eiselt, 1995); *D. unisexualis* (Darevsky, 1966) (partenogenética); *D. uzzelli* (Darevsky & Danilyan, 1977) (partenogenética); *D. valentini* (Boettger, 1892).

L. moustaoui probablemente afín a *D. raddet* y *D. defflippi*, pertenece probablemente también a este grupo.

-Diagnosis: Lacertidae de tamaño pequeño, en general moderadamente saxícolas o más raramente de suelo. Coloración y diseño típicos de la mayor parte de grupos de la radiación euroasiática. A diferencia de los otros taxones anteriormente incluidos en *Archaeolacerta* s.l., los machos presentan 27-28 vértebras y 28-29 en las hembras. Varias de las especies incluidas presentan sujeción de la hembra por el mual y / o costado durante la cópula. También se producen clones partenogenéticos por hibridación entre taxones del grupo (carácter único entre los Lacertidae). Poseen microornamentación coroniforme en el hemipene. Cariotipos de 36 cromosomas acrocéntricos (36 macro y dos microcromosomas).

-Descripción: Lagartijas de aspecto típico, con bandas laterales

reticuladas o uniformes y banda dorsal compuesta por gruesos puntos o bandas paravertebrales de puntos. Sin líneas dorsolaterales. Existe línea lateral inferior de gruesos puntos. Colores del dorso muy variables: verdes o pardos. Vientre de coloración variable, tanto de la familia de los verdes como de los rojos, según los grupos de especies. Vientre immaculado o con manchas reducidas a las ventrales más externas. Ojos azules en el costado y puntos azules en las ventrales más externas frecuentemente presentes.

Rostral usualmente separada de la internasal, al igual que la supranasal y la loreal (existen excepciones a ambas). Una sola postnasal. Cuatro supralabiales anteriores a la subocular. Hileras de gránulos supraciliares completas. Seis hileras de escamas ventrales. Ventana palpebral inexistente. Masetérica y timpánica usualmente bien desarrolladas, la primera de ellas raramente reducida.

Premaxilar usualmente con siete dientes (9 en *D. chlorogaster*). Dientes pterigóideos ausentes. *Processus nasalis* indiferenciado. Postfrontal y postorbitario separados desde el nacimiento y de longitudes subiguales. Proceso anterodistal del postfrontal siempre presente. Proceso anteromedial del postorbitario presente o ausente (presente en unas especies y variable o reducido en otras, como *D. raddet* y *D. mixta*). Sutura maxiloyugal suave, sin inflexiones.

Con dimorfismo sexual en el número de vértebras. Machos usualmente con 27 vértebras (28 en *D. raddet* y *D. clarorum*); hembras con 28 (29-30 en *D. raddet*, *D. clarorum* y en las especies partenogenéticas, que proceden de hibridaciones de *raddet* con otros taxones). Tercera vértebra sin costillas (una excepción encontrada en la partenogenética *D. unisexualis*). Costilla asociada a la sexta vértebra corta y spatuliforme. Seis vértebras dorsales posteriores. Vértebras presutótónicas caudales de tipos A y B. Fórmula costal esternal (3+2). Clavículas abiertas o cerradas. Fontanela esternal oval, no raramente cordiforme y raramente reducida. Interclavícula cruciforme típica, de ramas perpendiculares al eje central (algo inclinadas hacia adelante en *D. chlorogaster*).

Hemipene típico, con la parte apical más desarrollada que la basal. Lóbulos profusamente plegados y sin espinas ni tubérculos apicales. Microornamentación coroniforme.

Cariotipo compuesto por 38 cromosomas acrocéntricos (36 macrocromosomas y 2 microcromosomas). Heterogameta sexual de tipo ZW. NOR en posición telomérica en un cromosoma de los más grandes (tipo L).

Varias de las especies del grupo aferran a la hembra por el muslo durante la cópula y en menor medida también por el vientre (*D. saxicola*, *D. raddet*, *D. caucasica*, *D. daghestanica*, *D. alpina* y *D. praticola*), mientras que otras lo hacen sólo por el muslo (*D. raddet nairenensis* [= *D. nairenensis*] y *D. chlorogaster*) o por el vientre (el resto de las especies conocidas).

-Derivatio nominis: Dedicamos este nuevo género al Dr. Ilya S. Darevsky, por su monumental contribución al conocimiento y la sistemática de éstas especies en la zona del Cáucaso y Asia Menor.

-Distribución: Gran y Pequeño Cáucaso, Transcaucasia y Áreas adyacentes. Hacia el suroeste a través de la diagonal montañosa de Anatolia hasta el Taurus, y a lo largo de las Cadenas Pónicas hasta las cercanías del Bósforo. Hacia el noroeste y este, a través de las zonas costeras del Mar Negro y Crimea, una especie (*D. praticola*) ocupa el SE de Europa. Desde el Área caucásica, hacia el oeste, a través de las montañas del Kurdistán y Elburz, en el N de Irán e Irak hasta Turkmenia. Probablemente también en el E de Irán.

-Biogeografía: La edad del taxon es de unos 15 M.A. (Ide MAYER & BENYR, 1984). Su origen parece estar en el Mioceno, cuando, según DAREVSKY (1967), varias formas de bosque, de aspecto parecido a la actual *D. chlorogaster* que ocupa un hábitat y área relictas, habrían penetrado en el área del Cáucaso.

Su radiación se habría dado alrededor del Cáucaso, que debido a presentar en sus dos extremos áreas de refugio con clima y vegetaciones subtropicales (Cólquida y Talish-irrcaniana) o frías (sur de Armenia y

Daghestán); a la existencia de pequeños refugios aquí y allá tal y como queda testimoniado en la actual vegetación (DAREVSKY, 1967; TUNYEV, 1990; NILSON et al., 1996); y a presentar también una gran heterogeneidad de hábitats, habrían florecido los sucesivos aislamiento y contactos entre los taxones a lo largo del Pleistoceno, expandiéndose posteriormente de forma radial siguiendo las cadenas montañosas que hoy ocupan y desde las orillas del Mar Negro hacia el SE de Europa. Una reconstrucción detallada de estos acontecimientos biogeográficos se encuentra en DAREVSKY (1967).

Relaciones entre las especies de *Darevskia* n. sp.

El gran número de especies de este género, muchas de ellas de reciente evolución y de gran parecido entre sí, imposibilita la realización de un análisis cladístico como en los otros grupos expuestos. Se conocen más taxones que caracteres diferenciales entre ellos.

No obstante, algunos intentos de sistematización del grupo o de parte de él han sido realizados hasta la fecha:

El primero, el de DAREVSKY (1967), plasmado en forma de árbol y que expresa las relaciones subjetivas encontradas por este autor entre los taxones (inc. los partenogenéticos). En su esquema distingue "ramas principales": una que incluye a *D. saxicola* y sus subespecies actualmente reconocidas; otra que incluye a *D. raddet* y a *D. uefllippt*; otra con *D. alpina*, *D. caucasica* y *D. daghestanica*; otro con *D. parvula* y *D. mitta*; otro para *D. portschinskii*; otro que incluye una mezcla de las actuales esp. de *D. radix* (*tristis* y *bythinica*) con *D. valentini* (y esp.); y por último otra parte de las esp. de *D. radix* (*radix*, *obscura* y *macromaculata*). Es interesante observar que pese a que los agrupamientos utilizados en dicha obra no son utilizados actualmente, existe un elevado grado de acierto en muchas de las agrupaciones efectuadas en ella, especialmente cuando conscientemente agrupa taxones que el autor clasifica como especies distintas pero que han resultado pertenecer al mismo grupo o ser taxones muy cercanos (p. ej. *caucasica*, *alpina* y *daghestanica*).

SCHMIDTLER (1993) habla de *D. mixta*, *D. raddet* (s.L.), *D. valentini-rudis* Komplex y de un *D. portachinskii-parvula* complex, mientras que GRECHKO et al. (1994) basándose en el estudio de reacción en cadena de polimerasas sobre el DNA, dividen las diez especies estudiadas por ellos en dos grupos: uno de ellos que contiene a las partenogenéticas *D. armenica*, *D. dohli* junto a las bisexuales *D. portachinskii*, *D. mixta* y *D. valentini* y el segundo a las partenogenéticas *D. unisexualis* y *D. rostombekovi* junto a *D. raddet* y *D. nairensis* (a menudo considerada esp. de *raddet*, aunque probablemente distinta).

MAYER & LUTZ (1989), en un esquema basado en electroforesis y no muy interpretable por la confusión entre los acrónimos de las especies, dejan entrever una posición ligeramente más aislada de *D. parvula*, por una parte, y de *D. praticola* y *D. derjugini*, por otra, respecto al grupo general. La relación entre *D. derjugini* y *D. praticola* con *D. saxicola* ya fue también indicada por BORISOV & ORLOVA (1986).

Por nuestra parte, y basándonos en los datos disponibles podemos postular una posición más o menos aislada para *D. praticola* (y quizás *D. derjugini*) y para *D. chlorogaster*. Dentro del grupo general de lo que se viene llamando el "saxicola complex" varios grupos pueden ser distinguidos:

- Un grupo *raddet*: el mejor definido, caracterizado por su incremento en el número vertebral y que incluye a *D. raddet* (y sus sep., incluyendo *D. nairensis*) y muy probablemente *D. deffippi* y *D. steneri* (ver DAREVSKY et al., 1984; EISELT et al., 1983; EISELT, 1985). Igualmente *D. mostoufi* pertenecerá probablemente a este grupo. Sus posibles relaciones no pueden ser aclaradas por el desconocimiento casi total de algunos de sus taxones.

- Un grupo *rudis*: caracterizado por la presencia de una escama engrosada entre las circunanales y anterior a la escama anal, así como por presentar frecuentemente coloraciones del grupo de *k* s rojos en el vientre. Incluiría a *D. rudis*, *D. valentini*, *D. portachinskii* y quizá en posición basal a *D.*

parvula (ver DAREVSKY & EISELT, 1980; EISELT & DAREVSKY, 1991; EISELT et al., 1988 y MacCULLOCH et al., 1993). La posición de *D. mixta* es más problemática: GRECHKO et al. (1994) la acercan a *D. valentini*, con la cual además híbrida dando lugar a *D. armenica*; también ha híbrido con *D. portachinskii* dando lugar a *D. dohli*. Por ello, y una vez descartada su afinidad con *D. derjugini* (UZZELL & DAREVSKY, 1973) parece lo más indicado asimilarla al grupo de *rudis*. Además *D. mixta* y *D. parvula* son los taxones que muestran menores diferencias genéticas con las especies del grupo *rudis* (respecto a *D. portachinskii* y *D. valentini* en el estudio de UZZELL & DAREVSKY, 1973).

Todas estas especies comparten además la sujeción de la hembra durante la cópula sólo por el flanco. Sus posibles relaciones son: (*mixta?* (*parvula* (*portachinskii* (*rudis* + *valentini*))))

MURPHY et al. (1996) prefieren considerar a *D. mixta* como la especie hermana del clado que incluye a los grupos de *D. raddet* y *D. saxicola*.

- Un grupo *saxicola*: que incluiría a *D. saxicola* y sus sep. y posiblemente a *D. clarorum*.

- Un grupo *caucasica*: con *D. caucasica*, *D. alpina* y *D. daghestanica*, recientemente estudiado por FU et al. (1995) (ver también DAREVSKY, 1984 y ROYTBORG, 1994). Sus posibles relaciones son las siguientes:

(*alpina* (*caucasica* + *daghestanica*))

MURPHY et al. (1996) acercan *D. praticola* a este grupo.

En cuanto a las relaciones entre estos grupos, poco puede decirse en base a las posturas durante la cópula y las hibridaciones que dan lugar a clones partenogenéticos. Las hibridaciones se dan entre taxones de los grupos de *rudis* y *raddet*, mientras que las del grupo *saxicola*, grupo *raddet* y grupo *caucasica*, comparten la sujeción de la hembra durante la cópula por el flanco o el muslo, al igual que hacen *D. praticola* y *D. chlorogaster*. Puede postularse que la sujeción por el muslo es una sinapomorfía del género *Doreocelia* y que posteriormente ha sufrido una reversión en el grupo *rudis*, así que la sujeción

por el flanco es una simpletomorfía que no nos indica parentescos dentro del género. No obstante debe existir cercanía entre el grupo de *rudis* y el de *radix*. Una relación tentativa podría ser: (*chirog.* (*g. prat.* (*g. caucasica* + *g. saxicola* (*g. rudis* + *g. radix*)))

4.3.- CONCLUSIONES:

1) *Archaeolocerta* s.l. en el sentido utilizado hasta la fecha, resulta ser un taxón polifilético compuesto de tres taxones monofiléticos, dos de los cuales son grupos hermanos que se encuentran bien diferenciados de *Archaeolocerta* s. str. que es el tercero.

2) En sentido estricto, *Archaeolocerta* Mertens, 1921, sólo incluye tres especies: *A. bedriagae*, *A. ancephala* y *A. mosorensis*, que se distribuyen por la ribera norte del Mediterráneo central (Córcega, Cerdeña y oeste de la Península balcánica).

3) Los taxones más cercanos a *Archaeolocerta* s. str. son *Tetra*, *Apathya* y *Omanosaura*.

4) *Iberolocerta* nov. incluye seis especies: *I. monticola*, *I. cyreni*, *I. bornali*, *I. arantica*, *I. casrelli* e *I. horvathi*. Se distribuye por las montañas del oeste de Europa: montañas del norte de la Península Ibérica, Pirineos, Alpes Centro-orientales y norte de las Cadenas dináricas.

5) *Iberolocerta* nov. constituye el grupo hermano de las especies caucásicas que incluimos en *Darevskia* nov.

6) El tercer taxón es *Darevskia* nov., que incluye a las especies moderadamente saxícolas o de suelo del grupo de *L.* saxicola (ver texto) además de *L.* *desjageri*, *L.* *pratensis* y *L.* *chirogaster*. Se distribuye por el SE de Europa, Cáucaso y Cercano Oriente.

7) Las relaciones internas dentro de *Darevskia* nov. no pueden ser definidas todavía, por la gran cantidad de especies y su gran parecido. No obstante, se distinguen los siguientes grupos o taxones: grupo *radix*, grupo

saxicola, grupo caucásico, grupo *rudis*, *D.* *pratensis*, *D.* *desjageri* y *D.* *chirogaster*.

8) *Algyroides* parece ser el grupo hermano de las especies consideradas de afinidad incierta del grupo de *L.* *danfordi-laevis* de Cercano Oriente y de *Podarcis*.

9) *L.* *brandtii* parece ser una especie muy primitiva dentro de la Radiación Euroasiática.

10) Los géneros *Omanosaura* y *Apathya* de Cercano Oriente parecen constituir taxones hermanos.

11) *Tetra* y *Archaeolocerta* son también taxones hermanos.

12) *L.* *graeeca* ocupa una posición muy basal en el clado hermano del que incluye a *Podarcis* y afines.

13) *L.* *andreanskyi* es la especie hermana del clado que incluye a *Darevskia* nov. y *Iberolocerta* nov. La asimilación de *L.* *andreanskyi* al género *Tetra* es discutible.

13) Algunos grupos de especies como *L.* *brandtii*, *L.* *parva-fraasi* y *L.* *danfordi-laevis* probablemente constituyen géneros distintos, pero es necesario un estudio más profundo de aspectos de su osteología y cariología antes de poder pronunciarse en este sentido.

ns y D.
deradas
ntz y de
o de la
parecen
ano del
cluye a
g nero
sty L.
necesario
ntes de

8: Conclusiones generales.

ales.

COO
Pila
1.- L
son
Arch
2.- E
bedr
3.- D
distr
4.- I
e Inch
U. bor
horuz
Lager
Distrib
5.- Lo
monta
6.- E
monta
cudri
7.- I

CONCLUSIONES GENERALES.

Fligera:

- 1.- Las lagartijas de montaña de Europa y Cercano Oriente (*Archaeolacerta* s.l.) son un grupo polifilético, constituido por tres grupos monofiléticos: *Archaeolacerta* s. str.; *Iberolacerta* g. nov. y *Darevskia* g. nov.
- 2.- El género *Archaeolacerta* sensu novo incluye tres especies; una tirrénica [*A. bedriagai*] y dos balcánicas [*A. mosonensis* y *A. oxycephala*].
- 3.- *Darevskia* incluye, al menos, 15 especies bisemiales y siete partenociones distribuidos por Europa oriental, Cáucaso y Cercano Oriente.
- 4.- *Iberolacerta* se caracteriza por la falta de microcromosomas en su cariotipo, e incluye a las especies de la Península Ibérica [*I. monticola*, *I. cyreni*], Pirineos [*I. bonnali*, *I. aurelioi*, *I. aranica*], y Alpes orientales y cadenas dináricas [*I. horvathi*].

Lagartijas de alta montaña de los Pirineos.

Distribución y hábitat:

- 5.- Los Pirineos están habitados por tres especies de lagartijas de alta montaña: *Iberolacerta aranica*, *Iberolacerta aurelioi* e *Iberolacerta bonnali*.
- 6.- *Iberolacerta bonnali* vive desde el macizo de Arriel al oeste, hasta las montañas de Sant Mauricio-Aigüestortes, al este. Ha sido hallada en 26 cuadrículas U.T.M. de 10 x 10, en localidades que van de 1700 m a 3062 m.
- 7.- *Iberolacerta aranica* es endémica del Macizo de Maubert y sus

contrafuerza. Ha sido hallada en 4 cuadrículas de U.T.M. 10 x 10, en localidades que van de 1940 m a 2640 m.

8.- *Iberolacerta aurelioi* es endémica de tres sierras: Montraig, Pica d'Estats y Coma Pedrosa. Ha sido hallada en 6 cuadrículas de U.T.M. 10 x 10, desde 2200 a 2940 m.

9.- Las tres especies habitan, en general, las zonas de economía alpina que quedan por encima de los 2000 m, sobre sustratos rocosos y en zonas bien abrigadas.

10.- El modelo de diferenciación de las poblaciones es de tipo insular, donde las distintas talas continentales corresponden con las zonas alpinas de los macizos, y su grado de aislamiento depende de la dinámica de los límites superiores del bosque.

11.- En general, existe relación entre la distancia geográfica y el grado de diferenciación dentro de las especies. No obstante, la diferenciación entre poblaciones es postglaciar, y en gran medida estocástica, debida a fenómenos de efecto fundador y deriva genética.

Morfología:

12.- *I. aurelioi* se caracteriza por poseer vientre amarillo y profusa pigmentación oscura por todo el vientre y dorso. Presenta, además, una placa timpánica pequeña; elevado número de escamas dorsales, ventrales y gulares; y menor de poros femorales.

13.- *I. aranica* presenta vientre blanco y frecuentemente dos líneas paravertebrales de puntos oscuros. Maseterica y timpánica muy grandes, con una gran escama entre ambas. Valores muy bajos de escamas dorsales.

ventrales y gástras.

14.- *I. bonnali* presenta un aspecto parecido a *I. aránica*, pero menos pigmentado. Sus valores de folículos son intermedios entre los de las otras dos especies.

15.- Las tres especies se consideran por el momento como monotípicas. Algunas poblaciones como las de Bigarre en *I. bonnali* y las de Andorra en *I. aurelioi* probablemente podrían considerarse como subespecies.

Morfología genital:

16.- Los hemipene de las tres especies son muy similares. Los de *I. aurelioi* son más pequeños, mientras que los de *I. bonnali* presenta un labio subcal más desarrollado.

17.- La microornamentación del hemipene es coroniforme en *I. aurelioi*, y secundariamente revertida a espiniforme en *I. aránica* e *I. bonnali*.

Osteología:

18.- Las tres especies pueden distinguirse osteológicamente por la morfología de los huesos postocular y postfrontal. En *I. aránica*, los procesos anteromedial del postocular y anterodistal del postfrontal se encuentran desarrollados. En *I. bonnali* falta el anteromedial del postocular. En *I. aurelioi* faltan ambos procesos.

19.- *I. aurelioi* presenta usualmente clavículas cerradas y con frecuencia, la fustanala esternal reducida o ausente. Las otras dos especies pirenaicas presentan las clavículas abiertas y la fustanala esternal bien desarrollada.

315

20.- Las tres especies presentan usualmente costillas caxas desarrolladas, asociadas a la tercera vértebra presacra, lo que es un carácter único entre los lepidópteros de la Radiación Euraasiática.

Cariotipos:

21.- Los cariotipos de las tres especies difieren en número, sistema de cromosomas sexuales y heterocromatina.

22.- Es característico de las tres especies la existencia de fusiones robertsonianas entre cromosomas acrocentricos para dar cromosomas de dos brazos.

23.- Los machos y hembras de *I. aránica* presentan 26 cromosomas y no tienen cromosomas sexuales diferenciados.

24.- En *I. aurelioi*, existe un sistema de cromosomas sexuales Z,Z,W por lo que los machos presentan 26 cromosomas y las hembras 25.

25.- *I. bonnali* presenta también sistema de cromosomas sexuales Z,Z,W, los machos tienen 24 cromosomas y las hembras 23. A diferencia de las anteriores, apenas presenta heterocromatina en su cariotipo.

Diferenciación genética:

26.- El estudio electroforético pone de manifiesto diferencias entre las tres especies.

27.- Dentro del grupo pirenaico, la primera especie en diferenciarse es *I. aránica*, cuya divergencia debe datar del inicio del Pleistoceno.

316

23. - *I. barnali* e *I. caradoti* son especies hermanas y su divergencia corresponde a uno de los periodos interglaciales del Pleistoceno (probablemente el Interglacial Mindel-Ries).

Bibliografia.

a.

AL
elect
Ocyg
AM
syste
90.
ARV
Gene
alpes
ARE
no es
ARL
Luxem
pp 13
ARN
Oman
ARN
genera
Mus. r
ARN
Acanth
291-33
ARNG
Locert
morph
ARNG
African
Holosp

BIBLIOGRAFIA.

- ALBRECHT, H. & von HAGEN, H.O. 1981. Differential weighting of electrophoretic data in crayfish and fiddler crabs (Decapoda, Astacoidea and Ocypodidae). *Comp. Biochem. Physiol.* 70 b: 303-309.
- AMEMIYA, C.; & GOLD, J.R. 1968. Chromosomal NOR as taxonomic and systematic characters in North American Cyprinidae fishes. *Genetica* 76: 81-90.
- ARANO, B.; ARNTZEN, J.W.; HERRERO, P. & GARCIA-PARIS, M. 1991. Genetic differentiation among Iberian populations of the Alpine newt, *Triturus alpestris*. *Amphibia-Reptilia* 12 (4): 409-421.
- ARENAS, C.; CUADRAS, C.M. & FORTIANA, J. 1991. *MULTICUA. Paquete no estándar de Análisis Multivariante*. Pub. Univ. Barcelona.
- ARLERY, R. 1970. The climate of France, Belgium, the Netherlands and Luxembourg. In: Wallen, C.C. (Ed.). *Climates of Northern and Western Europe*. pp 135-160. Elsevier. Amsterdam-London-New York.
- ARNOLD, E.N. 1972. Lizards with northern affinities from the mountains of Oman. *Zool. Med.* 47: 111-128.
- ARNOLD, E.N. 1973. Relationships of the palaearctic lizards assigned to the genera *Lacerta*, *Algyroides* and *Pezomochirus* (Reptilia: Lacertidae). *Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Zool.)* 25: 289-366.
- ARNOLD, E.N. 1983. Osteology, genitalia and the relationships of *Acanthodactylus* (Reptilia: Lacertidae). *Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Zool.)* 44 (5): 291-339.
- ARNOLD, E.N. 1989 a. Towards a phylogeny and biogeography of the Lacertidae: relationships within an Old-World family of lizards derived from morphology. *Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Zool.)* 56 (2): 209-257.
- ARNOLD, E.N. 1989 b. Systematics and adaptive radiation of Equatorial African lizards assigned to the genera *Adolfus*, *Badrhopia*, *Gastropholis*, *Holaspis* and *Lacerta* (Reptilia: Lacertidae). *Journal of Natural History* 23: 525-

- 565.
- ARNOLD, E.N. 1991. Relationships of the South African lacertid lizards assigned to *Aporosauro*, *Mivoxia* and *Pediopeltis* (Reptilia: Lacertidae). *Journal of Natural History* 25: 783-807.
- ARNOLD, E.N. 1993. Phylogeny and the Lacertidae. In: Valdes et al. (Eds.), *Lacertids of the Mediterranean region*. pp. 1-16.
- ARRIBAS, O. J. 1983a. Estatus específico para *Lacerta* (*Archaeolacerta*) *monticola bonnali* Lantz, 1927. *Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat. (Secc. Biol.)* 90 (1-4): 101-112.
- ARRIBAS, O.J. 1983b. Intraspecific variability of *Lacerta* (*Archaeolacerta*) *bonnali* Lantz, 1927 (Squamata: Sauria: Lacertidae). *Herpetozoa* 6 (3-4): 129-140.
- ARRIBAS, O. 1983 c. The Pyrenean Mountain Lizards: morphology and distribution. Abstracts 7th Ordinary General Meeting Societas Europaea Herpetologica: 39.
- ARRIBAS, O. 1984a. Una nueva especie de lagartija de los Pirineos Orientales: *Lacerta* (*Archaeolacerta*) *aurelioi* sp. nov. (Reptilia: Lacertidae). *Bol. Mus. reg. Sci. nat. Torino* 412 (1): 327-351.
- ARRIBAS, O. 1984 b. Diagnosis and redescription of *Lacerta bonnali* Lantz, 1927. *Bol. Mus. reg. Sci. nat. Torino* 12 (2): 357-368.
- ARRIBAS, O. 1985. Estado actual del conocimiento sobre *A. bonnali bonnali* (Squamata: Sauria: Lacertidae) en Cataluña. La investigación al Parc Nacional d'Alguadartors i Estany de Sant Maurici. El Jornada sobre recerca al Parc Nacional d'Alguadartors i Estany de Sant Maurici. *Bol. 26, 27 i 28 d'Octubre de 1984*: 203-214.
- ARRIBAS, O. 1986. Taxonomic revision of the Iberian 'Archaeolacertae' 1: A new interpretation of the geographical variation of *Lacerta monticola* Boulenger, 1906 and *Lacerta cyreni* Möller & Hellmich, 1937 (Squamata: Sauria: Lacertidae). *Herpetozoa* 9 (1/2): 31-56.
- ATCHLEY, W.R. 1980. M-Statistics and Morphometric Divergence. *Science* 208: 1089-1090.

- AYALA F.J. 1976. Genetic differentiation during speciation. In: Ayala F.J. (Ed.). *Molecular evolution*. Sinauer, Sunderland, Massachusetts.
- AYALA, J.C. & SMITH, M.H. 1977. Gene frequency comparisons between sunfish (*Centromochilus*) populations at various stages of evolutionary divergence. *Syst. Zool.* 26: 319-326.
- AYALA, F.J. & IDGER, J.A. 1980. *Modern genetics*. Menlo Park, B. Cummings publ. comp. 84 pp.
- BALCELLS, E.; ESPAÑOL, F.; MONTERRAT, P.; SELGA, D. 1982. Avance del estudio del Parque Nacional de Aigüestortes. *Actas del Congreso de estudios pirenaicos 1982*, tomo 2: 193-203.
- BALCELLS, E. 1989. Estudios en el Parque Nacional de Aigüestortes y San Mauricio: Memoria; Distribución de los vertebrados en distintos pisos de vegetación; Estudio climático del Estany Lleng. *Actas del IVème Congrès International d'Etudes Pyrénéennes* vol II (1): 83-93.
- BALOUTCH, M. 1977. Une nouvelle espèce de *Lacerta* (*Lacertilla*, *Lacertidae*) du sud-est de l'Iran. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, Zoologie* 249: 1379-1394.
- BARBADILLO, L.J. 1967. *La guía de INCAFO de los Anfibios y Reptiles de la Península Ibérica, Islas Baleares y Canarias*. INCAFO, Madrid.
- BARBADILLO, L.J. & SANZ, J.L. 1963. Análisis Osteométrico de las Regiones Sacra y Presacra de la Columna Vertebral en los Lagartos Ibéricos *Lacerta stictis* Laurenti, *Lacerta lepida* Daudin y *Lacerta schreiberi* Bedriaga. *Amphibia-Reptilia* 4: 215-230.
- BAVERSTOCK, P.R.; WATTS, C.H.S.; COLE, S.R. 1977. Electrophoretic comparison between allopatric populations of five Australian pseudomyine rodents (*Muridae*). *Aust. J. Biol. Sci.* 30: 471-485.
- BECK, P. 1943. Note préliminaire sur la faune herpétologique des Pyrénées. *Bull. Sc. Soc. Acad. Hautes Pyrénées* 1: 48-57.
- BICKHAM, J.W. & BAKER, R.J. 1979. Canalisation model of chromosomal evolution. *Bull. Carnegie Mus. Nat. Hist.* 13: 70-84.
- BISCHOFF, W. 1984a. *Lacerta horvathi* Mészely 1904 - Kroatische

- Gefüßgefäßes. in: Böhme, W. *Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas*. Band 2 / 1 (Echsen II): 265 - 276. Aula Verlag, Wiesbaden.
- BISCHOFF, W. 1984b. *Lacerta moerens* Kolombatovic 1896 - Mosor-Eidechse. in Böhme, W. *Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas*. Band 2 / 1 (Echsen II): 290-300.
- BISCHOFF, W. 1984c. *Lacerta oxycephala* Duméril und Bibron 1839 - Spitzkopfel-Echse. in Böhme, W. *Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas*. Band 2 / 1 (Echsen II): 301-317.
- BISCHOFF, W. 1991. Übersicht der arten und unterarten der Familie *Lacertidae* S. Die Gattung *Lacerta*. *Die Eidechse* 3: 5-16.
- BISCHOFF, W. & FRANZEN, M. 1983. Einige Bemerkungen zur Syrischen Eidechse *Lacerta karels* Gray, 1838 in der südlichen Türkei. *Herpetofauna* 15: 27-34.
- BISCHOFF, W. & SCHMIDTLER, J.F. 1994. Ergebnisse zweier Lacertiden-Exkursionen nach Syrien. *Die Eidechse* 12: 4-22.
- BLACKITH, R.E. & R.A. REYMENT. 1971. *Multivariate morphometrics*. Academic press. London & N. York.
- BÖHME, W. 1971. Über das Stachelepithel am Hemipenis lacertider Eidechsen und seine systematische Bedeutung. *Z. f. zool. Systematik u. Evolutionsforschung* 9: 187-223.
- BÖHME, W. 1988. Zur genitalmorphologie der *Sauria*: Funktionelle und stammesgeschichtliche aspekte. *Borner Zoologische Monographien* 27. 176 pp.
- BÖHME, W. 1993. Hemipenial microornamentation in *Lacerta brandli* De Filippi, 1863: Falsification of a systematic hypothesis ? (*Squamata: Sauria: Lacertidae*). *Herpetozoa* 6 (3/4): 141-143.
- BÖHME, W. & CORTI, C. 1983. Zoogeography of the lacertid lizards of the western Mediterranean basin. in: Valakos, Böhme, Pérez-Mellado; Maragou (Eds.). *Lacertids of the Mediterranean region*: 17-33.
- BÖHME, W. & SIELING, U. 1993. Zum Zusammenhang zwischen Genitalstruktur, Paarungsverhalten, and Fortpflanzungserfolg bei squamaten Reptilien: erste Ergebnisse. *Herpetofauna* 15 (92): 15-23.

Bibliography

- BORISOV, V.J. & ORLOVA, V.F. 1966. The immunological study of the relationships of *Lacerta laurida*. In: Ananjeva et al. (Eds.), *Systematics and Ecology of Amphibians and reptiles*. Proceedings of the Zoological Institute, Leningrad 157: 162-166.
- BOULENGER, G.A. 1905. A contribution to our knowledge of the varieties of the wall lizard (*Lacerta muralis*). *Trans. Zool. Soc. London* 17: 351-437.
- BOULENGER, G.A. 1907. Remarks on Prof. L. von Méhely's paper: "Zur Lösung der Muralis-Frage". *Ann. Mag. nat. Hist.* (7) 20: 39-48.
- BOULENGER, G.A. 1910. Remarks on Prof. L. von Méhely's recent contribution to the knowledge of the lizards allied to *Lacerta muralis*. *Ann. Mag. nat. Hist.* (8) 5: 247-256.
- BOULENGER, G.A. 1913. Second contribution to our knowledge of the varieties of the wall lizard (*Lacerta muralis*). *Trans. zool. Soc. Lond.* 20 (3): 135-216.
- BOULENGER, G.A. 1916. On the lizards allied to *L. agilis* and *L. parva*. *Trans. zool. Soc. Lond.* 21 (1): 1-90.
- BOULENGER, G.A. 1920. *Monograph of the Lacertidae*. Vol. 1. British Museum (N. H.).
- BRINK, J.M. van. 1959. L'expression morphologique de la digaméde chez les Sauropsides et les Monotrèmes. *Chromosoma* 10: 1-72.
- BROWN, J.H. 1971. Mammals on mountaintops: nonequilibrium insular biogeography. *Amer. Nat.* 105: 467-476.
- BROWN, J.H. 1978. The theory of insular biogeography and the distribution of boreal birds and mammals. *Great Basin Naturalist Memoirs* 2: 209-227.
- BROWN, R.P. & THORPE, S. 1991 a. Within-island microgeographic variation in the color pattern of the skink, *Chalcides sedlineatus*: Pattern and cause. *J. Evol. Biol.* 4: 557-574.
- BROWN, R.P. & THORPE, R.S. 1991 b. Description of within-island microgeographic variation in body dimensions and scalation of the skink *Chalcides sedlineatus*, with testing of causal hypotheses. *Biological Journal of the Linnean Society* 44: 47-64.

Bibliography

- BROWN, R.P. & PEREZ MELLADO, V. 1983. Population differentiation in scalation of the Iberian Rock Lizard (*Lacerta monticola*). *J. Zool. Lond.* (1983) 230: 451-458.
- BURT, W.H. 1900. Bacula of North American mammals. *Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Mich.* 113: 1-75.
- BUSACK, S.D. 1966. Biogeographic analysis of the herpetofauna separated by the formation of the Strait of Gibraltar. *National Geographic Research* 2 (1): 17-36.
- BUSACK, S.D. & MAXSON, L.R. 1987. Molecular relationships among Iberian, Moroccan and South African lacertid lizards (*Reptilia, Lacertidae*). *Amphibia-Reptilia* 8: 382-392.
- BUSH, G.L.; CASE, S.M.; WILSON, A.C. & PATTON, J.L. 1977. Rapid speciation and Chromosomal evolution in mammals. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 74: 3942-3946.
- BUTH, D.G. 1984. The application of electrophoretic data in systematical studies. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 15: 501-522.
- CALLUPELLI, M.M. 1968. *Solar UV radiation as an ecological factor for alpine plants*. *Ecol. Monogr.* 38. Springer Verlag.
- CAMP, C.L. 1923. Classification of the lizards. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 48: 289-481.
- CAPANNA, E. 1982. Robertsonian numerical variation in animal speciation: *Mus musculus*, an emblematic model. In: Barigozzi, C. (Ed.), *Mechanisms of speciation*. A.Liss. New York.
- CAPANNA, E. 1985. Karyotype variability and chromosome transience in rodents: The case of the genus *Mus*. In: Luckett, W.P. et al. (Eds.), *Evolutionary relationships among rodents*. Plenum, New York.
- CAPANNA, E.; CIVITELLI, M.V.; CRISTALDI, M. 1977. Chromosomal rearrangements, reproductive isolation and speciation in mammals. The case of *Mus musculus*. *Bull. Zool.* 44: 231-246.
- CAPANNA, E.; REDI, C.A. 1994. Chromosomes and microevolutionary processes. *Bull. Zool.* 21: 285-294.

CAPRIGLIONE, T. 1986. Satellite DNA and phylogeny of Lacertid Lizards. In: *Lizards: G. et al. (eds.)*. *Scientia Herpetologica* 68-70.

CAPRIGLIONE, T.; OLMO, E.; ODIERNA, G.; SMITH, D.I.; MILLER, O.J. 1989. Genome composition and tandemly repetitive sequence at some centromeres in the lizard *Podarcis a. sicula* Raf. *Genetics* 79: 85-91.

CAPRIGLIONE, T.; CARDONE, A.; ODIERNA, G.; OLMO, E. 1991. Evolution of a centromeric satellite DNA and phylogeny of lacertid lizards. *Comp. Biochem. Physiol.* 100 b: 641-645.

CAPRIGLIONE, T.; OLMO, E.; ODIERNA, G. & KUPRUYANOVA, L.A. 1994 a. Mechanism of differentiation in the sex chromosomes of some *Lacertidae*. *Amphibia-Reptilia* 15: 1-8.

CAPRIGLIONE, T.; CARDONE, A.; ODIERNA, G. & OLMO, E. 1994 b. Further data on the occurrence and evolution of satellite families in the lacertid genome. *Chromosome Research* (2): 327-330.

CAPULA, M. & LUISELLI, L. 1990. Notes on the occurrence and distribution of *Lacerta horvathi* Méhely, 1904 in Federal Republic of Germany. *Herpetological Journal* 1: 535-536.

CARPENTER, J.M. 1988. Choosing among multiple equally parsimonious cladograms. *Cladistics* 4: 291-296.

CARSON, H.L. 1955. The genetic characteristics of marginal populations of *Drosophila*. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 20: 276-287.

CARSON, H.L. 1959. Genetic conditions which promote or retard the formation of species. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 24: 87-105.

CARSON, H.L. 1970. Chromosome tracers of the origin of species. *Science* 168: 1414-1418.

CARSON, H.L. 1971. Speciation and the founder principle. *Sturder Genet. Symposia (Univ. Missouri)* 3: 51-70.

CARSON, H.L. & HEED, W.B. 1964. Structural homozygosity in marginal populations of nearctic and neotropical species of *Drosophila* in Florida. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 52: 427-430.

CASE, S.M.; HANDELIN, P.G. & SMITH, M.F. 1975. Protein variation in

several species of *Hyla*. *Syst. Zool* 24: 281-286.

CHARLESWORTH, B.; SNEGOWSKI, P. & STEPHAN, W. 1994. The evolutionary dynamics of repetitive DNA in eukaryotes. *Nature* 371: 215-220.

CHERRY, L.M.; S.M. CASE & A.C. WILSON. 1978. Frog perspective on the morphological difference between humans and chimpanzees. *Science* 200: 209-211.

CHERRY, L.M.; S.M. CASE; J.D. KUNKEL; J.S. WYLES & A.C. WILSON. 1982. Body shape metrics and organismal evolution. *Evolution* 36: 914-933.

CHEVALIER, M. 1969. Données nouvelles sur le caryotype du lézard vivipare (Reptile, Lacertilien). Existe-t-il une heterogamete femelle de type Z₁Z₂W? *C.R. heb. Seanc. Acad. Sci. Paris* 268: 2098-2100.

CHEVALIER, M.; DUFAURE, J.P. & LECHER, P. 1979. Cytogenetic study of several species of *Lacerta* (Lacertidae, Reptilia) with particular reference to sex chromosomes. *Genetica* 50: 11-18.

CIRER, M. A. 1981. *La lagartija ibicenca y su círculo de razas*. Consell Insular d'Eivissa i Formentera. 106 pp.

CIRER, M.A. 1987 a. *Revisión taxonómica de las subespecies del lacértido Podarcis pityusensis*. Boscá, 1983. Tesis Univ. Barcelona.

CIRER, M.A. 1987 b. Aplicación de técnicas estadísticas multivariantes a las poblaciones del Lacértido *Podarcis pityusensis* (Boscá, 1983). *Rev. Esp. Herpetología* 2: 145-163.

CIRER, M.A. & MARTINEZ RICA, J.P. 1990. The polymorphism of *Podarcis pityusensis* and its adaptive evolution in mediterranean isles. *Herpetological Journal* 1: 465-473.

CLARINGBOULD, P.J. 1958. Multivariate quantal analysis. *J.R. statist. Soc.(B.)* 20: 113-121.

CLOVER, R.C. 1975. *Morphological variations in populations of Lacerta from islands in the Adriatic sea*. Thesis, Oregon State University.

CUADRAS, C.M. 1980. Mètodes de representació de dades i la seva aplicació me. *Biologia. Col. Soc. Cat. Biol.* 13: 95-133.

CUADRAS, C.M. 1981. *Mètodes de Anàlisis Multivariante*. Exumbar,

Barce
CYR
Kungl
DAL
venom
DAR
and P
Archae
DARE
Archae
DARE
of the
Herpet
DARE
Lacertid
len rus
DARE
Lacertid
40.
DARE
saxoold
Leut gr
DA KE
in Rept
Develop
DARE
evidence
Herpeto
DAVIS
America
J. Bioge

Barcelona.

- CYREN, O. 1926. Spanische und Portugiesische Mauerseidechsen. Göteborgs Kungl. Vet. Vet. Handl. (5 Föjden, B.J.): 1-36.
- DALTRY, J.W.; WÜSTER, J.W. & THORPE, R.S. 1966. Diet and snake venom evolution. *Nature* 579: 557-560.
- DAREVSKY, I.S. 1967. *Rock lizards of the Caucasus (Systematics, Ecology and Phylogenesis of the polymorphic groups of Rock lizards of the Subgenus Archaeolacerta)*. Nauka press, Leningrad.
- DAREVSKY, I.S. 1972. Zur Verbreitung einiger Felsenidechsen der Subgenus *Archaeolacerta* in der Türkei. *Bonn. zool. Beitr.* 23 (4): 347-351.
- DAREVSKY, I.S. 1993. The rock lizards of the Caucasus: the present state of the problem. *Abstracts 7th. Ordinary General Meeting Societas Europaea Herpetologica*: 59.
- DAREVSKY, I.S. & DANIELYAN, F.D. 1977. *Lacerta utzetii* sp. nov. (Sauria, Lacertidae). A new parthenogenetic species of rock lizard from Eastern Turkey. (en ruso) *Trudy Zool. Inst. Leningr.* 76: 55-59.
- DAREVSKY, I.S. & EISELT, J. 1980. Neue Felsenidechsen (*Reptilia: Lacertidae*) aus dem Kaukasus und aus der Türkei. *Amphibia-Reptilia* 1: 29-40.
- DAREVSKY, I.S.; EISELT, J.; LUKINA, G.P. 1984. Rock lizards of the *Lacerta saxicola* Eversmann group of northern Iran (en ruso). *Proc. zool. Inst. Leningrad*, 124: 102-108.
- DAREVSKY, I.S.; KUPRIYANOVA, L. & UZZELL, T. 1985. Parthenogenesis in Reptiles. In GANS, F. & BILLITT, F. *Biology of the Reptilia*. Vol 15. Development B.: 411-526.
- DAREVSKY, I.S.; KUPRIYANOVA, L.A. & DANIELYAN, F.D. 1986. New evidence of hybrid males of parthenogenetic lizards. In: Roček, Z. *Studies in Herpetology*. pp. 207-211.
- DAVIS, R.; DUNFORD, C.; LOMOLINO, M.V. 1988. Montane mammals of the American Southwest: the possible influence of post-Pleistocene colonization. *J. Biogeogr.* 15: 641-648.

- DE LUCA, M. 1989. Taxonomic and biogeographic characteristics of Harvath's Rock Lizard (*Lacerta harvathi* Mehely, 1904, Lacertidae, Reptilia) in Yugoslavia. *Scopelia* 18: 1-48.
- DELAUGUERRE, M. & CHEYLAN, M. 1982. *Atlas de répartition des Batraciens et Reptiles de Corse*. Parc Naturel Régional de Corse. Ecole pratique des Hautes Etudes.
- DIETZ, E.J. 1983. Permutation tests for association between two distance matrices. *Syst. Zool.* 32: 21-26.
- DOBZHANSKY, Th.; AYALA, F.J.; STEBBING, L. & VALENTINE, J.W. 1980. *Evolución*. Ed. Omega. Barcelona.
- DOWLING, H.C. & SAVAGE, J.M. 1960. A guide to the snake hemipenis: A survey of basic structure and systematic characteristics. *Zoologica*, N.Y. 45: 1-28.
- DUGUY, R. 1972. Notes sur la biologie de *Vipera aspis* L. dans les Pyrénées. *Terre et la Vie* 1: 99-107.
- DUPIAS G. 1965. *Végétation des Pyrénées*. Eds. du CNRS, Paris.
- DUPIAS, G.; IZARD, M.; MONTSERRAT, P. 1982. *Carte de la Végétation de la France n° 76*. *Lus*. Centre National de la Recherche Scientifique, Toulouse.
- DURFORT, M. 1978. Técnicas de transparentat d'invertebrats i d'esquelets de vertebrats: aplicacions. *Circ. Instit. Cat. D'Història Natural* n° 1. 9 pp.
- EASTMAN, J.T. 1993. *Antarctic Fish Biology*. Academic press, San Diego, New York, Boston, London, Sydney, Tokyo, Toronto.
- EBERHARD, W.G. 1985. *Sexual selection and Animal Genitalia*. Cambridge: Harvard University Press.
- EISELT, J. 1995. Ein Beitrag zur Kenntnis der *Archaeolacerta* (sensu Mehely, 1909) des Iran (*Squamata: Sauria: Lacertidae*). *Herpetosoa* 6 (1/2): 59-72.
- EISELT, J. & SCHMIDTLER, J.F. 1986. Der *Lacerta danfordi*-Komplex (*Reptilia: Lacertidae*). *Spixiana* 9 (3): 289-328.
- EISELT, J. & DAREVSKY, I.S. 1991. *Lacerta rudis chechenica* sp. n. aus dem Kaukasus (*Reptilia: Lacertidae*). *Ann. Naturhist. Mus. Wien (B)* 92: 15-29.

EISELT, J.; DAREVSKY, I.S.; SCHMIDTLER, J.F. 1992. Untersuchungen an Feisiedechsen (*Lacerta saxatilis*-Komplex; *Agrotis*; *Lacertidae*) in der östlichen Turkey. 1. *Lacerta palmeri* Boettger. *Ann. Naturhist. Mus. Wien* 93 (B): 1-18.

EISELT, J.; SCHMIDTLER, J.F.; DAREVSKY, I.S. 1993. Untersuchungen an Feisiedechsen (*Lacerta saxatilis*-Komplex) in der östlichen Turkey. 2. Eine neue Unterart der *Lacerta raddai* Boettger, 1892 (*Squamata*: *Sauria*: *Lacertidae*). *Herpetosca*, Wien 6: 65-70.

ELVIRA, B. & VIGAL, C.R. 1982. Nuevos datos sobre la distribución geográfica de *Lacerta monticola cantabrica*. *Doñana Acta Vertebrata* 9: 99-106.

ENGELMANN, W.E. 1962. Der Einsatz serologisch-immunologischer Methoden in der Lacerten-Taxonomie. *Acta Vertebrata Hungaria* 21: 111-115.

ENGELMANN, W.E. & SCHÄFER, C.R. 1. 1981. Serologisch-immunologische Untersuchungen (Innere) der Sammelgattung *Lacerta* (*Sauria*, *Lacertidae*). *Zoologisch Jahrbücher. Abteilung für Systematik* 108: 139-161.

ETHERIDGE, R. 1967. Lizard caudal vertebrae. *Copeia* (4): 699-721.

FAITH, D.P. 1991. Cladistic permutation tests for monophyly and nonmonophyly. *Syst. Zool.* 40: 366-375.

FAITH, D.P. & CRANSTON, P.S. 1991. Could a cladogram this sort have arisen by chance alone?: On permutation tests for cladistic structure. *Cladistics* 7: 1-26.

FARRIS, J.S. 1972. Estimating phylogenetic trees from distance matrices. *Amer. Natur.* 106: 845-868.

FARRIS, J.S. 1988. *Hennig 86, version 1.5. Computer program and documentation*. Port Jefferson Station, New York.

FECHHEIMER, N.S. 1989. The present status of animal cytogenetics and its role in the animal sciences. In: Halnan, C.R.E. (ed.) *Cytogenetics of animals*. C.A.B. International eds.: 1-11.

FELSENSTEIN, J. 1985. Confidence limits on phylogenies: An approach using the bootstrap. *Evolution* 39: 783-789.

FESTING, M.F.W. & RODERICK, T.H. 1989. Correlation between genetic

distances based on single loci and on skeletal morphology in inbred mice. *Genet. res. Camb.* 53: 48-56.

FITCH, W.M. 1976. Molecular evolutionary clocks. In: Ayala, F.J. (Ed.). *Molecular evolution*. Sinauer associates, Sunderland, Ma. pp: 160-178.

FITCH, W.M. 1979. Cautionary remarks on using gene expression events in parsimony procedures. *Syst. Zool.* 28: 375-379.

FONTTULLOT, I. 1984. *Atlas de la radiación solar en España*. Instituto Nacional de Meteorología. Madrid.

FONTBOTÉ, J.M. 1981. Reflexions sobre la tectónica dels Pirineus. *Memorias de la Real Academia de Ciencias y artes de Barcelona. Tercera época* 889 (L) 7: 307-352.

FONTBOTÉ, J.M.; MUÑOZ, J.A. & SANTANACH, P. 1986. On the consistency of proposed models for the Pyrenees with the structure of the eastern sections of the belt. *Tectonophysics* 129: 291-301.

FORESTI DE ALMEIDA-TOLEDO, L.; FORESTI, F.; ZAMPELLI DANIEL, M.F. & DE ALMEIDA TOLEDO FILHO, S. 1993. Nuclear chromosome variants in *Sternopygus macrurus* (Pisces, Sternopygidae) from three Brazilian river basins. *Caryologia* 46: 53-61.

FOX, W. 1948. Effect of temperature on development of scutellation in the garter snake *Tamniopsis 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, *Tamniopsis elegans*. *Zoologica, N.Y.* 46: 57-61.

FROST, D.R. & HILLIS, D.M. 1980. Species in concept and practice: herpetological applications. *Herpetologica* 46: 87-104.

FU, J.; DAREVSKY, I.S.; MACCULLOCH, R.D.; KUPRIYANOVA, L.A.; ROYTBURG, E.S.; SOKOLOVA, T.M. & MURPHY, R.W. 1995. Genetic and morphological differentiation among caucasian rock lizards of the *Lacerta caucasicus* complex. *Russian Journal of Herpetology* 2 (1): 36-42.

GALAN, P. 1982. Nota sobre las *Lacerta monticola* Boulenger, 1905 de las zonas costeras del Norte de Galicia. *Doñana Acta Vertebrata* 9: 360-364.

- GARCIA PARRIS, M.; MARTIN, C.; DORDA, J. & ESTEBAN, M. 1989. *Los Anfibios y Reptiles de Madrid*. M.A.P.A. 243 pp.
- GARCIA VALDECASAS, A. & SANCHEZ, B. 1989. La inferencia filogenética. In: Aguirre, E. *Nuevas tendencias*. Paleontología, pp: 47-59.
- GAUSSEN, H. 1964. *Carte de la Végétation de la France n° 77*. Publ. Centre National de la Recherche Scientifique, Toulouse.
- GILLESPIE, J.H. 1991. *The causes of molecular evolution*. Oxford University Press. New York. Oxford.
- GLEASON, H.A. 1939. The individualistic concept of the plant community. *Am. Midl. Nat.* 21: 92-110.
- GORMAN, C.C. 1989. New chromosome data from 12 species of lacertid lizards. *J. Herpetol.* 3: 49-54.
- GOULD, S.J. 1967. Evolutionary patterns in pelycosaurian reptiles: A factor analytic study. *Evolution* 21: 385-401.
- GRANT, V. 1961. *Plant Speciation*. Columbia University press. New York. (Ed. Cast: Espectación vegetal. Ed. Limusa).
- GRAF, J.D. 1992. Génétique biochimique, taxonomie et évolution des *Arvicollidae* (Mammalia, Rodentia). *Revue suisse Zool.* Tome 89 (3): 749-787.
- GRAHAM, R.W. & GRIMM, E.C. 1990. Effects of global climatic change on the patterns of terrestrial biological communities. *Trends Ecol. Evol.* 5: 311-315.
- GRECHKO, R.V.; KATAYEV, M.V.; MELNIKOVA, M.N.; DAREVSKY, I.S. 1994. The DNA relationships of the parthenogenetic forms of the *Lacerta* lizards species and supposed parental bisexual species as it may be revealed by polymerase chain reaction with arbitrary single primer (AP-RAPD). *Abstracts second world congress of herpetology*: 102.
- GRILLITSCH, H. & TIEDEMANN, F. 1986. *Lacerta horvathi* Mähely 1904- Ernstnachweis für Österreich. *Ann. Naturhist. Mus. Wien* 88 / 89 B: 357-359.
- GUILLAUME, C.P. & LANZA, B. 1982. Comparaison électrophorétique de quelques espèces Lacertides Méditerranéens. *Genera Podarcis et "Archoelacerta"*. *Amphibia-Reptilia* 3: 361-375.
- GUISAN, A.; HOLTEN, J.I.; SPICHTER, R.; TESSIER, L. 1995. Potential

- Ecological impacts of Climate Change in the Alps and Pennine-andean Mountains. *Bot. Conserv. J. World. Bot. Genet.* 194 pp.
- HADER, D. & TEVIN, M. 1967. *General photobiology*. Pergamon press. Oxford.
- HARTMAN, S.E. 1989. Evaluation of some alternative procedures used in numerical systematics. *Syst. Zool.* 37 (1): 1-18.
- HAUSSER, J.; CATZEFLIS, F.; MEYLAN, A. & VOGEL, P. 1965. Speciation in the *Sorex araneus* complex (Mammalia: Insectivora). *Acta Zool. Fennica* 170: 125-130.
- HEDGECOCK, D. & AYALA, F.J. 1974. Evolutionary divergence in the genus *Taricha* (Salamandridae). *Copeia*: 738-747.
- HIGHTON, R. 1990. Taxonomic treatment of genetically differentiated populations. *Herpetologica* 46 (1): 114-121.
- HIGHTON, R.; MAHA, G.C. & MAXON, L.R. 1989. Biochemical evolution in the slimy salamanders of the *Plethodon glutinosus* complex in the eastern United States. *Jl. Biol. Monographs* 57: 1-153.
- HILLIS, D.M. 1985. Evolutionary genetics of the Andean lizard genus *Pholidobolus* (Sauria: Gymnophthalmidae): Phylogeny, biogeography and a comparison of the tree construction techniques. *Syst. Zool.* 34: 109-126.
- HILLIS, D.M. & MORTZ, C. 1990. An overview of applications of molecular systematics. In: Hillis, D. M. & Mortz, C. (Eds.), *Molecular systematics*. Sinauer, Sunderland.
- HILLIS, D.M. & HUELSENBECK, J.P. 1992. Signal, noise and reliability in molecular phylogenetic analyses. *J. Hered.* 83: 189-195.
- HINTZE, J.L. 1991. *Number Cruncher Statistical System. Ver 5.03. Installation and Reference Manual*. Kaysville, Utah.
- HOFFSTETTER, R. & GASC, J.P. 1969. Vertebrae and ribs. In: GANS, C. & PARSONS, T.S. (eds.) *Biology of the Reptilia* 1: 201-310. New York, London. Academic press.
- HOOPIEN, J.H.; SIVAN, N.; WERNER, Y.L. 1990. Deletion of *Lacerta danfordi* (Reptilia: Lacertidae) from the herpetofaunal lists of Petra (Jordan) and

Mc. Herson, with zoogeographical implications. *Insect Journal of Biology* 37: 97-105.

HOWELL, W.M. & BLACK, D.A. 1980. Controlled silver staining of Nucleolus Organizer Regions with a protective colloidal developer: a 1-step method. *Experientia* 36: 1014-1015.

HUNTLEY, B. 1991. How plants respond to climate change: migration rates, individualism and the consequences for plant communities. *Ann. Bot.* 67, suppl. 1: 15-22.

JARDINE, N. & SIBSON, R. 1971. *Mathematical taxonomy*. John Wiley & sons. New York.

JOGER, U. & STEINFARTZ, S. 1984. Electrophoretic Investigations in the Evolutionary History of the West Mediterranean *Salamandra*. *Merenstella* 4: 241-254.

JOHN, B. & MIKLOS, G.L.G. 1979. Functional aspects of satellite DNA and heterochromatin. *Int. Rev. Cytol.* 58: 1-114.

JOHN, B. & KING, M. 1977. Heterochromatin variation in *Cryptobothrus chrysothorus*. II. Patterns of C-banding. *Chromosoma* 65: 59-79.

JOHN, B.; KING, M.; SCHWEIZER, D.; MENDELAK, N. 1985. Equilocality of heterochromatin distribution and heterochromatin heterogeneity in acridid grasshoppers. *Chromosoma* 91: 185-200.

JOHNSON, N.K. 1975. Controls of the number of bird species of montane islands in the Great Basin. *Evolution* 29:545-567.

KABACK, D.B.; GUACCI, V.; BARBER, D.; MAHON, J.W. 1992. Chromosome Size-Dependent Control of Meiotic Recombination. *Science* 256: 228-232.

KIMURA, M. 1968. Evolutionary rate at the molecular level. *Nature* 217: 624-626.

KIMURA, M. 1969. The rate of molecular evolution considered from the standpoint of population genetics. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 65: 1181-1188.

KIMURA, M. 1983. *The neutral theory of molecular evolution*. Cambridge University Press.

KING, M. 1981. Chromosome change and speciation in lizards. In: Atchley,

Bibliography

W.R. Woodruff, D. (eds.): *Evolution and speciation*. Cambridge University Press.

KING, M. 1962. A case for simultaneous multiple chromosome rearrangements. *Genetics* 50: 53-60.

KING, M. 1985. The canalisation model of chromosomal evolution: a critique. *Syst. Zool.* 34: 66-75.

KING, M. & JOHN, B. 1980. Regularities and restrictions governing C-band variation in Acridoid Grasshoppers. *Chromosoma* 76: 123-150.

KLEMMER, K. 1967. Untersuchungen zur Oötenologie und Taxonomie der europäischen Mauereidechsen. *Abh. senck. naturf. Ges. Frankfurt/Main* 49B: 1-56.

KRATTER, A.W. 1992. Montane avian biogeography in southern California and Baja California. *J. Biogeogr.* 19: 269-283.

KUHNE, K. 1913. Über die Variationen der Wirbelsäule und der Extremitätenplexus bei *Lacerta viridis* Gess. und *Lacerta agilis* Linn. *Morph. Jb.* 48: 563-592.

KUNKEL, J.G.; CHERRY, L.M.; CASE, S.M. & WILSON, A.C. 1990. Reply to W.R. Atchley's "M-Statistic and Morphometric divergence". *Science* 208: 1060-1061.

KUPRIYANOVA, L.A. 1980. B-chromosomes in the karyotype of *Lacerta paraia* Boul. *Genetica* 52/53: 223-226.

KUPRIYANOVA, L.A. 1986. On karyotype evolution in lizards. In: Roček, Z. (Ed.). *Studies in Herpetology*, pp. 85-88.

KUPRIYANOVA, L.A. 1969. Cytogenetic evidence for genome interaction in hybrid Lacertid lizards. In: Dawley, R.M. & Bogart, J.P. *Evolution and ecology of unisexual vertebrates*, pp. 236-240.

KUPRIYANOVA, L.A. & RUDI, E.R. 1990. Comparative karyological analysis of *Lacerta utripura* (Lacertidae, Sauria) populations. *Zool. Zh.* 69: 93-101.

LANDE, R. 1979. Effective deme sizes during long-term evolution estimated from rates of chromosomal rearrangement. *Evolution* 33: 234-251.

LANTZ, L.A. 1927. Quelques observations nouvelles sur l'herpétologie des

Pyrenées centrales. *Rev. Hist. Nat. Appl.* 6: 84-91.

LANZ, L.A. & CYREN, O. 1966. Contribuciones a la conocimiento de *Lacerta saxicola* Evermann. *Bull. Soc. Zool. France* LXX: 159-161.

LANZ, L.A. & CYREN, O. 1947. Les *Lacerta sylvicola* de la Caucase. *Bull. Soc. Zool. France* LXXI: 160-191.

LANZA, B. 1963. Note erpetologiche sulla zona del Lac Sicut di Bagnères de Bigorre (Hautes-Pyrénées). *Vie et Milieu* 14 (S): 629-639.

LANZA, B. 1963. Ipotesi sulle origini del popolamento erpetologico della Sardegna. *Lav. Soc. Ital. di Biogeogr.* 8: 723-744.

LANZA, B. 1966. I Rettili e gli Anfibii (pp. 269+321+549-550). In: CAMARDA, I., FALCHI, S. & NUDDA, G. (Eds.), *L'ambiente naturale in Sardegna (Elementi di base per la conoscenza e la gestione del Territorio)*. Carlo Delfino ed. 557 pp.

LANZA, B. & CEI, J.M. 1977. Immunological data on the taxonomy of some Italian lizards (*Reptilia Lacertidae*). *Monitore Zoologico Italiano (N.S.)* 11: 231-236.

LANZA, B.; CEI, J.M. & CRESPO, E.G. 1977. Immunological investigations on the taxonomic status of some mediterranean lizards (*Reptilia Lacertidae*). *Monitore Zool. Ital. (N.S.)* 11: 211-221.

LANZA, B.; CESARACCIO, G. & MALENOTTI, P. 1984. Note su *Archaeolacerta bedriagae* (Camerano) (*Reptilia Lacertidae*). *Boll. Soc. Sarda Sci. Nat.* 23: 145-153.

LAPINI, L. & DOLCE, S. 1983. *Lacerta (Archaeolacerta) horvathi* Méhely 1904 in Italia. Nuove stazioni per le Alpi Carnicne e Giulie. *Gorizia - Atti del Museo Friulano de Storia Naturale* 4: 213-225.

LAPINI, L. & DAL FARRA, A. 1962 (1964). *Lacerta horvathi* Méhely, 1904 sulle Dolomiti (*Reptilia, Lacertidae*). *Boll. Mus. civ. St. nat. Venezia* 43: 206-208.

LAPINI, L.; RICHARD, J. & DALCASTA, A. 1982. Distribution and ecology of *Lacerta horvathi* Méhely, 1904 (*Reptilia, Lacertidae*) in north-Eastern Italy. *Gorizia - Atti del Museo Friulano de Storia Naturale* 14: 213-230.

LARSON, A. 1984. Neontological inference of evolutionary pattern and

process in the suborder family *Proteostomatidae*. *Ecol. Syst.* 17: 110-217.

LARSON, A. 1989. The relationship between speciation and morphological evolution. In: Otte, D & Endler, J.A. (Eds.), *Speciation and its consequences*. Sinauer Sunderland Associates.

LEGENDRE, P. & FORTIN, M.J. 1989. Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio* 80: 107-138.

LEPTEN, R. & BÖHME, W. 1984. First captive breeding of *Lacerta (Omanosaura) cyanura* Arnold, 1972, with comments on systematic implications posed by the reproductive pattern and the juvenile dress (*Squamata: Sauria: Lacertidae*). *Herpetozoa* 7 (1/2): 3-9.

LEVINGER, L. & VARSHAVSKY, A. 1982 a. Protein D1 preferential binds (A+T)-rich DNA in vitro and is a component of *Drosophila melanogaster* nucleosomes containing (A+T)-rich satellite DNA. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 79: 7152-7156.

LEVINGER, L. & VARSHAVSKY, A. 1982 b. Selective arrangement of ubiquitinated and D1 protein containing nucleosomes within the *Drosophila* genome. *Cell* 28: 375-385.

LEWIS, H. 1962. Catastrophic selection as a factor in speciation. *Evolution* 16: 257-271.

LEWIS, H. & RAVEN, P.H. 1965. Rapid evolution in *Clorida*. *Evolution* 12: 319-336.

LEWONTIN, R.C. 1967. Population genetics. *Ann. Rev. Genet.* 1: 37-70.

LEWONTIN, R.C. & HUBBY, J.L. 1966. A molecular approach to the study of genic heterozygosity in natural populations. II. Amount of variation and degree of heterozygosity in natural populations of *Drosophila subobscura*. *Genetics* 54: 395-609.

LINCOLN, R.J.; BOXHALL, G.A. & CLARK, P.F. 1985. *Diccionario de Ecología, Evolución y Taxonomía*. Fondo de Cultura Económica, Mexico.

LINES ESCARDO, A. 1970. The climate of the Iberian Peninsula. In: Wallén, C.C.(Ed.), *Climates of Northern and Western Europe*. pp 195-221. Elsevier. Amsterdam-London-New York.

- LEANA, M.; MARTIN-SANCHEZ, R.; MONALES, J.J.; LOPEZ-GONZALEZ, J. & GUTIERREZ, J. 1988. Nuevas poblaciones de la lagartija serrana (*Laocerta monticola cyreni*) en las Sierras de Avila. *Bol. Asoc. Herpetol. Esp.* 4: 5-7.
- LOMOLODO, M.V.; BROWN, J.H.; DAVIS, R. 1989. Island biogeography of montane forest mammals in the American Southwest. *Ecology* 70: 180-194.
- LOW, C.L.M.; DREW, H.R.; WARBING, M.J. 1986. Ethionomycin and distamycin induce rotation of nucleosome core DNA. *Nucl. Ac. Res.* 14: 6785-6801.
- LOZANO, R. & RUIZ REJON, M. 1992. A Comparative analysis of NORs in diploid and triploid salmonids: implications with respect to the diploidization process occurring in this fish group. *Heredity* 68: 450-457.
- LUKE, S.; VERMA, R.S.; CONTE, R.A.; MATHEWS, T. 1992. Molecular characterization of the secondary constriction region (Q6) of human chromosome 9 with pericentric inversion. *J. Cell. Sci.* 1203: 919-923.
- LUTZ, D. & MAYER, W. 1984. Albumin-immunologische und protein-elektrophoretische Untersuchungen zur systematischen Stellung von *Laocerta lepida* Daudin und *Laocerta princeps* Blanford (Sauria, Lacertidae). *Zoologischer Anzeiger* 212: 94 - 104.
- LUTZ, D. & MAYER, W. 1985. Albumin evolution and its phylogenetic and taxonomic implications in several lacertid lizards. *Amphibia-Reptilia* 6: 53-61.
- LUTZ, D.; BISCHOFF, W.; & MAYER, W. 1986. Chemosystematische Untersuchungen zur Stellung von *Laocerta jayakari* Boulenger und *Pseudomacrotis Fitzinger* (Sauria: Lacertidae). *Zeitschrift für Zoologische Systematik und Evolutionsforschung* 24: 144-157.
- MACARTHUR, R.H. & WILSON, E.O. 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton, N.J., New York.
- MACCULLOCH, R.D.; FC, J.; DAREVSKI, I.S.; DANIELYAN, F.D. & MURPHY, R.W. 1985. Allozyme variation in three closely related species of Caucasian rock lizards (*Laocerta*). *Amphibia-Reptilia* 16 (4): 331-340.
- MAHALANOBIS, P.C. 1935. On the generalised distance in Statistics. *Proc. Nat. Inst. Sci. India* 2: 48-55.

- MANLY, B.F.J. 1988. Randomization and regression methods for testing associations with geographical, environmental and biological distances between populations. *Researches on Population Ecology* 28: 201-218.
- MANLY, B.F.J. 1991. *Randomization and Monte Carlo methods in biology*. Chapman & Hall, New York.
- MANTEL, N. 1967. The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer Res.* 27: 209-220.
- MARGALEF, R. 1968. *Ecología*. Ed. Omega, Barcelona, 951 pp.
- MARGOT, A. 1948. Démonstration de l'absence d'isochromosomes morphologiquement différenciés chez deux espèces de Sauriens: *Anguis fragilis* L. et *Laocerta utipara* Jacquin. *Rev. suisse Zool.* 55: 555-598.
- MARTINEZ RICA, J.P. 1874. Fauna y su distribución. Reptiles más frecuentes del Pirineo Oriental. *VII congreso internacional de estudios pirenaicos*.
- MARTINEZ RICA, J.P. 1976. Nueva lagartija montana en España. *Mts. Zool.* 3 (5): 177-179.
- MARTINEZ RICA, J. P. 1977. Observaciones ecológicas de *Laocerta monticola* Bonnali Lantz en el Pirineo español. *Publ. Centr. Biol. Exp. Jaca* 8: 103 - 122.
- MARTINEZ RICA, J. P. 1983. Atlas herpetológico del Pirineo. *Munibe* 35 (1/2): 51-80.
- MARTINEZ RICA, J.P.; BALCELLS, E. 1964. Nuevas etias pirenaicas de Saurios. *Bol. R. Soc. Española Hist. Nat. (Biol.)* 62: 421-423.
- MASACHS ALAVEDRA, V. 1966. El clima. In: *Geografía de Catalunya*, pp: 183-186. Ed. Aedos, Barcelona.
- MARCO, A. 1985. Autoecología y biología reproductora del lagarto verdinegro (*Laocerta schreiberti*, Bedriaga, 1878) en una población de media montaña (Sierra de Ejar, Salamanca). Resúmenes de tesis doctorales. *Rev. Esp. Herp.* 9: 130-140.
- MATRAJT, M.; CONFALONIERI, V.; VILARDI, J. 1990. Electrophoretic patterns of allozyme and inversions polymorphisms on an ecological gradient. *Heredity* 76: 346-354.

MAXWELL, A.E. 1961. Canonical variate analysis when the variables are dichotomous. *Educ. Psychol. Monogr.* 21: 269-271.

MAXON, L.R. & WILSON, A.C. 1976. Albumin evolution and organismal evolution in tree frogs (*Hyalinobatrachina*). *Syst. Zool.* 24: 1-15.

MAXON, L.R. & MAXON, R.D. 1979. Comparative albumin and biochemical evolution in plethodontid salamanders. *Evolution* 33: 1067-1082.

MAYER, W. 1961. Elektrophoretische Untersuchungen an europäischen Arten der Gattungen *Lacerta* und *Podarcis* III. *Podarcis tiliguerta*-Art oder Unterart? *Zoologischer Anzeiger* 207: 151-157.

MAYER, W. 1966. Proteinelektrophoretische Untersuchungen in *Podarcis erhardii* und *Podarcis peloponnesiaca* (Lacertidae, Sauria). *Biologia Gallo-hellenica* 12: 459-462.

MAYER, W. & TIEDEMANN, G. 1960 a. Ein Beitrag zur systematischen Stellung der Skroiseidechse. *Annalen der Naturhistorischen Museum, Wien* 83: 543-546.

MAYER, W. & TIEDEMANN, F. 1960 b. Elektrophoretische Untersuchungen an europäischen Arten der Gattungen *Lacerta* und *Podarcis* I. Die *Podarcis*-Formen der griechischen Inseln Milos und Skiros. *Zeitschrift für Zoologische Systematik und Evolutionsforschung* 18: 147-152.

MAYER, W. & TIEDEMANN, F. 1961. Elektrophoretische Untersuchungen an europäischen Arten der Gattungen *Lacerta* und *Podarcis* II. Zur systematischen Stellung den Eidechsen aus der Insel Pipari (Nördliche Sporaden, Griechenland). *Zool. Anz.* 207: 143-150.

MAYER, W. & TIEDEMANN, F. 1962. Chemotaxonomical investigations in the objective genus *Lacerta* (Lacertidae, Sauria) by means of protein electrophoresis. *Amphibia-Reptilia* 2: 346-355.

MAYER, W. & TIEDEMANN, F. 1965. Heart-lactate dehydrogenase: An allozyme marker differentiating *Lacerta trilineata* Bedriaga, 1898, and *Lacerta viridis* (Laurenti, 1768) in Southern Europe. *Amphibia-Reptilia* 6: 163-172.

MAYER, W. & LITZ, D. 1966. Chemosystematische Untersuchungen zur Phylogenie der Sammelgattung *Lacerta* (Reptilia: Sauria: Lacertidae). *Z. zool.*

Syst. Zool.-forsch. 37: 336-346.

MAYER, W. & LITZ, D. 1960. Albumin-immunologische Untersuchungen zur Phylogenie der Gattung *Algyroides* und seiner Systematischen Position gegenüber der Sammelgattung *Lacerta* (Reptilia: Sauria: Lacertidae). *Zool. Anz.* 224: 99-105.

MAYER, W. & BENYR, G. 1964. Albumin-Evolution und Phylogenie in der Familie Lacertidae (Reptilia: Sauria). *Ann. Natur-hist. Mus. Wien* 96 B: 621-648.

MAYER, W. & ARRIBAS, O. 1966. Allozyme differentiation and relationship among the Iberian-Pyrenean Mountain Lizards (*Squamata: Sauria: Lacertidae*). *Herpetozoa* 9 (1/2): 57-61.

MAYER, W. & BISCHOFF, W. (en prensa). Beiträge zur taxonomischen Revision der Gattung *Lacerta* (Reptilia: Lacertidae). Teil 1: *Zootaxa*. *Ornatoscirta*, *Timon* und *Tetra* als eigenständige Gattungen. *Salamandra*.

MAYR, B.; SCHWEIZER, D.; GEBER, G. 1964. NOR activity, heterochromatin differentiation and the Robertsonian polymorphism in *Sus scrofa* L.. *J. Hered.* 75: 79-80.

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.

McBEE K.; R.J. BAKER & S.L. PIMM. 1985. Utility of morphological distance measures and clustering algorithms: A test using Phyllostomid Bats. *Annals of Carnegie Museum* 54 (13): 393-404.

McINTOSH, R.P. 1962. The background and some current problems of theoretical ecology. In E. Saarinen (Ed.), *Conceptual Issues in Ecology* 1-61. Reidel Publ. Co. London.

MEHELY, L. 1907 a. Zur Lösung der "Muráky"-Frage. Vorläufige Mitteilung. *Ann. Mus. Nat. Hung., Budapest* 5: 84-86.

MEHELY, L. 1907 b. Archaeo- und Neolacerten. *Annls. hist.-nat. Mus. nat. Hung.* 5: 466-493.

MEHELY, L. 1909. Materialien zu einer Systematik und Phylogenie der

- Mureto-Sibolchen Lacerten. *Ann. Hist. Nat. Mus. Natn. Budapest* 5: 84 - 88.
- MEGHELY, L. 1910. Weitere Beiträge zur Kenntnis der Archaeo- und Neolacerten (als Erwiderung an Herrn G.A.Boulenger). *Annls. hist.-nat. Mus. natn. Hung.* 8: 217-230.
- MERTENS, R. 1921. Zur Kenntnis der Reptilienfauna von Malta. *Zool. Anz.* 53: 236-240.
- MERTENS, R. 1929. Zur Kenntnis der Eidechsenfauna Northwest-Spaniens. *Sendenb. Naturf. Gesellsch.* 39: 282-289.
- MERTENS, R. & MULLER, L. 1928. Liste der Amphibien und reptilien Europas. *Abh. Senck. Naturf. Ges.* 41 (1): 1-62.
- MEZZANOTTE, R.; BIANCHI, U.; VANNI, R. & FERRUCCI, L. 1983. Chromatin organization and restriction nuclease activity on human metaphase chromosomes. *Cytogenet. Cell. C-net.* 36: 582-586.
- MIKLOS, G.L.G. & NANKIVELL, R.N. 1976. Telomeric satellite DNA functions in regulating recombination. *Chromosoma* 56: 143-167.
- MONTERRAT MARTI, J.M. 1992. *Evolución glacial y postglacial del clima y la vegetación en la vertiente sur del Pirineo estudio paleontológico.* Monografías del Instituto Pirenaico de Ecología 6. C.S.I.C. Jaca.
- MOORE, P.D. 1990. Vegetation's place in history. *Nature* 347: 710.
- MOPTMA. 1994. *La nieve en las cordilleras españolas.* Programa ERHIN, año 1991/1992. Dirección General de Obras Hidráulicas. MOPTMA. Madrid.
- MORITZ, C.; UZZELL, T.; SPOLSKY, C.; HOTZ, H.; DAREVSKY, I.; KUPRIYANOVA, L.; DANIELYAN, F. 1992. The material ancestry and approximate age of parthenogenetic species of Caucasian rock lizards (*Lacerta*: *Lacertidae*). *Genetica* 87: 53-62.
- MULLER, L. & HELLMICH, W. 1836. Mitteilungen über die Herpetofauna der Iberischen Halbinsel II: Zur Kenntniss der *Lacerta monticola*. *Zool. Anz.* 117: 65-73.
- MUÑOZ, J.A. 1991. Evolution of a Continental Collision Belt: ECORS-Pyrenees Crustal Balanced Cross Section. In: *Thrust tectonics*. Mc Clay eds. Unwin and Hyman.

- MUÑOZ, J.A.; FUGOEPARRA, C.; FONTBOTÉ, J.M. 1993. El ciclo alpino y la estructura tectónica del Pirineo. In: COMBA, J.A. (Coord.): *Libro Jubilar J.M. Rios. Geología de España, I.G.M.E. Madrid*, vol II: 185-205.
- MURPHY, R.W.; DAREVSKY, I.S.; MACCULLOCH, R.D.; FU, J. & KUPRIYANOVA, L. 1986. Evolution of the bisexual species of caucasian rock lizards: A phylogenetic evaluation of allozyme data. *Russian Journal of Herpetology* 3 (1): 18-31.
- NAULLEAU, G. 1980. Les lizards de France. *Revue Française Aquariol.* 3: 65-96.
- NEET, C.R. & HAUSSER, J. 1989. Chromosomal rearrangements, speciation and reproductive isolation: The example of two karyotypic species of the genus *Sorex*. *J. evol. Biol.* 2: 373-378.
- NEI, M. 1971. Interspecific gene differences and evolutionary time estimated from electrophoretic data on protein identity. *Amer. Natur. Tempe* 106: 385-398.
- NEI, M. 1972. Genetic distance between populations. *Amer. Natur.* 108: 283-292.
- NEI, M. 1975. *Molecular population Genetics and Evolution*. North-Holland Publ. Co., Amsterdam.
- NEI, M. 1978. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. *Genetics* 89: 583-590.
- NEI, M. 1981. Genetic distance and molecular taxonomy. In: Altukhov, Y.P. (Ed.). *Problems in General genetics. Proc. XIV Int. Cong. Genet.* 2: 7-22.
- NILSON, G. & ANDREN, C. 1986. The mountain vipers of the Middle East - The *Vipera xanthina* complex (Reptilia, Viperidae). *Donner Zoologische Monographien* 20: 1-90.
- NILSON, G.; HÖGGREN, M.; TUNIYEV, B.; ORLOV, N. & ANDREN, C. 1994. Phylogeny of the vipers of the Caucasus (Reptilia, Viperidae). *Zoologica Scripta* 23 (4): 353-360.
- NILSON, G.; TUNIYEV, B.S.; ORLOV, N.; HÖGGREN, M.; ANDREN, C. 1995.

Systematics of the vipers of the Caucasus: Polymorphism or sibling species?
Asian Herpetological Research 6: 1-26.

NIXON, K.C. 1992. CLADOS 1.1. IBM pc compatible character analysis program. Etheca.

ODIERNA, G.; OLMO, E.; COBROR, O. 1987. Taxonomic implications of NOR-localization in lacertid lizards. *Amphibia-Reptilia* 8: 373-382.

ODIERNA, G.; APREA, G.; ARRIBAS, O.; CAPRIGLIONE, T.; OLMO, E. (in press). The karyology of Iberian Rock Lizards. *Herpetologica*.

ODIERNA, G.; KUPRIYANOVA, L.; CAPRIGLIONE, T. & OLMO, E. 1993 a. Further data on lacertid sex chromosomes and a hypothesis on their evolutionary trend. *Amphibia-Reptilia* 14: 1-11.

ODIERNA, G.; CAPRIGLIONE, T.; CAPUTO, V. & OLMO, E. 1993 b. Chromosome G-banding comparison among some mediterranean lacertid lizards. In: Valakos et al. (eds.) *Lacertids of the Mediterranean region*, pp 51-59.

ODIERNA, G.; APREA, G.; ARRIBAS, O.; CAPRIGLIONE, T. & CAPUTO V. 1994. La carilogia di due taxa rappresentati nell'erpetofauna montana: *Dicoglossus OTTH*, 1837 e le *Archaeolacerta* Mehely, 1909 Iberiche. *Abstracts 1^a Convegno italiano di erpetologia montana*. Trento 8-9 Aprile 1994: 37.

ODIERNA, G.; APREA, G.; ARRIBAS, O.; CAPRIGLIONE, T.; OLMO, E. (1995). The cario-systematics of the Iberian rock lizards. *Abstracts 2nd. International Congress of Lacertids of the mediterranean region* p. 26.

ODIERNA, G.; APREA, G.; ARRIBAS, O.; CAPRIGLIONE, T.; CAPUTO, V.; MORESCALCHI, A.; OLMO, E. (in press a). Robertsonians fusions differentiate karyologically the populations of the Pyrenean Rock lizards (*Lacertidae*, *Archaeolacerta*). *Proc. 2nd. International Congress of Lacertids of the mediterranean region*.

ODIERNA, G.; OLMO, E.; CAPUTO, V.; CAPRIGLIONE, T.; in den BOSCH, H.A.J. 1995. Karyological affinity between *Lacerta franssi* Lehrs, 1910 and *Lacerta parva* Boulenger, 1887. *Amphibia-Reptilia* 16: 293-297.

OLMO, E.; ODIERNA, G.; & COBROR, O. 1986. C-band variability and

phylogeny of Lacertidae. *Genetica* 71: 63-74.

OLMO, E.; ODIERNA, G.; CAPRIGLIONE, T. 1987 a. Evolution of sex chromosomes in lacertid lizards. *Chromosoma* 96: 33-38.

OLMO, E.; ODIERNA, G.; CAPRIGLIONE, T. 1987 b. Cytotaxonomy of lacertid lizards. In: van Gelder, J.J.; Strijbosch, H.; Bergers, P.J.M. (eds.). *Proc. 4th. Ord. Meeting Soc. Eur. Herp.* : 303-308.

OLMO, E.; ODIERNA, G.; CAPRIGLIONE, T.; CARDONE, A. 1990. DNA and chromosome evolution in Lacertid lizards. In: Olmo, E. (Ed.). *Cytogenetics of Amphibians and Reptiles*. pp. 181-204.

OLMO, E.; ODIERNA, G.; CAPRIGLIONE, T. & CAPUTO, V. 1991. A karyological approach to the systematics of *Lacertidae* (*Reptilia*, *Sauria*). *Rev. Esp. Herp.* 6: 81-90.

OLMO, E.; ODIERNA, G.; CAPRIGLIONE, T. 1993. The karyology of Mediterranean Lizards. In: Valakos et al. (Eds.). *Lacertids of the mediterranean region*: 81-84.

OLMO, E.; CAPRIGLIONE, T.; ODIERNA, G.; CAPUTO, V. & CANAPA, A. 1995. Results and perspectives in the study of the scinciform karyology. In: Llorente et al. (Eds.). *Scientia herpetologica*. pp. 53-67.

OLMO, E.; ODIERNA, G.; CAPRIGLIONE, T. 1993. The karyology of Mediterranean lacertid lizards. In: Valakos, Böhme, Perez-Mellado, Maragou (eds.). *Lacertids of the Mediterranean region*: 61-84.

OLMO, E.; ODIERNA, G.; CAPRIGLIONE, T.; in den BOSCH, H.A.J. & CAPUTO, V. (in press). Comparative analysis of the karyology of *Lacerta brunetti*, *Lacerta franssi* and *Lacerta parva*. *Proceedings 2nd. international symposium on the lacertids of the mediterranean basin*.

OOSTERBROEK, P. & ARNTZEN, J.W. 1992. Area cladograms of Circum-Mediterranean taxa in relation to Mediterranean paleogeography. *Journal of Biogeography* 19: 3-20.

OSGOOD, D.W. 1978. Effects of Temperature on the Development of Meristic Character. In *Natrix fasciata*. *Capelu* 1978 (1): 33-47.

OZENDA, P. 1985. *La végétation de la chaîne alpine dans l'espace*

- montagnard européen. Masson, Paris.
- OZZIDA, J. & BOREL, J.L. 1985. Possible responses of mountain vegetation to a local climatic change: the case of the western Alps. In: Guisan et al. (Eds.), *Potential ecological impacts of climate change in the Alps and Pennine mountain ranges*. Ed. Conserv. Jard. Bot. Genève pp. 137-144.
- OZOUF-COSTAZ, C. 1989. Apport de la Caryologie aux études taxinomiques et phylogénétiques des poissons. In: *Actes du Colloque sur la Recherche Française dans les Terres Australes, 1987* pp. 155-163. Comité National Français des Recherches Antarctiques, Strasbourg.
- PALAU, J. & SCHMIDTLER, J.F. 1969. Notas para el estudio de la herpetofauna ibérica. *Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat. (Biol.)* 67: 19-26.
- PEACOCK, W.J.; APPELS, R.; DUNSMUIR, P.; LOHE, A.R.; GERLACH, W.L. 1977. Highly repeated DNA sequences: Chromosomal localization and evolutionary conservatism. In: Brinkley et al. (Eds.), *International Cell Biology*. Rockefeller Univ. Press, New York. pp 494-508.
- PEDELABORDE, P. 1960. *Les traits généraux de la circulation atmosphérique sur les Pyrénées françaises*. C.D.U. Le cours de Sorbonne, Paris.
- PÉREZ MELLADO, V.; BARBADILLO, L. J.; BARAHONA, F.; BROWN, R.P.; CORTI, C.; GUERRERO, F.; LANZA, B. 1993. A systematic survey of the Iberian Rock Lizard, *Lacerta (Archaeolacerta) monticola*. In Valakos, Böhme; Pérez Mellado, Maragou (eds) (1993). *Lacertids of the Mediterranean Region*. 85-105.
- PÉREZ MELLADO, V. P. & GALINDO VILLARDON, M.F. 1986. *Systemática de Podarcis (Sauria, Lacertidae) Ibéricas y norteafricanas mediante técnicas multidimensionales*. Serie Manuales universitarios. Pub. Universidad de Salamanca.
- PETITPIERRE, E. & CUADRAS, C.M. 1977. The canonical analysis applied to the taxonomy and evolution of the genus *Thurberga* Latr. (Coleoptera, Chrysomelidae). *Mediterranea* 2: 13-28.
- PHILIPS R.P.; FLEYTE, E. & HARTLEY, S.W.E. 1988. Stock specific

- differences in the number and chromosome position of the nucleolar organizer regions in arctic charr (*Salvelinus alpinus*). *Cytogenet. Cell. Genet.* 48: 9-12.
- RADOVANOVIC, M. 1954. Zum problem der speciation bei Insekten. *Zool. Jähr.* 66: 306-346.
- RAO, C.R. 1965. *Linear statistical analysis and its applications*. J. Wiley, New York.
- REDI, C.A.; GARAGNA, S.; CAPANNA, E. 1990 a. Nature's experiment with in situ hybridisation? A hypothesis for the mechanism of Rb fusion. *J. Evol. Biol.* 3: 133-137.
- REDI, C.A.; GARAGNA, S. & ZUCOTTI, M. 1990 b. Robertsonian chromosome formation and fixation: The genomic scenario. *Biol. J. Linn. Soc.* 41: 235-255.
- REYMENT, R. & JÖRESKOG, K.G. 1983. *Applied Factor Analysis in the Natural Sciences*. Cambridge.
- RICHARDSON, B.J.; BAVERSTOCK, P.R.; ADAMS, M. 1986. *Allozyme electrophoresis. A Handbook for animal systematic and population studies*. Academic Press.
- RIEPEL, O. 1992. Studies on Skeleton Formation in Reptiles. III. Patterns of Ossification in the Skeleton of *Lacerta vivipara* Jacquin (Reptilia, Squamata). *Feldiana, Zoology, N.S.* 68: 1-25.
- RIVAS MARTINEZ, S. 1987. *Memoria del mapa de series de vegetación de España. 1: 400 000*. I.C.O.N.A. Serie técnica.
- ROCEK, Z. 1980. Intraspecific and ontogenetic variation of the dentition in the green lizard *Lacerta viridis* (Reptilia, Squamata). *Vest. cs. Spolec. zool.* 44: 272-277.
- ROHLF, F.J. 1982. *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.
- ROHLF, F.J. 1988. *NTSYS-PC. Numerical taxonomy and Multivariate Analysis System. Vers. 1.50*. Exeter Publishing, Ltd.
- ROMER, A.S. 1966. *Osteology of the reptiles*. Chicago, London. University

of Chicago Press.

ROUGHARDEN, J. 1974. Niche width: Biogeographic patterns among Anolis lizard 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 (in ruso). *Zool. Zhurn.* 70 (4): 85-96.

ROYTBERG, E.S. 1994. A morphological analysis of the Caucasian rock lizard *Lacerta caucasica caucasica* and *L. c. dzhughanica* from a contact zone. *Rus. J. Herpetol.* 1 (2): 179-184.

SALVADOR, A. 1974. *Guía de los Anfibios y Reptiles españoles*. ICONA, Madrid.

SALVADOR, A. 1984. *Lacerta monticola* Boulenger, 1905. Iberische Gebirgsgeckoe. In Böhm, W. (r.): *Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas*, pp 276-289. Aula Verlag, Wiesbaden.

SANDERSON, M.J. 1989. Confidence limits on phylogenies: The bootstrap revisited. *Cladistics* 5: 113-129.

SARICH, V.M. 1977. Rates, sample sizes, and the neutrality hypothesis for electrophoresis in evolutionary studies. *Nature* 265: 24-28.

SCHMIDTLER, J.F. 1986. Orientalische smaragdigeckoen: 3. Klimaparallele Phäidosevariation. *Salamandra* 22 (4): 242-258.

SCHMIDTLER, J.F. 1993. Parthenogenetische Felsgeckoen aus der Ost-Türkei. *Die Eidechse* 8: 2-5.

SCHMIDTLER, J.F.; EISELT, J. & DAREVSKY, I.S. 1984. Untersuchungen an Felsgeckoen (*Lacerta saxicola*-Gruppe) in der östlichen Türkei: 3. Zwei neue parthenogenetische Arten. *Salamandra* 20 (1): 55-70.

SCHNEIDER, B. 1894. *Lacerta bedriagae* Camerano, 1885 - Tyrrhenische Gebirgsgeckoe in Böhme, W. *Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas*. Band 2/1. Echaen II (*Lacerta*): 211-224.

SCHWEIZER, D. 1976. Reverse fluorescent chromosome banding with chromomycin and DAPI. *Chromosoma* 58: 307-324.

SEARLE, J.B. 1968 a. Karyotypic variation and evolution in the common

shrew, *Sorex araneus*. *Low Chromosome Conference III, 1980*: 107-107.

SEARLE, J.B. 1968 b. Selection of Robertsonian Variation in Nature: The case of the Common Shrew. *The cytogenetics of Mammalian Autosomal Rearrangements*: 507-531.

SHAFFER, B.H.; CLARCK, J.M. & KRAUS, P. 1991. When molecules and morphology clash: A phylogenetic analysis of the north American Ambystomatid salamanders (Caudata: Ambystomatidae). *Syst. Zool.* 40: 284-303.

SIDDALL, M.E. 1986. *RandomCladistics*, Ver. 3.0. University of Toronto, Department of Zoology.

SIEBENROCK, F. 1894. Das Skelett der *Lacerta stenorhynchos* un der Lacertidenfamilie überhaupt. *Sitzungsber. kais. Akad. Wiss. Wien. Math. Natur. Kl.* 103: 205-292.

SITES, J.W. & MORITZ, C. 1987. Chromosomal evolution and speciation revisited. *Syst. Zool.* 36: 153-174.

SMOUSE, P.E. & LONG, J.C. 1992. Matrix correlation analysis in anthropology and genetics. *Year B. Phys. Anthropol.* 35: 187-213.

SNEATH, P.H.A. & SOKAL, R.R. 1973. *Numerical taxonomy*. W.H. Freeman and Co. San Francisco.

SOKAL, R.R. & ROHLF, J. 1969. *Biometry. The principles and practice of statistics in Biological research*. Freeman and C. New York.

SOKAL, R.R. & ROHLF, F.J. 1995. *Biometry, 3rd Edition*. W.H. Freeman, New York.

SOKAL, R.R.; Oden, N.L.; Wilson, C. 1991. Genetic evidence for the spread of agriculture in Europe by demic diffusion. *Nature* 351: 143-145.

SOULÉ, M. 1966. Trends in the insular radiation of a lizard. *Amer. Nat.* 100 (910): 47-63.

SOULÉ, M. 1972. Phenetics of natural populations III. Variation in insular populations of a Lizard. *Am. Nat.* 106 (960): 429-445.

SOULÉ, M. & YANG, S.Y. 1973. Genetic variation and width of the ecological niche. *Amer. Natur.* 99: 377-390.

STEBBINS, G.L. 1960. *Variation and evolution in plants*. Columbia Univ. Press, New York.

STEBBINS, G.L. 1966. Chromosomal variation and evolution. *Science* 152: 1463-1469.

STRAUSE, F. & VARSHAVSKY, A. 1984. A protein binds to a satellite DNA repeat at three specific sites that would be brought into mutual proximity by DNA folding in the nucleosome. *Cell* 37: 889-910.

SULLIVAN, R.M. 1994. Micro-evolutionary differentiation and biogeographic structure among coniferous forest populations of the Mexican woodrat (*Neotoma mexicana*) in the American Southwest: A test of the vicariance hypothesis. *Journal of Biogeography* 21: 389-399.

SUMNER, A.T. 1972. A simple technique for demonstrating centromeric heterochromatin. *Exptl. Cell. Res.* 75: 304-305.

SWOFFORD, D.L. 1985. *Phylogenetic Analysis using Parsimony*. Vers 2.4. III. Nat. Hist. Survey.

TALLIS, J.H. 1991. *Plant community*. Chapman & Hall, London.

TAYLOR, W.R. 1967. An improved method of clearing and staining small vertebrates. *Proc. United States National Museum, Smithsonian Inst.* 122. n° 3596.

TER BRAAK, C.J.F. 1986. Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology* 67: 1167-1179.

TER BRAAK, C.J.F. 1987 a. CANOCO - a FORTRAN program for canonical community ordination by (partial) detrended (canonical) correspondence analysis, principal components analysis and redundancy analysis (vers 2.1). TNO Institute of applied computer science. Wageningen, Holland.

TER BRAAK, C.J.F. 1987 b. Ordination. In: Jongman, R.H.G.; Ter Braak, C.J.F. & Van Tongeren, O.F.R. (Eds.) *Data Analysis in Community and Landscape Ecology*. Pudoc, Wageningen, pp. 91-159.

TESSIER, L.; GUIOT, J.; BELLINGARD, Ch.; EDOLARD, J.L.; KELLER, Th. 1986. Dendrochronology and climatic change in mountain environment. In:

Guleen, A. et al. (Eds.). *Potential ecological impacts of climate change in the Alps and Pennincoandian mountains*. pp. 146-157. Ed. Conserv. Jard. Bot. Genève.

THEURILLAT, J.P. 1986. Climate change and the alpine flora: some perspectives. In: Guleen, A. et al. (Eds.). *Potential ecological impacts of climate change in the Alps and Pennincoandian mountains*. pp. 121-127. Ed. Conserv. Jard. Bot. Genève.

THORPE, J.P. 1982. The molecular clock hypothesis: Biochemical evolution, genetic differentiation and systematics. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 13: 139-168.

THORPE, R.S. 1993. Geographic variation in scalation of the lizard *Gallotia stehlini* within the island of Gran Canaria. *Biological Journal of the Linnean Society* 48: 75-87.

THORPE, R.S. 1996. The use of DNA divergence to help determine the correlates of evolution of morphological characters. *Evolution* 50 (2): 524-531.

THORPE, R.S. & MALHOTRA, A. 1996. Molecular and morphological evolution within small islands. *Phil. Trans. R.Soc. Lond. B* 351: 815-822.

TIEDEMANN, F. 1992. Zur Verbreitung der Kreuzottern Gebirgsdeckchse, *Lacerta horvathi* MÉHELY, 1904. In Österreich (*Squamata: Sauria: Lacertidae*). *Herpetozoa* 5 (1/2): 67-69.

TUNIYEV, B. 1990. On the independence of the Colchis Center of Amphibian and Reptile speciation. *Asian Herpetological Research* 3: 67-84.

UZZELL, T. & CORBIN, K.W. 1971. Fitting discrete probability distributions to evolutionary events. *Science* 172 (3988): 1089-1096.

UZZELL, T. & DAREVSKY, I.S. 1973 a. The relationships of *Lacerta portschinskii* and *Lacerta n. Adet* (*Sauria, Lacertidae*). *Herpetologica* 29 (1): 1-6.

UZZELL, T. & DAREVSKY, I.S. 1973 b. Electrophoretic examination of *Lacerta mixta*, a possible hybrid species (*Sauria, Lacertidae*). *Journal of herpetology* 7 (1): 11-15.

UZZELL, T. & DAREVSKY, I.S. 1975. Biochemical evidence for the hybrid origin of the parthenogenetic species of the *Lacerta saxicola* complex (*Sauria, Lacertidae*), with a discussion of some ecological and evolutionary implications.

- Copeia 1975: 204-222.
- VAN VALEN, L. 1965. Morphological variation and width of ecological niche. *Amer. Nat.* 99: 377-390.
- VEITH, M. 1994. Morphological, Molecular and Life History Variation in *Salamandra atra* (L.). *Merenstetia* 4: 355-387.
- VICENTE, L. A. 1982. 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.
- VIERS, G. 1962. *Les Pyrénées*. P.U.F. Que sais-je? n°865.
- VIGO, J. 1976. *L'Alta Montanya Catalana. Flora i Vegetació*. Centre Excursionista de Catalunya. Barcelona.
- VIGO, J. & NINOT, J.M. 1987. Los Pirineos. In: PEINADO LORCA, M. & RIVAS-MARTINEZ, S. (Eds.). *La Vegetación de España*: 351-384. Col. Aula Abierta. Pub. Univ. Alcalá de Henares.
- VIVES BALMAÑA, M. V. 1990. *Contribució al coneixement de la Fauna herpetològica de Catalunya*. Barcelona. Institut d'Estudis Catalans. Arx. de la Secció de Ciències XCI.
- VOLOBOUV, V.; PASTEUR, G.; BONS, J.; GUILLAUME, C.P.; DUTRILLAUX, B. 1990. Sex chromosome evolution in reptiles: divergence between two lizards long regarded as sister species, *Lacerta vulpura* and *Lacerta andreanskyi*. *Genetica* 83: 85-91.
- VUILLEUMIER, P. 1970. Insular biogeography in continental regions. I. The Northern Andes of South America. *Amer. Nat.* 104: 373-388.
- WAKE, D.B. 1981. The application of allozyme evidence to problems in the evolution of morphology. *Evolution today. Proc. Second Int. Congr. Syst. Evol. Biol.* :257-270.
- WAKE, D.B.; ROTH, G.; WAKE, M.H. 1983. On the problem of stasis in organismal evolution. *J. Theor. Biol.* 101:211-224.
- WEIT, H. & HÄNER, T. 1983. Permafrost, gelification and fluvial sediment transfer in the alpine/subalpine ecotone, central Alps, Austria: present, past and future. *Z. Geomorph. N.F.* 92, suppl.: 71-84.

- WADDLE, D.J.I. 1994. Matrix correlation tests supporting a single origin for modern *Lisianski*. *Nature* 368: 480-484.
- WERNER, Y. & SIVAN, N. 1988. Systematics and Zoogeography of *Ptyodactylus (Ptyodactylus) Stauris*: *Gekkonidae* in the Levant. I: Biometry of three species in Israel. *Rev. Exp. Herp.* 7: 47-64.
- WILSON, C.A.; CARLSON, S.S. & WHITE, T.J. 1977. Biochemical evolution. *Ann. Rev. Biochem.* 46: 573-639.
- WILSON, C.A.; OCHMAN, H. & FRAGER, E.M. 1987. Molecular time scale for evolution. *Trends Genet.* 3: 241-247.
- WHITE, M.J.D. 1968. Models of speciation. *Science* 159: 1065-1070.
- WHITE, M.J.D. 1973. *Animal cytology and evolution*. Cambridge Univ. Press, London.
- WHITE, M.J.D. 1978 a. Chain processes in chromosomal speciation. *Syst. Zool.* 27: 285-298.
- WHITE, M.J.D. 1978 b. *Modes of speciation*. W.H. Freeman, San Francisco.
- WILEY, E. 1978. The evolutionary species concept reconsidered. *Syst. Zool.* 27: 17-26.
- WILSON, A.C.; MAXON, L.R. & SARICH, V.M. 1974 a. Two types of molecular evolution. Evidence from studies of interspecific hybridization. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 71: 2843-2847.
- WILSON, A.C.; SARICH, V.M. & MAXON, L.R. 1974 b. The importance of gene rearrangement in evolution: Evidence from studies on rates of chromosomal, protein and anatomical evolution. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 71: 3028-3030.
- WRIGHT, S. 1978. *Evolution and the genetics of populations*. Vol. 4. *Variability within and among natural populations*. Univ. of Chicago Press.
- ZIMMERMAN, E.G.; KILPATRICK, C.W. & HART, B.J. 1978. The genetics of speciation in the rodent genus *Peromyscus*. *Evolution* 32: 565-579.
- ZUG, G.R. 1986. The penial morphology and the relationships of Cryptodiran turtles. *Occ. Pap. Mus. Zool. Univ. Mich.* 647.
- ZWART, H.J. 1979. The geology of the Central Pyrenees. *Leidsche Geologische*

origin for

ography of
y of three

evolution.

time scale

070.

dge Univ.

on. Syst.

ransisco.

yst. Zool.

types of

on. Proc.

rtance of

rates of

USA 71:

Vol. 4.

press.

netics of

hips of

ogtsche