

**CARACTERIZACIÓN DE LOS FACTORES FISIOGRÁFICOS,
GEOLÓGICOS Y CLIMÁTICOS DEL ÁREA DE DISTRIBUCIÓN DE LAS
LAGARTIJAS DE ALTA MONTAÑA DE LOS PIRINEOS
(*IBEROLACERTA* ARRIBAS 1997; SUBGÉN. *PYRENESAURA*
ARRIBAS 1999) Y OTROS LACÉRTIDOS DEL PISO ALPINO
DE LOS PIRINEOS**

Óscar J. ARRIBAS¹

RESUMEN.—*Iberolacerta bonnali* es endémica del Pirineo central y vive desde el macizo de Arriel, al oeste, hasta Aigüestortes al este, de 1.700 hasta 3.062 m. Su área de distribución se caracteriza, frente a la de las otras tres *Iberolacerta* pirenaicas, por el mayor tamaño de los macizos montañosos que habita, por presentarse la especie en localidades graníticas y por el amplio espectro de tipos de rocas que habita. Por otro lado, sus localidades presentan menores insolaciones y radiaciones, como corresponde a la parte de la cordillera con mayor influencia atlántica habitada por la especie. *I. aranica* es endémica del macizo de Mauberme y sus contrafuertes, desde los 1.940 m hasta, al menos, los 2.668 m. Habita también zonas de pastizal pedregoso. Su área presenta mayores medias de acumulación de nieve en invierno y primavera. *I. aurelioi* es endémica de los macizos del Montroig, Pica d'Estats y de la Coma Pedrosa, donde habita desde los 2.100 m hasta

¹ Avda. Francisco Cambó, 23. E-08003 BARCELONA.

los 2.940 m. Su área se caracteriza por recibir mayores cantidades de radiación e insolación, por poseer menor superficie alpina y la altura máxima de los macizos y porque únicamente están habitadas las zonas de rocas paleozoicas (cuarcitas cambroordovícicas). En cuanto a otras especies de lacértidos presentes en el piso alpino: *Lacerta agilis* habita localidades caracterizadas por insolaciones y radiaciones elevadas respecto a otros lacértidos pirenaicos; las localidades habitadas por *Zootoca vivipara* no presentan rasgos característicos, ya que vive a lo largo de los Pirineos y en simpatria con las otras especies, y *Podarcis muralis* habita mayoritariamente las partes más externas y con mayor insolación del Pirineo.

ABSTRACT.—*Iberolacerta bonnali* is endemic from the Central Pyrenees, where inhabits from the Arriel Massif in the west, to the Aigüestortes mountains in the east. His range is characterized by the greater size of the mountain massifs which inhabits, and by to present granitic (igneous) rock substrates. By other side, his localities are also characterized by lesser insulations and sun radiations, as corresponds to the pyrenaean parts with greater atlantic influence. *I. aranica* is endemic from the Mauberme Massif and its spurs. His area appears characterized by greater snow accumulations both in winter and spring. *I. aurelioi* is endemic from the Montroig, Pica d'Estats and Coma Pedrosa massifs. His area is characterized by the greater insulations and sun radiations, and by the presence of lesser alpine belt surface and absolute heights of the inhabited massifs. Also, he inhabits only paleozoic rocks (mainly cambroordovician quartzites). In respect to other species present in the alpine belt: *Lacerta agilis* appears in localities characterized by high insolation and sun radiations in respect to other pyrenaean lizards. *Zootoca vivipara* do not present specific traits as lives in all the pyrenaean range and frequently sympatrically with all the other species here studied. *Podarcis muralis* appears in the comparatively more outer parts, with greater insulations, from the Pyrenees.

KEY WORDS.—Canonical Correspondence Analysis, biogeography, physiographic characteristics, *Lacertidae*, *Iberolacerta aranica*, *I. aurelioi*, *I. bonnali*, *Lacerta agilis*, *Zootoca vivipara*, *Podarcis muralis*, Pyrenees.

INTRODUCCIÓN

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. Asimismo, el estudio de la corología

de un grupo pasa por un inventario de las características del medio físico que nos defina 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 los macizos actúan como islas continentales: responden a los cambios en el nivel del bosque tal y como las verdaderas islas responden a los cambios en el nivel batimétrico (véanse, por ejemplo, VUILLEUMIER, 1970; BROWN, 1971; BROWN, 1978; JOHNSON, 1975; DAVIS *et al.*, 1988; LOMOLINO *et al.*, 1989; KRATTER, 1992). Existe una interacción dinámica entre el límite del arbolado y la distribución de las especies alpinas.

Un resumen sobre la distribución y características de las lagartijas de alta montaña de los Pirineos puede consultarse en ARRIBAS (1997a y b) y ARRIBAS & MARTÍNEZ RICA (1997c) y han sido objeto de una detallada revisión en ARRIBAS (1996).

Nuestro objetivo es caracterizar las zonas habitadas por *Iberolacerta* respecto a las ocupadas por otros lacértidos de montaña de los Pirineos (*Lacerta*, *Zootoca* y *Podarcis*) y, en segundo lugar, hallar los rasgos característicos de las zonas habitadas por cada una de las tres especies pirenaicas de *Iberolacerta*.

MATERIAL Y MÉTODOS

Nomenclatura

Las lagartijas de montaña pirenaicas han sido incluidas en el género *Iberolacerta* (*Pyrenesaura*) (ARRIBAS, 1997c, 1999b). Si bien el tema de la taxonomía a nivel genérico de los lacértidos dista mucho de estar estabilizada, la monofilia y el rango equivalente al de otros géneros de lacértidos para *Iberolacerta* pueden verse en HARRIS, ARNOLD & THOMAS (1998). El nombre genérico *Lacerta* solo es utilizable para el grupo de los lagartos verdes (*Lacerta* s. str.) (MAYER & BENYR, 1994). En cuanto al resto de la nomenclatura genérica, se sigue la propuesta de ARNOLD (1973, 1989), actualizada por MAYER & BISCHOFF (1996).

Prospección de campo

A lo largo de siete años, desde 1989 hasta 1995, se recorrió una fracción representativa de la totalidad de las zonas alpinas de la cadena pirenaica. Se ha prospectado un total de 70 cuadrículas UTM (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 2.000 m, desde el pico de Arlés en Navarra hasta la zona de Ull de Ter en Girona (Fig. 1).

Los resultados concretos de la distribución de cada especie serán publicados por partes en un futuro cercano, si bien un adelanto en cuadrícula 20 x 20 (incompleto para *I. bonnali*, cuya área es continua en cuadrícula 10 x 10) puede encontrarse en ARRIBAS, 1997a y b; 1997c, en rev., y en ARRIBAS & MARTÍNEZ-RICA, 1997).

Estudio general de las características del área de distribución

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 realizar un análisis multivariante de las características del hábitat que distinguen las zonas habitadas por cada especie.

VARIABLES ESTUDIADAS

Para ello se han recopilado para todas las localidades estudiadas, con datos en el terreno y mediante mapas geológicos y topográficos, los siguientes parámetros abióticos (entre paréntesis se dan las abreviaturas utilizadas en la figura 4):

- 1) ALTURA: Altura sobre el nivel del mar de la localidad prospectada. En caso de tratarse de un rango se ha tomado la media de ese rango.
- 2) VERTIENTE (vert.): Vertiente de los Pirineos en que se encuentra la localidad en cuestión. Variable codificada que aumenta con la exposición meridional (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, Pérmico y Triásico —Permotrías—; 7, Jurásico; 8, Cretácico; 9, Eoceno; 10, Oligoceno; 11, Mio-plioceno; 12, Pleistoceno-Holoceno).

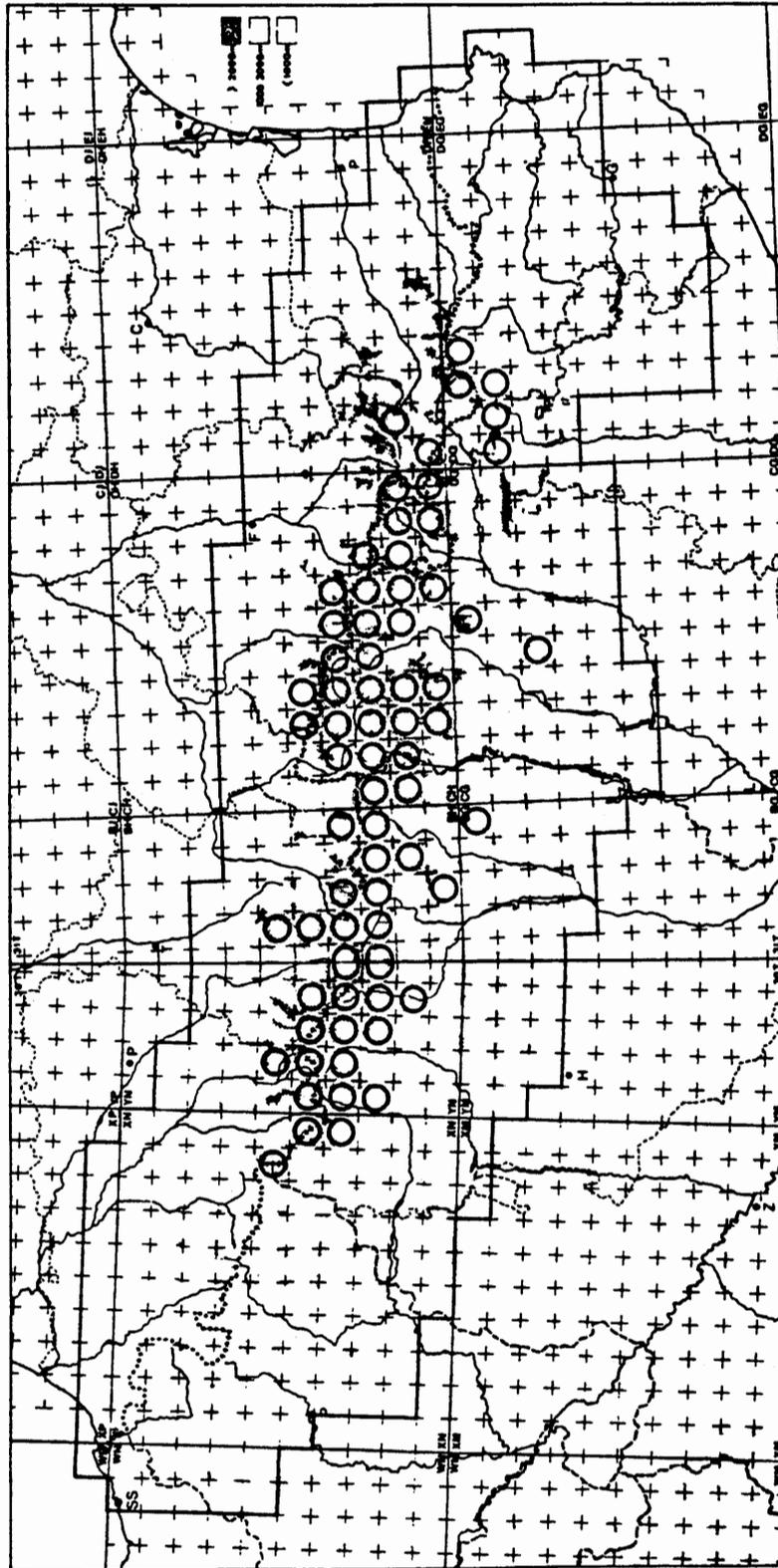


Fig. 1. Zonas prospectadas. Se incluyen todas las cuadrículas UTM 10 x 10 prospectadas que incluyen en su interior zonas supraforestales de piso alpino.

- 4) TIPO DE ROCA (tip. roc.): 0, ígnea; 1, silícica; 2, calcárea. La secuencia representa una serie inversa al proceso erosivo de la cobertera pirenaica y representativa de un transecto hipotético desde la zona axial hacia las sierras exteriores del Prepirineo.
- 5) MORFOLOGÍA DE LA ROCA (morf.): 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 cuantificado de la siguiente manera: Series silíceas: 1, granitos, etc.; 2, gneis; 3, esquistos; 4, pizarras. Series calizas: 1, mármol; 2,5, calizas (lapiaz).
- 6) TARDIGLACIAR 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 Tardiglaciario (extraída de MONTSERRAT MARTÍ, 1992).
- 7) TARDIGLACIAR SUR: Igual que el anterior pero desde el eje del macizo hacia el sur. Ambas variables suponen una estimación lineal de la extensión de la zona deforestada (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 (alt. máx.): Altura máxima del macizo donde se encuentra una localidad dada. Es una estimación de la capacidad tamponadora del macizo frente a cambios en el nivel del bosque, como los acaecidos durante los periodos Atlántico y Subboreal (periodo hipsitérmico), cuando el nivel del bosque estuvo hasta 200 m más alto que en la actualidad y pudo llegar a cubrir totalmente algunas de las zonas que presentan actualmente fisonomía alpina (véase, p. ej., OZENDA, 1985). Asimismo, es un estimador indirecto del área total alpina y de su diversidad de hábitats (véase, por ej., JOHNSON, 1975).
- 9) SUPERFICIE DEL PISO ALPINO (superf.): Estimación de la superficie planimétrica de cada macizo o sección más o menos diferenciada del Pirineo. Se usa como estimación 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 (camb. cl.): 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 estimación 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 y sigue siendo, además, una estimación de la superficie planimétrica de las partes superiores del piso alpino.
- 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 definitivos.
- 12) SITUACIÓN GEOGRÁFICA: Expresa la contigüidad de los macizos y su posición relativa, numerándolas de oeste a este.

- 13) DISTANCIA A LA PARTE AXIAL (dist. axial): Distancia de la localidad al eje de la cordillera. Se utiliza como medida del grado de aislamiento de las poblaciones.
- 14) INNIVACIÓN ENERO (inniv. E): 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) INNIVACIÓN ABRIL (inniv. A): Como el anterior, pero para el mes de abril.
- 16) PLUVIOSIDAD MEDIA ANUAL (pluv.): Pluviosidad anual, extraída de los mapas de las cartas de vegetación de Francia, hojas de Luz (DUPIAS *et al.*, 1982) y de Foix (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 Foix (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) INSOLACIÓN DE MAYO: Número medio diario de horas de insolación directa durante este mes. Extraído de FONT TULLOT (1984).
- 20) INSOLACIÓN DE JUNIO: Véase el 17.
- 21) INSOLACIÓN DE JULIO: Véase el 17.
- 22) INSOLACIÓN DE AGOSTO: Véase el 17.
- 23) INSOLACIÓN DE SEPTIEMBRE: Véase el 17.
- 24) INSOLACIÓN DE OCTUBRE: Véase el 17.
- 25) RADIACIÓN DE MAYO: Valor medio para dicho mes de la radiación global (insolación directa más insolación difusa) expresado en kWh por día y por m de superficie. Extraído de FONT TULLOT (1984).
- 26) RADIACIÓN DE JUNIO: Véase el 23.
- 27) RADIACIÓN DE JULIO: Véase el 23.
- 28) RADIACIÓN DE AGOSTO: Véase el 23.
- 29) RADIACIÓN DE SEPTIEMBRE: Véase el 23.
- 30) RADIACIÓN DE OCTUBRE: Véase el 23.
- 31) PORCENTAJE DE GRANITO: 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 solo 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. La situación geográfica relativa (var. 12) ha sido omitida en los cálculos a posteriori ya que se ha observado que falseaban la independencia de los resultados. Como se comprobó que las variables de insolación de los distintos meses estaban muy fuertemente correlacionadas, se incluyeron después todas en una variable compuesta de INSOLACIÓN DE VERANO (ins. ver.).

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, 1987b) que permite la interrelación de dos matrices de datos (localidades-taxones y localidades-variables ambientales) para producir una sola representación gráfica de los resultados. Esto supone 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).

Localidades y especies quedan representadas en la gráfica por puntos (huecos y llenos, respectivamente) y los parámetros ambientales de variación continua mediante vectores. En nuestro caso nos interesan las especies y las variables ambientales, relacionadas a través de las distintas muestras (localidades) estudiadas.

La proyección de especies y localidades (muestras) representa los patrones fundamentales de la variación espacial de la composición de las comunidades, en la medida en que son explicados por las variables ambientales. La representación de las especies y las variables ambientales juntas indican 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 diagrama de ordenación; 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 discriminatoria 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 *Iberolacerta* (sin tener en cuenta la especie en cuestión) respecto a la presencia de otras especies de lacértidos que habitan el piso alpino (*Podarcis muralis*, *Zootoca vivipara* y *Lacerta agilis*).

b) Posteriormente, se han realizado otros análisis de los mismos datos para caracterizar por separado el hábitat de cada una de las tres especies pirenaicas (*I. bonnali*, *I. aranica* y *I. aurelioi*). En sucesivos acercamientos se han ido concretando la importancia relativa de las variables y su influencia en la caracterización del área de las especies.

Los tablas con resultados numéricos con las correlaciones de las variables ambientales, muestras y especies y las estructuras factoriales de los distintos ejes, representados aquí gráficamente (Figs. 2, 3 y 4), pueden obtenerse mediante solicitud al autor.

RESULTADOS: CARACTERÍSTICAS DEL ÁREA DE DISTRIBUCIÓN DE *IBEROLACERTA* PIRENAICAS

Factores asociados a la presencia de Iberolacerta

El primero de los Análisis Canónicos de Correspondencias (CCA) ha sido efectuado con 148 muestras (localidades) pero teniendo en cuenta solo la presencia de cualquier especie de *Iberolacerta* (ya que puede considerárselas como equivalentes ecológicas y vicariantes geográficas) respecto a los otros lacértidos que habitan ocasionalmente en el piso alpino pirenaico (*Podarcis muralis*, *Lacerta agilis* y *Zootoca vivipara*).

Los dos primeros ejes (Fig. 2) combinados (las especies y las variables ambientales explican el 78,6% de la varianza total: 53,5% y 25,1% respectivamente) ofrecen valores propios de 0,45 y 0,21 cada uno.

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 pro-

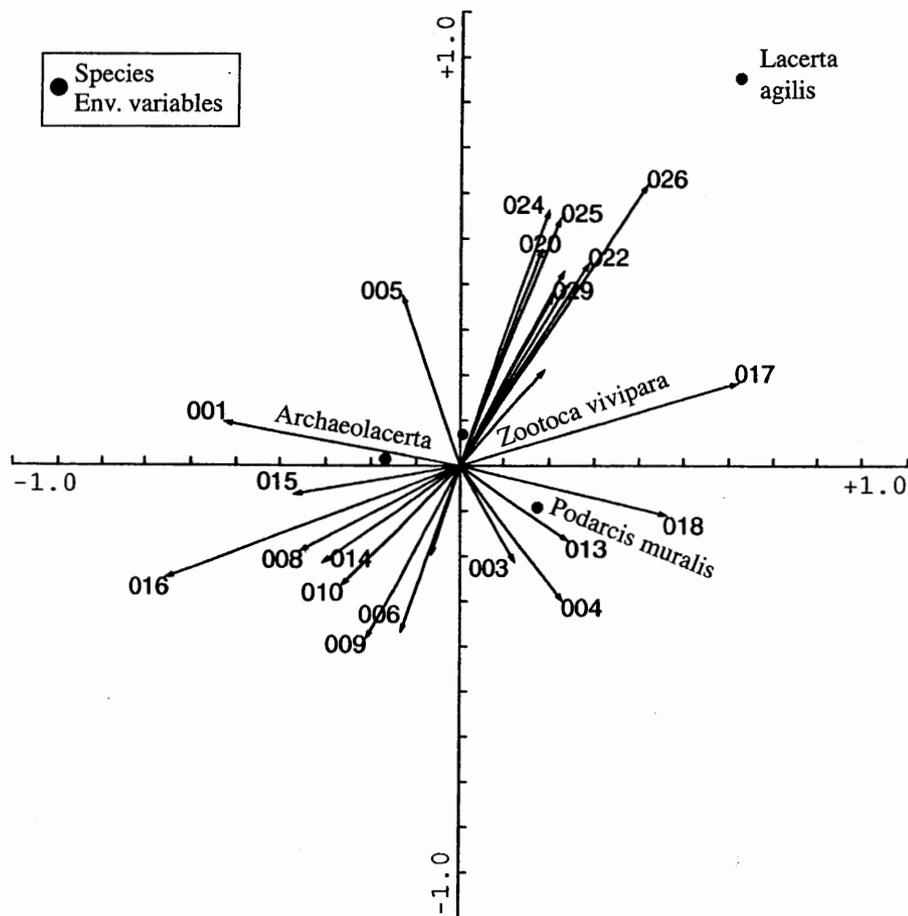


Fig. 2. Proyección de los dos primeros ejes del Análisis Canónico de Correspondencias (CCA) que representan los distintos géneros de lagartijas que se hallan en el piso alpino de los Pirineos, en función de las localidades que habitan y de las características ambientales de estas. Los dos primeros ejes explican el 78,6% de la varianza total (eje 1, 53,5%; eje 2, 25,1%) (véase la explicación en el texto).

cesado de los datos. *L. agilis* aparece asociada a los valores pirenaicos más altos de radiaciones e insolaciones durante los meses de actividad. Esta especie, a pesar de ser centroeuropea 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, 1995, 1999a), donde están resguardadas tanto de los frentes de lluvias atlánticos como del denominado frente mediterráneo o catalán (precipitación procedente del SE). La presencia de *L. agilis* está negativamente relacionada con la pluviometría anual (var. 16) y la innivación de enero y abril (vars. 14 y 15), así como con otras variables como las superficies alpinas o la altura máxima, 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 subalpino y montaño que solo localmente alcanza el piso alpino (ARRIBAS, 1995, 1999a).

Zootoca vivipara aparece poco diferenciada en nuestro análisis, ya que habita el Pirineo de extremo a extremo y en sus localidades no aparece ligada a factores del substrato geológico, al ser una lagartija adaptada a desplazarse entre la vegetación herbácea y arbustivo-rastrera. Además, muy frecuentemente es simpátrica 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 posición meridional de las localidades en cuestión (var. 2), ya que es más frecuente en localidades exteriores y meridionales dentro del piso alpino del Pirineo. En las partes más axiales es menos frecuente o es reemplazada por *Iberolacerta* sp. También aparece correlacionada con el número de horas de sol anuales, 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 porque habita preferentemente zonas más benignas y exteriores, que reciben una mayor insolación que la parte más axial. Naturalmente, como corresponde a una especie de zonas más bajas que alcanza aquí su límite superior, está negativamente relacionada con la altura (var. 1) y aparece a alturas relativamente bajas del piso alpino.

La presencia de cualquier especie de *Iberolacerta* 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 razonable en especies que habitan las partes centrales y más altas de la cordillera, caracterizadas por unas condiciones ambientales muy similares y concretas a lo largo de todo el Pirineo (GAUSSEN, 1964; DUPIAS *et al.*, 1982), con temperaturas medias anuales del orden de 0 °C y gran precipitación. Es interesante constatar la marcada correlación positiva con los gruesos de nieve de primavera (es decir, la acumulada del invierno más la precipitada en primavera), no tanto con los del

invierno (la precipitada solo durante el invierno, 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 por lo que respecta al fin de la época de actividad, regido por el fotoperiodo (datos propios).

Factores que distinguen las áreas de distribución de las tres especies de Iberolacerta pirenaicas

Se ha efectuado un segundo Análisis Canónico de Correspondencias con las mismas matrices de datos, esta vez para determinar qué características distintivas presenta 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 explicativo.

El primer eje puede ser interpretado como una representación de la cordillera pirenaica de oeste a este (longitud geográfica), en la que las tres especies de *Iberolacerta* aparecen representadas según su posición geográfica relativa en esta. Las variables que aparecen asociadas a este eje son, pues, las que distinguen las partes más occidentales del Pirineo de las más orientales (Fig. 3).

La parte más occidental y central, habitada por *I. bonnali*, aparece, en las localidades en que se encuentra esta especie, fuertemente correlacionada con los parámetros que expresan tamaño de los macizos montañosos (tanto actual como durante el Tardiglacial: superficie, Tardiglacial N, Tardiglacial S, altura máxima, cambio climático, etc.), ya que esta especie habita los macizos más altos y con mayor representación del piso alpino de los Pirineos. Es por tanto el taxón que tiene mayor superficie de hábitat 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). *I. bon-*

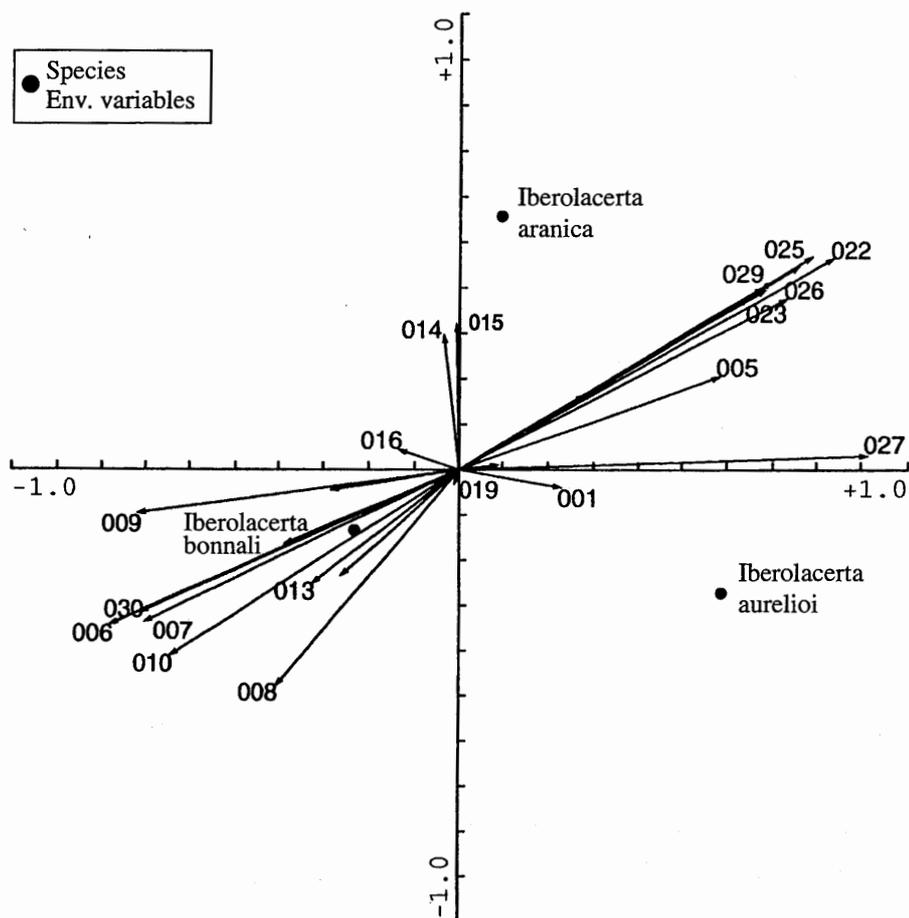


Fig. 3. Proyección de los dos primeros ejes del Análisis Canónico de Correspondencias (CCA) que representan las tres especies de *Iberolacerta* que se hallan en el piso alpino de los Pirineos, en función de las localidades que habitan y de las características ambientales de estas. Los dos primeros ejes explican la totalidad de la varianza (eje 1, 50,2%; eje 2, 49,8%) (véase la interpretación del análisis en el texto).

nali aparece también correlacionada con el porcentaje de superficie alpina granítica, ya que es la única de las tres especies pirenaicas que habita sobre este substrato. Por otro lado, esta especie aparece negativamente correlacionada con las insolaciones y radiaciones durante el periodo de actividad (excepto la insolación de mayo y la de agosto, esta última previamente eliminada ya que no presentaba diferencias dentro del área de los tres taxones), lo que resulta explicable, ya que habita las partes de mayor influencia oceánica de la cordillera. La variable edad de la roca también presenta sus valores máximos en *I. bonnali*, ya que, aunque habita substratos paleozoi-

cos igual que los otros dos taxones, también aparece sobre substratos geológicamente más modernos (mesozoicos y cenozoicos).

I. aurelioi aparece diferenciada hacia la parte positiva del primer eje, directamente correlacionada con los valores máximos de radiación e insolación arriba reseñados, ya que habita en las partes más alejadas del polo de oceanidad pirenaico, que son las más luminosas. Parece tener particular importancia la radiación de julio, mientras que la correlación negativa con los valores que representan superficie, altura... 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 *I. aurelioi* son en general algo más altas que las de *I. bonnali*, fenómeno habitual en toda la fauna y flora del piso alpino pirenaico, cuyo límite inferior se sitúa más arriba cuanto más al este nos desplazamos.

El segundo eje puede ser interpretado como un gradiente norte-sur respecto al eje de la cadena, donde *I. 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 norte del valle de Arán. Esta parte presenta una correlación importante con los grosores 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 el 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 *I. aranica* se encuentran en un área con mayor insolación que la mayor parte de las localidades de *I. bonnali* —al menos teórica, ya que en la práctica la vertiente norte pirenaica sufre muchas más nieblas que la luminosa vertiente sur, aunque con frecuencia estas se sitúan más abajo de las zonas alpinas habitadas por *I. aranica*—; 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 3, los distintos valores de radiación e insolación de final de primavera y verano parecen estar muy correlacio-

nados. En efecto, la insolación de agosto explica por sí sola el 0,88 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 con más detalle la significación de las demás variables, hemos calculado la media de la insolación de esos meses de actividad (ins. ver.) y hemos repetido el análisis (Fig. 4). 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

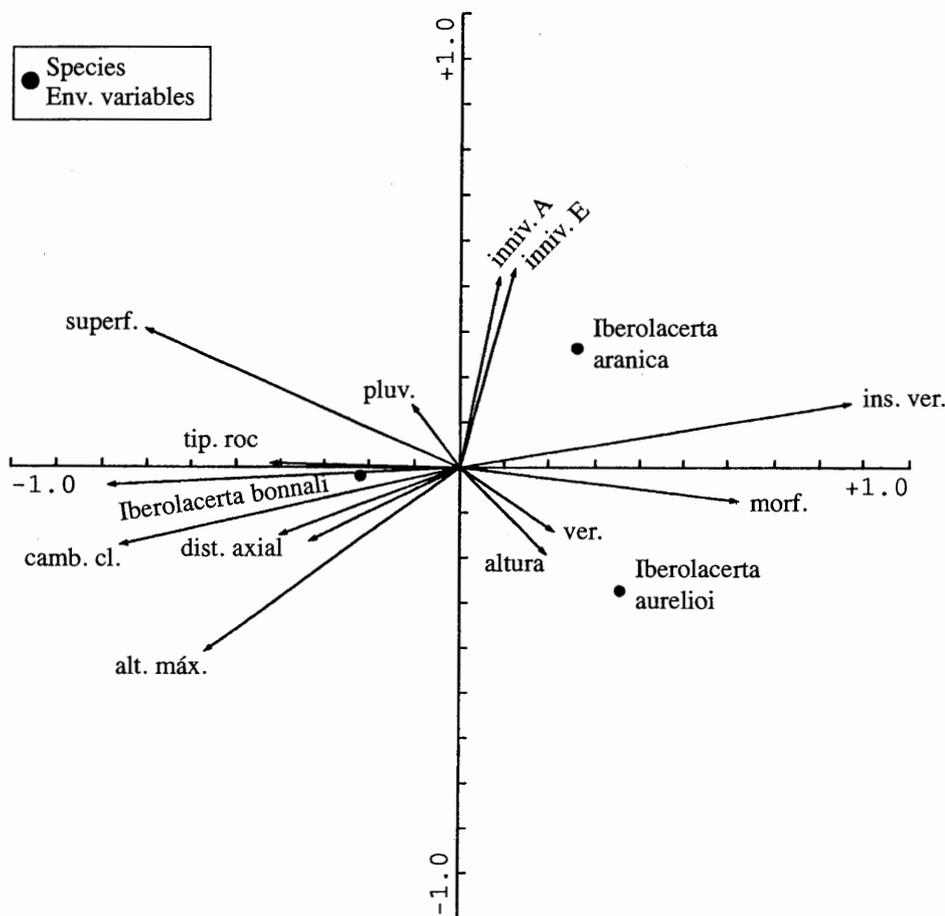


Fig. 4. Como 1,6 pero uniendo las radiaciones e insolaciones del periodo de actividad de las lagartijas en una sola variable (ins. ver.). Los dos primeros ejes explican el total de la varianza (eje 1, 68,9%; eje 2, 31,1%) (véase la interpretación en el texto).

0,973 y 0,439 (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-variables 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).

Como puede verse en la figura 4, la parte más occidental de la cordillera, habitada por *I. bonnali*, presenta respecto a *I. aranica* y sobre todo respecto a *I. 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 substratos meso y cenozoicos habitados por esta especie) y mayor distancia al eje de la cadena, sin duda debido a que presenta poblaciones excéntricas a esta (Neouvielle y Bigorre) que no aparecen en las otras *Iberolacerta* pirenaicas. Paralelamente, a esta parte de la cadena corresponden los menores valores de insolación (mayor atlantici-dad) y de rocas sedimentarias metamorfizadas (pizarras y esquistos), que constituyen el 100% del hábitat de *I. aurelioi*, caracterizada esta última por tendencias contrarias en las variables mencionadas, ya que aparece en el otro extremo del eje que *I. 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 *I. aranica*, debidas a las características del área explicadas más arriba.

CONCLUSIONES

Las especies de *Iberolacerta* pirenaicas 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 de lacértidos que ocasionalmente habitan en el piso alpino pirenaico.

Lacerta agilis habita localidades caracterizadas por unas insolaciones (y radiaciones) elevadas respecto a otros lacértidos pirenaicos. Las localidades

habitadas por *Zootoca vivipara* no presentan rasgos característicos, ya que vive a lo largo de los Pirineos y en simpatría con las otras especies. *Podarcis muralis* aparece asociada a las exposiciones más meridionales y a mayores insolaciones.

Por lo que respecta a las tres especies de lagartijas de alta montaña pirenaicas:

El área de *I. 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, sus localidades se caracterizan por menores insolaciones y radiaciones, como corresponde a la parte de mayor influencia atlántica de la cordillera. El área de *I. 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 cambroordovícicas). El área de *I. aranica* presenta medias mayores de acumulación de nieve, tanto en invierno como en primavera.

Globalmente, las variables más importantes que distinguen entre sí las áreas de distribución de las distintas especies de *Iberolacerta* pirenaicas son las insolaciones de verano (insolación 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.

BIBLIOGRAFÍA

- 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. 1973. Relationships of the palaeartic lizards assigned to the genera *Lacerta*, *Algyroides* and *Psammodromus* (Reptilia: Lacertidae). *Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Zool.)*, 25: 289-366.
- ARNOLD, E. N. 1989. 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.)*, 55 (2): 209-257.
- ARRIBAS, Ó. 1995. Morphology and taxonomic revalidation of *Lacerta agilis garzoni* Palacios & Castroviejo, 1975. *Proceedings of the 2nd. international symposium on the Lacertids of the Mediterranean Basin*.

- ARRIBAS, Ó. 1997a. *Lacerta aranica*. En *Distribución y biogeografía de los anfibios y reptiles de España y Portugal* (J. M. PLEGUEZUELOS, ed.). Monografías de la AHE, vol. 3: 213-215.
- ARRIBAS, Ó. 1997b. *Lacerta aurelioi*. En *Distribución y biogeografía de los anfibios y reptiles de España y Portugal* (J. M. PLEGUEZUELOS, ed.). Monografías de la AHE, vol. 3: 216-218.
- ARRIBAS, Ó. J. 1997c. *Morfología, filogenia y biogeografía de las lagartijas de alta montaña de los Pirineos*. Tesis doctoral. Universidad Autónoma de Barcelona. 353 pp. (8 pp. y microficha. Publ. UAB).
- ARRIBAS, Ó. J. 1999a. Distribución y estatus de *Lacerta agilis* y *Zootoca vivipara* en Cataluña. *Bull. Soc. Cat. d'Herp.* (1999), 14: 10-21.
- ARRIBAS, Ó. J. 1999b. Phylogeny and relationships of the mountain lizards of Europe and Near East (*Archaeolacerta* Martens, 1921, *sensu lato*) and their relationships among the Eurasian Lacertid Radiation. *Russian Journal of Herpetology*, 6 (1): 1-22.
- ARRIBAS, Ó. & MARTÍNEZ-RICA, J. P. 1997. *Lacerta bonnali*. En *Distribución y biogeografía de los anfibios y reptiles de España y Portugal* (J. M. PLEGUEZUELOS, ed.). Monografías de la AHE, vol. 3: 219-221.
- BROWN, J. H. 1971. Mammals on mountaintops: nonequilibrium insular biogeography. *Amer. Nat.*, 105: 467-478.
- BROWN, J. H. 1978. The theory of insular biogeography and the distribution of boreal birds and mammals. *Great Basin Naturalist Memoirs*, 2: 209-227.
- DAVIS, R.; DUNFORD, C.; LOMOLINO, M. V. 1988. Montane mammals of the American Southwest: the possible influence of post-Pleistocene colonization. *J. Biogeogr.*, 15: 841-848.
- DUPIAS, G.; IZARD, M.; MONTSERRAT, P. 1982. *Carte de la Végétation de la France n° 76*. Luz. Centre National de la Recherche Scientifique. Toulouse.
- FONT TULLOT, I. 1984. *Atlas de la radiación solar en España*. Instituto Nacional de Meteorología. Madrid.
- GAUSSEN, H. 1964. *Carte de la Végétation de la France, n° 77. Foix*. Centre National de la Recherche Scientifique. Toulouse.
- GUISAN, A.; TESSIER, L.; HOLTEN, J. I.; HAEBERLI, W. & BAUMGARTNER, M. 1995. Understanding the impact of climate changing on mountain ecosystems: an overview. In GUISAN, A. *et al.* (eds.), *Potential ecological impacts of climate change in the Alps and Fennoscandian mountains*, pp. 15-37. Ed. Conserv. Jard. Bot. Genève.
- HARRIS, D. J.; ARNOLD, E. N. & THOMAS, R. H. 1998. Relationships of lacertid lizards (Reptilia: Lacertidae) estimated from mitochondrial DNA sequences and morphology. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 265: 1939-1948.
- JOHNSON, N. K. 1975. Controls of the number of bird species of montane islands in the Great Basin. *Evolution*, 29: 545-567.
- KRATTER, A. W. 1992. Montane avian biogeography in southern California and Baja California. *J. Biogeogr.*, 19: 269-283.

- 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.
- LOMOLINO, M. V.; BROWN, J. H.; DAVIS, R. 1989. Island biogeography of montane forest mammals in the American Southwest. *Ecology*, 70: 180-194.
- MACARTHUR, R. H. & WILSON, E. O. 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton University Press. Princeton, New Jersey.
- MAYER, W. & BENYR, G. 1994. Albumin-Evolution und Phylogenese in der Familie Lacertidae (Reptilia: Sauria). *Ann. Naturhist. Mus. Wien.*, 96 B: 621-648.
- MAYER, W. & BISCHOFF, W. (1996). Beiträge zur taxonomischen Revision der Gattung *Lacerta* (Reptilia: Lacertidae). Teil 1: *Zootoca*, *Omanosaura*, *Timon* und *Teira* als eigenständige Gattungen. *Salamandra*, 32(3): 163-170.
- MONTERRAT MARTÍ, J. M. 1992. *Evolución glacial y postglacial del clima y la vegetación en la vertiente sur del Pirineo: estudio palinológico*. Monografías del Instituto Pirenaico de Ecología, 6. CSIC. Jaca.
- MOPTMA. 1994. *La nieve en las cordilleras españolas. Programa ERHIN, año 1991/1992*. Dirección General de Obras Hidráulicas. MOPTMA. Madrid.
- OZENDA, P. 1985. *La végétation de la chaîne alpine dans l'espace montagnard européen*. Masson. Paris.
- OZENDA, J. & BOREL, J. L. 1995. 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 Fennoscandian mountains*, pp. 137-144. Ed. Conserv. Jard. Bot. Genève.
- REYMENT, R. & JÖRESKOG, K. G. 1993. *Applied Factor Analysis in the Natural Sciences*. Cambridge.
- 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. 1987a. *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. 1987b. Ordination. In JONGMAN, R. H. G.; TER BRAAK, C. J. F. & VAN TONGEREN, O. F. R. (eds.), *Data Analysis in Community and Landscape Ecology*, pp. 91-159. Pudoc. Wageningen.
- VUILLEUMIER, F. 1970. Insular biogeography in continental regions. I. The Northern Andes of South America. *Amer. Nat.*, 104: 373-388.
- ZWART, H. J. 1979. The geology of the Central Pyrenees. *Leidse Geologische Mededelingen*, 50 (1): 1-74.