

ESTUDIO SOBRE LA MORFOLOGÍA Y DIFERENCIACIÓN LOCAL DE LAS POBLACIONES DE LAGARTIJA PIRENAICA ('*LACERTA*' *BONNALI* LANTZ, 1927; *SQUAMATA: LACERTIDAE*) EN EL EL MACIZO DE LA MALADETA Y EL PARQUE NACIONAL DE AIGÜESTORTES Y LAGO DE SANT MAURICI.

Oscar J. ARRIBAS

Dep. de Biol. Animal, Vegetal y Ecología (U. de Zoología). Universitat Autònoma de Bellaterra. 08193 Bellaterra (Barcelona).

ABSTRACT

We have checked the differences among populations of the Pyrenaean Mountain Lizard ('*L.*' *bonnali*) in the Maladeta and Aigüestortes area. There are differences among populations, specially from the Montanyó de Llacs one in front the other samples.

Also we have checked the possible relationship among the degree of differentiation among populations and several geographic and geologic parameters. We have found a slight relationship among differentiation and orographic distances (this is, along the mountain axis), but a moderately good correlation of the pholidosis (number of scales) with the fissuration degree of the rock. The possible causes are discussed.

INTRODUCCIÓN

A pesar de ser una especie prácticamente desconocida durante más de 50 años (una reconstrucción histórica del conocimiento de este grupo en los Pirineos se encuentra en ARRIBAS [1995 y 1996]), el conocimiento de las localidades de la lagartija pirenaica ha experimentado un súbito auge en la última década, fruto de la prospección a lo largo de 8 años de la Cordillera Pirenaica por parte del autor de estas líneas.

El resultado de dicha prospección se plasma, enmarcado en el estudio de

todas las lagartijas de alta montaña de Europa y Cercano Oriente (ARRIBAS, 1996 y en prensa), en la quintuplicación del número de cuadrículas conocido para esta especie (véase el adelanto en cuadrículas 20 x 20 en ARRIBAS & MARTÍNEZ-RICA, 1997).

Por lo que respecta a Cataluña, desde MARTÍNEZ-RICA (1979) hasta ARRIBAS (1995) no se había añadido ninguna localidad más para '*L.*' *bonnali*, que sólo era conocida del Gran Encantat y del Montanyó de Llacs. Este último trabajo, así como ARRIBAS

1996) añaden nuevas localidades tanto en el Macizo de la Maladeta (donde es citada por primera vez) como en la zona del Parque Nacional de Aigüestortes y su periferia, donde se amplía el número de localidades conocidas. Otros trabajos recientes, como LLORENTE *et al.* (1995), no aportan en realidad localidades nuevas, añadiendo alguna confusión al ubicar incorrectamente algunos puntos y asimilar cuadrículas pertenecientes a '*L. aranica*' y otras de fondo del valle de la Garona y de difícil interpretación a esta misma especie.

En el presente trabajo se analiza someramente la variabilidad de la especie en su límite este, de donde existen sospechas de diferenciaciones locales significativas (ARRIBAS, 1996), y se efectúa un primer intento de estudio de la posible variación paralela entre algunos parámetros geográficos y geológicos, con sus correspondientes hipótesis biogeográficas; así como del grado de diferenciación de las poblaciones de estos saurios en la zona.

MATERIAL Y MÉTODOS

Se han estudiado un total de 70 individuos de '*Lacerta bonnali*' procedentes de la zona del Batólito de la Maladeta y zonas cercanas, que constituyen el límite este de distribución de la especie (ARRIBAS & MARTÍNEZ RICA, 1997).

Material estudiado:

Los ejemplares, procedentes de las prospecciones del autor y de la colección del CPE (Centro Pirenaico de Ecología, Jaca), se desglosan de la siguiente manera: 17 ej. de la zona del Estany de

Llauset, 15 ej. del Port de la Picada-Coll del Infern, 13 ej. del Port de Benasque, 10 ej. del Estany de Cavallers, 8 ej. de la zona del Montanyó de Llacs y 7 ej. de la zona del Port de Filià.

Caracteres estudiados:

Se han tomado 7 caracteres de foliosis sin dimorfismo sexual, para poder unir ambos sexos en una sola matriz de datos:

-Gr. supraciliares (suma de ambos lados): Número de pequeños granulos entre las escamas supraoculares y las supraciliares.

-Gularia: Número de escamas en línea recta entre la sínfisis mandibular y el collar.

-Dorsalia: Número de escamas dorsales transversales en el centro del dorso.

-Femoralia (suma de ambos lados): Número de poros femorales.

-Lamellae: Número de lamelas subdigitales bajo el 4º dedo del pie.

-Circumanalia: Número de escamas que rodean la placa anal.

Métodos de estudio:

Se ha realizado mediante técnicas multivariantes, concretamente mediante Análisis Canónico de Poblaciones (o Discriminante Canónico) que es un método para la representación de poblaciones a lo largo de ejes ortogonales (ejes canónicos) con máximo poder discriminativo y mínima pérdida de información en base a la distancia de Mahalanobis entre poblaciones (CUADRAS, 1981).

Posteriormente se ha efectuado un

análisis aglomerativo (cluster) mediante el método UPGMA (unweighted pair-group method using arithmetic averages) para expresar la relación de similitud entre las poblaciones.

Por último, se ha contrastado el grado de diferenciación de las poblaciones con una serie de parámetros geográficos:

- Distancia en línea recta: El grado de diferenciación es función únicamente de la distancia que las separa (variación clinal).

- Distancia orográfica: Distancia entre las poblaciones siguiendo las crestas, es decir, las zonas altas. El modelo se correspondería con una única área de refugio glacial y una posterior expansión siguiendo las zonas altas.

- Distancia máxima hipsométrica: Distancias entre las poblaciones pasando por el fondo de los valles. La hipótesis asociada sería la de la existencia de un refugio en las zonas bajas y una diferenciación postglacial 'in situ'.

- Tipo de roca: ígnea, silíceo sedimentaria o caliza sedimentaria. Importante desde el punto de vista de la termorregulación.

- Edad de la roca: Valorada según su antigüedad.

- Morfología de la roca: valorada según su grado de fisuramiento y meteorización.

Las tres últimas variables, dado que no constituyen distancias en sí comparables con la matriz de distancias morfológicas entre poblaciones, las hemos convertido en una matriz de disimilitudes mediante el uso de un índice de disimilitud cuantitativo entre las distintas localidades (En este caso hemos utiliza-

do la distancia euclídea).

Para la comparación entre la matriz de distancias morfológicas (D. de Mahalanobis) entre las poblaciones, y las matrices de disimilitud entre localidades para todos los parámetros arriba indicados, hemos utilizado el Test de Mantel (ver por ej. MANTEL, 1967; DIETZ, 1983; LEGENDRE & FORTIN, 1989; MANLY, 1986, 1991). La ausencia de independencia entre las distintas celdas de las matrices impide calcular la significación estadística mediante las técnicas habituales.

El test de Mantel se basa en la generación de matrices por permutaciones aleatorias (99 en nuestro caso) de cada 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 así generado) (= Estadístico Z normalizado de Mantel) y el test de Mantel con su probabilidad, que nos expresa la probabilidad de que el grado de relación expresado por el coeficiente de correlación sea simplemente debido al azar.

RESULTADOS

El análisis canónico de poblaciones nos muestra las diferencias entre las muestras estudiadas. El MANOVA nos revela diferencias entre las poblaciones para los caracteres estudiados: $F = 3.59$, con 30 y 238 g.d.l.; Λ de Wilks = 0.22. La región crítica, con nivel de significación 0.05 es el conjunto de muestras cuya F es mayor que 1.50,

	Eje 1	Eje 2	Eje 3
Valores propios	9.47	2.50	1.18
Porcentajes acumulados	71.4	90.3	99.1
Gr. Supraciliares	-0.038	0.458	-0.112
Gularia	0.026	0.035	0.526
Dorsalia	0.210	-0.071	0.692
Femoralia	0.379	0.310	0.369
Lamellae	-0.406	0.574	0.608
Circumanalia	0.542	0.415	0.162

en consecuencia se rechaza la hipótesis nula y se acepta que en efecto existen diferencias entre las poblaciones.

La estructura factorial de las variables canónicas es:

Los dos primeros ejes explican el 90.3 de la variabilidad total (Eje 1: 71.4; Eje 2:18.9). Ver fig. 1.

El eje 1 nos separa las poblaciones de Montanyó y Filià en la parte negativa del eje respecto al resto de muestras, que quedan en la parte positiva. La población de Montanyó de llacs, que es la que queda más separada del conjunto se caracteriza especialmente por un número muy alto de lamelas subdigitales y bajo de escamas circumanales.

El eje dos separa algo a todas las poblaciones pero sin que destaque ninguna de ellas. Este segundo eje puede interpretarse con un eje latitudinal, ya que coincide grosso modo con la distribución latitudinal de las poblaciones estudiadas. La muestra que peor coincide en este esquema latitudinal es también la de la zona del Montanyó de Llacs.

Las coordenadas de los centroides y los radios de las regiones de confianza a su alrededor son:

	Eje 1	Eje 2	Eje 3	Radio
Filià	-0.985	-0.526	0.110	0.84
Montanyó	-2.16	0.343	0.319	0.90
Cavallers	1.62	-0.277	0.719	0.96
Benasque	0.282	0.838	-0.424	1.11
Picada	1.04	0.605	-0.131	1.24
Llauset	0.197	-0.982	-0.593	1.32

Queda patente pues que existen diferencias significativas entre las poblaciones, especialmente por lo que respecta a la zona del Montanyó de Llacs. Ahora bien, ¿cuál es la causa de estas diferencias?. ¿Se trata de una variación debida a rápida deriva genética en poblaciones pequeñas, cada una de ellas al azar, o se debe a la influencia de algún parámetro externo?.

Pasaremos a comparar ahora el

grado de diferenciación, expresado como Distancia de Mahalanobis, respecto a los parámetros de tipo geográfico y geológico con los que deseamos compararla.

Las distancias de Mahalanobis entre poblaciones son:

Filià	0				
Montanyó	2.27	0			
Cavallers	7.29	14.9	0		
Llauset	2.18	8.14	4.27	0	
Picada	5.51	10.5	1.89	3.48	0
Benasque	3.79	6.81	4.37	3.39	0.82

Pasamos a comparar dicha matriz de distancias con varios parámetros geográficos y geológicos, bajo la hipótesis nula de que el grado de diferenciación entre poblaciones no depende de ningún parámetro de los estudiados.

-Distancias en línea recta entre las poblaciones.

La hipótesis de trabajo alternativa es que existe relación entre distancia y grado de diferenciación; o sea, que las poblaciones geográficas estudiadas corresponderían a una clina geográfica, hoy interrumpida.

Sin embargo, debemos aceptar la hipótesis nula de que no existe relación entre grado de diferenciación y distancia geográfica en línea recta, ya que la correlación de ambas matrices (r ó Z normalizada de Mantel) es extraordinariamente baja ($r = 0.06$), además de po-

der ser fácilmente producto del azar (Test de Mantel, $t = 0.24$, $p = 0.32$).

-Distancia orográfica entre poblaciones.

La hipótesis alternativa es que existe relación entre la distancia a lo largo de las crestas y el grado de diferenciación de las poblaciones. La hipótesis explicativa sería que las distintas poblaciones tienen un origen común, y que su expansión en la zona ha sido ya en tiempos postglaciales y a través de las zonas de alta montaña, que habrían servido como corredores a su dispersión.

No obstante, esta correlación aunque baja ($r = 0.27$), parece ser cierta y no deberse al azar (t de Mantel = 1.11; $p = 0.15$). La correlación es bastante baja, pero la probabilidad de que se deba al azar es sólo del 15 %.

-Distancia de máximo desnivel hipsométrico entre poblaciones.

La hipótesis alternativa es que existe relación entre el grado de diferenciación entre poblaciones y la distancia que las separa atravesando los fondos de valle. La hipótesis explicativa es que la especie estaba refugiada en las zonas bajas y su diferenciación es función del grado de alejamiento de la zona de refugio glaciario.

La correlación es de nuevo extremadamente baja ($r = 0.02$) y la probabilidad de que esta correlación sea debida al azar es casi de la mitad (t de Mantel = 0.08, $p = 0.47$).

Por lo tanto se rechaza la posible relación entre la diferenciación de las poblaciones de lagartijas y la distancia

desde un hipotético refugio en zonas bajas.

-Tipo de roca.

La hipótesis alternativa explicativa es que las diferencias en foliados serían función de la diferente litología de la roca que constituye su hábitat.

La correlación es extremadamente baja ($r = 0.01$) y la probabilidad de que el grado de correlación sea además efecto del azar es casi la mitad (t de Mantel = 0.51, $p = 0.52$). Por ello se rechaza la existencia de cualquier relación entre el tipo de roca y las diferencias morfológicas entre las poblaciones.

- Morfología y grado de meteorización de la roca.

La hipótesis alternativa es que la foliados está relacionada con características del medio que pueden influir en la termorregulación de los animales, como el tipo de roca (cuyo color influye en la termorregulación) y el grado de meteorización de esta (que proporciona refugios).

La correlación es bastante alta ($r = 0.54$) y además el test de Mantel nos indica que esa correlación no es fruto del azar ya que la probabilidad de que salga una correlación igual o más alta por puro azar es de sólo un 4 % (t de Mantel = 2.16, $p = 0.04$).

- Edad de la roca.

La hipótesis alternativa es que la edad de la roca, que es decir, su tipo y situación están relacionados con las diferencias en la foliados entre las distintas localidades.

La correlación es también aquí bastante alta ($r = 0.40$) y parece que tampoco es debida al azar (t de Mantel = 1.59, $p = 0.14$).

DISCUSIÓN

Parece evidente que las poblaciones de la Maladeta y Aigüestortes presentan diferencias entre sí. Particularmente diferenciada aparece la muestra del Montanyó de Llacs, como ya indicamos en ARRIBAS (1996 y en revisión).

De hecho, parece que si tenemos en cuenta el dendrograma de agregación de las poblaciones en función de su distancia de Mahalanobis (fig 2), excepto la muy diferenciada población del Montanyó de Llacs, el resto de las poblaciones estudiadas pueden englobarse en un solo grupo.

Sobre la posibilidad de la diferenciación subespecífica de la población del Montanyó de Llacs se debe ser muy prudente ya que el hábitat, idéntico a tantos otros sitios del Pirineo, no parece garantizar una diferenciación tan marcada respecto a otras poblaciones como las del Port de la Picada y Coll de l'Infern que habitan hábitats muy similares. Por otro lado parece muy llamativo que poblaciones relativamente cercanas como las de Cavallers sean tan distintas a las del Montanyó o Filià.

A pesar de que parece haber evidencia de que el origen postglaciar de '*L. bonnali*' es único, no tenemos posibilidad de saber si es un inmigrante postglaciar a la zona o bien si se encuentra aquí su origen desde el que colonizó el Pirineo Central. Este es un problema que abordaremos en un futuro. No obstante, sea esta zona el ori-

gen o el destino de la especie en su dispersión, el Análisis Canónico de Poblaciones (fig. 1) y el algoritmo de agregación (fig. 2) muestra que Cavallers es la población más parecida a las de Picada (Infern) y Benasque, que constituyen la 'salida' o 'entrada' hacia el Pirineo Central.

Filià es sorprendentemente parecido a Montanyó y Llauset, y sin embargo Llauset resulta bastante diferenciado de Montanyó.

Si suponemos un origen pirenaico central para '*L. bonnali*', lo que tendría a su favor la aparente dispersión de las poblaciones en ésta parte más oriental de su distribución (aunque cada vez se encuentran más poblaciones por lo que la escasez parece ser más defecto de prospección que otra cosa), entonces, desde el eje pirenaico central, podemos imaginar una colonización directa a través del Port de Viella y Port Vell de Toro (donde no parece estar presente actualmente) hacia el Macizo de los Besiberris (pob. de Cavallers). De aquí se colonizaría el Port de Filià y al otro lado de la Noguera Ribagorzana la zona de Llauset, aunque esto parece poco probable. A la inversa, desde la Maladeta, podría colonizarse la zona de Vallibierna (Llauset) y desde allí a Filià, aunque el problema de éste modelo es el mismo, que fuera como fuere tendría de atravesarse el valle de la Noguera Ribagorzana y seguiría sin explicarse la diferencia del Montanyó de Llacs, que está entre ambas poblaciones.

Nuestra opinión es que no puede interpretarse directamente el grado de diferencia morfológica como reflejo de una diferenciación secular y progresiva que nos permita rastrear el origen y ru-

tas de comunicación entre poblaciones.

No obstante aunque baja, nos parece significativo el hecho de que exista una correlación mucho más clara entre el grado de diferenciación de las poblaciones y las distancias orográficas (es decir, siguiendo las líneas de crestas) que con la de máximo desnivel desde los fondos de valle o las distancias en línea recta, lo que indica que, sea cual fuere el lugar de refugio glaciario, la expansión ha tenido lugar preferentemente por las crestas de montaña, a favor de corredores de hábitat apropiado en algún momento del Tardiglacial hasta nuestros días. Puede descartarse pues, la presencia de refugios glaciares 'in situ' en el fondo de los valles, como ya parecía indicar la perfecta alopatria (casi parapatria) de las tres especies de *Archaeolacerta* (sensu lato) de los Pirineos en su zona de contacto en el Pallars Sobirà (ARRIBAS, 1996).

Sin embargo, la variabilidad morfológica parece afectada por otros tipos de factores que no la mera dispersión.

Se ha sugerido, aunque con resultados contradictorios, que los números de escamas corporales varían en función de parámetros ambientales como la temperatura y la humedad (FOX, 1948; FOX et al., 1961; OSGOOD, 1978; WERNER & SIVAN, 1993; VICENTE, 1992), hecho que se suele ignorar en los estudios taxonómicos, en los que se da mucha importancia a los valores numéricos de foliosis. 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 mo-

delo no se cumple en absoluto en Europa, donde son las especies de montaña o muy septentrionales las que presentan escamas grandes e inferiores en número. SCHMIDTLER (1986) encuentra en los lagartos verdes de Turquía tendencias más similares a las que aparentemente se dan en nuestra zona, con valores de folidosis más altos en localidades cálidas y oceánicas que en otras de clima moderado y más continental, aunque la variabilidad se da hacia los extremos de distribución, lejos de lo que denomina el "centro climático" de cada taxón, donde los valores sí serían estables. Esta variabilidad se daría sólo entre ssp. o grupos de ssp. pero no se sabe si se hereda o no, según indica este autor. Otros, como MARTÍNEZ RICA (1977), arguyen que las especies más termófilas tendrán mayor número (y por lo tanto menor tamaño) de escamas dorsales que las de sitios más fríos, y que estos números de escamas podrían estar relacionados con la cantidad de radiación recibida. Resultados parecidos se pueden inferir a partir de *Archaeolacerta monticola* (ARRIBAS, 1996). CIRER (1981) encuentra que los mayores valores de folidosis en *Podarcis pitiusensis* 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 variabili-

dad 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 desdeñar cualquier efecto relevante no genotípico en la folidosis, ya que aparecen diferencias bien marcadas entre especies en localidades vecinas que sin duda no presentan diferencias climáticas notables.

No obstante, no deja de ser novedosa la elevada correlación sin efecto de azar entre el grado de fisuramiento de la roca y la folidosis (número de escamas) de los animales. En relación con lo más arriba indicado, la relación entre folidosis y clima, en general ha sido sugerida de modo tentativo, pero sin demostración numérica ninguna. Por otro lado, una relación tal entre 'macroclima' y folidosis estaría oscurecida por el microclima local de cada población que es al que están sometidos los animales de cada población.

En este sentido el grado de fisuramiento de la roca y su naturaleza implica diferencias muy notorias en el régimen termorregulatorio de los animales, con diferencias de humedad según existan más o menos refugios; necesidad de exposición al exterior para calentarse o la posibilidad de hacerlo sin exponerse al exterior, bajo una piedra plana, como por ejemplo una laja de pizarra; distinta exposición y reflectancia al UV, etc.

En un futuro intentaremos estudiar si esta relación es extensible al resto de los Pirineos y el grado de diferenciación entre todas las poblaciones de la cordillera.

BIBLIOGRAFIA.

- ARRIBAS, O.J. 1993. Intraspecific variability of *Lacerta* (*Archaeolacerta*) *bonnali* Lantz, 1927 (*Squamata* : *Sauria* : *Lacertidae*). *Herpetozoa* 6 (3-4): 129-140.
- ARRIBAS, O. 1995. Estado actual del conocimiento sobre *A. bonnali bonnali* (*Squamata*: *Sauria*: *Lacertidae*) en Cataluña. *La investigació al Parc Nacional d'Aigüestortes i Estany de Sant Maurici. III Jornades sobre recerca al Parc Nacional d'Aigüestortes i Estany de Sant Maurici. Boí. 26, 27 i 28 d'Octubre de 1994*: 203-214.
- ARRIBAS, O. 1996a. Taxonomic revision of the Iberian 'Archaeolacertae' I: A new interpretation of the geographical variation of '*Lacerta*' *monticola* Boulenger, 1905 and '*Lacerta*' *cyreni* Müller & Hellmich, 1937 (*Squamata*: *Sauria*: *Lacertidae*). *Herpetozoa* 9 (1/2): 31-56.
- ARRIBAS, O. 1996b. Morfología, Filogenia y Biogeografía de las lagartijas de Alta Montaña de los Pirineos. Tesis Doctoral. Universidad Autónoma de Barcelona. 353 pp.
- ARRIBAS, O. (En rev.). Morfología externa y variabilidad geográfica de las lagartijas de alta montaña de los Pirineos (*Archaeolacerta* Mertens, 1921 sensu lato) (*Squamata*, *Lacertidae*). *Boll Mus. Reg. Sci. nat.*
- ARRIBAS, O. & MARTÍNEZ RICA, J.P. 1997. *Lacerta bonnali* Lantz, 1927. Lagartija Pirenaica, Lagartixa pirenaica. In: Juan M. Pleguezuelos (Ed.). *Distribución y Biogeografía de los Anfibios y Reptiles de España y Portugal*. pp. 219-221.
- CIRER, M. A. 1981. *La lagartija ibicenca y su círculo de razas*. Consell Insular d'Eivissa i Formentera. 106 pp.
- CUADRAS, C.M. 1981. *Métodos de Análisis Multivariante*. Eunibar, Barcelona.
- 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.
- FOX, W. 1948. Effect of temperature on development of sicutellation in the garter snake *Tamnophis elegans atratus*. *Copeia*: 252-262.
- FOX, W.; GORDON, C. & FOX, M.H. 1961. Morphological effects of low temperatures during the embryonic development of the garter snake, *Tamnophis elegans*. *Zoologica, N.Y.* 46: 57-61.
- LEGENDRE, P. & FORTIN, M.J. 1989. Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio* 80: 107-138.
- LLORENTE, G; MONTORI, A.; SANTOS, X. & CARRETERO, M.A. 1995. *Atlas dels Amfibis i Rèptils de Catalunya i Andorra*. Ed. El Brau. 191 pp.
- MANLY, B.F.J. 1986. 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.

MARTINEZ RICA, J. P. 1977. Observaciones ecológicas de *Lacerta monticola bonnali* Lantz en el Pirineo español. *Publ. Centr. Biol. Exp. Jaca* 8: 103 - 122.

OSGOOD, D.W. 1978. Effects of Temperature on the Development of Meristic Characters in *Natrix fasciata*. *Copeia* 1978 (1): 33-47.

RADOVANOVIC, M. 1954. Zum problem der speciation bei inseleidechsen. *Zool. Jour.* 86: 395-346.

ROUGHARDEN, J. 1974. Niche width: Biogeographic patterns among Anolis lizards populations. *Am. Natur.* 108: 429-442.

SCHMIDTLER, J.F. 1986. Orientalische smaragdeidechsen: 3. Klimaparallele Pholidosevariation. *Salamandra* 22 (4): 242-258.

SOULÉ, M. 1966. Trends in the insular radiation of a lizard. *Amer. Nat.* 100 (910): 47-63.

SOULE, M. & YANG, S.Y. 1973. Genetic variation and width of the ecological niche. *Amer. Natur.* 99: 377-390.

VAN VALEN, L. 1965. Morphological variation and width of ecological niche. *Amer. Nat.* 99: 377-390.

VICENTE, L. A. 1992. Biometrics and biometrical interpretation on ecological, ethological and taxonomic studies on Lacertids. *Abstr. 1st. International Congress on the Lacertids of the Mediterranean basin.* p 26.

WERNER, Y. & SIVAN, N. 1993. Systematics and Zoogeography of *Ptyodactylus* (Reptilia: Sauria: Gekkonidae) in the Levant. 1: Biometry of three species in Israel. *Rev. Esp. Herp.* 7: 47-64.

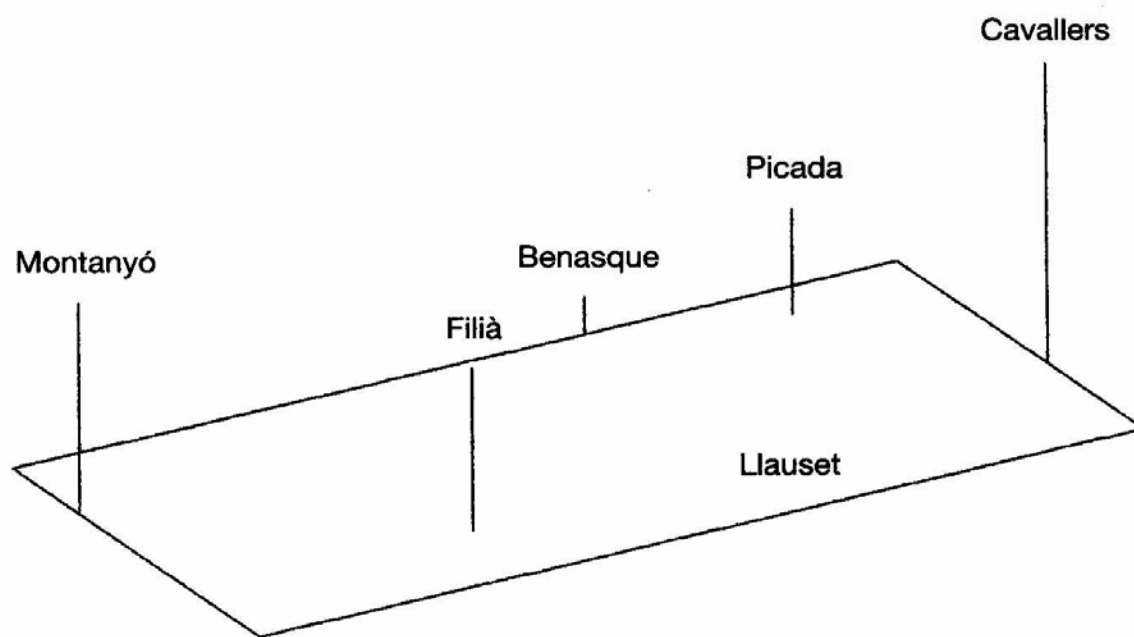


Fig. 1: Proyección tridimensional de los centroides de las poblaciones estudiadas a lo largo de los tres primeros ejes canónicos.

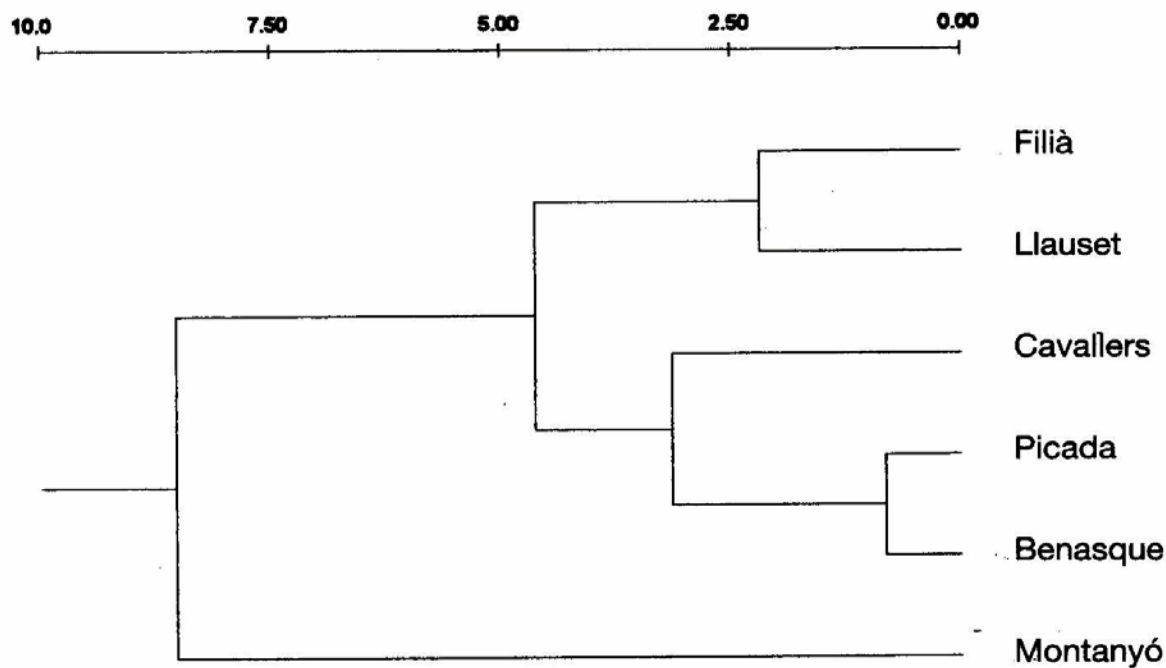


Fig. 2: Dendrograma de afinidad mediante el método UPGMA basado en la distancia de Mahalanobis entre las poblaciones.