

**BIOGEOGRAFÍA DEL PISO ALPINO Y SU CONGRUENCIA CON  
LA DISTRIBUCIÓN Y DIFERENCIACIÓN GEOGRÁFICA DE LAS  
LAGARTIJAS DE ALTA MONTAÑA DE LOS PIRINEOS  
(*ARCHAEOLACERTA*, S. L.)**

Óscar J. ARRIBAS<sup>1</sup>

RESUMEN.—Los límites geográficos de las tres lagartijas de alta montaña de los Pirineos (*Archaeolacerta bonnali*, *A. aranica* y *A. aurelioi*) son relativamente congruentes con las sectorizaciones biogeográficas propuestas hasta la fecha, aunque no coinciden con la jerarquización de las divisiones realizada en el seno de estas sectorizaciones. El grado de diferenciación entre poblaciones de la misma especie está significativamente correlacionado con la distancia de separación entre éstas. La sectorización del piso alpino basada en la carabofauna alpina (la primera específicamente propuesta para estos biotas) nos divide los macizos alpinos del Pirineo en cuatro grupos: a) Pirineo occidental, b) Pirineo central (con una sección central propiamente dicha, una sección aranesa y una sección preoriental) y c) Pirineo oriental.

ABSTRACT.—The geographic limits of the three high mountain pyrenean lizards (*Archaeolacerta bonnali*, *A. aranica* and *A. aurelioi*) are relatively congruent with the biogeographic sectorizations proposed up till now, although don't fit well with the hierarchy of these subdivisions. The differentiation degree among conspecific populations is significantly correlated with their separation distances. Our sectorization from the Alpine belt deve-

---

<sup>1</sup> Avda. Francisco Cambó, 23. E-08003 BARCELONA.

loped in basis to the alpine carabofauna is the first model specifically proposed for these biota. It clusters the alpine massifs in four groups: a) Occidental Pyrenees; b) Central Pyrenees (with a central portion s. str., an arane portion, and a preoriental portion); and c) Eastern Pyrenees.

KEY WORDS.—*Lacertidae*, *Archaeolacerta* s. l., *Caraboidea*, biogeography, Alpine belt, Pyrenees, Mantel test.

## 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 ésta conciernen.

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 (véanse por ejemplo 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 enteros. 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 en las islas oceánicas.

El conocimiento de los cambios en el nivel del bosque permite 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 (área insular) en cada momento.

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 relícticos (WRIGHT, 1978).

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

## OBJETIVOS

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

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

3) Comparar el grado de diferenciación entre las poblaciones de las tres especies de *Archaeolacerta* s. l. 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.

## MATERIAL Y MÉTODOS

### *Prospección de campo*

Para la determinación del área de distribución de las tres especies de lagartijas de alta montaña de los Pirineos, 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 Gerona.

Los resultados concretos de la distribución de cada especie serán publicados por partes en un futuro, si bien un adelanto en cuadrícula 20 x 20 puede encontrarse en ARRIBAS 1997a y b y en ARRIBAS & MARTÍNEZ-RICA, 1997).

### *Biogeografía*

Se ha comparado el área de distribución de estas tres especies pirenaicas con varios modelos biogeográficos distintos:

a) Las sectorizaciones biogeográficas sugeridas hasta la fecha: divisiones fitogeográficas de RIVAS MARTÍNEZ (1987), VIGO & NINOT (1987) 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 (*Coleoptera: Caraboidea*). Esta elección 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 (especies no voladoras).
- Poseer una amplia distribución en el área estudiada. Estas características son similares a las del grupo de lagartijas aquí tratadas.

Se ha elaborado una matriz de presencias y ausencias basada en 26 especies alpinas de *Caraboidea* (*Coleoptera: Adepfaga*) (y sus subespecies respectivas). Los datos han sido extraídos de ZABALLOS & JEANNE (1994) ampliados y corregidos con datos propios (Tabla I). Posteriormente se ha calculado la matriz de similitudes mediante el índice 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. A continuación se ha calculado el grado de disimilitud entre macizos como:

$$D_J = 1 - S_J$$

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



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 II) se ha comparado con la matriz de distancias de Mahalanobis para machos (Tabla III) y hembras (Tabla IV) obtenida del análisis multivariante de las poblaciones estudiadas (ARRIBAS, 1996 y en rev.).

BIGORRE	0							
MONTE PERDIDO	0.591	0						
POSETS	0.250	0.522	0					
MALADETA	0.526	0.481	0.450	0				
VALLE DE ARÁN	0.588	0.679	0.579	0.640	0			
MONTROIG	0.650	0.750	0.636	0.679	0.429	0		
PICA	0.647	0.714	0.632	0.680	0.389	0.545	0	
ANDORRA	0.571	0.731	0.562	0.696	0.556	0.550	0.333	0

**Tabla II.** Matriz de distancias entre los macizos pirenaicos que presentan *Archaeolacerta* s. l., calculada a partir del índice de Jaccard.

BIGORRE	0							
MONTE PERDIDO	10.3	0						
POSETS	7.76	4.24	0					
MALADETA	7.27	5.43	3.76	0				
VALLE DE ARÁN	29	17.2	17.3	16.1	0			
MONTROIG	61.5	35.2	52.3	41.9	48.8	0		
PICA	56.8	30.2	44.7	37.3	41.4	5.31	0	
ANDORRA	51.8	29.4	42.6	34.6	49.5	4.66	8.37	0

**Tabla III.** Matriz de distancias de Mahalanobis ( $D^2$ ) entre las muestras de machos de *Archaeolacerta* pirenaicas.

BIGORRE	0							
MONTE PERDIDO	6.49	0						
POSETS	3.28	2.71	0					
MALADETA	3.29	3.55	1.85	0				
VALLE DE ARÁN	10.4	5.57	5.62	5.16	0			
MONTROIG	37.1	27	34	33	32.5	0		
PICA	34.1	21.5	29.5	29.1	25.4	3.81	0	
ANDORRA	27.8	20.7	27	26	29.8	6.09	6.64	0

**Tabla IV.** Matriz de distancias de Mahalanobis ( $D^2$ ) entre las muestras de hembras de *Archaeolacerta* pirenaicas.

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 (véanse 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 & THORPE, 1991a y 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 resulta 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.

## RESULTADOS

### *Distribución de las especies pirenaicas de Archaeolacerta s. l.*

*A. bonnali* es un endemismo pirenaico central. Esta especie era conocida tan sólo de 5 cuadrículas UTM 10 x 10 y ha sido hallada en 26 (ARRIBAS, 1996 y en rev.).

Su área de distribución se extiende desde el macizo de Arriel al oeste hasta las montañas del Parque Nacional 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. Se circunscribe por tanto al sector de la cadena pirenaica que queda comprendido entre los puertos del Portalé y de la Bonaigua, habitando los macizos de Arriel, Viñamala (o Comachibosa), Panticosa, Monte Perdido, Punta Suelza, Posets, Maladeta y Vallibierna, y de los macizos del Parque Nacional de Aigüestortes y sus zonas cercanas, con una prolongación en el Pirineo central hacia el norte en los macizos de Neouvielle y Bigorra. Su distribución queda encuadrada en el piso alpino pirenaico, en alturas generalmente superiores a los 2.000 m, aunque excepcionalmente puede descender a menor altura en la vertiente norpirenaica (1.700 m en el Gave de Estaubé o 1.928 m en el Lac Bleu de Bigorra). La altura máxima a la que se ha observado es 3.062 m (Cuello de Vallibierna), aunque la media de las citas hasta la fecha es de 2.300 m (ARRIBAS, 1993, 1994a, 1994b, 1996; ARRIBAS & MARTÍNEZ-RICA, 1997).

*A. aranica* es un endemismo pirenaico central. Ha sido localizada en cuatro cuadrículas de UTM de 10 x 10 km (ARRIBAS, 1996 y en rev.). Habita exclusivamente el macizo de Mauberge y sus contrafuertes, entre el valle de Arán y el Ariège (ARRIBAS, 1993, 1996, 1997a). Altitudinalmente se ha encontrado desde 1.940 m hasta 2.500 m (media de 2.309 m) y es posible que alcance la máxima altura de la zona (el Gran Tuc de Mauberge, con 2.880 m).

*A. aurelioi* es un endemismo pirenaico centro-oriental. Ha sido localizada en seis cuadrículas de UTM de 10 x 10 km (ARRIBAS, 1996 y en rev.). Habita únicamente tres macizos montañosos del Pirineo axial, a caballo entre Francia, España y Andorra. 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 Salòria —Serrat de Capifonts—), así como el macizo de Montroig, que constituye ya el límite occidental de la especie. Al igual que las anteriores, esta especie habita el piso alpino, desde 2.200 m en la vertiente sur (2.100 m en la norte) al menos hasta 2.940 m de altura, aunque la mayor parte de las poblaciones conocidas se asientan entre los 2.300 y los 2.500 m (media, 2.441 m) (ARRIBAS, 1994a, 1996, 1997b).

## *Biogeografía*

### 1. Congruencia entre el área de distribución de las *Archaeolacerta* 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 (véanse por ejemplo 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-Medioeuropea y superprovincia Alpino-Pirenaica) dos sectores bien diferenciados:

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

b) Sector Pirenaico central: en cuyo sector Altopirenaico se encuadran las áreas de distribución de *A. bonnali* y *A. aranica*, 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 *Archaeolacerta* 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. aranica*) aparecen dentro del mismo subsector (Altopirenaico) 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 (por ejemplo plantas calcífugas *versus* plantas calcícolas) o microclimático que hipsimétrico o geográfico. 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. De hecho, es importante constatar que el mayor grado de endemismo se da en el piso alpino, por lo que es éste el que mejor refleja y sirve para la reconstrucción de los eventos vicariantes que se han producido entre los macizos. Paradójicamente, las plantas alpinas poseen además mayor vagilidad en sus propágulos que la mayor parte de los animales alpinos, con la excepción de las aves y algunos insectos voladores (debe recordarse aquí también que precisamente en los ambientes alpinos se dan morfos de baja vagilidad —por ejemplo braquípteros— entre especies de grupos usualmente más proclives a la dispersión). Por todo ello, la fauna alpina (y en especial la carabofauna —véase más adelante— por su elevado número de especies exclusivamente alpinas) resulta ideal para la reconstrucción del grado de afinidad entre los macizos alpinos de los Pirineos.

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 este del Coll de Pimorent 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 *Archaeolacerta* 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. aranica*, 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 pire-

naicas, aunque tampoco es coincidente en cuanto a la jerarquía de las divisiones propuestas respecto al grado de diferenciación de estas especies.

## 2. Un modelo de sectorización del piso alpino de los Pirineos basado en su carabofauna

A partir de la matriz de presencia-ausencia de 26 especies de carábidos (y de sus respectivas subespecies) (Tabla I), 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 figura 1. Pueden apreciarse los siguientes grandes grupos:

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

b) Pirineo central: Un gran conjunto de macizos del Pirineo central se une 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, Monte Perdido, Neouvielle, Bigorra, Urdiceto, Posets, Maladeta y Aigüestortes (Pirineo central al oeste del Garona). Dentro de este grupo resalta la total afinidad de las carabofaunas alpinas de Bigorra, Neouvielle y del macizo de la Punta Suelza (Urdiceto), con una afinidad muy marcada también con Posets. Maladeta y Aigüestortes son muy similares entre sí, al igual que Monte Perdido y Panticosa-Arriel, relaciones todas ellas muy congruentes con la posición relativa de los macizos.

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

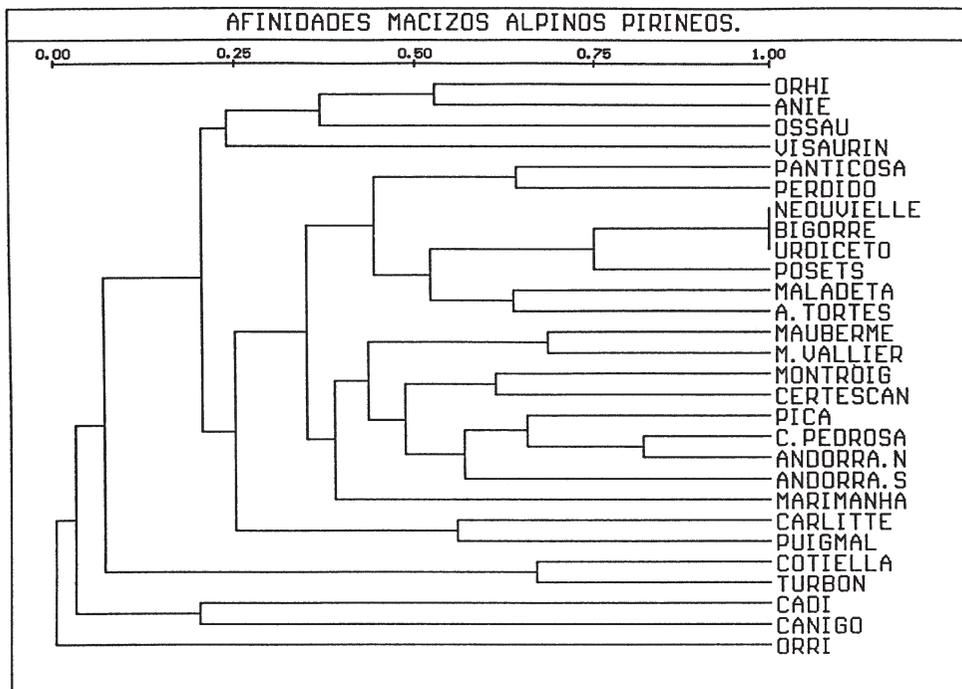
presentan hoy en día lagartijas. Así pues, Mauberme (*A. aranica*) se entronca con Montvallier ( $D_J = 0.68$ ), donde no parecen existir lagartijas de este grupo en la actualidad.

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

c) Pirineo oriental: Los macizos más orientales, con dos localidades (Carlitte y Puigmal), se unen a los del Pirineo central en  $D_J = 0.25$ .

d) Prepirineo: Otras localidades más exteriores al eje pirenaico, pertenecientes al subsector Jacetano-Guarense (*sensu* RIVAS MARTÍNEZ, 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. Cotiella y Turbón presentan gran afinidad (0.66) ya que se encuentran cercanos y comparten la presencia de endemismos del Pirineo calizo como *Brachinus olgae* y *Licnoderus chobauti* (*Caraboidea*). 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 «neoalpino», aparecido tras el final del periodo atlántico (hace unos 3.000 años), tras el retroceso de la línea del arbolado, que anteriormente habría alcanzado mayor altura (entre 100 y 300 m más de la altura que observamos hoy en día) 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.*, 1995). 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) 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 plantas de los pisos subalpino y montano; mientras que el acercamiento derivado del estudio de las carabofau-



**Fig. 1.** Dendrograma de agrupación, mediante el método UPGMA, de los macizos alpinos pirenaicos basada en su carabofauna.

nas alpinas probablemente refleja mejor la verdadera historia de la evolución de los biotas alpinos de los Pirineos y es más riguroso en 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 tiene por qué ser coincidente con la reconstrucción biogeográfica del orobioma en cuestión, debido a la naturaleza intrínsecamente estocástica de la diferen-

ciación genética de las poblaciones que afecta al ritmo de evolución de los caracteres (morfológicos, moleculares, etc.; SULLIVAN, 1994) y a los distintos requerimientos de cada taxón, que responde de forma individual a los cambios climáticos (GRAHAM & GRIMM, 1990; MOORE, 1990; HUNTLEY, 1991; TALLIS, 1991).

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 del 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, 1982); sólo mediante la comparación con otros modelos apropiados puede comenzarse a inferir hipótesis evolutivas que involucren a comunidades enteras. Por último, como ya hemos indicado, los resultados son también distintos según el ámbito altitudinal estudiado. Sí 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. 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 desde otros macizos a lo largo de la historia evolutiva de las especies sean más altas. Es muy probable, sin embargo, que hayan existido intentos colonizadores o distribuciones pasadas más amplias

hacia el este y 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 (por ejemplo *Podarcis* spp.).

### 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 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 ( $r = 0.96$ ).

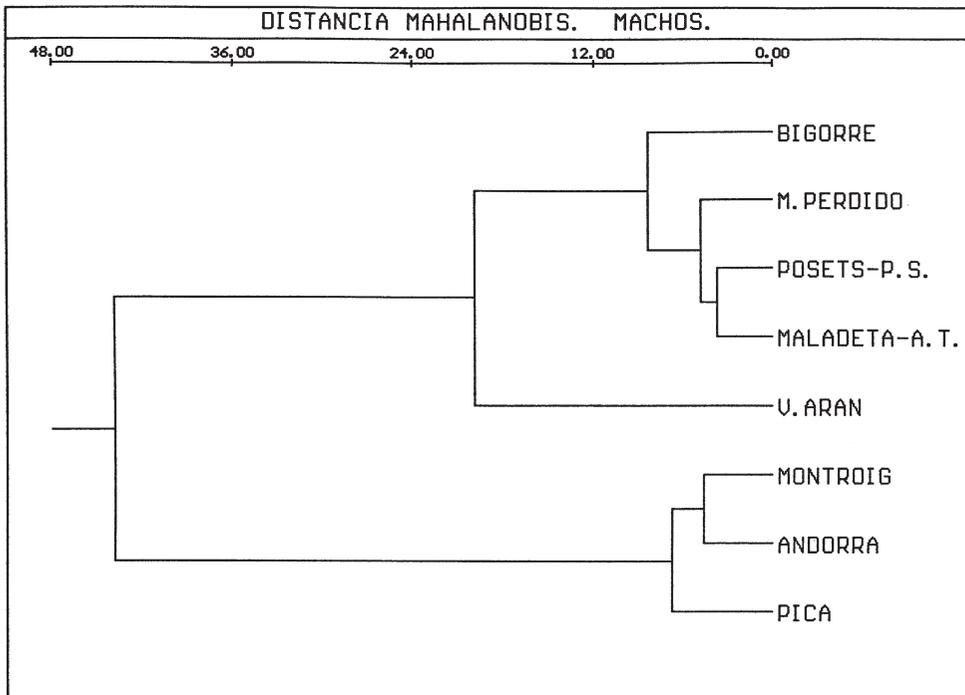


Fig. 2. Machos. Dendrograma que muestra las distancias de Mahalanobis ( $D^2$ ) entre poblaciones.

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, ARRIBAS, 1996 y en rev.).

La correlación entre las distancias de Mahalanobis de los machos (Fig. 2) y el grado de diferenciación de las carabofaunas alpinas (Fig. 4) no es muy estrecha ( $r = 0.38$ ) y la relación entre las matrices no resulta significativa (test de Mantel:  $t = 1.97$ , NS); mientras que en el caso de las hembras (Fig. 3), aunque débil, es algo mayor y significativa entre ambas matrices ( $r = 0.41$ , test de Mantel:  $t = 2.13$ ,  $p < 0.05$ ). También puede ser que el contraste entre las distancias de Mahalanobis, altas entre muestras pertenecientes a especies distintas, y la gran similitud entre poblaciones conespecíficas distorsione de tal manera las distancias que éstas no sean muy similares a las de afinidad entre los macizos.

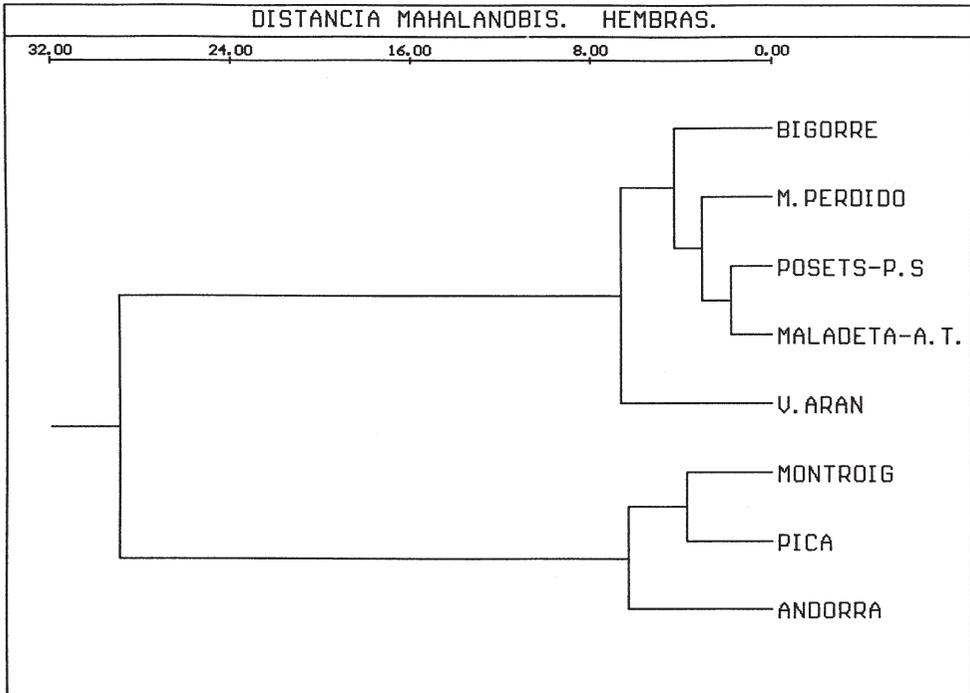
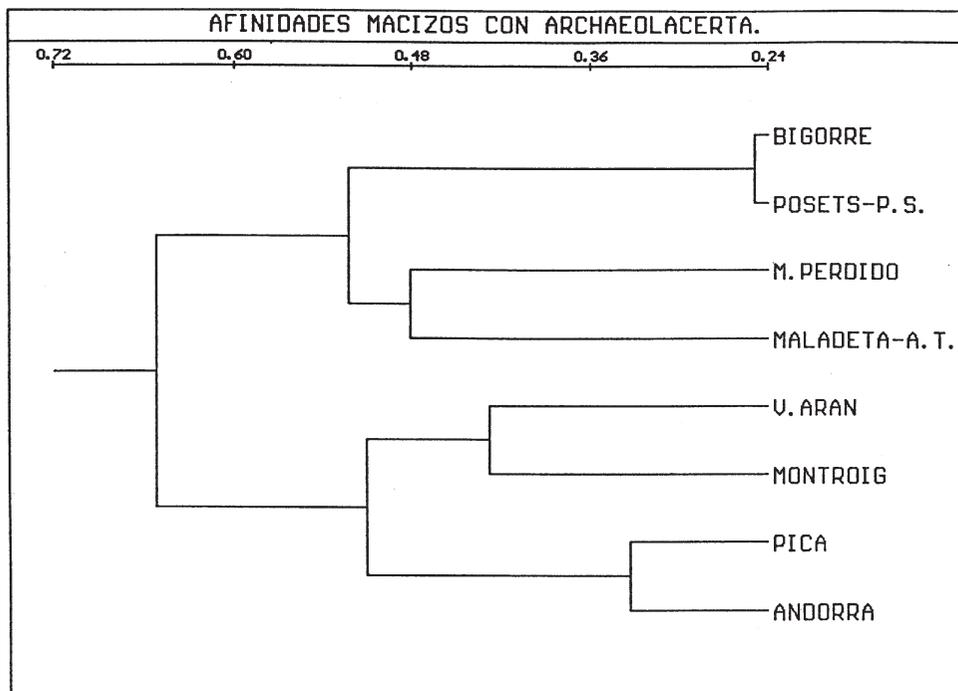


Fig. 3. Hembras. Dendrograma que muestra las distancias de Mahalanobis ( $D^2$ ) entre poblaciones.



**Fig. 4.** Dendrograma que muestra el grado de diferenciación entre los macizos habitados por *Archaeolacerta* en función de su carabofauna alpina.

Como ya hemos indicado más arriba, los patrones de diferenciación individuales de una especie no tienen por qué cuadrar con los eventos vicariantes del orobioma 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 *Archaeolacerta* pirenaicas y los *Caraboidea* 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 fenético probablemente postglaciar dentro de un solo grupo (lagartijas).

b) Por otro lado, poblaciones lejanas de lagartijas (por ejemplo *A. bonnali*) muestran distancias de Mahalanobis bastante bajas, hecho este que, unido a las semejanzas cariológicas, genéticas y osteológicas, refuerza la hipótesis de un origen común reciente de todas las poblaciones dentro de cada una de las especies, con posterior separación y diferenciación holocénica de éstas. Esta diferenciación y posible expansión reciente hace que las poblaciones lejanas de la misma especie no muestren diferencias muy elevadas, mientras que entre 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 especiación (cladogénesis) y la cuantificación del grado de diferencia (anagénesis), absteniéndonos de comparar ambas entre distintos grupos o de esperar una perfecta similitud entre la diferenciación de un taxón 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 los 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'Estats), pero se basa en todo tipo de faunas, la mayor parte de zonas bajas, y no sirve como comparación en el presente estudio.

#### 4. Relación entre la diferenciación de las poblaciones de *Archaeolacerta* 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 (distancias 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:  $t = 3.07$ ,  $p < 0.05$ ) que con las aéreas ( $r = 0.53$ ; test de Mantel:  $t = 2.76$ ,  $p < 0.05$ ), 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:  $t = 2.76$ ,  $p < 0.05$ ) que a las orográficas ( $r = 0.49$ ; test de Mantel:  $t = 2.58$ ,  $p < 0.05$ ), aunque con muy escasas diferencias entre ambas.

Si la situación de alopatría que observamos hoy en día fuera 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 diferencia debería estar más correlacionado con las distancias orográficas a lo largo de las zonas altas de la cordillera. El conflicto de resultados en machos y hembras no permite pronunciarse en este sentido, aunque las diferencias más marcadas entre las muestras de machos parecen indicar que sería esta segunda hipótesis la más correcta. No obstante, es muy posible que la situación real fuera una combinación de ambas situaciones: una especie ascendiendo progresivamente y expandiéndose por las zonas altas a la par que el clima tardiglacial se hacía menos frío. De hecho, los datos genéticos y cariológicos (MAYER & ARRIBAS, 1996; ODIERNA *et al.*, 1996a, 1996b & 1997c; ARRIBAS, 1996) indican una gran homogeneidad intraespecífica en estos taxones, particularmente en *A. bonnali*, que está bien extendida por el Pirineo central, por lo que cobra fuerza la hipótesis de que el refugio principal de la especie es sólo uno, con posterior recolonización del eje pirenaico a favor de las condiciones postglaciares. Lo mismo puede decirse de *A. aranica* y *A. aurelioi*, aunque éstas apenas se han expandido ya que ocupan áreas mucho más pequeñas.

En general, ambos tipos de acercamientos arrojan resultados muy similares y parece claro que el grado de diferenciación dentro de cada una de

las especies es proporcional a la distancia, produciéndose los saltos bruscos (distancia geográfica pequeña y distancia 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 muestran una mayor correlación con ambas distancias geográficas (distancias orográficas:  $r = 0.60$ , test de Mantel:  $t = 3.11$ ,  $p < 0.01$ ; distancias aéreas:  $r = 0.65$ , 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 su grado de aislamiento progresivo 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 hipotéticos colonizadores, así como 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, más bien, durante los períodos de transición climática relativamente rápida.

## CONCLUSIONES

Los límites geográficos de las tres especies de *Archaeolacerta* s. l. pirenaicas son relativamente congruentes con la sectorización biogeográfica de RIVAS MARTÍNEZ (1987) y de VIGO & NINOT (1987), aunque no coinciden con la jerarquización de las divisiones dentro de esta sectorización.

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.

La sectorización del piso alpino basada en la carabofauna alpina nos divide los macizos alpinos del 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 propiamente dicha, desde Arriel a Aigüestortes, que incluye el área de *A. bonnali*.

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

iii) Porción «preoriental» desde Montroig hasta Carlitte, habitada, en parte, por *A. aurelioi*.

c) Pirineo oriental: al este de la Cerdaña.

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 se advierte un paralelismo claro entre los dos, ya que bajo ambos subyacen los mismos eventos históricos.

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 respuestas de cada taxón ante los cambios que acompañan a los eventos históricos.

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

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

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).

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.

## BIBLIOGRAFÍA

- ARRIBAS, Ó. J. 1993. Intraspecific variability of *Lacerta* (*Archaeolacerta*) *bonnali* Lantz, 1927 (*Squamata: Sauria: Lacertidae*). *Herpetozoa*, 6 (3-4): 129-140.
- ARRIBAS, Ó. 1994a. Una nueva especie de lagartija de los Pirineos Orientales: *Lacerta* (*Archaeolacerta*) *aurelioi* sp. nov. (*Reptilia: Lacertidae*). *Boll. Mus. reg. Sci. nat. Torino*, 412 (1): 327-351.
- ARRIBAS, Ó. 1994b. Diagnosis and redescription of *Lacerta bonnali* Lantz, 1927. *Boll. Mus. reg. Sci. nat. Torino*, 12 (2): 357-366.
- ARRIBAS, Ó. J. 1996. *Morfología, filogenia y biogeografía de las lagartijas de alta montaña de los Pirineos*. Tesis doctoral. Universidad Autónoma de Barcelona.
- 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. 1997c. Estudio sobre la morfología y diferenciación local de las poblaciones de lagartija pirenaica (*Lacerta bonnali* Lantz, 1927; *Squamata: Lacertidae*) en el Macizo de la Maladeta y el Parque Nacional de Aigüestortes i Estany de Sant Maurici. *Actes IV Jornades d'estudi del Parc Nacional de Sant Maurici-Aigüestortes*. Octubre 1997: 225-235.
- ARRIBAS, Ó. (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. civ. Sc. Nat. Torino*.

- 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.
- BROWN, R. P. & THORPE, S. 1991a. Within-island microgeographic variation in the color pattern of the skink, *Chalcides sexlineatus*: Pattern and cause. *J. Evol. Biol.*, 4: 557-574.
- BROWN, R. P. & THORPE, R. S. 1991b. Description of within-island microgeographic variation in body dimensions and scalation of the skink *Chalcides sexlineatus*, with testing of causal hypotheses. *Biological Journal of the Linnean Society*, 44: 47-64.
- DALTRY, J. W.; WÜSTER, J. W. & THORPE, R. S. 1996. Diet and snake venom evolution. *Nature*, 379: 537-560.
- 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.
- DIETZ, E. J. 1983. Permutation tests for association between two distance matrices. *Syst. Zool.*, 32: 21-26.
- GRAHAM, R. W. & GRIMM, E. C. 1990. Effects of global climate change on the patterns of terrestrial biological communities. *Trends Ecol. Evol.*, 5: 311-315.
- 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.
- GLEASON, H. A. 1939. The individualistic concept of the plant community. *Am. Midl. Nat.*, 21: 92-110.
- 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.
- LEGENDRE, P. & FORTIN, M. J. 1989. Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio*, 80: 107-138.
- 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, N. Jersey.

- MCINTOSH, R. P. 1982. The background and some current problems of theoretical ecology. *In: Conceptual issues in Ecology* (E. Saarinen, ed.): 1-61. Reidel Publ. Co. London.
- 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.
- MARCUZZI, G. 1973. Consideraciones biogeográficas sobre la fauna de los Pirineos. *Pirineos*, 110: 15-46.
- MAYER, W. & ARRIBAS, Ó. 1996. Allozyme differentiation and relationship among the Iberian-Pyrenean Mountain Lizards (*Squamata: Sauria: Lacertidae*). *Herpetozoa*, 9 (1/2): 57-61.
- MOORE, P. D. 1990. Vegetation's place in history. *Nature*, 347: 710.
- ODIERNA, G.; APREA, G.; ARRIBAS, Ó. J.; CAPRIGLIONE, T.; CAPUTO, V. & OLMO, E. 1996a. The Karyology of the Iberian Rock Lizards. *Herpetologica*, 52 (4): 542-550.
- ODIERNA, G.; APREA, G.; ARRIBAS, Ó. J.; CAPRIGLIONE, T. & CAPUTO, V. 1996b. La cario-logia di due taxa rappresentati nell'erpetofauna montana: *Discoglossus* Otth, 1837 e le *Archaeolacerta* Mehely, 1909 Iberiche. *Studi Trentini di Scienze Naturali-Acta Biologica*, 71 (1994): 109-117.
- ODIERNA, G.; APREA, G.; ARRIBAS, Ó. J.; CAPRIGLIONE, T.; CAPUTO, V.; MORESCALCHI, A. & OLMO, E. (en prensa). Robertsonian fusions differentiate karyologically the populations of the Pyrenean rock lizards (*Lacertidae*, *Archaeolacerta*). *Proceedings of the 2nd international symposium on the Lacertids of the Mediterranean Basin*.
- OZENDA, P. 1985. *La végétation de la chaîne alpine dans l'espace montagnard européen*. Masson. Paris.
- RIVAS MARTÍNEZ, S. 1987. *Memoria del mapa de series de vegetación de España*. 1:400 000. ICONA. Serie técnica.
- RIVAS MARTÍNEZ, S.; BÁSCONES, J. C.; DÍAZ, T. E.; FERNÁNDEZ-GONZÁLEZ, F. & LOIDI, J. 1991. Vegetación del Pirineo occidental y Navarra. *Itinera Geobotánica*, 5: 5-456.
- ROHLF, F. J. 1988. *NTSYS-pc. Numerical taxonomy and Multivariate Analysis System*. Vers. 1.50. Exeter Publishing, Ltd.
- 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.; ODEN, N. L.; WILSON, C. 1991. Genetic evidence for the spread of agriculture in Europe by demic diffusion. *Nature*, 351: 143-145.
- 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: 369-389.
- TALLIS, J. H. 1991. *Plant community history*. Chapman & Hall. London.
- TESSIER, L.; GUIOT, J.; BELINGARD, CH.; ÉDOUARD, J. L.; KELLER, Th. 1995. Dendrochronology and climatic change in mountain environment. In: *Potential ecological impacts of climate change in the Alps and Fennoscandian mountains* (A. Guisan *et al.*, eds.): 149-157. Ed. Conserv. Jard. Bot. Genève.
- THEURILLAT, J. P. 1995. Climate change and the alpine flora: some perspectives. In: *Potential ecological impacts of climate change in the Alps and Fennoscandian mountains* (A. Guisan *et al.*, eds.): 121-127. Ed. Conserv. Jard. Bot. Genève.
- 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.
- VEIT, H. & HÖFNER, T. 1993. Permafrost, gelifluction and fluvial sediment transfer in the alpine/subnival ecotone, central Alps, Austria: present, past and future. *Z. Geomorph.*, N. F. 92, suppl.: 71-84.
- VIGO, J. & NINOT, J. M. 1987. Los Pirineos. In: *La vegetación de España* (M. Peinado Lorea & S. Rivas-Martínez, eds.): 351-384. Col. Aula Abierta. Publ. Univ. Alcalá de Henares.
- VUILLEUMIER, F. 1970. Insular biogeography in continental regions. I. The Northern Andes of South America. *Amer. Nat.*, 104: 373-388.
- WADDLE, D. M. 1994. Matrix correlation tests supporting a single origin for modern humans. *Nature*, 368: 452-454.
- WRIGHT, S. 1978. *Evolution and the genetics of populations. Vol. 4, Variability within and among natural populations*. Univ. of Chicago Press.
- ZABALLOS, J. P. & JEANNE, C. 1994. *Nuevo catálogo de los Carábidos (Coleoptera) de la Península Ibérica*. Monografías de la Sociedad Entomológica Aragonesa, 1. Zaragoza. 159 pp.