# El complejo *Gallotia galloti* (Oudart, 1839) (Sauria: Lacertidae) de las Islas Canarias: nuevos datos para la interpretación del proceso evolutivo del grupo

LUIS F. LÓPEZ-JURADO<sup>1</sup>, JOSÉ A. MATEO<sup>2</sup> & CLAUDE P. GUILLAUME<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Departamento de Biología, Universidad de Las Palmas de Gran Canaria, Campus de Tafira, 35017 Las Palmas, Islas Canarias, España. <sup>2</sup>Estación Biológica de Doñana, Apartado 1056, 41080 Sevilla, España. <sup>3</sup>Laboratoire de Biogéographie et Ecologie des Vertébrés, E.P.H.E., U.M.II, Place Eugène

Bataillon, 34095 Montpellier Cedex 5, Francia.

**Resumen:** El estudio de la variabilidad genética dentro del complejo *Gallotia galloti* ha puesto de manifiesto la existencia de dos linajes bien diferenciados; el primero de ellos agrupa las poblaciones de las islas de El Hierro y La Gomera y el segundo a las de Tenerife y La Palma. El análisis de las frecuencias alélicas, la proyección de cada individuo sobre el plano principal de dos análisis factoriales de correspondencias y la bajísima viabilidad de los híbridos sugieren una separación a nivel específico de los dos linajes (*Gallotia galloti* s.str. y *G. caesaris*) y la validez de, al menos, una subespecie por isla.

Palabras clave: Lacertidae, Gallotia, Islas Canarias, electroforesis, hibridación, sistemática.

Abstract: The Gallotia galloti (Oudart, 1839) complex (Sauria : Lacertidae) of the Canarian archipelago : new data for the interpretation of the evolutionary process of the group.- Comparison of genetic variability between ten populations of Canarian lizards (Gallotia galloti complex) sampled on four islands, shows the existence of two well differentiated lineages. The first one groups the populations from the islands of Hierro and Gomera (G. caesaris) and the second those from the islands of Tenerife and La Palma (G. galloti s.str.). The analysis of allelic frequencies, the projection of the individuals on the two principal axes of factorial analysis of correspondences, and the very low viability of offspring support the idea of a differenciation at the specific level between the two lineages (Gallotia galloti s.str. and G. caesaris) and the validity of at least one subspecific taxon per island.

Key words: Lacertidae, Gallotia, Canary archipelago, electrophoresis, hybridization, systematics.

# INTRODUCCIÓN

El complejo *Gallotia galloti* agrupa a los lacértidos de menor talla de las islas occidentales del archipiélago Canario. Estos lagartos se encuentran en las islas de Tenerife, La Gomera, La Palma y El Hierro (Figura 1), así como en varios islotes próximos a las islas principales (Roques de Anaga, Garachico y Salmor Grande). La morfología externa de los individuos del complejo es muy variable entre islas (OUDART, 1839), lo que ha permitido la descripción de numerosos taxones.

La descripción inicial de *Lacerta galloti* para la isla de Tenerife data de 1839 (*cf.* DU-BOIS, 1984) y desde ese momento, la nomenclatura del complejo ha sufrido numerosas modificaciones de las que hemos resumido esquemáticamente las principales en la Tabla 1.

Las últimas revisiones del grupo, todas ellas basadas en métodos tales como la electroforesis de proteínas, la secuenciación o el estudio de fragmentos de restricción de ADN mitocondrial (MAYER & BISCHOFF, 1991; THORPE *et al.*, 1993a,b; GONZÁLEZ *et al.*, 1996) coinciden en señalar la existencia de dos linajes que agrupan a las poblaciones de

La Gomera y El Hierro, por un lado, y de Tenerife y La Palma, por otro. Estos resultados han sido utilizados desde entonces como un ejemplo característico de un modelo de colonización que se ajusta correctamente a la evolución geológica del archipiélago cana-rio (cf. MAYER & BISCHOFF, 1991; THORPE et al., 1993a,b; LÓPEZ-JURADO & MATEO, 1995), en los que las poblaciones de las islas de origen más reciente, como La Palma y El Hierro, son genética y morfológicamente más parecidas a las de la isla antigua geográficamente más próxima. Sin embargo, estos difieren sensiblemente trabajos en la interpretación del número de taxones válidos dentro del complejo. Así, mientras que THORPE et al. (1993a,b) sugieren la existencia de sólo dos subespecie (una por cada una de los linajes), MAYER & BISCHOFF (1991) y GONZÁLEZ et al. (1996) admiten al menos una subespecie por cada una de las islas donde está presente.

El trabajo que presentamos a continuación, basado en el análisis electroforético de proteínas y en la viabilidad de los cruzamientos entre individuos de uno y otro linaje, aporta información inédita sobre la evolución

**Tabla 1:** Esquema de la evolución de la nomenclatura en el complejo *Gallotia galloti* desde 1839 hasta nuestros días. **Table 1:** Schematic history of the nomenclatural evolution of the *Gallotia galloti* complex since 1839 until nowadays

| nowadays.            |                |                                     | 4                   | L . Dalaas     | C                | ELTI:                  |
|----------------------|----------------|-------------------------------------|---------------------|----------------|------------------|------------------------|
|                      | - Arrent Start | Tenerite                            | Anaga de Fuera      | La Palma       | Gomera           | El Hierro              |
| Lehrs                | 1914           | L. galloti                          |                     |                |                  | L. caesaris            |
| Boettger &<br>Müller | 1914           | L. g. galloti                       |                     | L. g. palmae   | L. g. gomerae    | L. g. caesaris.        |
| Boulenger,           | 1920           | L. g. galloti                       |                     | L. g. palmae   | L. c. gomerae    | L. c. caesaris         |
| Mertens,             | 1934           | L. g. galloti                       |                     | L. g. palmae   | L. g. gomerae    | L. g. caesaris.        |
| Arnold               | 1973           |                                     | separación de Lacer | ta en un nuevo | género: Gallotia | 7                      |
| Bischoff             | 1982           | Sur de la isla :<br>G. g. galloti   |                     | G. g. palmae   | G. g. gomerae    | G. g. caesaris.        |
|                      |                | Norte de la isla<br>G. g. eisentrau | :<br>ti             |                |                  |                        |
| Martín               | 1985           |                                     | G. g. insulanagae   |                |                  |                        |
| Thorpe et al.        | 1993b          | <b>←</b>                            | G. g. galloti       | $\rightarrow$  | ← G.g.a          | caesaris $\rightarrow$ |
| del grupo cor        | la que         | nretendemos                         | larificar el can    | G stehlini)    | siguiendo los    | resultados de          |

del grupo con la que pretendemos clarificar el proceso evolutivo del complejo, así como el número y la categoría de los taxones que forman parte de él.

#### **MATERIAL Y MÉTODOS**

# Electroforesis de proteínas

Se han utilizado en los análisis electroforéticos 203 lagartos procedentes de 10 poblaciones localizadas en las cuatro islas mayores (Figura 1 y Tabla 1). La muestra incluye lagartos de cinco de las seis subespecies descritas hasta ahora (sólo falta *Gallotia galloti insulanagae*, una subespecie microinsular muy parecida morfológica y genéticamente a la subespecie *G. g. eisentrauti*, ver GONZÁLEZ *et al.*, 1996).

Las electroforesis han sido realizadas sobre gel de poliacrilamida con muestras de sangre y extractos de hígado. Se han podido interpretar correctamente treinta loci, de los que 18 eran polimórficos (Tabla 2). A partir de las frecuencias alélicas (Tabla 3) se han calculado las distancias genéticas medias de Nei  $(D_N)$  (NEI, 1975) entre poblaciones y subespecies (Tabla 4a). Estos valores de  $D_{N}$ entre pares han permitido construir dos árboles diferentes: (1) un dendrograma (UPGMA) (Figura 2a), para el que se ha calculado el error en los nodos (NEI et al., 1985), y sobre el que hemos añadido en trazo fino y a modo comparativo las ramas correspondientes a otras especies del género Gallotia (G. atlantica y G. stehlini), siguiendo los resultados de LÓPEZ-JURADO et al. (1987) y obtenidos a partir de un estudio realizado con los mismos loci; y (2) un árbol filogenético construido según el método de "neighbor-joining" (SAITOU & NEI, 1987). Para una mejor visua-



**Figura 1.-** Origen geográfico de las poblaciones muestreadas: Isla de El Hierro: 1. Frontera (24 individuos), 2. Sabinosa (5 ind.); Isla de La Gomera: 3. Hermigua (11 ind.), 4. Puntallana (28 ind.), 5. Valle Gran Rey (9 ind.), 6. Playa Santiago (16 ind.); Isla de Tenerife: 7. Bajamar (33 ind.), 8. Médano (32 ind.); Isla de La Palma: 9. Barlovento (19 ind.), 10. Los Llanos (26 ind.).

**Figure 1.-** Geographical origin of the sampled populations. See spanish caption for number correspondences.

Tabla 2: Loci enzimáticos estudiados, número de alelos, número de la Comisión internacional de nomenclátura enzimática (ECN). La letra S después del nombre del locus indica que ha sido obtenido de sangre, el resto lo han sido de hígado. Los numeros entre corchetes hacen referencía a la técnica utilizada en cada caso, descritas detalladamente en los artículos de: [1] DAVIS (1964), [2] ORSTEIN (1964), [3] HARRIS & HOPCKINSON (1977) y [4] HAMES & RICKWOOD (1981).

**Table 2:** List of studied enzymatic loci, number of alleles, n° of Enzymatic Comission of Nomenclature. The letter S after a locus name means that it is derived from blood, the others proceed in liver extracts. Numbers between brackets send to references of used technics (see spanish caption).

| Loci | n° de al    | elos         | N° ECN      | Técnica      |
|------|-------------|--------------|-------------|--------------|
| 1    | LDH-1       | (1)          | 1.1.1.27    | [1, 2, 3, 4] |
| 2    | LDH-2       | (2)          | "           |              |
| 3    | MDH-1       | (2)          | 1.1.1.37    | [4]          |
| 4    | MDH-2       | (2)          | "           | "            |
| 5    | PGD         | (2)          | 1.1.1.43    | [3]          |
| . 6  | GDH         | (4)          | 1.1.1.47    | [1, 2]       |
| 7    | ME-1        | (1)          | 1.1.1.40    | [4]          |
| 8    | <i>ME-2</i> | (3)          | н           |              |
| 9    | ICD-1       | (1)          | 1.1.1.42    | [1, 2, 3, 4] |
| 10   | ICD-2       | (1)          | "           | "            |
| 11   | DIA-1       | (4)          | 1.6.4.3     | [3]          |
| 12   | DIA-2       | (3)          | 1.6.4.3     | [3]          |
| 13   | CAT         | (2)          | 1.11.1.6    | [1, 2]       |
| 14   | SOD-1       | (1)          | 1.15.1.1    | [1, 2, 3]    |
| 15   | SOD-2       | (1)          |             | "            |
| 16   | ATA-1       | (1)          | 2.6.1.1     | [1, 2, 3]    |
| 17   | ATA-2       | (1)          | "           | "            |
| 18   | GPT-1       | (1)          | 2.6.1.2     | [1, 2, 3]    |
| 19   | ES-1        | (2)          | 3.1.1.1     | [1, 2]       |
| 20   | <i>ES-2</i> | (3)          | "           |              |
| 21   | ES-3        | (2)          | "           |              |
| 22   | ES-4        | (4)          | "           |              |
| 23   | <i>ES-5</i> | (6)          | н           |              |
| 24   | a-Chol      | S (6)        | 3.1.1.7     | [1, 2]       |
| 25   | b-Chol      | S (2)        | 3.1.1.8     | [1, 2]       |
| 26   | ALP         | (1)          | 3.1.3.1     | [1, 2]       |
| 27   | FH          | (1)          | 4.2.1.2     | [1, 2]       |
| 28   | Hb          | <b>S</b> (1) |             | [1, 2, 3]    |
| 29   | CA          | (4)          | <del></del> | [2]          |
| 30   | Albúmina    | <b>S</b> (5) | -           | [1,2]        |

lización hemos representado este árbol disponiendo las poblaciones según su localización geográfica (Figura 2b).

También se ha estudiado mediante la

aplicación de análisis factorial de correspondencias (AFC) la importancia de cada uno de los alelos en la diferenciación de las poblaciones. Los cálculos han sido efectuados código alélico disjunto (matriz de en presencia-ausencia, en la que cada columna corresponde a cada uno de los alelos), y a partir del programa "BIOMECO" (LEBRETON et al., 1990). Esta matriz viene a ser una "falsa" tabla de contingencia a la que puede aplicarsele el AFC, siempre y cuando no se dé la misma importancia a la tasa de inercia de los ejes factoriales ya que entonces se hacen muy bajos. Tras la eliminación de los alelos raros (aquellos que presentan una frecuencia inferior al tres por ciento: ES-5<sup>e</sup>, ES-5<sup>t</sup>, y Cat<sup>b</sup>) se obtiene una representación gráfica satisfactoria en la que ningún valor propio representa más del 46% de la inercia total (100/[[54 - 17]/17] = 46). Según ésto, el 34.9 % del eje 1 (Figura 3 [rectángulo grande]) sería comparable a un resultado del 76 % de un AFC "clásico".

#### Hibridación en cautividad

Las experiencias de hibridación fueron llevadas a cabo durante los años 1995, 1996 y 1997 en cuatro terrarios de grandes dimensiones en cada uno de los cuales se disponían diez machos y diez hembras. Los dos primeros terrarios se utilizaron como controles y contenían exclusivamente individuos de una única isla (machos y hembras del sur de Tenerife en el primero, y de La Gomera en el segundo). En el tercer terrario se dispusieron machos de La Gomera y hembras del sur de Tenerife, mientras que en el cuarto los machos eran del sur de Tenerife y las hembras de La Gomera. Los lagartos disponían de alimento ad libitum y estaban sometidos a temperaturas próximas a los  $25^{\circ}$ C (±  $2^{\circ}$ C), con ciclos de doce horas de luz al día. Los sitios de puesta eran verificados a diario y los huevos traspasados inmediatamente a una incubadora.

# RESULTADOS

#### Electroforesis de proteínas

Las frecuencias alélicas por subespecie de los loci polimórficos y las tasas de heterocigosidad media calculada (± errores) (FER-GUSON, 1980) figuran en la Tabla 3.

Las representaciones gráficas (Figs. 2a y 2b) demuestran la existencia de dos linajes principales. El primero reúne las subespecies presentes en El Hierro: (*G. c. caesaris*) y

**Tabla 3:** Frecuencias alélicas por subespecie de los 18 loci polimórficos estudiados. CAE = caesaris; GOM = gomerae; EIS = eisentrauti; GAL = galloti; PAL = palmae. Los diferentes alelos de un mismo locus se han señalado con letras siguiendo una gradación cátodo-ánodo. Los asteriscos señalan alelos de loci diagnósticos entre dos grupos.

**Table 3:** Allele frequency of 18 polymorphic studied loci in the five considered subspecies. CAE = caesaris; GOM = gomerae; EIS = eisentrauti; GAL = galloti; PAL = palmae. The different alleles of a same locus are referenced with letters following a cathode-anode gradation. Asteriscs: diagnostic loci between groups.

|             | Especie  |   | <i>G. c</i> | aesaris |        | G. galloti |          |  |
|-------------|--|---|-------------|---------|--------|------------|----------|--|
|             | Origen (Islas)                                     |   | Hierro      | Gomera  | Tene   | rife       | La Palma |  |
|             | Subespecie   |   | CAE         | GOM     | EIS    | GAL        | PAL      |  |
|             | Loci y alelos                                      |   | n = 20      | n = 64  | n = 33 | n = 32     | n = 45   |  |
| 1           | LDH-2  | а | 1.00        | 0.68    | -      | -          | -        |  |
|             |  | b | -           | 0.32    | 1.00   | 1.00       | 1.00     |  |
| 2           | MDH-1  | a | 1.00        | 0.90    | -      | -          | -        |  |
|             |  | b | -           | 0.10    | 1.00   | 1.00       | 1.00     |  |
| 3           | MDH-2  | а | 1.00        | 1.00    | -      | -          | -        |  |
|             |  | b | -           | -       | * 1.00 | 1.00       | 1.00     |  |
| 4           | <i>ME-2</i>  | а | 1.00        | 0.91    | -      | -          | -        |  |
|             |  | b | -           | 0.09    | 1.00   | 1.00       | 0.97     |  |
|             |  | С | -           | -       | -      | -          | 0.03     |  |
| 5           | PGD  | a | 1.00        | 1.00    | 0.53   | 1.00       | 1.00     |  |
|             |  | b | -           | -       | 0.47   | -          | -        |  |
| 6           | GDH  | a | 0.86        | 1.00    | 1.00   | 0.89       | 1.00     |  |
|             |  | b | 0.14        | -       | -      | -          | -        |  |
|             |  | С | -           | -       | -      | 0.06       | -        |  |
|             |  | d | -           | -       | -      | 0.05       | -        |  |
| 7           | DIA-1  | a | 1.00        | 1.00    | 0.59   | 0.59       | 0.31     |  |
|             |  | b | -           | -       | -      | 0.30       | -        |  |
|             |  | С | -           | -       | -      | 0.11       | -        |  |
|             |  | d | -           | -       | 0.41   | -          | 0.69     |  |
| 8           | DIA-2  | a | 0.67        | 0.97    | 1.00   | 1.00       | 0.81     |  |
|             |  | b | 0.33        | 0.03    | -      | -          | -        |  |
|             | x  | С | -           | -       | -      | -          | 0.19     |  |
| 9           | CAT  | а | 1.00        | 1.00    | 1.00   | 1.00       | 0.99     |  |
| 17 - 1624 - | 501+1040- DO                                       | b | -           | -       | -      | -          | 0.01     |  |
| 10          | ES-1   | а | 1.00        | 1.00    | 1.00   | 1.00       | -        |  |
|             |  | b | -           | -       | -      | -          | 1.00     |  |
| 11          | <i>ES-2</i>  | а | 0.86        | 0.93    | 0.65   | 0.92       | 0.96     |  |
|             |  | b | 0.14        | 0.07    | 0.35   | 0.08       | -        |  |
|             |  | С | -           | -       | -      | -          | 0.04     |  |
| 12          | ES-3   | a | 0.40        | 0.95    | 0.58   | 0.61       | 0.98     |  |
|             |  | b | 0.60        | 0.05    | 0.42   | 0.39       | 0.02     |  |
| 13          | ES-4   | a | 0.91        | 1.00    | -      | 0.09       | -        |  |
|             |  | b | -           | -       | 0.83   | 0.91       | 0.96     |  |
|             |  | с | 0.09        | -       | -      | -          | -        |  |
|             |  | d | -           | -       | 0.17   | -          | 0.04     |  |
| 14          | ES-5   | a | 0.96        | 1.00    | 0.94   | -          | 0.98     |  |
|             |  | b | -           | -       | -      | 0.98       | -        |  |
|             |  | С | -           | -       | 0.06   | -          | -        |  |
|             |  | d | 0.04        | -       | -      | -          | -        |  |
|             |  | e | -           | -       | -      | -          | 0.02     |  |
|             | an the first many states and the second states and | f | -           | -       | -      | 0.02       | -        |  |

|               | Especie                      | G. caesaris |               |        |   |   | G. galloti |        |          |  |  |  |
|---------------|------------------------------|-------------|---------------|--------|---|---|------------|--------|----------|--|--|--|
|               | Origen (Islas)<br>Subespecie |             | Hierro Gomera |        |   |   | Ten        | erife  | La Palma |  |  |  |
|               |                              |             | CAE           | GOM    |   |   | EIS        | GAL    | PAL      |  |  |  |
| Loci y alelos |                              |             | n = 20        | n = 64 |   |   | n = 33     | n = 32 | n = 45   |  |  |  |
| 15            | a-Chol                       | a           | -             | -      |   | * | 0.79       | 0.94   | 1.00     |  |  |  |
|               |                              | b           | 1.00          | 0.95   | * |   | -          | -      | -        |  |  |  |
|               |                              | С           | -             | -      |   | * | 0.09       | 0.06   | -        |  |  |  |
|               |                              | d           |               | -      |   | * | 0.08       | -      | -        |  |  |  |
|               |                              | e           | -             | -      |   | * | 0.04       | -      | -        |  |  |  |
|               |                              | f           | -             | 0.05   | * |   | -          | -      | -        |  |  |  |
| 16            | b-Chol                       | a           | -             | -      |   |   | 1.00       | 0.89   | 1.00     |  |  |  |
|               |                              | b           | 1.00          | 1.00   |   |   | -          | 0.11   | -        |  |  |  |
| 17            | CA                           | a           | 0.13          | -      |   |   | -          | 1.00   | -        |  |  |  |
|               |                              | b           | 0.87          | -      |   |   | -          | -      | -        |  |  |  |
|               |                              | с           | -             | 1.00   |   |   | -          | -      | -        |  |  |  |
|               |                              | d           | -             | -      |   |   | 1.00       | -      | 1.00     |  |  |  |
| 18            | Albúmina                     | a           | -             | -      |   |   | -          | -      | 1.00     |  |  |  |
|               |                              | b           | -             | 0.43   |   |   | 0.70       | 1.00   | -        |  |  |  |
|               |                              | С           | -             | -      |   |   | 0.30       | -      | -        |  |  |  |
|               |                              | d           | 1.00          | 0.48   |   |   | -          | -      | -        |  |  |  |
|               |                              | e           | and a star    | 0.09   |   |   | -          | -      | -        |  |  |  |
| Coef. de      | heterocigosidad              |             | 0.062         | 0.056  |   |   | 0.103      | 0.061  | 0.035    |  |  |  |
| calcul        | ada media (H)                |             |               |        |   |   |            |        |          |  |  |  |
| curcun        | $\pm  \text{error}$          |             | ±0.024        | ±0.024 |   |   | ±0.034     | ±0.025 | ±0.017   |  |  |  |

La Gomera (G. c. gomerae), mientras que la segunda agrupa a las de Tenerife (G. g. galloti y G. g. eisentrauti) y La Palma (G. g. palmae). La separación de los dos linajes se debe a la existencia de dos loci diagnósticos (MDH-2 y a-Chol), y a diferencias determinadas por la alternancia de frecuencias alélicas de otros siete loci (LDH-2, MDH-1, ME-2, ES-4, b-Chol, CA y Alb). Entre estos últimos, tres (ES-4, b-Chol y CA) son diagnósticos para G. caesaris ssp. y las subespecies eisentrauti y palmae de G. galloti, y otros tres lo son para G. galloti ssp. y la subespecie nominal de G. caesaris (LDH-2, MDH-1, y Alb) (ver Tabla 1 y Figura 3).

Dentro de cada especie también se encuentran loci cuyos alelos permiten diferenciar subespecies. Así, el alelo CA<sup>c</sup> no se encuentra más que en *G. c. gomerae*, ES-5<sup>b</sup> es exclusivo de *G. g. galloti* del sur de Tenerife, Alb<sup>a</sup> no se encuentra más que en *G. g. palmae* y CA<sup>d</sup> es propio de *G. g. eisentrauti* y *G. g. palmae*.

Cuando agrupamos a los lagartos por subespecies las distancias de Nei  $(D_N)$  (NEI, 1975) (Tabla 4b) varían entre 0.060 (*G. c. caesaris - G. c. gomerae*) y 0.467 (*G. c.* 

*caesaris* - *G. g. palmae*). Dentro de una misma isla (Tabla 4a), los valores de  $D_N$  nunca exceden 0.045 (*G. c. gomerae*), salvo en Tenerife, donde la distancia genética entre las poblaciones del norte y del sur de la isla es de 0.093. Un análisis de regresión muestra correlaciones muy significativas de estos valores con los obtenidos a partir del estudio de fragmentos de seis pares de bases (r = 0.90\*\*\*) y de fragmentos de restricción Hae III y Mva I (r = 0.91\*\*\*) (THORPE *et al.*, 1993a,b), lo que viene a demostrar una fuerte coherencia entre los resultados de estos dos trabajos y el nuestro.

El conjunto de esta diferenciación genética entre los grupos subespecíficos estudiados se explica más explícitamente mediante la proyección de los individuos sobre los planos principales del AFC (Figura 3). La proyección (a) del conjunto de los especímenes (Figura 3, rectángulo grande) separa a los lagartos tizones en cuatro nubes diferentes: a la izquierda del eje 1 se encuentran las subespecies de *G. galloti* s. st. (islas de Tenerife y La Palma), correctamente diferenciadas a su vez en el eje 2; a la derecha del eje 1 una nube engloba las dos subespecies



**Figura 2.- a** : Dendrograma UPGMA construido a partir de las distancias de Nei ( $D_N$ ). Trazo grueso: relaciones entre las cinco subespecies estudiadas en este trabajo; trazo fino: relación de las especies estudiadas con otras especies del género, según LOPEZ JURADO *et al.* (1987) (el número de individuos y los valores de <sub>N</sub> viene dado entre paréntesis). Los rectángulos dibujados contienen los errores estimados en los nodos (NEI *et al.*, 1985). **b** : Arbol filogenético no enraizado construido según el método de *neighbour-joining* (SAITOU & NEI, 1987) y representado en función de la disposición geográfica de las islas. Dentro de los óvalos se ha incluido el número dado a cada población (ver Figura 1); las cifras indicadas junto a cada rama indica la Distancia multiplicada por mil.

**Figure 2.- a** : Dendrogram UPGMA elaborated from Nei's mean coefficients of genetic distance  $(D_N)$  showing the relationships between the five presently studied subspecies (bold lines) with other species of the genus (fine lines, names and values between brackets) under data from LOPEZ JURADO *et al.*, 1987. Rectangles contain standard errors of branching points (NEI *et al.*, 1985). **b**: Unrooted phylogenetic tree builded with the neighbour-joining method (SAITOU & NEI, 1987) and presented as a function of the geographic disposition of the islands. The numbers inside of the ovals are those of the samples (see Figure 1); the numbers beside the branches are the distance values multiplicated by thousand.

de *G. caesaris*. Un AFC aplicado sólo sobre los representantes de la especie *G. caesaris* (Figura 3, rectángulo pequeño) da más precisión a nuestros resultados y muestra que las dos subespecies descritas están correctamente diferenciadas por el eje 1 (las cuatro localidades de *G. c. gomerae* a la izquierda, y las dos de *G. c. caesaris* a la derecha).

A pesar de que el tamaño muestral utilizado en este trabajo es relativamente elevado, no se han encontrado diferencias significativas en las tasas de heterocigosidad de los diferentes taxones estudiados (Tabla 3), un hecho que no nos permite sacar conclusiones al respecto. Sin embargo, podemos avanzar que el índice polimorfismo (porcentaje de de loci polimórficos sobre el total) alcanza valores del 23% en los lagartos de la isla de El Hierro y el 27% en las demás poblaciones estudiadas, unos valores muy parecidos a los obtenidos con loci diferentes por PASTEUR & SALVIDIO (1985) para poblaciones de este mismo

complejo.

# Hibridación en cautividad

En la Tabla 5 se han resumido los resultados preliminares de las pruebas de hibridación hechas en cautividad. El hecho más espectacular reflejado en esta tabla consiste en que los cruzamientos interinsulares sólo son productivos en un sentido, ya que en el terrario 4 las hembras de La Gomera son sistemáticamente devoradas por los machos de Tenerife, siempre de mucho mayor tamaño. A pesar de su espectacularidad los últimos resultados descritos no han sido incluidos en el análisis de viabilidad de híbridos.

En los dos primeros terrarios el número de puestas y de huevos fue sensiblemente superior al del terrario con hembras de Tenerife y machos de La Gomera (ANOVA:  $F_{2,6} = 185.9^{**}$ ). También se detectaron diferencias significativas en sus respectivas tasas de eclosión previamente transformadas **Tabla 4: a-** Valores de las distancias genéticas medias de Nei ( $D_N$ ) entre las diferentes poblaciones muestreadas. Se han subrayado los mayores valores intrainsulares (subrayado simple: intrasubespecífica; subr. doble: intersubespecífica). **b-** Sobre la diagonal, valores de la varianza de  $D_N$  (NEI *et al.*, 1985) entre pares de las cincos subespecies estudiadas. Debajo de la diagonal se indican los valores de  $D_N$  entre estas subespecies y, entre paréntesis, los valores de distancia evolutiva dados por THORPE *et al.* (1993a, 1993b). Todos los valores han sido multiplicados por 1000.

**Table 4: a-** Values of Nei's mean coefficients of genetic distance  $(D_N)$  between all the sampled populations. The greatest intra-insular values are underlined (single: intrasubspecific; twofold: intersubspecific). **b-** Above the diagonal, values of the <sub>N</sub> variances (NEI *et al.*, 1985) between each pair of the five studied subspecies. Below the diagonal, values of  $D_N$  among those subspecies with, on the inferior line and between brackets, the values of evolutionary distances published by THORPE *et al.* (1993a, 1993b). All values were multiplicated by thousand.

|                             |       |          | and the second se | and the second se |          |            |           | 1.0000 | and the second se | and the second se |    |  |
|-----------------------------|-------|----------|---|---|----------|------------|-----------|--------|---|---|----|--|
| G.g.caesaris                | 1     | *        |   |   |          |            |           |        |   |   |    |  |
|                             | 2     | 0.013    | *   |   |          |            |           |        |   |   |    |  |
| G.g.gomerae                 | 3     | 0.057    | 0.074   | *   |          |            |           |        |   |   |    |  |
|                             | 4     | 0.084    | 0.101   | 0.019   | *        |            |           |        |   |   |    |  |
|                             | 5     | 0.056    | 0.076   | 0.001   | 0.022    | *          |           |        |   |   |    |  |
|                             | 6     | 0.070    | 0.088   | 0.021   | 0.045    | 0.022      | *         |        |   |   |    |  |
| G.g.eisentrauti             | 7     | 0.398    | 0.409   | 0.374   | 0.298    | 0.377      | 0.404     | *      |   |   |    |  |
|                             | 8     | 0.387    | 0.399   | 0.361   | 0.283    | 0.387      | 0.387     | 0.093  | *   |   |    |  |
| G.g.galloti                 | 9     | 0.447    | 0.473   | 0.419   | 0.353    | 0.424      | 0.421     | 0.089  | 0.166   | *   |    |  |
| G.g.palmae                  | 10    | 0.471    | 0.498   | 0.440   | 0.374    | 0.446      | 0.442     | 0.099  | 0.181   | 0.004   | *  |  |
|                             |       | 1        | 2   | 3   | 4        | 5          | 6         | 7      | 8   | 9   | 10 |  |
|                             |       | Hie      | erro  |   | Gom      |            | era Ten   |        |   | enerife La Palma  |    |  |
| a▲ b▼                       |       | G.g.c    | aesaris   | G.g.go  | merae    | G.g.eise   | entrauti  | G.g.g  | alloti  | G.g.palmae  |    |  |
| G.g.caesaris                | (1-2) |          | *   | 4   | 5        | 12         | 25        | 130    |   | 141   |    |  |
| G.g.gomerae                 | (3-6) | 60(8-16) |   | *   |          | 112        |           | 116    |   | 126   |    |  |
| G.g.eisentrauti             | 7     | 388(4    | 41-55)  | 320(3   | 1-46)    | *          |           | 58     |   | 56  | )  |  |
| G.g.galloti                 | 8     | 411(3    | 38-55)  | 341(2   | .8-32)   | 95(15-9.2) |           | *      |   | 79  |    |  |
| G.g.palmae (9-10) 467(33-53 |       | 33-53)   | 388(2   | 4-44)   | 91(6-12) |            | 171(8-18) |        | *   |   |    |  |

(Arcocoseno del número de huevos eclosionados sobre el número total de huevos puestos), ya que si en los primeros casos siempre se superó el 90 %, en el tercero nunca se obtuvieron tasas por encima del 35 % (ANOVA de 1 via entre cruces:  $F_{2,6} = 382.3^{**}$ ).

Del total de individuos nacidos durante el año 1995 sólo una hembra llegó a alcanzar el tamaño reproductor, el resto murió antes debido a causas diversas, entre las que cabe destacar el nacimiento de individuos con deformaciones congénitas. A pesar de las numerosas cópulas registradas entre este individuo y machos procedentes de la isla de La Gomera nunca se han obtenido puestas.

Estos resultados sugieren que entre los dos linajes del complejo *Gallotia galloti*, puestos

de manifiesto mediante electroferesis de proteinas, existen barreras reproductivas de suficiente nivel para que sean consideradas dos especies diferentes.

# **DISCUSIÓN**

Un primer análisis de los resultados obtenidos mediante electroforesis de proteinas confirma las filogenias propuestas en la serie de trabajos publicados por THORPE *et al.* (1993a,b, 1994) sobre el complejo *Gallotia galloti*, ya que pone de manifiesto la existencia de dos linajes bien diferenciados: uno que incluye a los lagartos de las islas de Tenerife y La Palma y otro que reune a los de La Gomera y El Hierro (ver Figura 2 y THORPE *et al.* 1993a,b, 1994). Sin embargo, el

**Tabla 5:** Resultados brutos obtenidos durante tres años de reproducción y cruzamiento entre linajes en cautividad. **Table 5:** Results of three years breedings and crossbreedings in captivity.

| able 5. Results of three years breedings and crossoreedings in captivity. |     |                                     |        |      |                                     |        |      |                    |        |      |                    |      |      |  |
|---|-----|-------------------------------------|--------|------|-------------------------------------|--------|------|--------------------|--------|------|--------------------|------|------|--|
| Hibridación   |     | ♂ G.c.gomerae<br>x<br>© G.c.gomerae |        |      | ♂ G.g.galloti<br>x<br>° G.g.galloti |        |      | ♂ G                | .c.gom | erae | ♂ G.g.galloti      |      |      |  |
|   |     |                                     |        |      |                                     |        |      | X<br>° C a galloti |        |      | X<br>° C c comarca |      |      |  |
|   |     |                                     | .c.gom | erue | + (                                 | J.g.gu | 1011 | + •                | J.g.gu | 1011 | + G.c.gomerue      |      |      |  |
| ai  | ños | 1995                                | 1996   | 1997 | 1995                                | 1996   | 1997 | 1995               | 1996   | 1997 | 1995               | 1996 | 1997 |  |
| N° de puestas   |     | 38                                  | 38     | 35   | 31                                  | 28     | 29   | 9                  | 11     | 11   | 0                  | 0    | -    |  |
| N° de huevos puestos  |     | 91                                  | 95     | 89   | 137                                 | 122    | 127  | 39                 | 33     | 31   | -                  | -    | -    |  |
| N° de huevos eclosionad   | los | 86                                  | 92     | 89   | 128                                 | 113    | 124  | 12                 | 9      | 7    | -                  | -    | -    |  |
| Porcentajes de éxito  |     | 94.5                                | 96.8   | 100  | 93.4                                | 92.6   | 92.6 | 30.8               | 27.3   | 22.6 | 0                  | 0    | -    |  |
|   |     |                                     |        |      |                                     |        |      |                    |        |      |                    |      |      |  |

relativamente elevado valor de  $D_N$  obtenido entre linajes y entre islas y los resultados obtenidos con los cruzamientos en cautividad permiten una interpretación sistemática diferente a la que se sugiere en los estos trabajos.

Aunque la distancia genética media observada entre los dos linajes del complejo  $(D_N = 0.35)$  es inferior a la obtenida a partir de los mismos métodos y loci entre otras especies del mismo género [entre Gallotia stehlini y G. *atlantica* es igual a 0.57 y entre éstas dos y G. galloti es de 0.65 y 0.75, respectivamente (LÓPEZ-JURADO et al., 1987)], el valor de  $D_N$ resulta ser suficientemente elevado como para no descartar la separación específica entre ambas (ver AYALA, 1975; GUILLAUME, 1989; MATEO et al., 1996). La bibliografía nos ofrece numerosos ejemplos en los que la distancia genética entre dos especies resulta ser inferior al valor que alcanzado entre los dos linajes del complejo estudiado. En la familia Lacertidae, por ejemplo, algunos estudios realizados con técnicas similares (aunque con diferentes loci) entre los pares de especies Lacerta viridis-L. agilis, Podarcis muralis-P. melisellensis o Lacerta lepida-L. *pater* revelan valores de  $D_N$  muy próximos o inferiores a los obtenidos en este trabajo con los dos "linajes" de lagartos tizones (MAYER & TIEDEMANN, 1982; GUILLAUME & LANZA, 1982; MATEO et al., 1996).

Entre los lacértidos una unidad de  $D_N$ corresponde aproximadamente a un periodo de tiempo comprendido entre 17.5 y 19 millones de años (MA) (BUSACK, 1986; GUILLAUME, 1989; MATEO *et al.*, 1996). Si consideramos que este calibrado del reloj molecular es también válido para el complejo *Gallotia galloti*, la separación de las dos estirpes debió tener lugar hace aproximadamente unos 7 u 8 MA, un momento en el que la mitad oriental del archipiélago canario estaba formada sólo por tres islas de pequeño tamaño (La Gomera, el oeste de la actual isla de Tenerife, o isla de "Teno" y el noreste de Tenerife, o isla de "Anaga"), y ni La Palma, ni El Hierro habían emergido aún (ver ANGUITA & HERNAN, 1975).

Evidentemente, un valor elevado de  $D_N$  no tiene porqué indicar obligatoriamente una separación específica entre grupos (ver GUILLAUME, 1989), pero de lo que no cabe duda es que pone de manifiesto diferencias importantes a nivel genético que, como ocurre entre los lagartos de Tenerife y La Gomera, pueden redundar sobre el comportamiento reproductor y sobre la viabilidad de los híbridos. El bajo número de puestas y huevos registrado en los cruces entre individuos de uno y otro linaje, su no menos baja tasa de eclosión, la elevada tasa de mortalidad postnatal y las evidencias de esterilidad en la única hembra híbrida que ha alcanzado la edad sugieren también una separación específica entre uno y otro linaje. De hecho, el escaso éxito de los cruzamientos entre lagartos de La Gomera y de Tenerife resulta similar al que se ha descrito para otros cruces intragenéricos en especies de lacértidos; por ejemplo, los cruces entre Lacerta viridis y L. agilis, entre L. viridis y L. strigata o entre Lacerta lepida y L. pater aunque posibles, presentan una fuerte tasa de mortalidad perinatal e infertilidad de los híbridos, dos características que respaldan la separación específica (MERTENS, 1956; BISCHOFF, 1973, 1982b).

Los resultados obtenidos por GONZÁLEZ *et al.* (1996) a partir de las secuencias del fragmento 12S rRNA mitocondrial en lagartos del género *Gallotia* también parecen encaminarse en el mismo sentido, ya que en el árbol filogenético construido a partir de esta información, además de dejar separados a los



**Figura 3.-** Rectángulo grande: proyección sobre el plano principal (ejes F1-F2) de un análisis factorial de correspondencias de todos y cada uno de los individuos estudiados y de los alelos que más han contribuido a la formación de los ejes. El tamaño de las flechas corresponde al peso proporcional de cada alelo. Rectángulo pequeño: proyección de los individuos de la especie *Gallotia caesaris* sobre el plano principal (ejes F1-F2) de un analisis factorial de correspondencias. Los grupos subespecíficos han sido señalados en ambas partes de la figura; los símbolos diferencian dentro de una nube las diferentes poblaciones muestreadas del mismo taxón. **Figure 3.-** Great rectangle : Projection upon the principal plan of a factorial analysis of correspondences (axis F1-F2) of all the studied animals and of the most important alleles. The arrows size is proportionnal to the weight of each allele. Little rectangle : Projection upon the principal plan of a factorial analysis of correspondences (axes F1-F2) of the specimens of the species *Gallotia caesaris*. Subspecies are indicated on each side of the figure ; the different symbols correspond to the different sampled populations of the same taxon.

lagartos tizones en dos bloques (Tenerife, La Palma y Roque de Anaga, por un lado, y El Hierro y La Gomera, por otro), interponen entre ambos una tercera rama, la de *Gallotia simonyi*, cuyo estatus específico no ofrece la menor duda. Estos resultados complican ligeramente el panorama del complejo, ya que no serín entonces dos, sino tres las especies que formarían parte del mismo. Pero, en cualquier caso, no nos cabe la menor duda que si GONZÁLEZ *et al.* (1996) hubieran sacado conclusiones taxonómicas éstas no podrían haber ido en otro sentido que en el que nosotros ahora proponemos: el de que *Gallotia galloti* y *G. caesaris* son dos especies diferentes.

Nuestra interpretación en cuanto al número

y localización de las diferentes subespecies de una y otra especie también difiere sustanialmente de las propuestas de THOR-E *et al.* (1993a,b, 1994). Estos autores sosienen que dentro de cada uno de los dos linajes las variaciones inter e intrainsulares corresponden a lo que estos autores denominan *ecogenetics*. Según este razonamiento las subespecies *Gallotia c. gomerae*, *G. g. palmae*, *G. g. eisentrauti* y *G. g. insulanagae* no serían mas que formas ecogenéticas basadas en caracteres convencionales inadecuados.

Nuestros resultados muestran que, dentro de cada una de las dos especies, las diferencias geográficas en la morfología de los lagartos señaladas por autores como LEHRS (1914), BOETTGER & MÜLLER (1914) o BISCHOFF (1982a) vienen acompañadas por diferencias geográficas aloenzimáticas importantes, generalmente poco sujetas a las fuertes presiones selectivas del medio. Por ejemplo, se han detectado loci diagnósticos y frecuencias alélicas muy diferentes entre islas que se reflejan en los resultados de los AFC, y los valores de  $D_N$  entre islas y entre las dos subespecies descritas de la isla de Tenerife son próximos a 0.1, un nivel de diferenciación subespecífica habitual en los lacértidos (ver GUILLAUME, 1989) y que refleja con bastante exactitud la edad de las islas más jóvenes (ANGUITA & HERNAN, 1975).

Tenerife, En donde según BIS-CHOFF (1982a) habría dos subespecies diferentes, las poblaciones del norte y del sur de la isla presentan igualmente algunos alelos diagnósticos y valores de  $D_N$  próximos a 0.1. Estos resultados, que además coinciden con los de PASTEUR & SALVIDIO (1985), sugieren igualmente una separación de los taxones a nivel subespecífico. Reconocemos, sin embargo, que nuestras muestras, tomadas en sólo dos puntos de la isla (poblaciones 7 y 8, Figura 1), no nos permiten contradecir con certeza los alegatos de una variación clinal sugeridos por BAEZ Y THORPE (1985) y BAEZ (1987).

Desde el punto de vista morfológico todas subespecies del las complejo son perfectamente diferenciables entre sí (THORPE, 1985): una prueba de determinación a ciegas de 684 lagartos del complejo depositados en la colección herpetológica de la Estación Biológica de Doñana y siguiendo los criterios de identificación expuestos por LEHRS (1914), MERTENS (1934), BISCHOFF (1982a) y DUBOIS (1984) dio como resultado un 93.1 % de aciertos (637 ejemplares correctamente determinados).

# CONCLUSIONES

La aplicación del método de estudio por electroforesis de proteínas al complejo *Gallotia galloti*, y los primeros datos de hibridación entre lagartos de Tenerife y La Gomera nos han permitido:

1- Confirmar la existencia de dos linajes principales dentro del complejo, el primero que agrupa las poblaciones de las islas de Tenerife y La Palma, y el otro a las de El Hierro y La Gomera.

2- Ver que las elevadas distancia de Nei entre linajes (próximas a 0.4) vienen acompañadas por una evidencias claras de inviabilidad genética de los híbridos, por lo que estimamos que la diferenciación entre *Gallotia galloti* y *Gallotia caesaris* es de nivel específico.

3- Mostrar que las subespecies Gallotia galloti galloti, G. g. palmae, G. caesaris caesaris y G. c. gomerae presentan diferencias aloenzimáticas que sobrepasan ampliamente el nivel de "formas ecogenéticas", lo que justifica el mantenimiento de su estatus subespecífico (las características de la muestra de Tenerife nos impide ser categóricos en la separación entre G. g. galloti y G. g. eisentrauti, pero los resultados apoyan esta hipótesis).

# Agradecimientos

Este trabajo no hubiera sido posible sin la inestimable ayuda de Arturo Martínez, cuya tenacidad y habilidad en el manejo de saurios en cautividad ha permitido realizar las hibridaciones descritas a lo largo del trabajo.

# REFERENCIAS

- ANGUITA, F. & HERNAN, F. (1975): A propagating fracture model versus a hot spot origin for the Canary Islands. *Earth Planet. Sc. Lett.*, 27:11–19.
- ARNOLD, E.N. (1973): Relationships of the palearctic lizards assigned to the genera *Lacerta*, *Algyroides*, and *Psammodromus* (Reptilia, Lacertidae). *Bull. brit. Mus. nat. Hist.* (Zool.), 25:291–366.
- AYALA, F. (1975): Genetic differentiation during the speciation process. *Evol. Biol.*, 8:1-78.
- BAEZ, M. (1987): Caractères liés à l'insularité de la faune de l'archipel des Canaries. *Bull. Soc. zool. Fr.*, 112:143–152.
- BAEZ, M. & THORPE, R. (1985): Microevolution of the lizard *Gallotia* galloti within the island of Tenerife. Bonn. zool. Beitr., 36:513–515.
- BISCHOFF, W. (1973): Lacertenbastarde II. Zool. Garden N.F. Leipzig, 43:278-291.
- BISCHOFF, W. (1982a): Die innerartliche Gliederung von *Gallotia galloti* (Duméril et Bibron, 1839) auf Teneriffa, Kanarische Inseln. *Bonn. zool. Beitr.*, 33: 363–382.

- BISCHOFF, W. (1982b): Zur frage der Taxonomischen stellung europaïscher und nordwestafrikanischer Perleidechse (Sauria, Lacertidae, *Lacerta lepida*-gruppe). *Amphibia-Reptilia* 2:357-368.
- BOETTGER, C.R. & MÜLLER, L. (1914): Preliminary notes on the local races of some canarian lizards. *Ann. Mag. Nat. Hist.* 14: 67–78.
- BOULENGER, G.A. (1920): Monograph of the Lacertidae. Vol. I. Trust. Brit. Mus. ed., London, 362 pp.
- BUSACK, S.D. (1986): Biogeographic analysis of the herpetofauna separated by the formation of the strait of Gibraltar. *National Geogr. Research*, 2:17–36.
- DAVIS, B.J. (1964): Disc electrophoresis II. Method and application to human serum proteins. *Ann. New -York Acad. Sci.*, 121:404-427.
- DUBOIS, A. (1984): Les spécimens-types de *Gallotia galloti* (Oudart, 1839) (Reptiles, Sauriens). *Bull. Soc. Linn. Lyon* 53 : 27–30.
- FERGUSON, A. (1980): Biochemical systematics and evolution. Blackie, Glasgow and London. 194pp.
- GONZÁLEZ, P.; PINTO, F.; NOGALES, M.; JIMÉNEZ-ASENSIO, J.; HERNÁNDEZ, M. & CABRERA, V.M. (1996): Phylogenetic relationships of the Canary Islands endemic lizard genus *Gallotia* (Sauria:Lacertidae), inferred from mitochondrial DNA sequences. *Mol. Phylog. Evol.*, 6(1): 63–71.
- GUILLAUME, Cl.P. (1989): Utilisation de quelques techniques récentes, non morphologiques, en systématique et phylogénie des amphibiens et des reptiles : quelques exemples. 2<sup>a</sup> parte. *Bull. Soc. herp. Fr.*, 50:19-42.
- GUILLAUME CL.P. & LANZA, B. (1982): Comparaison electrophorétique de quelques espèces de Lacertidés Méditerranéens, *Genera Podarcis* et "Archeolacerta". Amphibia-Reptilia, 4:361-375.
- HAMES, B.D. & RICKWOOD, D. (1981): Gel electrophoresis of proteins: a practical approach. IRL Press Ltd. ed., London.
- HARRIS, H. & HOPCKINSON, D.A. (1977): Handbook of enzyme electrophoresis in Human Genetics. Elsevier ed., Amsterdam.
- LEBRETON, J.D.; ROUX, M.; BANCO, G. & BACOU, A.M. (1990): "BIOMECO"<sup>©</sup> -Progiciel bajo DOS, Versión 4.2 CEFE, CNRS, Montpellier.
- LEHRS, P. (1914): Lacerta caesaris sp. n.

Abstr. Proc. zool. Soc. London, 134:41.

- LÓPEZ-JURADO, L.F.; GONZÁLEZ, P & JIMENEZ-ASENSIO, J. (1987). Modelos de Evolución de los reptiles del archipiélago canario. Diferenciación genética, bioquímica y ecológica durante los procesos de especiación. Proyecto 47.3.9.84 Gob. Aut. Canarias: 1-175. Las Palmas de Gran Canaria.
- LÓPEZ-JURADO L.F. & MATEO, J.A. (1995). Origin, colonization, adaptive radiation, intrainsular evolution and species substition processes in the fossil and living lizards of the Canary Islands. *In* LLORENTE *et al.* (Ed.). *Sciencia Herpetologica*, pp: 81-91. Barcelona.
- MARTÍN, A. (1985): Los lagartos de los roques del norte de Tenerife. *Bonn. zool. Beitr.*, 36:517-528.
- MATEO, J.A.; LÓPEZ-JURADO, L.F. & GUILLAUME, CL.P. (1996). Proteic and morphological variations in Ocellated lizards (Lacertidae): the evolutive process of a complex of species across the Strait of Gibraltar. *C.R Acad. Sc., Sc. Vie*, 319:737-746.
- MAYER W. & TIEDEMANN, F. (1982): Chemotaxonomical investigations in the collective genus *Lacerta* (Lacertidae; Sauria) by means of protein electrophoresis. *Amphibia-Reptilia*, 2:349-355.
- MAYÉR W. & BISCHOFF, W. (1991): Artbildung auf inseln: Theorie zur evolution der Eidechsen der Gattung *Gallotia* (Reptilia, Lacertidae). Anhand albumin-inmunolischer analyzen und geologischer daten zur entstehungsgeschichte def Kanarischen Archipel. Mitt. zool. Mus. Berlin, 67 (1): 69-79.
- MERTENS, R. (1934): Die Inseln Reptilien, ihre Ausbreitung, Variation und Artbildung. Zoologica, Stuttgart 32:1-209.
- MERTENS, R. (1956): Über Reptilienbastarde, II. Senck. Biol. 37; 383-394.
- NEI, M. (1975): *Molecular Population Genetics and Evolution*. American Elsevier ed., Amsterdam, 288 pp.
- NEI, M.; STEPHENS J.CL. & SAITOU N. (1985): Methods for computing the standard errors of branching points in an evolutionary tree and their applications to molecular data from humans and apes. *Mol. Biol. Evol.*, 2:66-85.
- ORSTEIN, L. (1964): Disc electrophoresis I.

Background and theory. Ann. New York Acad. Sci., 121:321-403.

- OUDART, P. (1839): Zoologie. Reptiles. Tabla única. *In*:Webb y Berthelot (1835–1850), *Zoologie*, Vol. 2, 2<sup>a</sup> parte, 1 tabla.
- PASTEUR, G. & SALVIDIO, S. (1985): Notes on ecological genetics of *Gallotia galloti* populations from Tenerife. *Bonn zool. Beitr.*, 36:553–556.
- SAITOU, N. & NEI, M. (1987): The neighborjoining method:a new method for reconstructing phylogenetic trees. *Mol. Biol. Evol.*, 4:406–425.
- THORPE, R.S. (1985): Alternative hypotheses for the causation of geographic variation in the western Canary Island lizard *Galloti* galloti. Bonn. zool. Beitr., 36 : 533–539.
- THORPE, R.S.; MCGREGOR, D. & CUMMING, A.M. (1993a): Molecular phylogeny of the Canary Islands lacertids (*Gallotia*): mitochondrial DNA restriction fragment

divergence in relation to sequence divergence and geological time. *J. evol. Biol.*, 6:725–735.

- THORPE, R.S.; MCGREGOR, D. & CUMMING, A.M. (1993b): Population evolution of Western Canary Island lizards (*Gallotia* galloti):4-base endonuclease restriction fragment length polymorphisms of mitochondrial DNA. *Biol. J. Linn. Soc.*, 49:219-227.
- THORPE, R.S.; MCGREGOR, D.; CUMMING, A.M. & JORDAN, W.C. (1994): DNA evolution and colonization sequence of island lizards in relation to geological history:MTDNA RFLP, Cytochrome B, cytochrome oxidase, 12S rRNA Sequence, and nuclear RAPD analysis. *Evolution*, 48(2):230-240.

Recibido: 08/04/97 Aceptado: 29/09/97