

RELACIONES BIOGEOGRÁFICAS DE LOS SISTEMAS MONTAÑOSOS DE LA PENÍNSULA IBÉRICA: EL CASO DE LOS MICROMAMÍFEROS

J. M. Vargas ¹, J. Olivero, A. L. Márquez, J. C. Guerrero y R. Real

RESUMEN

En el presente artículo se analiza la relación biogeográfica de los 12 sistemas montañosos que circundan la parte más occidental de la cuenca mediterránea, en función de su fauna de micromamíferos (70 especies pertenecientes a los órdenes Erinaceomorpha, Soricomorpha y Rodentia). Se ha llevado a cabo una regionalización biogeográfica del área de estudio, mediante un análisis de clasificación de áreas, y posteriormente se han caracterizado ambientalmente las fronteras bióticas detectadas. Por último, se han identificado los posibles intercambios de especies que han tenido lugar entre los sistemas montañosos considerados. Existe una frontera fuerte entre las faunas europea y africana, caracterizada en términos ambientales por una mayor disponibilidad de energía en el sur. Además, para los micromamíferos no roedores, se detecta una frontera débil que separa los sistemas montañosos exclusivamente ibéricos del resto, caracterizada por una mayor disponibilidad simultánea de agua y energía en el norte. Finalmente, se sugiere un proceso dominante de intercambio reciente de especies entre Europa y la Península Ibérica.

Palabras clave: biogeografía, Erinaceomorpha, Soricomorpha, Rodentia, Europa Occidental, Península Ibérica, Norte de África, fronteras bióticas, Análisis Parsimonioso de Endemicidad, sistemas montañosos.

ABSTRACT

Biogeographical relationships of the Iberian mountain ranges: the case of micromammals

In the present paper we analyse the biogeographical relationship between the 12 mountain ranges surrounding the western Mediterranean basin, according to their micromammal fauna (70 species belonging to the orders Erinaceomorpha, Soricomorpha and Rodentia). Using an area classification analysis, we performed a biogeographical regionalization of the study area, and later we characterised the biotic boundaries detected. We also identified the interchanges of species that could have happened between the mountain ranges considered. A strong boundary exists between the European and African faunas, which is characterised by a higher energy availability in the south. For non-rodents micromammals there is also a weak boundary between the exclusively-Iberian mountain ranges and the northern ones, which is characterised by a higher simultaneous availability of water and energy in the north. Finally, we suggest the existence of a main interchange of species between Europe and the Iberian Peninsula.

Keywords: biogeography, Erinaceomorpha, Soricomorpha, Rodentia, Western Europe, Iberian Peninsula, North Africa, biotic boundary, Parsimony Analysis of Endemicity, mountains ranges.

¹ Departamento de Biología Animal, Facultad de Ciencias, Universidad de Málaga, 29071 Málaga, España.
jmvy@uma.es

Introducción

Desde un punto de vista biogeográfico, la Península Ibérica constituye un enclave europeo de extraordinario interés debido a su heterogeneidad fisiográfica, al posible papel de refugio que desempeñó durante las glaciaciones cuaternarias (de Lattin, 1967; Hewitt, 1996) y a su proximidad geográfica con el continente africano. Dichas circunstancias, unidas a la existencia de un clima templado y estable, son las que probablemente han propiciado el desarrollo de una fauna diversa caracterizada, en algunos casos, por un apreciable grado de endemismo (Vargas *et al.*, 1998).

Diversos estudios corológicos han puesto de manifiesto que la Península Ibérica no es un territorio biogeográficamente homogéneo, sino que su fauna se distribuye de forma discreta, dando lugar a distintos patrones de regionalización biótica, según los grupos considerados:

- 1.- Patrón de vertientes, definido por los peces de agua dulce (Vargas *et al.*, 1998), al que también se adaptan los pteridófitos (Márquez *et al.*, 2001), la flora vascular endémica (Hernández-Bermejo y Sainz de Ollero, 1984) y los caracoles terrestres (Helicoidea) (Puente *et al.*, 1998).
- 2.- Patrón latitudinal, configurado por los coleópteros acuáticos (Ribera, 2000), los anfibios (Vargas y Real, 1997), los reptiles (saurios y ofidios) y los roedores (Palomo *et al.*, 1994).
- 3.- Patrón bioclimático, seguido por los micromamíferos en general (Vargas *et al.*, 1988) y los micromamíferos no roedores (Erinaceomorpha y Soricomorpha) en particular (Real *et al.*, 1996).

A escala continental, la Península Ibérica constituye una región biogeográfica independiente dentro del marco europeo para los peces de agua dulce (Doadrio, 1988) y para los anfibios (Real *et al.*, 1992a), mientras que se asocia con otras zonas mediterráneas en el caso de los reptiles saurios (Ramírez *et al.*, 1992), las aves acuáticas (Olivero *et al.*, 1998) y las falconiformes (de las Heras *et al.*, 1998) o, como en el caso particular de los mamíferos terrestres, la porción septentrional ibérica se une con el *midi* francés para constituir una región independiente (Cotilla, 2001). Asimismo, la Península Ibérica se caracteriza por albergar picos de diversidad de diferentes taxones distribuidos por Europa occidental (Olivero *et al.*, 1998; de las Heras *et al.*, 1998; Real *et al.*, 2002).

Sin embargo, para entender la posición biogeográfica que ocupa la Península Ibérica a nivel Paleártico es preciso tomar en consideración las relaciones faunísticas que mantiene tanto con el resto de Europa como con el norte de África. En general se asume que la continuidad espacial entre Europa y la Península Ibérica está interrumpida por los Pirineos y por una frontera ecológica que delimita el dominio mediterráneo del eurosiberiano, mientras que entre África y la Península Ibérica existe una barrera geográfica perfectamente delimitada que es el Estrecho de Gibraltar. Por razones históricas, la Península Ibérica debería presentar mayor afinidad faunística con Europa, ya que supuestamente actuó como reservorio de especies durante el último período glacial, estando ya geográficamente separada del norte de África. No obstante, por razones ecológicas debería existir mayor afinidad faunística entre la Península Ibérica y África, habida cuenta de que la mayor parte de Iberia y el norte de África pertenecen al dominio mediterráneo. Esta afinidad faunística implicaría además a otros territorios euromediterráneos, especialmente de la porción occidental europea.

En el presente trabajo se intenta poner de manifiesto las relaciones biogeográficas que existen entre la Península Ibérica y su entorno euroafricano más próximo, partiendo de la distribución de los micromamíferos a lo largo del arco montañoso comprendido entre los Alpes, al norte, y el Atlas sahariano, al sur. Posteriormente, se investigan los procesos de intercambio faunístico más importantes que han tenido lugar, en uno u otro sentido, entre la Península Ibérica y los continentes europeo y africano.

Material y métodos

LAS ESPECIES Y EL ÁREA DE ESTUDIO

El presente estudio está centrado en las relaciones bióticas existentes entre los 12 macizos montañosos más importantes de la Península Ibérica y su entorno, en función de la fauna de micromamíferos que éstos albergan. A efectos operativos, los sistemas montañosos considerados son las unidades territoriales discretas comprendidas entre la cota inferior del piedemonte y el pico de máxima altitud en los Alpes, el Macizo Central Francés, los Pirineos, la Cordillera Cantábrica, el Sistema Ibérico Norte, el Sistema Ibérico Sur, el Sistema Central, las Sierras Béticas, las Sierras Penibéticas, el Rif, el Atlas Telliano y el Gran Atlas (incluyéndose en este último el Atlas Medio,

el Atlas Sahariano y el Anti Atlas) (Fig. 1). La elección de estos sistemas montañosos como unidades geográficas operativas se basa en que, en conjunto, forman una sucesión de unidades discretas que circundan la porción más occidental de la cuenca mediterránea, constituyendo, además, importantes áreas de endemismo para la flora y la fauna (García-Barros *et al.*, 2002). Por otra parte, en ellos se encuentran representadas todas las especies de micromamíferos del contexto geográfico estudiado, dado el carácter eurihípsico de la mayoría de los taxones que habitan en los medios montañosos mediterráneos (Pleguezuelos y Villafranca, 1997).

Se ha denominado “micromamíferos” al conjunto de especies pertenecientes a los órdenes Rodentia, Erinaceomorpha y Soricomorpha presentes en el área de estudio. En total, han sido consideradas 70 especies (Apéndice 1): 50 roedores, 7 erinaceomorfos y 13 soricomorfos, cuya presencia en cada uno de los sistemas montañosos enumerados se ha refrendado en Aulagnier y Thevenot (1986), Kowalski y Rzebik-Kowalska (1991), Mitchel-Jones *et al.* (1999) y Palomo y Gisbert (2002).

LA REGIONALIZACIÓN BIÓTICA

Se han investigado tres patrones diferentes de regionalización biótica: uno considerando el conjunto de todos los micromamíferos, otro en función de las distribuciones de los roedores, y un tercero basado en las especies de micromamíferos no roedores (erinaceomorfos y soricomorfos). La metodología seguida para ello se encuentra ampliamente desarrollada en Real *et al.* (1992b) y modificada en Olivero *et al.* (1998). No obstante, a continuación se explican los conceptos y parámetros que se considera necesario conocer para interpretar los resultados que aquí se aportan.

Para calcular el grado de similitud entre pares de sistemas montañosos, según su fauna de micromamíferos, se ha utilizado el coeficiente de Baroni-Urbani y Buser (1976).

$$IB = \frac{\sqrt{(C * D) + C}}{\sqrt{(C * D) + A + B - C}}$$

donde A es el número de especies que ocupan el sistema montañoso a, B es el número de especies presentes en el sistema montañoso b, C el número de especies que ocupan simultáneamente a y b, mientras que D es el número de especies ausentes de ambos sistemas montañosos.

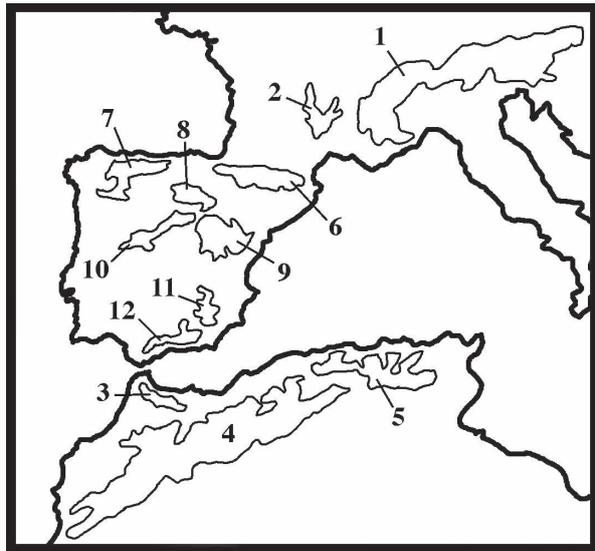


Fig. 1.— Sistemas montañosos considerados en el estudio. 1: Alpes, 2: Macizo Central Francés, 3: Rif, 4: Gran Atlas, 5: Atlas Telliano, 6: Pirineos, 7: Cantábrica, 8: S. Ibérico Norte, 9: S. Ibérico Sur, 10: Central, 11: C. Béticas, 12: C. Penibéticas.

Fig. 1.— Mountain ranges considered in this study. 1: Alps, 2: French Central Masiff, 3: Riff, 4: High Atlas, 5: Tell Atlas, 6: Pyrenees, 7: Cantabrian Mts., 8: Northern Iberian M., 9: Southern Iberian M., 10: Central Mts., 11: Baetic Mts., 12: Penibaetic Mts.

A partir de estas similitudes, se ha construido: (1) un dendrograma de clasificación de los sistemas montañosos, mediante la aplicación del algoritmo UPGMA (del inglés *Unweighted Pair-Group Method using Arithmetic Averages*, Sneath y Sokal 1973), método de clasificación aglomerativo que provoca la menor distorsión con respecto a las semejanzas originales entre los datos, y (2) una matriz de similitudes significativas entre sistemas montañosos, en la cual los valores del coeficiente de Baroni-Urbani y Buser se han sustituido por “+” cuando han sido mayores, “-” si han sido menores, ó “0” si han sido similares con respecto a lo esperado por azar (Olivero *et al.*, 1998). La significación estadística del coeficiente de similitud se ha basado en la tabla de valores críticos de Baroni-Urbani y Buser (1976). La matriz de similitudes significativas se ha utilizado para detectar las fronteras bióticas significativas a través de los nodos del dendrograma de clasificación, siguiendo el procedimiento de Olivero *et al.* (1998).

Dentro de las matrices de similitudes significativas, todos los signos (+, - y 0) que relacionan entre sí sistemas montañosos que pertenecen a un grupo

A del dendrograma se encuentran contenidos en una submatriz $A \times A$, del mismo modo, los signos que relacionan sistemas de un grupo B del dendrograma se encuentran en una submatriz $B \times B$, y aquellos que relacionan sistemas de un grupo A con sistemas de un grupo B se hallan en una submatriz $A \times B$. Teniendo esto en cuenta, se define el parámetro $DW(A \times A)$ como el grado en que las similitudes mayores de lo esperado por azar (+) se encuentran en la zona $A \times A$ pero no en $A \times B$, al mismo tiempo que las similitudes menores de lo esperado por azar (-) no están en $A \times A$, de modo análogo se define $DW(B \times B)$, si bien referido a la zona $B \times B$. La media aritmética de ambos parámetros $DW(A \times A)$ y $DW(B \times B)$, llamada simplemente DW , es un estimador del grado en que un nodo determinado del dendrograma combina las condiciones necesarias para definir una frontera biótica entre los sistemas montañosos incluidos en el grupo A y los sistemas del grupo B.

Al mismo tiempo se define, para cada nodo del dendrograma, el estadístico GW , aplicando la prueba de independencia de la G (Sokal y Rohlf, 1981; McCoy *et al.*, 1986) a la distribución de los signos “+” y “-” en las tres zonas $A \times A$, $B \times B$ y $A \times B$. Finalmente, un nodo representa una frontera biótica entre dos grupos de sistemas montañosos si se cumple al menos una de las condiciones siguiente: (1) su DW es igual a 0.7071, y (2) su DW es mayor que 0 y su estadístico GW es significativo (Olivero *et al.*, 1998). La exploración de fronteras a través del dendrograma comienza en los nodos que representan una similitud menor entre grupos de sistemas montañosos, y desde ahí avanza hacia nodos de mayor similitud hasta que se halla un nodo que no pueda ser considerado frontera.

Paralelamente se han calculado los parámetros $DS(A \times A)$ y $DS(B \times B)$, que miden el grado en que las similitudes menores que lo esperado por azar (-) están en la zona $A \times B$ pero no en $A \times A$ o en $B \times B$, respectivamente, y al mismo tiempo las similitudes mayores que lo esperado por azar (+) se hallan ausentes de la zona $A \times B$. El parámetro DS , media aritmética de $DS(A \times A)$ y $DS(B \times B)$, combina las condiciones necesarias para definir una frontera biótica como fuerte. El contraste estadístico de este parámetro se ha realizado también mediante la prueba de la G (estadístico GS).

CARACTERIZACIÓN AMBIENTAL DE LAS FRONTERAS BIÓTICAS

Para caracterizar ambientalmente las fronteras bióticas detectadas se han tenido en cuenta las siguientes variables ambientales (World

Meteorological Organization, 1970; USSR National Committee for the International Hydrological Decade, 1977; Font, 1983; FAO, 1984): temperatura media anual (T), temperatura media de julio (TJ), temperatura media de enero (TE) y evapotranspiración potencial media (ETP), para poner a prueba la importancia de la disponibilidad de energía en la configuración de los patrones biogeográficos; precipitación media anual (P) para estimar la importancia de la disponibilidad de agua; evapotranspiración real media (ETR) para poner a prueba la importancia de la disponibilidad simultánea de agua y energía; y rango anual de temperatura (RT) para probar la importancia de la estabilidad climática.

Para llevar a cabo la caracterización de las fronteras se ha construido el modelo matemático que mejor explica, en términos ambientales, las diferencias entre ambos lados de cada frontera biótica, tal y como éstas se encuentran enfrentadas en el dendrograma. Para ello, se han utilizado dos aproximaciones matemáticas: el método de regresión logística por pasos (Lawless y Singhal, 1978, 1987), cuando ha sido posible encontrar un modelo logístico de probabilidad de que un sistema montañoso pertenezca a un lado determinado de la frontera biótica, y el análisis discriminante (Rivas *et al.*, 1990) cuando las diferencias entre sistemas se han podido detectar estadísticamente pero no siguiendo un modelo logístico de probabilidad. La significación estadística en ambos casos se ha comprobado mediante una prueba de χ^2 .

En el caso de la regresión logística, las variables que forman parte de la ecuación final se han seleccionado mediante el criterio de máxima verosimilitud (maximum likelihood criterion), y se han puesto a prueba mediante el estadístico de la relación de verosimilitudes, LR (del inglés loglikelihood-ratio). En el caso del análisis discriminante, la selección de las variables se ha realizado utilizando el estadístico λ de Wilks.

ANÁLISIS DE LOS INTERCAMBIOS FAUNÍSTICOS

Los procesos principales de intercambio de especies entre sistemas montañosos que podrían haber configurado el patrón actual de composición de especies se han inferido siguiendo los pasos siguientes: (1) se han clasificado todos los sistemas montañosos, de acuerdo con su composición de especies, utilizando el análisis parsimonioso de endemicidad (PAE, del inglés Parsimony Analysis of Endemicity) (Rosen y Smith, 1988), (2) en caso de obtenerse más de un árbol con el mínimo grado de parsimonia posible, se ha construido un árbol de

consenso estricto, y (3) se ha repetido el análisis utilizando la opción bootstrap con 100 réplicas y se ha considerado que un grupo de sistemas montañosos ha estado implicado en un proceso de intercambio significativo de especies cuando se obtiene un subárbol que aparece en más del 95% de los árboles resultantes. Como grupo externo se ha utilizado un área hipotética carente de especies para enraizar los dendrogramas obtenidos con PAE (Trejo-Torres y Ackerman, 2001; García-Barros *et al.*, 2002).

Resultados

Tanto para el conjunto total de micromamíferos, como para los roedores y los no roedores tomados por separado, se han detectado patrones de regionalización biótica estadísticamente significativos. La Figura 2 muestra los dendrogramas de clasificación, en los que se identifican los nodos que constituyen fronteras bióticas a partir del método estadístico descrito (ver también la Tabla 1). En la Figura 3 se representa la disposición geográfica de las fronteras bióticas detectadas.

Para los roedores y para la totalidad de especies de micromamíferos aparece una única frontera biótica, que además es fuerte, la cual separa los sistemas montañosos africanos de los europeos. Para los no roedores aparece esta misma frontera biótica fuerte y una segunda frontera biótica débil, que deja a un lado los Alpes, el Macizo Central Francés y los Pirineos, y a otro lado los sistemas montañosos exclusivamente ibéricos.

Los resultados de la caracterización ambiental de estas fronteras quedan reflejados en la Tabla 2. La variable ambiental que mejor caracteriza la frontera fuerte entre Europa y África es la temperatura media anual (T), con valores más altos en la parte africana. La frontera débil está caracterizada ambientalmente por la mayor evapotranspiración real (ETR) existente en la región más septentrional.

En la Figura 4 se muestran los árboles obtenidos a partir del método de clasificación PAE para micromamíferos y roedores (consenso estricto) y para micromamíferos no roedores (solución única). Los dos primeros árboles son congruentes entre sí, mientras que muestran una pequeña discordancia respecto al árbol de los micromamíferos no roedores a nivel de los sistemas montañosos africanos. Como reflejan los valores del bootstrap, los tres árboles de consenso muestran similitudes mayores entre los sistemas montañosos más septentrionales, a los que se va uniendo, de forma más o menos gradual, el resto de los sistemas europeos. Las monta-

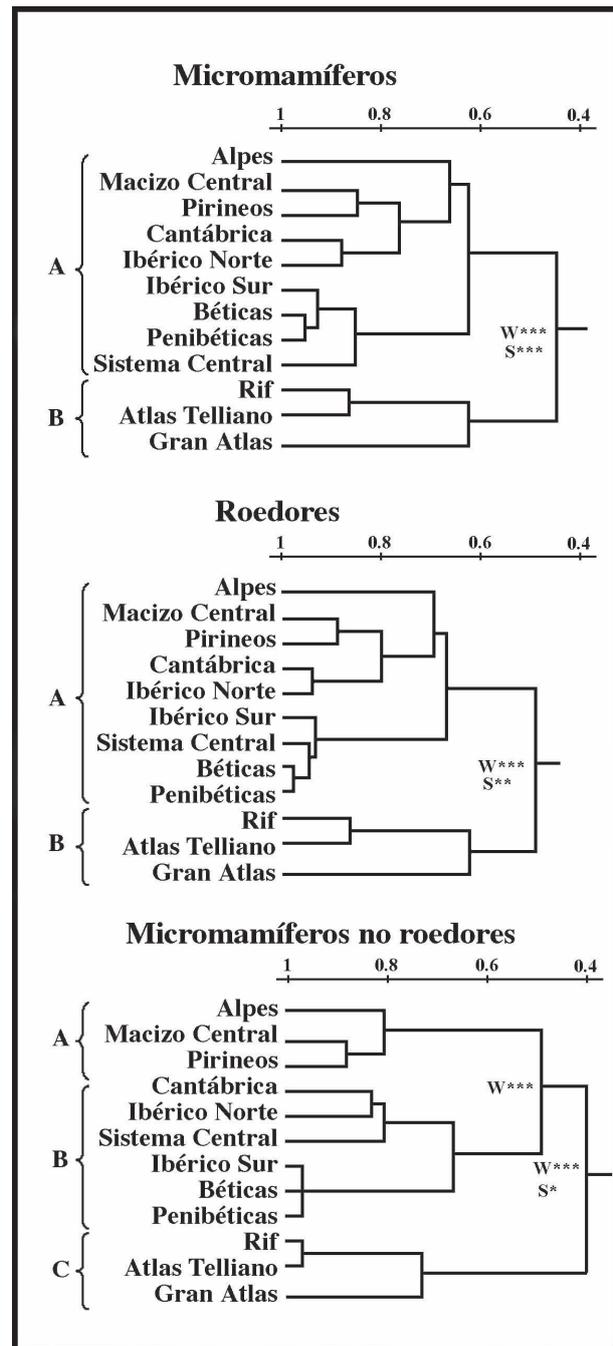


Fig. 2.— Fronteras bióticas significativas detectadas entre los sistemas montañosos, según la fauna de micromamíferos, de Roedores, y de micromamíferos no Roedores. S: frontera fuerte, W: frontera débil, *: $p < 0.05$ y ***: $p < 0.001$.

Fig. 2.— Significant biotic boundaries detected between the mountain ranges, according with the micromammal, Rodentia, and non-rodents micromammal faunas. S: strong boundary, W: weak boundary, *: $p < 0.05$ y ***: $p < 0.001$.

Tabla 1.— Valores de DW en cada nodo del dendrograma de la Figura 2, y valores de DS para cada frontera. **: $p < 0.01$; ***: $p < 0.001$; N.S.: $p > 0.05$.

Table 1.— DW values in each node of the dendrogram in figure 2, and DS values for each biotic boundary. **: $p < 0.01$; ***: $p < 0.001$; N.S.: $p > 0.05$.

| | Frontera | DW | | DS | |
|----------------|----------|-------|-----|--------|------|
| Micromamíferos | A vs B | 0,484 | *** | 0,080 | *** |
| Roedores | A vs B | 0,349 | *** | -0,013 | ** |
| No roedores | A vs B | 0,460 | *** | -0,206 | N.S. |
| | AB vs C | 0,587 | *** | -0,196 | N.S. |

ñas africanas aparecen formando un núcleo separado del resto del área de estudio. Sin embargo, sólo en Europa tiene lugar la repetición de algunos grupos de sistemas montañosos en más del 95% de los árboles de consenso, obteniéndose con los micromamíferos valores más altos en las subagrupaciones de montañas que con los roedores o con los no roedores. Ello implica que el intercambio faunístico ha debido ser más intenso entre los macizos ibéricos y europeos que entre los primeros y las montañas norteafricanas.

Discusión

Existe una equivalencia absoluta entre el patrón de regionalización definido para los roedores y el correspondiente a la totalidad de los micromamíferos. Esta identidad podría deberse, por una parte, a que el número de roedores es mayor que el de no roedores, por lo que tienen mayor peso en el patrón obtenido para el total de micromamíferos, y, por otra, a que el patrón de erinaceomorfos y soricomorfos no es radicalmente diferente del de roedores. En todos los casos existe una sola frontera biótica fuerte, la cual delimita los sistemas montañosos africanos de los europeos, que se caracteriza ambientalmente por la mayor disponibilidad de energía en la parte africana.

La falta de una frontera biótica significativa entre la Península Ibérica y el resto de Europa sugiere que, a diferencia de lo que ocurre con los peces (Doadrio, 1988) y los anfibios (Real *et al.*, 1992a), no existe una fauna endémica importante restringida exclusivamente a la Península Ibérica. Por el contrario, una porción sustancial de especies de micromamíferos en general y de roedores en

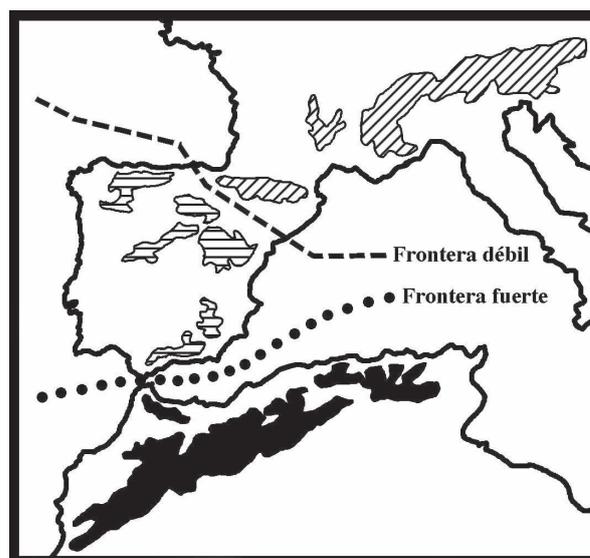


Fig. 3.— Sectorización de los sistemas montañosos en función de la similitud de su fauna de micromamíferos, roedores y no roedores. La frontera fuerte aparece en los tres patrones, la frontera débil es exclusiva del patrón de no Roedores.

Fig. 3.— Mountain ranges sectorization according to the similarities of their micromammal, Rodentia and non-rodents micromammal fauna. The strong boundary appears in three biogeographic patterns, the weak boundary appears only in the non Rodentia pattern.

particular está compartida, de forma más o menos gradual, con el resto de Europa.

El patrón de regionalización definido para los micromamíferos no roedores muestra, además, que los sistemas montañosos europeos quedan divididos por una segunda frontera biótica débil, que separa los Alpes, el Macizo Central Francés y los Pirineos, de los sistemas montañosos exclusivamente ibéricos. Esta frontera está caracterizada ambientalmente por la mayor disponibilidad simultánea de agua y energía en la región más septentrional (Tabla 2). Aunque el carácter débil de esta frontera no permite menospreciar la importancia de los intercambios de fauna entre la Península y el resto de Europa, la diferenciación biótica significativa entre estas dos unidades sugiere la existencia de una biota propia peninsular para los no roedores.

Si se comparan estos patrones biogeográficos con los propuestos por Palomo *et al.* (1994) y Real *et al.* (1996) para los roedores y los micromamíferos no roedores ibéricos, respectivamente, se percibe que, mientras que dentro de la península exis-

Tabla 2.— Caracterización ambiental de las fronteras bióticas. R.L.: regresión logística; A.D.: análisis discriminante; **: $p < 0.01$; T: temperatura media anual; ETR: evapotranspiración real media.

Table 2.— Environmental characterization of the biotic boundaries. R.L.: logistic regresión; A.D. Discriminant análisis; **: $p < 0.01$; T: mean annual temperature; ETR: mean annual evapotranspiration.

| | Frontera | Modelo | Tipo modelo | χ^2 | Signif. |
|----------------|----------|-------------------------|-------------|----------|---------|
| Micromamíferos | A vs B | $y = -12,652 + 0,899T$ | R.L. | 8,268 | ** |
| Roedores | A- vs B | $y = -12,652 + 0,899T$ | R.L. | 8,268 | ** |
| No roedores | AB vs C | $y = -12,652 + 0,899T$ | R.L. | 8,268 | ** |
| | A vs B | $y = -9,978 + 0,019ETR$ | A.D. | 10,461 | ** |

ten fronteras que delimitan áreas con faunas características, éstas quedan eclipsadas por una divergencia mucho más importante a nivel del Estrecho de Gibraltar y, secundariamente, por la relación más afin de los Pirineos con Centroeuropa que con la península en sí para erinaceomorfos y soricomorfos.

Procede aclarar que la caracterización ambiental de las fronteras detectadas no excluye la existencia de procesos históricos o de factores geográficos corresponsables de su configuración. De hecho, la apertura pliocénica del Estrecho de Gibraltar representa un proceso de vicarianza que coincide con la frontera fuerte, mientras que la frontera débil detectada a nivel ibérico para los no roedores puede estar parcialmente relacionada con las cuencas hidrográficas cenozoicas (Vargas *et al.*, 1998; Ribera, 2000). Sin embargo, para confirmar la naturaleza histórica de dichas fronteras sería preciso realizar análisis filogenéticos y filogeográficos que aquí no se han abordado.

Para dilucidar las posibles homologías biogeográficas primarias, en el sentido de Morrone (2001), entre sistemas montañosos, resulta útil analizar las relaciones faunísticas que existen entre ellos. En el presente caso, al asumir que la dispersión es el proceso que ha provocado la distribución compartida de las especies en el marco geográfico considerado, resulta apropiado realizar un PAE para determinar la importancia relativa de los intercambios faunísticos acaecidos. Esto es así porque dicho análisis no tiene en cuenta las distribuciones en un solo sistema montañoso, en cuyo caso no se ha producido dispersión, ni las distribuciones en todos los sistemas montañosos, que no aportan ninguna información sobre los intercambios más frecuentes (Rosen, 1988).

Puesto que la ubicación de los nodos en los árboles obtenidos con PAE se corresponde con una

sucesión pectinada de localidades geográficamente contiguas, cabe sugerir esa sucesión de localidades como una ruta de dispersión. Sin embargo, no es posible determinar *a priori* el sentido del flujo dominante, ya que si bien es probable que las especies hayan avanzado desde los nodos terminales a los basales, también es posible lo contrario, es decir, que hubiesen colonizado los sistemas montañosos situados en los nodos terminales y desaparecido de los nodos restantes.

Procede recordar, no obstante, que PAE es un método concebido para describir patrones de composición faunística, basándose en la identidad de las especies compartidas, e interpretarlas desde un punto de vista estático (ecológico) (Trejo-Torres y Ackerman, 2001). Por ello, cualquier inferencia histórica, en ausencia de análisis filogenéticos previos, tiene meramente carácter exploratorio (Morrone y Crisci, 1995).

La clasificación obtenida a partir del PAE para los roedores y no roedores es similar (Fig. 4). En ambos casos, dos grupos de sistemas montañosos presentan, por separado, las similitudes mayores dentro de esta clasificación: los sistemas africanos y los sistemas europeos no ibéricos. Éstos serían, por tanto, los núcleos principales de intercambio de especies en el conjunto de sistemas montañosos analizado. Posteriormente, al núcleo europeo se van asimilando los sistemas ibéricos en sentido latitudinal decreciente, lo que sugiere claramente que la ruta principal de dispersión o retracción para los micromamíferos ha transcurrido en sentido nortesur. El grupo que incluye todos los sistemas montañosos europeos se repite en más del 95% de los árboles obtenidos para micromamíferos y roedores, tras aplicar la opción bootstrap (100% para el total de micromamíferos), lo que sugiere un proceso importante de intercambio de especies que involucra a las montañas de esta región.

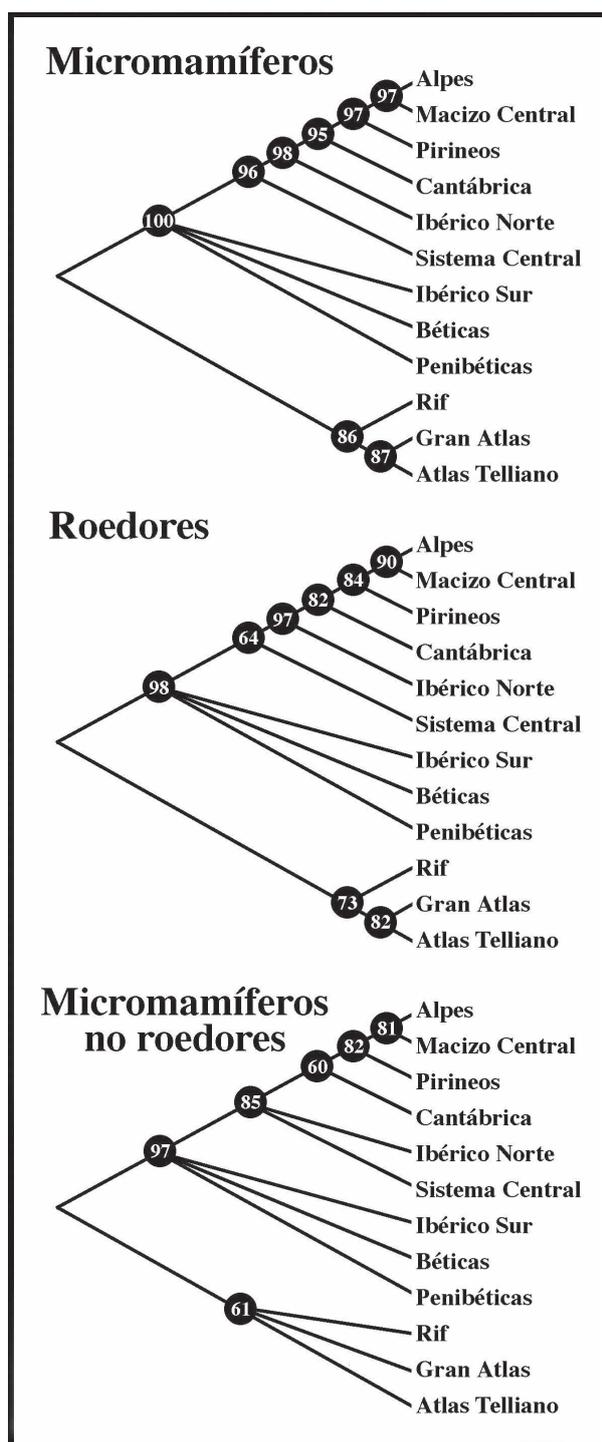


Fig. 4.— Árboles consenso estricto del Análisis Parsimonioso de Endemicidad (PAE) para cada uno de los grupos de especies considerados: micromamíferos, roedores y no roedores. En cada nodo se señala el porcentaje en que cada grupo del cladograma se repite según la opción bootstrap.

El árbol de clasificación obtenido con todas las especies de micromamíferos (Fig. 4) es idéntico al de roedores, aunque los datos obtenidos con bootstrap muestran que, dentro de Europa, seis grupos del árbol de clasificación se repiten en más del 95% de los árboles. Este cladograma sugiere dos hipótesis alternativas: 1) la dispersión desde los sistemas europeos no ibéricos, de forma más o menos gradual, hacia los sistemas ibéricos, y 2) la retracción desde los sistemas ibéricos hacia los sistemas montañosos de la Europa extrapeninsular. La primera hipótesis, la más parsimoniosa, apoyaría la tesis de Bilton *et al.* (1998) que sugiere la actuación de la Península Ibérica como área de endemismo pero no como fuente de colonización postglacial europea para los micromamíferos. La segunda hipótesis, menos probable a tenor de los resultados del PAE, estaría en concordancia con el papel de refugio glacial y centro de dispersión postglacial atribuido a las penínsulas mediterráneas (Hewitt, 1996). En cualquier caso, conviene no perder de vista el carácter meramente especulativo de ambas posibilidades, dadas las limitaciones del PAE para inferir procesos históricos (Brooks y van Veller, 2003).

La existencia de dos clados principales, uno en Europa y otro en el norte de África, parece indicar la presencia de dos biotas cualitativamente diferentes asociadas a los extremos norte y sur del área de estudio. Este planteamiento no excluye la posibilidad de que exista una fauna específicamente ibérica, si bien esta última ha de ser numéricamente menos importante. Esta circunstancia podría ponerse de manifiesto mediante el análisis de los tipos de distribución principales para las especies estudiadas. Además, estos procesos tendrían repercusión en el número de especies de los sistemas montañosos analizados, dando lugar, por ejemplo, a una distribución uni o bimodal. La distribución unimodal, con un máximo en la Península Ibérica, sería consecuencia de una dispersión exitosa hacia la Península desde ambos extremos del área de estudio, como ha sido apuntado para el caso de la herpetofauna por Barbadillo *et al.* (1997). Por el contrario, la distribución bimodal, con los máximos en ambos extremos, reflejaría la existencia de algún factor geográfico o ambiental que hubiese influido en la expansión o retracción de las especies. Estas

Fig. 4.— Strict consensus tree of the Parsimonious Analysis of Endemicity (PAE) for every species' group considered: micromammals, Rodentia and non-rodents micromammals. We indicate in every node the percentage of repetition for every cladogram group according to the bootstrap option.

posibilidades han sido analizadas con mayor profundidad y desde una óptica complementaria en un segundo artículo publicado en este mismo monográfico (Real *et al.*, 2003).

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos al Dr. Juan J. Morrone la revisión crítica que realizó de una primera versión del manuscrito.

Referencias

- AULAGNIER, S. & THEVENOT, M., 1986. *Catalogue des mamifères sauvages du Maroc*. Travaux de L'Institut Scientifique, Série Zoology N° 41. Rabat. 142 pp.
- BARBADILLO, L. J., GARCÍA-PARÍS, M. & SANCHÍZ, B., 1997. Orígenes y relaciones evolutivas de la herpetofauna ibérica. In: J.P. Martínez-Rica & J.M. Pleguezuelos (eds.). *Distribución y Biogeografía de los Anfibios y Reptiles de España y Portugal*. Universidad de Granada y Asociación Herpetológica Española. Granada: 45-100.
- BARONI-URBANI, C. & BUSER, M. W., 1976. Similarity of binary data. *Systematic Zoology*, 25: 251-259.
- BILTON, D. T., MIROL, P. M., MASCHERETTI, S., ZIMA, J. & SEARLE, K. B., 1998. Mediterranean Europe as area of endemism for small mammals rather than a source for northwards postglacial colonization. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, 265: 1219-1226.
- BROOKS, D. R. & VAN WELLER, M. G. P., 2003. Critique of parsimony analysis of endemism as a method of historical biogeography. *Journal of Biogeography*, 30: 819-823.
- COTILLA, I., 2001. *Regionalización biogeográfica de Europa basada en la distribución de los mamíferos terrestres*. Tesis de Licenciatura. Universidad de Málaga. 112 pp.
- DE LAS HERAS, M., COTILLA, I., OLIVERO, J., VARGAS, J. M. & REAL, R., 1998. Detección y caracterización de las fronteras bióticas para las rapaces diurnas nidificantes en el Paleártico Occidental. *XIV Jornadas Ornitológicas. Aves en Islas. (SEO/Birdlife)*, Tenerife, 11-18 Octubre 1998.
- DE LATTIN, G., 1967. *Grundriss der Zoogeographie*. Veb Gustav Fischer Verlag. Jena. 602 pp.
- DOADRIO, I., 1988. Delimitation of areas in the Iberian Peninsula on the basis of freshwater fishes. *Bonner Zoologische Beiträge*, 39: 113-128.
- FAO, 1984. *Agroclimatological Data for Africa. Countries north of the equator*. Food and Agriculture Organisation of the United Nations. Roma. 220 pp.
- FONT, I., 1983. *Atlas climático de España*. Instituto Nacional de Meteorología. Madrid. 43 láminas.
- GARCÍA-BARROS, E., GURREA, P., LUCIÁÑEZ, M. J., CANO, J. M., MUNGUIRA, M. L., MORENO, J. C., SAINZ, H., SANZ, M. J. & SIMÓN, J. C., 2002. Parsimony analysis of endemism and its application to animal and plant geographical distributions in the Ibero-Balearic region (western Mediterranean). *Journal of Biogeography*, 29: 109-124.
- HERNÁNDEZ-BERMEJO, J. E. & SAINZ-OLLERO, H., 1984. El análisis de semejanza aplicado al estudio de barreras y fronteras fitogeográficas: su aplicación a la corología y endemoflora ibéricas. *Anales del Jardín Botánico, Madrid*, 40: 421-432.
- HEWITT, G. M., 1996. Some genetic consequences of ice ages, and their role in divergence and speciation. *Biological Journal of the Linnean Society*, 58: 247-276.
- KOWALSKI, K. & RZEBIK-KOWALSKA, B., 1991. *Mammals of Algeria*. Ossolineum. Wroclaw. 370 pp.
- LAWLESS, J. F. & SINGHAL, K., 1978. Efficient screening of nonnormal regression models. *Biometrics*, 34: 318-327.
- LAWLESS, J. F. & SINGHAL, K., 1987. ISMOD: An all-subsets regression program for generalized linear models. I. Statistical and computational background. *Computer Methods and Programs in Biomedicine*, 24: 117-124.
- MÁRQUEZ, A. L., REAL, R. & VARGAS, J. M., 2001. Methods for comparison of biotic regionalizations: the case of pteridophytes in the Iberian Peninsula. *Ecography*, 24: 659-670.
- MCCOY, E. D., BELL, S. S. & WALTERS, K., 1986. Identifying biotic boundaries along environmental gradients. *Ecology*, 67: 749-759.
- MITCHEL-JONES, A. J., AMORI, G., BOGDANOWICZ, W., KRUSTUFEK, B., REIJNDERS, P. J. H., SPITZENBERGER, F., STUBBE, M., THISSEN, J. B. M., VOHRALIK, V. & ZIMA, J., 1999. *Atlas of the European Mammals*. Academic Press. London. 496 pp.
- MORRONE, J. J., 2001. Homology, biogeography and areas of endemism. *Diversity and Distributions*, 7: 297-300.
- MORRONE, J. J. & CRISCI, J. V., 1995. Historical biogeography: introduction to methods. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 26: 373-401.
- OLIVERO, J., REAL, R. & VARGAS, J. M., 1998. Distribution of breeding, wintering, and resident waterbirds in Europe: biotic regions and the macroclimate. *Ornis Fennica*, 75: 153-175.
- PALOMO, L. J. & GISBERT, J. (eds.) 2002. *Atlas de los Mamíferos terrestres de España*. Dirección General de Conservación de la Naturaleza-SECEM-SECEMU. Madrid. 564 pp.
- PALOMO, L. J., VARGAS, J. M. & JIMÉNEZ-GÓMEZ, M. P., 1994. Distribution patterns in Iberian Peninsula rodents. *Polish Ecological Studies*, 20: 497-502.

- PLEGUEZUELOS, J. M. & VILAFRANCA, C., 1997. Distribución altitudinal de la herpetofauna ibérica. In: J.P. Martínez-Rica & J.M. Pleguezuelos (eds.). *Distribución y Biogeografía de los Anfibios y Reptiles de España y Portugal*. Universidad de Granada y Asociación Herpetológica Española. Granada: 321-341.
- PUENTE, A. I., ALTONAGA, K., PRIETO, C. E. & RALLO, A., 1998. Delimitation of biogeographical areas in the Iberian Peninsula on the basis of Helicoidea Species (Pulmonata: Stylommatophora). *Global Ecology and Biogeography Letters*, 7: 97-113.
- RAMÍREZ, J. M., VARGAS, J. M. & GUERRERO, J. C., 1992. Distribution patterns and species diversity in European reptiles. In: Z. Korsós & I. Kiss (eds.). *Proceedings of the 6th. Ordinary General Meeting of the Societas Europaea Herpetologica. 19-23 August 1991, Budapest*. Hungarian Natural History Museum. Budapest: 371-376.
- REAL, R., ANTÚNEZ, A. & VARGAS, J. M., 1992a. A biogeographic synthesis of European amphibians. In: Z. Korsós & I. Kiss (eds.). *Proceedings of the 6th. Ordinary General Meeting of the Societas Europaea Herpetologica. 19-23 August 1991, Budapest*. Hungarian Natural History Museum. Budapest: 377-381.
- REAL, R., GUERRERO, J. C. & RAMÍREZ, J. M., 1992b. Identificación de fronteras bióticas significativas para los anfibios en la cuenca hidrográfica del sur de España. *Doñana, Acta Vertebrata*, 19: 53-70.
- REAL, R., GUERRERO, J. C., MÁRQUEZ, A. L., OLIVERO, J. & VARGAS, J. M., 2003. Tipificación corológica de los micromamíferos ibéricos en relación con Europa y África. *Graellsia*, 59(2-3): 287-298.
- REAL, R., MÁRQUEZ, A. L., GUERRERO, J. C., VARGAS, J. M. & PALOMO, L. J., 1996. Modelos de distribución de los insectívoros en la Península Ibérica. *Doñana, Acta Vertebrata*, 23: 123-142.
- REAL, R., MÁRQUEZ, A. L. & VARGAS, J. M., 2002. Relaciones entre las tendencias geográficas de la diversidad de aves frugívoras y la diversidad de plantas con frutos en Europa. In: J.M. Panareda & J. Pintó (eds.). *Temas en Biogeografía*. Aster. Terrassa: 191-202.
- RIBERA, I., 2000. Biogeography and conservation of Iberian water beetles. *Biological Conservation*, 92: 131-150.
- RIVAS, M. T., RIUS, F. & MARTÍNEZ, M. R., 1990. *Análisis discriminante: una aplicación del método "stepwise"*. Secretariado de Publicaciones de la Universidad de Málaga. Málaga. 74 pp.
- ROSEN, B. R., 1988. Biogeographic patterns: a perceptual overview. In: A.A. Myers & P.S. Giller (eds.). *Analytic Biogeography. An Integrated approach to the study of animals and plant distributions*. Chapman & Hall. London: 23-55.
- ROSEN, B. R. & SMITH, A. B., 1988. Tectonics from fossils? Analysis of reef-coral and sea-urchin distributions from late Cretaceous to Recent, using a new method. In: M.G. Audeley-Charles & A. Hallam (eds.). *Gondwana and Tethys. Geological Society Special Publication (London)*, 37: 275-306.
- SNEATH, P. H. A. & SOKAL, R. R., 1973. *Numerical taxonomy. The principles and practice of numerical classification*. W. H. Freeman. San Francisco. 573 pp.
- SOKAL, R. R. & ROHLF, F. J., 1981. *Biometry: The principles and practice of statistics in biological research*. W. H. Freeman & Company. New York. 859 pp.
- TREJO-TORRES, J. C. & ACKERMAN, J. D., 2001. Biogeography of the Antilles based on a parsimony analysis of orchid distributions. *Journal of Biogeography*, 28: 775-794.
- USSR NATIONAL COMMITTEE FOR THE INTERNATIONAL HYDROLOGICAL DECADE, 1977. *Atlas of world water balance: explanatory text*. UNESCO. París. 3 pp. + 65 mapas.
- VARGAS, J. M., PALOMO, L. J. & PALMQVIST, P., 1988. Predación y selección intraespecífica de la lechuza común (*Tyto alba*) sobre el ratón moruno (*Mus spretus*). *Ardeola*, 35: 109-123.
- VARGAS, J. M. & REAL, R., 1997. Biogeografía de los anfibios y reptiles de la Península Ibérica. In: J.P. Martínez-Rica & J.M. Pleguezuelos (eds.). *Distribución y Biogeografía de los Anfibios y Reptiles de España y Portugal*. Universidad de Granada y Asociación Herpetológica Española. Granada: 309-320.
- VARGAS, J. M., REAL, R. & GUERRERO, J. C., 1998. Biogeographical regions of the Iberian Peninsula based on freshwater fish and amphibian distributions. *Ecography*, 21: 371-382.
- WORLD METEOROLOGICAL ORGANIZATION, 1970. *Climatic Atlas of Europe I. Maps of mean temperature and precipitation*. UNESCO. Paris. 28 mapas.

Apéndice 1.— Lista de especies consideradas en el estudio.

Appendix 1.— List of species analysed.

- Erinaceus europaeus* Linnaeus, 1758
Atelerix algirus (Lereboullet, 1842)
Hemiechinus aethiopicus (Ehrenberg, 1832)
Galemys pyrenaicus (E. Geoffroy Saint-Hilaire, 1811)
Talpa europaea Linnaeus, 1758
Talpa occidentalis Cabrera, 1907
Talpa caeca Savi, 1822
Sorex minutus Linnaeus, 1766
Sorex araneus Linnaeus, 1758
Sorex coronatus Millet, 1828
Sorex granarius Miller, 1910
Sorex alpinus Schinz, 1837
Neomys anomalus, Cabrera, 1907
Neomys fodiens, (Pennant, 1771)
Suncus etruscus (Savi, 1822)
Crocidura suaveolens (Pallas, 1811)
Crocidura russula (Hermann, 1780)
Crocidura leucodon (Hermann, 1780)
Crocidura whittakeri de Winton, 1898
Crocidura lusitania Dollman, 1915
Sciurus vulgaris Linnaeus, 1758
Marmota marmota (Linnaeus, 1758)
Atlantoxerus getulus (Linnaeus, 1758)
Gerbillus campestris (Loche, 1867)
Gerbillus nanus Blanford, 1875
Gerbillus gerbillus (Olivier, 1801)
Gerbillus pyramidum Geoffroy, 1825
Gerbillus simoni Lataste, 1881
Pachyuromys duprasi Lataste, 1880
Meriones shawi (Duvernoy, 1842)
Meriones libycus Lichtenstein, 1823
Meriones crassus Sundevall, 1842
Psammomys obesus Cretzschmar, 1828
Castor fiber Linnaeus, 1758
Eliomys quercinus (Linnaeus, 1766)
- Dryomys nitedula* (Pallas, 1778)
Glis glis Linnaeus, 1766
Muscardinus avellanarius (Linnaeus, 1758)
Micromys minutus (Pallas, 1771)
Apodemus flavicollis (Melchior, 1834)
Apodemus sylvaticus (Linnaeus, 1758)
Apodemus alpicola Heinrich, 1952
Lemniscomys barbarus (Linnaeus, 1766)
Rattus rattus (Linnaeus, 1758)
Rattus norvegicus (Berkenhout, 1769)
Mus spretus Lataste, 1883
Mus musculus Linnaeus, 1758
Mus domesticus Schwarz & Schwarz, 1943
Mastomys erythroleucus (Temminck, 1853)
Acomys cahirinus (Desmarest, 1819)
Jaculus jaculus Linnaeus, 1758
Jaculus orientalis Erxleben, 1777
Hystrix cristata Linnaeus, 1758
Ctenodactylus gundi (Rothmann, 1976)
Ctenodactylus vali (Thomas, 1902)
Clethrionomys glareolus (Schreber, 1780)
Arvicola sapidus Miller, 1908
Arvicola terrestris (Linnaeus, 1758)
Chionomys nivalis (Martins, 1842)
Microtus arvalis (Pallas, 1778)
Microtus cabreræ (Thomas, 1906)
Microtus agrestis (Linnaeus, 1761)
Microtus subterraneus (de Séllys-Longchamps, 1836)
Microtus multiplex (Fatio, 1905)
Microtus gerbei (Gerbe, 1879)
Microtus bavaricus Köning, 1962
Microtus duodecimcostatus de Séllys-Longchamps, 1839
Microtus lusitanicus (Gerbe, 1879)
Microtus savii (de Séllys-Longchamps, 1838)
Sicista betulina (Pallas, 1779)