

# Diversidad y evolución de la lagartija balear, *Podarcis lilfordi* (Günther, 1874)

**ANA PÉREZ-CEMBRANOS,<sup>1</sup> VALENTÍN PÉREZ-MELLADO,<sup>1</sup>  
IRIS ALEMANY,<sup>2</sup> MARTA BASSITTA,<sup>2</sup> ALICIA LEÓN,<sup>1</sup>  
BÀRBARA TERRASA,<sup>2</sup> ANTONIA PICORNELL,<sup>2</sup> JOSÉ A. CASTRO,<sup>2</sup>  
RICHARD P. BROWN,<sup>3</sup> CORI RAMON<sup>2</sup>**

<sup>1</sup> Departamento de Biología Animal, Universidad de Salamanca

<sup>2</sup> Laboratori de Genètica, Universitat de les Illes Balears

<sup>3</sup> School of Biological and Earth Sciences, Liverpool John Moores University

Rebut: 13/3/2021 · Acceptat: 1/8/2021

Citació recomanada: Pérez-Cembranos, A., V. Pérez-Mellado, I. Alemany, M. Bassitta, A. León, B. Terrasa, A. Picornell, J. A. Castro, R. P. Brown & C. Ramon. 2021. Diversidad y evolución de la lagartija balear, *Podarcis lilfordi* (Günther, 1874). *Revista de Menorca* 100: 109–138.

**Resumen:** En este estudio hemos abordado la variabilidad genética y morfológica de la lagartija balear. Con ello, hemos actualizado la filogenia de las poblaciones actuales de *Podarcis lilfordi* incorporando nuevos marcadores moleculares. Nuestros resultados indican que no existe concordancia entre la diversificación genética de las distintas islas e islotes y la diversificación morfológica. Tampoco hemos hallado una relación congruente entre ambos conjuntos de datos y la agrupación subspecífica. Desde nuestro punto de vista, la solución no es abordar una revisión subspecífica tradicional. Una revisión de este tipo nos llevaría, o bien al reconocimiento de un

**Abstract:** In this study we address the genetic and morphological variability of the Balearic lizard. We updated the phylogeny of the current populations of *Podarcis lilfordi* incorporating new molecular markers. Our results indicate a lack of agreement between genetic and morphological diversification. We do not find a congruent relationship between both data sets and the current subspecific arrangement. From our viewpoint, the solution does not imply a traditional subspecific review. Such review would lead us to either the recognition of a very large number of subspecies with little or no support on genetic data, or a massive grouping of populations in a very small number


número muy elevado de subespecies con poco o nulo soporte en datos genéticos, o bien a la agrupación masiva de todas las poblaciones en un número muy reducido de subespecies, lo que enmascararía la diversidad del conjunto. Como solución a este dilema, proponemos un cambio de paradigma, con el reconocimiento de unidades evolutivamente significativas (ESU, en sus siglas inglesas) para cada una de las poblaciones actuales de la lagartija balear. El reconocimiento de las ESU implica que se tienen que preservar todas y cada una de las poblaciones de la lagartija balear si queremos, no solo conservar la extraordinaria biodiversidad actual, sino preservar indefinidamente el proceso evolutivo que la ha hecho posible y que solo puede garantizarse si mantenemos todos los escenarios ambientales en los que se ha verificado dicha evolución.

*Palabras clave:* conservación, morfología, filogenia, Lacertidae

of subspecies that would mask their diversity. As a solution to this dilemma, we propose a paradigm shift with the recognition of evolutionarily significant units (ESU) for each of the current populations of the Balearic lizard. The recognition of ESUs implies that each and every one of the populations of the Balearic lizard must be preserved if we want not only to preserve the extraordinary current biodiversity, but to preserve indefinitely the evolutionary process that has given rise to it and that can only be guaranteed if we maintain all the environmental scenarios in which that evolution has been verified.

*Keywords:* conservation, morphology, phylogeny, Lacertidae

## Introducción

La lagartija balear —*Podarcis lilfordi* (Günther, 1874)— es un lacértido endémico de las Islas Baleares. Se considera una especie en peligro, con la categoría EN de la UICN (Pérez-Mellado & Martínez-Solano 2009). *P. lilfordi*  miembro del primer conjunto faunístico posmessiniense registrado en la isla de Menorca (Bover, Quintana & Alcover 2008; Bover et al. 2014). Aparentemente, la especie se extendió más tarde al archipiélago de Mallorca y Cabrera. Durante el Holoceno, hace unos 2.000 años, la lagartija balear se extinguió de las islas principales de Mallorca y Menorca, probablemente como consecuencia de la introducción de depredadores terrestres por parte de los romanos (Pérez-Mellado 2009 y referencias incluidas). Hoy solo está presente en 43 poblaciones de islotes costeros, incluido el archipiélago de Cabrera.

Albert Günther (1874) describió la lagartija balear, «*Zootoca Lilfordi* [*sic*]», como una especie de «una isla muy pequeña [Illa de l'Aire] en el sureste de Menorca». En ese momento, incluyó las lagartijas

del islote maltés de Filfolá (hoy día, *Podarcis filfolensis*) en esta nueva especie. Posteriormente, Boulenger (1920) incluirá la lagartija balear dentro del megataxon *Lacerta muralis*, aunque Braun (1877) ya la había reconocido previamente como una especie separada.

De acuerdo con la información genética, la lagartija balear se separó de su especie hermana —*Podarcis pityusensis* (Boscá 1883)— cuando se llenó la cuenca mediterránea, al final de la crisis salina del Messiniense (Brown et al. 2008; Terrasa et al. 2009a, 2009b). Al comienzo del período Cuaternario, hace 2.6 millones de años, se produjo la cladogénesis de la lagartija balear de Menorca y Mallorca (Brown et al. 2008; Terrasa et al. 2009a, 2009b). En el Plioceno tardío, los niveles del mar eran más altos que en la actualidad (Siddal et al. 2003), lo que impidió una conexión terrestre entre las dos islas. Así pues, probablemente fue la dispersión transmarina de unos pocos propágulos la que dio lugar a las poblaciones de lagartijas de Mallorca, como ocurrió en otros grupos de reptiles de la cuenca del Mediterráneo (Carranza et al. 2006). La separación de las lagartijas de Mallorca (incluido el archipiélago de Cabrera) y Menorca persistió durante el Pleistoceno, incluso cuando se produjeron episodios secundarios de contacto, con cambios en el nivel del mar (Lambeck et al. 2014). En consecuencia, durante más de 2.5 millones de años los clados monofiléticos de Mallorca + Cabrera, por un lado, y Menorca, por el otro, evolucionaron con poca o ninguna introgresión genética. Esta evolución condujo a la diferenciación de poblaciones aisladas, formando uno de los *Rassenkreise* (Rensch 1929) más sorprendentes de la cuenca mediterránea.

En este artículo analizamos la variabilidad genética y morfológica de la lagartija balear. Incorporamos nueva información genética sobre la especie, así como una descripción de las poblaciones existentes basada en la morfometría, la folidosis y los patrones de coloración (véase también Pérez-Cembranos et al. 2020a). Para tener en cuenta la historia evolutiva de la lagartija balear, analizamos la folidosis y morfometría en todas las poblaciones mediante contrastes filogenéticamente independientes, con el uso de nuestro propio árbol filogenético.

## Material y métodos

La lagartija balear (*P. lilfordi*) es un lacértido de tamaño medio. En este trabajo incluimos datos de todas las poblaciones conocidas de esta especie. En el estudio genético separamos cuatro zonas diferentes de la isla de Cabrera (véase más abajo) e incluimos una población introducida de la bahía de Palma (Mallorca), la del Illot de Na Porrassa (fig. 1). En el análisis de los rasgos morfológicos, algunas de estas poblaciones fueron excluidas, al carecer de información sobre su morfometría y/o coloración.

El grado de aridez de las distintas áreas de las Islas Baleares se estimó con los valores anuales de precipitación y con el índice  $I_q$  (Sahin 2012). En este índice, se emplea la relación de la precipitación anual total y la humedad específica media anual ( $S_h$ ). La humedad específica media se calcula con la temperatura media, la humedad relativa y la presión local, que son los datos meteorológicos más fácilmente disponibles (Sahin 2012). El análisis estadístico de la precipitación anual indica que en Menorca existe habitualmente una precipitación anual significativamente superior a la registrada en los dos puntos de Mallorca de los que disponemos de datos —el puerto de Palma y su aeropuerto. Los resultados son similares con el índice  $I_q$ , con valores significativamente superiores en Menorca.

## Estudio genético

Se estudiaron cinco fragmentos de ADN mitocondrial no superpuestos para cada muestra, que contienen secuencias de los siguientes genes: 1) ARNr 12S parcial, 2) dos fragmentos parciales del citocromo *b* (CYTB), 3) la región de control parcial (CR), 4) dos subunidades parciales del gen NADH deshidrogenasa y los tRNA asociados (denominados ND1, ND2, tRNA<sub>Ile</sub>, tRNA<sub>Gln</sub> y tRNA<sub>Met</sub>) y 5) el fragmento COI (citocromo oxidasa). Los cebadores y las condiciones de amplificación para los primeros cuatro fragmentos de ADNmt son los mismos que los utilizados en nuestros estudios previos de *Podarcis* (Rodríguez et al. 2013; Terrasa et al. 2009a). El fragmento de COI se amplificó y secuenció usando los cebadores LCO-1490: GGT CAA CAA ATC ATA AAG ATA. Además, se amplificó y secuenció un gen nuclear receptor de melanocortina 1 (MC1R) (720 pb). Los cebado-

res y las condiciones de amplificación son los mismos que los utilizados en Buades et al. 2013.

Ambas cadenas de los productos de PCR se secuenciaron y elaboraron en un secuenciador ABI 3130 automático (Applied Biosystems), utilizando un kit de secuenciación cíclica BigDye® Terminator v. 3.1 (Applied Biosystems) y editando la información con el software CodonCode Aligner (CodonCode Corporation). Los datos nucleares se escalonaron utilizando DnaSP v. 6 (Stephens & Donnelly 2003; Stephens, Smith & Donnelly 2001; Rozas et al. 2017).

Usamos un conjunto de datos que incluía 46 poblaciones de *Podarcis lilfordi* para los análisis genéticos. Se utilizaron tres conjuntos de datos diferentes: 1) los primeros cuatro fragmentos de ADN mitocondriales concatenados (12S, CYTB, CR y NADH), 2) la alineación de fragmentos de COI con una longitud de 656 pares de bases y 3) la alineación nuclear en fase (MC1R) con una longitud de 720 pares de bases. Los análisis bayesianos se realizaron con MrBayes 3.2.1 (Ronquist et al. 2012).

## Estudio morfológico

Se ha estudiado la morfología de 5.765 especímenes observados en campo y de colecciones herpetológicas (3.465 machos y 2.300 hembras) a partir de fotografías o medidas de lagartijas vivas o preservadas. Todas las dimensiones corporales fueron medidas en el campo y en las colecciones por el mismo observador, mientras que los caracteres de folidosis se registraron en el campo o a partir de imágenes digitales tomadas de cada individuo. Se estudiaron otras lagartijas, especialmente los ejemplares de las series tipo, de las colecciones herpetológicas del Museo de Historia Natural Alexander Koenig (Bonn, Alemania), del Museo de Historia Natural de Berlín, del Senckenberg Forschungsinstitut und Naturmuseum (Fráncfort, Alemania), del Museo de Historia Natural de Londres y del Museo de Historia Natural de Madrid.

Se incluyeron seis dimensiones corporales, así como el peso: la longitud cabeza-cuerpo (LCC), la longitud de la cola intacta (LCI), la longitud del píleo (LP), la anchura de la cabeza al nivel del píleo (AP), la altura de la cabeza (AC) y la longitud de la pata posterior izquierda (LMP). Por otro lado, se estudiaron seis caracteres de fo-

lidosis: gularia, collaria, dorsalia, ventralia, femoralia izquierda y lamillas del cuarto dígito izquierdo (lamellae) —véase Pérez-Mellado & Gosá 1988 para detalles metodológicos de medidas corporales y recuento de escamas.

Como nuestros datos no cumplían las premisas de normalidad multivariante, se compararon los caracteres morfométricos y de folidosis entre los tres grupos principales de poblaciones (Mallorca, Cabrera y Menorca) con el paquete de R *npmv* (Burchett et al. 2017). Además, empleamos un escalamiento no métrico multidimensional (NMDS) para establecer la divergencia morfológica entre 43 poblaciones de *P. lilfordi*. Este método sirve para representar el patrón inherente de una matriz de disimilitud en una imagen geométrica con un número mínimo de dimensiones, manteniendo la mayor proximidad posible con la matriz de datos original.

La coloración dorsal de las lagartijas se analizó con el paquete de R *colordistance* (Weller 2019; Weller & Westneat 2019), una herramienta comparativa objetiva para la creación de perfiles de color y la comparación de imágenes digitales. Para comparar las imágenes o poblaciones, empleamos la distancia del movimiento de tierra o el método métrico de Wasserstein (EMD), que tiene en cuenta la cantidad de píxeles en cada categoría de color, así como la distancia entre categorías dentro del espacio de color. De esta manera, los histogramas de color de cada imagen o de un grupo de imágenes, es decir, de todos los individuos de una población dada, se comparan, dando como resultado una matriz de distancias simétricas que se representa con su mapa de calor (*heatmap*) correspondiente. En el mapa de calor utilizamos colores predeterminados que van desde el amarillo (menos similar) al azul (más similar). Todas las pruebas estadísticas se han llevado a cabo en el entorno de R (R Core Team 2019).

Por otro lado, se llevaron a cabo análisis comparativos de rasgos morfológicos teniendo en cuenta las relaciones filogenéticas de las poblaciones. Para ello, empleamos nuestro propio árbol filogenético, basado en el ADN mitocondrial (fig. 2). Utilizando el paquete *caper* de R (Orme et al. 2018), restringimos nuestro análisis con contrastes filogenéticamente independientes (Felsenstein 1985) a la comparación de variables morfológicas continuas. De este modo, comparamos separadamente para machos y hembras todas las variables continuas de morfometría y folidosis entre poblaciones de *P. lilfordi*,

utilizando el tamaño corporal como covariable en un modelo lineal (Orme et al. 2018). Para estudiar la presencia o ausencia de coloración melánica como rasgo binario, empleamos el llamado «estadígrafo D» (Fritz & Purvis 2010) para variables binarias, con la función «phylo.d» del paquete caper de R.

## Resultados

Hoy día se conocen 43 poblaciones insulares de la lagartija balear (tabla 1, fig. 1) que, en el caso particular de la isla de Cabrera, subdividimos en cuatro subpoblaciones en varios análisis genéticos y/o morfológicos (véase más abajo): la del puerto de Cabrera (el área alrededor de la bahía de la isla de Cabrera), la del faro de Cabrera (la península de N'Ensiola, en el extremo suroeste de la isla), la de Morro d'En Tià (otra península occidental de la isla) y la de Miranda (la parte central de Cabrera). La mayoría de las poblaciones han sido descritas en estudios previos. Las del archipiélago de Cabrera fueron estudiadas por Salvador (1979, 1986) y recientemente revisadas por Pérez-Cembranos et al. (2020b). Pérez-Mellado y Salvador (1988) estudiaron las lagartijas de Menorca, aunque algunas poblaciones fueron descubiertas después (véase Pérez-Mellado 2009), como es el caso de la de l'illot d'En Mel (Triay 2000).

## Análisis genético

El análisis bayesiano basado en fragmentos de la COI solo brinda una imagen aproximada de la estructura filogenética de *P. lilfordi*, con una separación de los principales clados de Menorca, por un lado, y Mallorca + Cabrera, por otro. En cambio, el análisis basado en el conjunto de datos concatenados de ADNmt muestra una mejor resolución de la cladogénesis de la lagartija balear (fig. 2), con resultados similares a los ya publicados (Brown et al. 2008; Terrasa et al. 2009a, 2009b) y con una excelente separación de los linajes mitocondriales de Menorca respecto a los de Mallorca y Cabrera.

## Morfometría y folidosis

Como en numerosas especies de reptiles escamosos, en *P. lilfordi* hemos detectado un acusado dimorfismo sexual en la mayoría de los caracteres morfométricos y de folidosis. En los machos adultos, teniendo en cuenta los tres grupos de poblaciones —Menorca, Mallorca y Cabrera— los tamaños corporales son significativamente diferentes entre las islas, pero tales diferencias se deben únicamente al menor tamaño corporal de las lagartijas de Menorca.

Teniendo en cuenta todos los caracteres de escamas (folidosis) y biometría que se han obtenido, el análisis multivariante no paramétrico nos indica que, tanto en los machos como en las hembras, existen diferencias estadísticamente significativas entre las lagartijas de Cabrera, Mallorca y Menorca.

Si comparamos cada rasgo morfológico de los ejemplares de cada isla, la transición de Menorca a Mallorca y Cabrera se caracteriza por un aumento del tamaño corporal, mientras que hay una disminución en las dimensiones cefálicas, tanto en machos como en hembras. Las tendencias son menos claras en los rasgos morfológicos restantes y en los caracteres de folidosis, pero son comunes en machos y hembras en todos los casos, excepto en la anchura del píleo, la longitud de las patas posteriores y la femoralia.

El análisis con NMDS de las poblaciones de machos adultos confirma la separación de las lagartijas de Menorca de las de Cabrera y Mallorca. La imagen es menos clara en hembras adultas, con una posición coherente de las poblaciones del Illot d'En Mel y la Illa de Ses Mones, en Menorca (véanse los NMDS en Pérez-Cembranos et al. 2020a).

## Patrones de coloración

En la lagartija balear, el melanismo apareció varias veces durante la divergencia de las poblaciones insulares. Las poblaciones melánicas están presentes en casi todos los linajes. En el archipiélago de Cabrera y en Mallorca, las lagartijas no melánicas solo están presentes en islas más grandes, como Cabrera Gran y Sa Dragonera, o en la del Toro, que tiene una población de lagartijas muy oscuras, claramente tendentes al melanismo. Por el contrario, solo hay una población



totalmente melánica en Menorca, en la Illa de l'Aire. El análisis comparativo de presencia/ausencia de melanismo indica, obviamente, que existe una fuerte señal filogenética para este rasgo.

La melanización parece ser uno de los puntos clave en la agrupación de poblaciones de lagartijas de Mallorca y Menorca. No podemos esperar, por lo tanto, una separación de los principales clados de Mallorca, Cabrera y Menorca basada en rasgos de color. Para los machos y las hembras encontramos grupos bien definidos de poblaciones melánicas y no melánicas. En los machos adultos, las lagartijas no melánicas de Sa Dragonera y Cabrera se agrupan con un conjunto de poblaciones de *P. lilfordi* de Menorca donde dominan los colores pardos, mientras que las restantes poblaciones no melánicas de Menorca se agrupan en otro clado, con presencia de colores pardos, azules y verdes (véanse los mapas de calor en Pérez-Cembranos et al. 2020a). Por el contrario, la única población melánica de Menorca, la de la Illa de l'Aire, se agrupa con las poblaciones melánicas restantes de Cabrera y Mallorca. En las hembras adultas, la agrupación de poblaciones según el color dorsal es aún más esclarecedora. Un primer grupo incluye a todas las hembras melánicas o casi melánicas de la Illa de l'Aire con las de Mallorca y Cabrera. Las hembras no melánicas restantes se agruparon en el segundo clado. En el caso de las hembras, los colores azules y verdes son muy poco comunes, dominando en todas las poblaciones los colores pardos. Aun así, se pueden distinguir dos grupos dentro de las no melánicas: el primero con colores pardos más claros y con menos pigmentación negra, y el segundo con hembras más pardo-oliváceas y ligeramente más pigmentadas de negro.

En la Illa de Ses Àguiles hay una población sorprendentemente mixta, con individuos completamente melánicos y otros no melánicos. La Illa de Ses Àguiles es una pequeña roca cercana a la Illa Grand'Addaia (véase su localización en la figura 1). En esta población están presentes los dos morfos: hay lagartijas con un patrón dorsal de color pardo y lagartijas completamente melánicas, similares a las que habitan en la Illa de l'Aire. Desde un punto de vista morfológico, estas lagartijas son difíciles de separar de las poblaciones restantes de Menorca. Los individuos melánicos de la Illa de Ses Àguiles son genéticamente diferentes de los de la Illa de l'Aire y, por lo tanto, no son el resultado de una introducción antropogénica. En resumen, en Me-

norca encontramos solo una población melánica (5.88%) o, si incluimos los especímenes melánicos de la Illa de Ses Àguiles, dos (11.76%). En Mallorca y Cabrera, el melanismo es dominante, con preponderancia en 7 de las 9 poblaciones nativas existentes (77%) en la costa de Mallorca y en 10 de las 14 en el archipiélago de Cabrera (71,43%). Es interesante señalar que, en Cabrera, las subpoblaciones de Morro d'En Tià y de N'Ensiola (faro de Cabrera), dos penínsulas parcialmente aisladas del resto de la isla principal, muestran también una clara tendencia al melanismo; se agruparon por análisis de color con poblaciones melánicas o casi melánicas tanto en machos como en hembras. Este resultado indica una clara tendencia al melanismo relacionada con el aislamiento en islotes pequeños y los efectos demográficos concomitantes que provoca.

## Sistemática

Como era de esperar, si comparamos la agrupación de las subespecies descritas de la lagartija balear (véase, por ejemplo, Pérez-Mellado 2009) con los resultados genéticos, morfológicos y de coloración, es evidente que no son congruentes con la lista de subespecies actualmente aceptadas. La mayoría de las subespecies descritas no están respaldadas por la divergencia genética de los clados (fig. 2), ni por los rasgos morfométricos y de coloración. Además, en el caso de la morfología, encontramos diferencias notables entre los tres grupos de poblaciones —Menorca, Mallorca y Cabrera—, pero siguiendo un patrón que no guarda relación con las subespecies descritas. Solo en el caso de Menorca, algunas subespecies, como *P. lilfordi addayae* o *P. lilfordi sargantanae*, mostraron una proximidad morfológica entre sus poblaciones. Sin embargo, hay muchos otros casos en los que la morfología no refleja la disposición taxonómica que se propone en trabajos anteriores.

La coloración es un rasgo empleado habitualmente en el diagnóstico y descripción clásicos de subespecies. Nuestro análisis agrupa las poblaciones de acuerdo con los colores dorsales dominantes, independientemente de su ubicación geográfica o su taxonomía subespecífica (véanse los apartados anteriores). Sin embargo, es interesante notar que, al menos en los machos adultos, hay un grupo de poblacio-

nes no melánicas de Menorca bien separadas de un conjunto mixto de poblaciones de Mallorca y Cabrera, melánicas o casi melánicas.

De este modo, desde el punto de vista genético, así como desde el de la morfología y la coloración dorsal, nuestros resultados son notablemente inconsistentes con la lista de subespecies descritas de la lagartija balear. Algunos casos merecen un comentario particular. Las dos poblaciones menorquinas de la Illa Gran de Binicodrell y la Illa Petita de Binicodrell, con ejemplares descritos como *P. lilfordi codrellensis*, están muy próximas entre sí, apenas separadas por un brazo de mar de no más de quince metros. Sin embargo, su distancia morfológica es notable, en el caso de los machos. También ocurre en los machos de los islotes de Malgrat Gran y Malgrat Petit (Illot des Conills), en la costa suroeste de Mallorca, descritos conjuntamente como *P. lilfordi hartmanni*. Finalmente, hay dos poblaciones de lagartijas de Menorca que no han sido descritas, las correspondientes a los islotes de Ses Mones y d'En Mel (tabla 1). Las lagartijas de ambos islotes están morfológicamente bien separadas, pero guardan una clara similitud genética con otras poblaciones aparentemente no relacionadas, como en el caso de la Illa Gran d'Addaia y el Illot d'En Mel (fig. 2).

## Discusión

No conocemos el origen del linaje del que surgió la lagartija balear. Sin embargo, los datos genéticos y las filogenias reconstruidas del género *Podarcis* en el Mediterráneo indican claramente que *P. lilfordi* y *P. pityusensis* forman el grupo hermano del resto de las especies del género *Podarcis* del Mediterráneo central, particularmente, de *P. tiliguerta* y *P. filfolensis*. Es el llamado «grupo del Mediterráneo occidental» (Harris, Arnold & Thomas 1998). Desde ese punto de vista, las lagartijas de las Islas Baleares probablemente proceden de poblaciones del Mediterráneo central que ocuparon el gran macizo balear, extendiéndose luego hacia el oeste y llegando a las zonas occidentales correspondientes a lo que hoy día es la isla de Mallorca y Cabrera.

A pesar de que existe una gran variabilidad entre las poblaciones microinsulares en su área de distribución geográfica, surge un patrón claro de nuestros resultados genéticos, así como de nuestros análisis multivariantes de morfología y folidosis. Encontramos diferen-

cias significativas entre Menorca y Mallorca y entre las poblaciones de Menorca y Cabrera, mientras que hay diferencias menos claras en la morfología de los individuos de Cabrera y de Mallorca. Este patrón concuerda con la información genética. El escalamiento no métrico multidimensional mostró un patrón similar, con la mayoría de las poblaciones de los islotes costeros de Menorca separadas de los de Mallorca y del archipiélago de Cabrera. Esa separación es menor en el caso de las hembras adultas, aunque también, en relación con ellas, el análisis con NMDS mostró que la mayoría de las poblaciones de Menorca se ubican en la parte izquierda del diagrama de NMDS (Pérez-Cembranos et al. 2020a).

Con respecto a la variación del tamaño corporal, la regla de Bergmann (1847) propone que, en los vertebrados endotérmicos (aves y mamíferos), el tamaño corporal es mayor en latitudes altas por razones adaptativas: la menor relación superficie-volumen en endotermos de mayor tamaño corporal confiere ventajas termorreguladoras, ya que las pérdidas de calor se minimizan en los ambientes más fríos. Sin embargo, el problema es más complejo en los vertebrados ectotermos. En Squamata (lagartos y serpientes) se ha propuesto, a escala intraespecífica, la existencia de una regla de Bergmann inversa (Oufiero et al. 2011 y referencias incluidas), con tamaños corporales más grandes en individuos de latitudes más bajas, es decir, en entornos más cálidos (Ashton & Feldman 2003). En la lagartija balear, existe una clara tendencia a tamaños corporales más grandes en poblaciones de latitudes más bajas, lo que confirmaría las expectativas de una regla inversa de Bergmann.

Ha habido numerosos estudios que han abordado, con resultados notablemente variables, el valor adaptativo del tamaño y del número de escamas en relación con las variables climáticas (Bogert 1949; Hellmich 1951; Soulé 1966; Soulé & Kerfoot 1972; Calsbeek, Knouft & Smith 2006). En algunos casos, los lagartos y lagartijas de las islas más grandes tenían escamas cada vez mayores, una tendencia que se interpretó como una respuesta adaptativa a las temperaturas medias más altas en las islas más grandes. En otras palabras, en lugares donde el clima es más cálido podemos esperar escamas más grandes y, consecuentemente, menos numerosas. En el caso de *P. lilfordi*, demostramos que todas las poblaciones de Menorca tienen un mayor número de escamas dorsales, ventrales y gulares que las poblacio-

nes de lagartijas de Mallorca y Cabrera. Según nuestro análisis de datos climáticos, las poblaciones costeras de *P. lilfordi* en Mallorca y Cabrera están sometidas a un clima más árido que las de Menorca. Sin embargo, esta descripción solo se aplica a la situación actual. La separación de Menorca y Mallorca + Cabrera tuvo lugar hace 2.6 millones de años, coincidiendo con la transición de los períodos del Plioceno al Pleistoceno (Walker et al. 2018). En el Plioceno tardío y temprano, las condiciones climáticas de las Islas Baleares eran predominantemente las propias de las zonas húmedas mediterráneas (Wagner et al. 2014). Luego, durante la transición del Pleistoceno tardío al Holoceno, cuando tuvo lugar el aislamiento final de las lagartijas de las poblaciones de Cabrera, se produjo un aumento de las temperaturas, con un clima templado cálido y temporadas de veranos secos e inviernos húmedos (Wagner et al. 2014), coincidiendo con la disminución del número de escamas dorsales en las poblaciones de Mallorca y Cabrera.

Probablemente uno de los rasgos más llamativos en las poblaciones de *P. lilfordi* sea el de la coloración. Los individuos melánicos aparecen en varias poblaciones de la lagartija balear, pero nuestro análisis comparativo de coloración dorsal agrupó a todas las poblaciones melánicas independientemente de su situación geográfica (véase en los apartados anteriores). Podemos especular que la coloración melánica confiere ventajas adaptativas relevantes a sus poseedores, lo que explicaría su aparición en diferentes linajes. Es interesante observar, además, que, en el clado de *P. lilfordi* de Menorca, solo la Illa de l'Aire, el islote costero más antiguo, tiene una población melánica, mientras que, en las poblaciones supuestamente derivadas de lagartijas de Mallorca, el melanismo ha sido probablemente una respuesta adaptativa bastante común, tanto en la costa de la isla como en el archipiélago de Cabrera. De hecho, nuestros resultados indican que el melanismo es un rasgo evolutivo con una fuerte señal filogenética.

Las lagartijas baleares de los islotes costeros de Menorca, por un lado, y las de los islotes costeros de Mallorca y el archipiélago de Cabrera, por otro, son genética y morfológicamente distintas. La morfología muestra una gran variabilidad interpoblacional, y los caracteres morfométricos y de folidosis claramente separan a los individuos adultos en dos clados distintos, lo que confirma la separa-

ción genética durante la primera y definitiva cladogénesis de la especie (Brown et al. 2008; Terrasa et al. 2009a, 2000b). Como Terrasa et al. (2009a, 2009b) han demostrado, durante los períodos glaciares de Riss (200.000 años) y de Würm (25.000 años) el nivel del mar disminuyó más de 100 metros, lo que ocasionó un amplio contacto terrestre de Mallorca, Cabrera y Menorca. Sin embargo, la introgresión fue muy baja o incluso nula, probablemente debido a una limitada capacidad de dispersión de las lagartijas o a una activa selección en contra de los híbridos (Terrasa et al. 2009a, 2009b y referencias incluidas). Por lo tanto, probablemente debido a las diferentes condiciones ambientales de los islotes costeros de Menorca y los de Mallorca y Cabrera, la morfología de las lagartijas varió según las diferentes presiones selectivas, dando como resultado la imagen actual, con dos clados de Menorca y Mallorca + Cabrera. Esta imagen, además, ha sido enmascarada por una compleja divergencia de las poblaciones de los islotes en ambos clados, a consecuencia de condiciones microambientales que conducen a la miriada de morfologías colectivamente alineadas dentro del concepto clásico de *Rassenskreis* (Rensch 1929 en Mayr & Ashlock 1991). Como unidades clasificatorias, las subespecies no son útiles en estudios comparativos sistemáticos, al tratarse de grupos de poblaciones definidas por relaciones biológicas hipotéticas o distribuciones geográficas en lugar de por homologías, es decir, de por características derivadas y compartidas (Ebach & Williams 2009).

En este contexto, el uso de categorías subespecíficas es notablemente difícil. Es cierto que algunas de las subespecies descritas de *P. lilfordi* están diferenciadas morfológica y genéticamente. Además, están aisladas en islotes particulares. Sin embargo, hay varias poblaciones de lagartijas con claras diferencias morfológicas, como las de los islotes d'En Mel o de Ses Mones, aún no descritas, con una desconcertante similitud genética con otras poblaciones. ¿Tendría sentido describir nuevas subespecies para tales poblaciones, basándonos únicamente en diferencias morfológicas? Desde nuestro punto de vista, si actuamos de ese modo, deberíamos aplicar el mismo criterio en todas las poblaciones separadas por diferencias morfológicas, sin prestar atención a las similitudes o diferencias genéticas entre ellas. Por el contrario, si aplicamos criterios estrictamente genéticos, la proximidad que hay entre numerosas poblaciones nos obligaría

a invalidar muchas subespecies previamente descritas solo con criterios morfológicos, insostenibles desde un punto de vista genético.

Creemos que solo se puede resolver este dilema alejándonos del propio concepto de *subespecie* en relación con las poblaciones de la lagartija balear. Proponemos para ello que cada población se identifique como una unidad evolutiva significativa (ESU, en sus siglas inglesas) —véase, por ejemplo, Moritz 2002. Una ESU es un grupo de organismos sustancialmente aislados reproductivamente, como es el caso de casi todas las poblaciones microinsulares de *P. lilfordi*, físicamente aisladas incluso de los islotes más cercanos. Además, una ESU debería representar un componente importante en el legado evolutivo de la especie. Tenemos que evaluar cada población a lo largo de dos ejes de diversidad que podrían describirse como de genética molecular y de morfología adaptativa. La diversidad adaptativa corresponde a la de rasgos morfológicos y ecológicos que observamos en la actualidad en las distintas poblaciones de *P. lilfordi*. Esta diversidad representa la materia prima para la evolución futura. En consecuencia, consideramos ESU plenamente diferenciadas todas las poblaciones aisladas de la lagartija balear (Pérez-Mellado 2008).

En un puñado de poblaciones estudiadas hasta ahora, se han detectado toda una serie de características ecológicas y de comportamiento probablemente únicas. Las lagartijas baleares del islote de Sanitja, por ejemplo, son las principales polinizadoras del hinojo marino, *Crithmum maritimum* (Pérez-Mellado & Casas 1997); las de Cabrera, por otro lado, polinizan *Euphorbia dendroides* (Traveset & Sáez 1997). Es más que probable que tales interacciones se establezcan con estas u otras especies de plantas en muchas otras poblaciones, pero hasta ahora no se han descrito. En la Illa de l'Aire, el comportamiento de alimentación abarca una extraordinaria variedad de plantas vasculares y todo tipo de elementos nutritivos (Pérez-Mellado & Traveset 1999; Pérez-Cembranos, León & Pérez-Mellado 2016 y datos no publicados). Ello ha tenido una influencia significativa en el comportamiento antidepredador de las lagartijas (Cooper, Pérez-Mellado & Hawlena 2006; Pérez-Cembranos, Pérez-Mellado & Cooper 2013) y en sus habilidades para detectar nuevos recursos alimenticios, y ha facilitado la aparición de nuevos rasgos de comportamiento, como el cleptoparasitismo (Cooper & Pérez-Mellado 2003) y la facilitación social (Pérez-Cembranos & Pérez-Mellado

2015), aún desconocida en otras poblaciones. Del mismo modo, la llegada a la Illa de l'Aire de una planta vascular con un síndrome de polinización extraordinariamente peculiar, la rapa mosquera (*Helicodiceros muscivorus*), dando lugar a una interacción única con la lagartija balear, que captura los potenciales polinizadores de la planta pero también actúa como su dispersor legítimo, facilitando el aumento de su densidad hasta valores extremadamente elevados en la Illa de l'Aire (Pérez-Mellado et al. 2000, 2006, 2007; Pérez-Cembranos, Pérez-Mellado & Cooper 2018 y datos no publicados). En otras poblaciones concretas, como la del Estell de Fora, en el archipiélago de Cabrera, aparece una interacción sorprendente con un depredador esporádico de las lagartijas, el halcón de Eleonora (*Falco eleonora*). Las lagartijas baleares de este enclave practican un cleptoparasitismo aparentemente aceptado por los halcones (Salvador 1980).

En este estudio solo hemos abordado la descripción y posible origen de algunas de las características morfológicas de la lagartija balear. Sin embargo, queda por dilucidar el origen y la causalidad de una miríada de rasgos etológicos y ecológicos que, de una forma u otra, caracterizan cada población. Esta tarea implica la preservación completa del proceso microevolutivo en los islotes donde la lagartija balear sobrevive desde hace miles de años. La identidad taxonómica potencial de cada población a escala subespecífica no es el aspecto más relevante en esta especie y es paradójico que, sin embargo, sea el que principalmente ha atraído la atención de expertos y aficionados.

En cada población de *P. lilfordi* observamos una historia evolutivamente independiente, vinculada a diferentes condiciones ecológicas, a tamaños de población extremadamente variables, a la disponibilidad de recursos tróficos y a la presencia de competidores o depredadores particulares. Esta situación ha conllevado respuestas adaptativas en muchos casos exclusivas de cada población, materializadas en características morfológicas, etológicas y ecológicas hasta ahora solo observadas en dichas poblaciones. En consecuencia, considerar unidades evolutivamente significativas todas las poblaciones implica que todas y cada una de ellas son completamente relevantes para su conservación. No queremos proteger únicamente el producto de la evolución, es decir, el extraordinario *Rassenskreis* de la lagartija balear observado hoy día; queremos preservar el proceso futuro de la evolución de la lagartija balear (Moritz 2002).



La UICN cataloga la lagartija balear como una especie en peligro —criterio: B1ab (ii) + 2ab (iii) (Pérez-Mellado 2002; Pérez-Mellado & Martínez-Solano 2009)— porque solo se encuentra en un área de distribución de menos de 5.000 km<sup>2</sup>, donde ocupa una superficie real de menos de 550 km<sup>2</sup>. Además, su distribución está severamente fragmentada en pequeños islotes costeros, con una disminución continua de la extensión y calidad de su hábitat. Paradójicamente, los gestores regionales de conservación de las Islas Baleares consideran que la especie solo debería ser catalogada como vulnerable (Viada 2006). Probablemente, esta calificación poco realista deriva del hecho de que algunas poblaciones concretas, como las de las islas de Sa Dragonera o Cabrera, albergan una gran cantidad de lagartijas. Sin embargo, esta calificación parece ignorar que el carácter único de cada población impide la translocación de individuos entre poblaciones. La preservación completa de todas las poblaciones es la única garantía de conservación del proceso evolutivo único en esta especie (Pérez-Mellado 2008), al margen de dudosas alternativas que implicarían translocaciones o programas de cría en cautividad (Mayol 2004).

## Agradecimientos

Este estudio ha sido posible gracias a la beca «Evolución morfológica y genética de la lagartija balear *Podarcis lilfordi* (Günther, 1874)», concedida por el Institut Menorquí d'Estudis, del Consell Insular de Menorca, a la primera autora (Ana Pérez-Cembranos), y a la financiación por el proyecto «Dinámica de la variación genética y respuesta adaptativa en las *Podarcis* insulares» (CGL2015-68139), incluido en el Programa Estatal de Fomento de la Investigación Científica y Técnica de Excelencia del Ministerio de Economía y Competitividad. El estudio de las lagartijas de diferentes colecciones herpetológicas fue posible gracias a la amabilidad de sus responsables. Estamos particularmente en deuda con el Prof. Wolfgang Böhme, la Dra. Claudia Koch, Ursula Bott y Morris Flecks, del Departamento de Herpetología del Museo de Historia Natural Alexander Koenig (ZFMK), en Bonn (Alemania); con el Dr. Mark-Oliver Rödel, Frank Tillack y el Prof. Johannes Müller, del Museo de Historia Natural de Berlín (ZMB); con el Dr. Gunther Köhler, del Senckenberg For-

schungsinstitut und Naturmuseum (SMF), en Fráncfort (Alemania); con Mr. Patrick Campbell, conservador principal de reptiles en el Departamento de Ciencias de la Vida (División de Vertebrados) del Museo de Historia Natural de Londres (NHML), y con la Dra. Marta Calvo Revuelta, de la colección herpetológica del Museo de Historia Natural de Madrid (MNCN).

## Referencias bibliográficas

- Ashton, K., & C. Feldman. 2003. Bergmann's rule in nonavian reptiles: turtles follow it, lizards and snakes reverse it. *Evolution* 57: 1151-1163.
- Bergmann, C. 1847. Über die Verhältnisse der Wärmeökonomie der Thiere zu ihrer Grosse. *Göttinger Studien* 3, 1: 595-708.
- Bogert, C. M. 1949. Thermoregulation in reptiles, a factor in evolution. *Evolution* 3: 195-211.
- Boscá, E. 1883. Exploración herpetológica de la isla de Ibiza. *Anales de la Sociedad Española de Historia Natural* 12: 241-250.
- Boulenger, G. A. 1920. *Monograph of the Lacertidae*. Londres: Trustees of the British Museum (Natural History).
- Bover, P., J. Quintana & J. A. Alcover. 2008. Three islands, three worlds: paleogeography and evolution of the vertebrate fauna from the Balearic Islands. *Quaternary International* 182: 135-144.
- Bover, P., J. Rofes, S. Bailón, J. Agustí, G. Cuenca-Bescós, E. Torres & J. A. Alcover. 2014. Late Miocene / Early Pliocene vertebrate fauna from Mallorca (Balearic Islands, Western Mediterranean): an update. *Integrative Zoology* 9: 183-196.
- Braun, M. 1877. *Lacerta lilfordi* und *Lacerta muralis*. Zugleich ein Beitrag zur Reptilienfauna der Kleinen Inseln des Mittelmeeres. *Arbeiten aus den Zoologischen-Zootomischen Institut in Würzburg* 4: 1-64.
- Brown, R. P., B. Terrasa, V. Pérez-Mellado, J. A. Castro, P. A. Hoskisson, A. Picornell & M. M. Ramon. 2008. Bayesian estimation of post-Messinian divergence times in Balearic Island lizards. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 48: 350-358.
- Buades, J. M., V. Rodríguez, B. Terrasa, V. Pérez-Mellado, R. P. Brown, J. A. Castro & M. M. Ramon. 2013. Variability of the *mc1r* gene in melanic and non-melanic *Podarcis lilfordi* and *Podarcis pityusensis* from the Balearic Archipelago. *PLoS ONE* 8, 1: e53088.

- Burchett, W. W., A. R. Ellis, S. W. Harrar & A. C. Bathke. 2017. Nonparametric inference for multivariate data: the R package nrmv. *Journal of Statistical Software* 76, 4: 1-18. <https://doi.org/10.18637/jss.v076.i04>.
- Calsbeek, R., J. H. Knouft & T. B. Smith. 2006. Variation in scale numbers is consistent with ecologically based natural selection acting within and between lizard species. *Evolutionary Ecology* 20: 377-394. <https://doi.org/10.1007/s10682-006-0007-y>.
- Carranza, S., D. J. Harris, E. N. Arnold, V. Batista & J. P. González de la Vega. 2006. Phylogeography of the lacertid lizard, *Psammodromus algirus*, in Iberia and across the Strait of Gibraltar. *Journal of Biogeography* 33: 1279-1288.
- Cooper, W. E., & V. Pérez-Mellado. 2003. Kleptoparasitism in the Balearic lizard, *Podarcis lilfordi*. *Amphibia-Reptilia* 24, 2: 219-224.
- Cooper, W. E., V. Pérez-Mellado & D. Hawlena. 2006. Magnitude of food reward affects escape behavior and acceptable risk in Balearic lizard (*Podarcis lilfordi*). *Behavioral Ecology* 17: 554-559.
- Ebach, M. C., & D. M. Williams. 2009. How objective is a definition in the subspecies debate? *Nature* 457:12.
- Felsenstein, J. 1985. Phylogenies and the comparative method. *American Naturalist* 125: 1-15.
- Fritz, S. A., & A. Purvis. 2010. Selectivity in mammalian extinction risk and threat types: a new measure of phylogenetic signal strength in binary traits. *Conservation Biology* 24: 1042-1051.
- Günther, A. 1874. Description of a new European species of *Zootoca*. *Annals & Magazine of Natural History* 14: 158-159.
- Harris, D. J., E. N. Arnold & R. H. Thomas. 1998. Relationships of lacertid lizards (Reptilia: Lacertidae) estimated from mitochondrial DNA sequences and morphology. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B. Biological Sciences* 265: 1939-1948.
- Hellmich, W. C. 1951. On ecotypic and autotypic characters, a contribution to the knowledge of the evolution of the genus *Liolaemus* (Iguanidae). *Evolution* 5: 359-369.
- Lambeck, K., H. Rouby, A. Purcell, Y. Sun & M. Sambridge. 2014. Sea level and global ice volumes from the last glacial maximum to the Holocene. *PNAS* 111, 43: 15296-15303.
- Mayol, J. 2004. A conservation proposal for most endangered insular lizards in the Balearics. En *The biology of lacertid lizards. Evolutionary and ecological perspectives*, 231-238. Maó: Institut Menorquí d'Estudis.

- Mayr, E., & P. D. Ashlock. 1991. *Principles of systematic zoology*. 2<sup>a</sup> ed. Nueva York: McGraw-Hill.
- Moritz, C. 2002. Strategies to protect biological diversity and the evolutionary processes that sustain it. *Systematic Biology* 51, 2: 238–254.
- Orme, D., R. Freckleton, G. Thomas, T. Petzoldt, S. Fritz, N. Isaac & W. Pearse. 2018. Caper: comparative analyses of phylogenetics and evolution in R. *Methods in Ecology and Evolution* 3: 145–151.
- Oufiero, C. E., G. E. Gartner, S. C. Adolph & T. Garland. 2011. Latitudinal and climatic variation in body size and dorsal scale counts in *Sceloporus* lizards: a phylogenetic perspective. *Evolution* 65: 3590–3607.
- Pérez-Cembranos, A., V. Pérez-Mellado & W. E. Cooper. 2013. Predation risk and opportunity cost of fleeing while foraging on plants influence escape decisions of an insular lizard. *Ethology* 119: 1–9.
- Pérez-Cembranos, A., & V. Pérez-Mellado. 2015. Local enhancement and social foraging in a non-social insular lizard. *Animal Cognition* 18, 3: 629–637. <https://doi.org/10.1007/s10071-014-0831-3>.
- Pérez-Cembranos, A., A. León & V. Pérez-Mellado. 2016. Omnivory of an insular lizard: sources of variation in the diet of *Podarcis lilfordi* (Squamata, Lacertidae). *PLoS ONE* 11, 2: e0148947. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0148947>.
- Pérez-Cembranos, A., V. Pérez-Mellado & W. E. Cooper. 2018. Balearic lizards use chemical cues from a complex deceptive mimicry to capture attracted pollinators. *Ethology* 124, 4: 260–268. <https://doi.org/10.1111/eth.12728>.
- Pérez-Cembranos, A., V. Pérez-Mellado, I. Alemany, M. Bassitta, B. Terrasa, A. Picornell, J. A. Castro, R. P. Brown & C. Ramon. 2020a. Morphological and genetic diversity of the Balearic lizard, *Podarcis lilfordi* (Günther, 1874): Is it relevant to its conservation? *Diversity and Distributions* 26: 1122–1141. <https://doi.org/10.1111/ddi.13107>.
- Pérez-Cembranos, A., V. Pérez-Mellado, B. Terrasa, I. Alemany, M. Bassitta & C. Ramon. 2020b. La sargantana balear a Cabrera: un experiment evolutiu. En *Arxipèlag de Cabrera: Història Natural*, 635–664. Col·lecció Monografies de la Societat d'Història Natural de les Balears, vol. 30. Mallorca: Societat d'Història Natural de les Balears.
- Pérez-Mellado, V. 2002. *Podarcis lilfordi* (Günther, 1874). Lagartija balear. En *Atlas y Libro Rojo de los Anfibios y Reptiles de España*, 248–250. Madrid: Dirección General de Conservación de la Naturaleza.

- . 2008. Conservación de especies en islas. En *El rumbo del arca. Actas del I Congreso Técnico de Conservación de Fauna y Flora Silvestres. Formentor (Mallorca), 25-28 de octubre de 2006*, 51-62. Palma: Conselleria del Medi Ambient.
- . 2009. *Les sargantanes de les Balears*. Palma: Edicions Documenta Balear.
- Pérez-Mellado, V., & J. L. Casas. 1997. Pollination by a lizard on a Mediterranean island. *Copeia* 1997, 3: 593-595.
- Pérez-Mellado, V., G. Cortázar, M. López-Vicente, A. Perera & N. Sillero. 2000. Interactions between the Balearic lizard, *Podarcis lilfordi* and the plant *Dracunculus muscivorus*. *Amphibia-Reptilia* 21, 2: 223-226.
- Pérez-Mellado, V., & A. Gosá. 1988. Biometría y folidosis en Lacertidae (Sauria, Reptilia). Algunos aspectos metodológicos. *Revista Española de Herpetología* 3, 1: 97-104.
- Pérez-Mellado, V., & I. Martínez-Solano. 2009. *Podarcis lilfordi*. *The IUCN Red List of Threatened Species* 2009: e.T17795A7481971. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2009.RLTS.T17795A7481971.en>.
- Pérez-Mellado, V., N. Riera, V. Piccolo & C. Potter. 2006. Mutualismo en ecosistemas insulares: la interacción de dos endemismos mediterráneos, la rapa mosquera, *Dracunculus muscivorus*, y la lagartija balear, *Podarcis lilfordi*. *Revista de Menorca* 87, 1: 45-77.
- Pérez-Mellado, V., N. Riera, J. A. Hernández-Estévez, V. Piccolo & C. Potter. 2007. A complex case of interaction between lizards and plants. The dead horse arum (*Dracunculus muscivorus*) and the Balearic lizard (*Podarcis lilfordi*). En *Mainland and insular lacertid lizards: a Mediterranean perspective*, 133-160. Florencia: Firenze University Press.
- Pérez-Mellado, V., & A. Salvador. 1988. The Balearic lizard, *Podarcis lilfordi* (Günther, 1874) of Menorca. *Arquivos do Museu Bocage. Nova Série* 1, 10: 127-195.
- Pérez-Mellado, V., & A. Traveset. 1999. Relationships between plants and Mediterranean lizards. *Natura Croatica* 8, 3: 275-285.
- R Core Team. 2019. *R: A language and environment for statistical computing*. Viena: R Foundation for Statistical Computing. <http://www.r-project.org/index.html>.
- Rensch, B. 1929. *Das Prinzip geographischer Rassenkreise und das Problem der Artbildung*. Berlín: Gebrüder Borntraeger.
- Rodríguez, V., R. P. Brown, B. Terrasa, V. Pérez-Mellado, J. A. Castro, A. Picornell & M. M. Ramon. 2013. Multilocus genetic diversity and historical biogeography of the endemic wall lizard from Ibiza and Formentera,

- Podarcis pityusensis* (Squamata: Lacertidae). *Molecular Ecology* 22, 19: 4829–4841.
- Ronquist, F., M. Teslenko, P. van der Mark, D. L. Ayres, A. Darling, S. Höhna & J. P. Huelsenbeck. 2012. MrBayes 3.2: efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. *Systematic Biology* 61, 3: 539–542.
- Rozas, J., A. Ferrer-Mata, J. C. Sánchez-del Barrio, S. Guirao-Rico, P. Librado, S. E. Ramos-Onsins & A. Sánchez-Gracia. 2017. DnaSP 6: DNA sequence polymorphism analysis of large data sets. *Molecular Biology and Evolution* 34, 12: 3299–3302.
- Sahin, S. 2012. An aridity index defined by precipitation and specific humidity. *Journal of Hydrology* 444–445: 199–208. <https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2012.04.019>.
- Salvador, A. 1979. Materiales para una «Herpetofauna Balearica». 2. Taxonomía de las lagartijas baleares del archipiélago de Cabrera. *Booner Zoologische Beiträge* 30, 1: 176–191.
- . 1980. Interaction between the Balearic lizard (*Podarcis lilfordi*) and Eleonora's falcon (*Falco eleonora*). *Journal of Herpetology* 14: 101.
- . 1986. *Podarcis lilfordi* (Günther, 1874): Balearen Eidechse. En *Handbuch der Amphibien und Reptilien Europas. Echsen III (Podarcis)*, 83–110. Wiesbaden: Aula-Verlag.
- Siddall, M., E. J. Rohling, A. Almogi-Labin, C. Hemleben, D. Meischner, I. Schmelzer & D. A. Smeed. 2003. Sea-level fluctuations during the last glacial cycle. *Nature* 423: 853–858.
- Soulé, M. 1966. Trends in the insular radiation of a lizard. *American Naturalist* 100: 47–64.
- Soulé, M., & W. C. Kerfoot. 1972. On the climatic determination of scale size in a lizard. *Systematic Zoology* 21: 97–105.
- Stephens, M., & P. Donnelly. 2003. A comparison of bayesian methods for haplotype reconstruction from population genotype data. *American Journal of Human Genetics* 73, 5: 1162–1169.
- Stephens, M., N. Smith & P. Donnelly. 2001. A new statistical method for haplotype reconstruction from population data. *American Journal of Human Genetics* 68: 978–989.
- Terrasa, B., V. Pérez-Mellado, R. P. Brown, A. Picornell, J. A. Castro & M. M. Ramon. 2009a. Foundations for conservation of intraspecific genetic diversity revealed by analysis of phylogeographical structure in the

- endangered endemic lizard, *Podarcis lilfordi*. *Diversity and Distributions* 15: 207–221.
- Terrasa, B., V. Rodríguez, V. Pérez-Mellado, A. Picornell, R. P. Brown, J. A. Castro & M. M. Ramon. 2009b. Use of NCPA to understanding genetic sub-structuring of *Podarcis lilfordi* from the Balearic archipelago. *Amphibia-Reptilia* 30: 505–514.
- Traveset, A., & E. Sáez. 1997. Pollination of *Euphorbia dendroides* by lizards and insects: spatio-temporal variation in patterns of flower visitation. *Oecologia* 111: 241–248.
- Triay, R. 2000. Nova població de Sargantana balear (*Podarcis lilfordi*) a un illot de s'Albufera des Grau. *Revista de Menorca* 1998, 1: 277–279.
- Viada, C. 2006. *Libro Rojo de los Vertebrados de las Baleares*. 3ª ed. Mallorca: Conselleria de Medi Ambient (Govern de les Illes Balears).
- Wagner, S., E. Eckmeier, A. Skowronek & N. Günster. 2014. Quaternary paleosols and sediments on the Balearic Islands as indicators of climatic changes. *Catena* 112: 112–124.
- Walker, J. D., J. W. Geissman, S. A. Bowring & L. E. Babcock. 2018. *Geologic Time Scale v. 5.0*. Boulder: The Geological Society of America. <https://doi.org/10.1130/2018.CTS005R3C>.
- Weller, H. 2019. *Colordistance: distance metrics for image color similarity*. R package version 1.1.0. Repositorio CRAN. <https://CRAN.R-project.org/package=colordistance>.
- Weller, H., & M. Westneat. 2019. Quantitative color profiling of digital images with earth mover's distance using the R package colordistance. *PeerJ* 7: e6398. <https://doi.org/10.7717/peerj.6398>.

**Tabla 1.** Poblaciones de *P. lilfordi* incluidas en este estudio (excepto *P. lilfordi rodriguezi*), su distribución geográfica y las subespecies descritas

<b>Subespecies descritas</b>	<b>Distribución</b>
<i>P. lilfordi lilfordi</i> (Günther, 1874)	Illa de l'Aire
<i>P. lilfordi addayae</i> (Eisentraut, 1928)	Illa Gran d'Addaia e Illa Petita d'Addaia
<i>P. lilfordi balearica</i> (Bedriaga, 1879)	Illa del Rei
<i>P. lilfordi brauni</i> (Müller, 1927)	Illa d'En Colom
<i>P. lilfordi carbonerae</i> Pérez-Mellado & Salvador, 1988	En Carbó y En Carbonet
<i>P. lilfordi codrellensis</i> Pérez-Mellado & Salvador, 1988	Illa Gran de Binicodrell e Illa Petita de Binicodrell
<i>P. lilfordi colomi</i> (Salvador, 1979)	El Colomer
<i>P. lilfordi conejerae</i> (Müller, 1927)	Sa Conillera y Na Redona
<i>P. lilfordi espongicola</i> (Salvador, 1979)	L'Esponja
<i>P. lilfordi estelicola</i> (Salvador, 1979)	Estell de Fora y Estell des Coll
<i>P. lilfordi fahrae</i> (Müller, 1927)	Na Foradada
<i>P. lilfordi fenni</i> (Eisentraut, 1928)	Sanitja
<i>P. lilfordi gigliolii</i> (Bedriaga, 1879)	Sa Dragonera
<i>P. lilfordi hartmanni</i> (Wettstein, 1937)	Malgrat Gran y Malgrat Petit
<i>P. lilfordi imperialensis</i> (Salvador, 1979)	L'Imperial
<i>P. lilfordi jordansi</i> (Müller, 1927)	Na Guàrdia, Na Moltona, En Caragol y Na Pelada
<i>P. lilfordi kuligae</i> (Müller, 1927)	Cabrera, Fonoll Gros, Fonoll Petit e Illa de Ses Rates
<i>P. lilfordi nigerrima</i> (Salvador, 1979)	Ses Bledes
<i>P. lilfordi planae</i> (Müller, 1927)	Na Plana
<i>P. lilfordi pobrae</i> (Salvador, 1979)	Na Pobra
<i>P. lilfordi porrosicola</i> Pérez-Mellado & Salvador, 1988	Illa des Porros

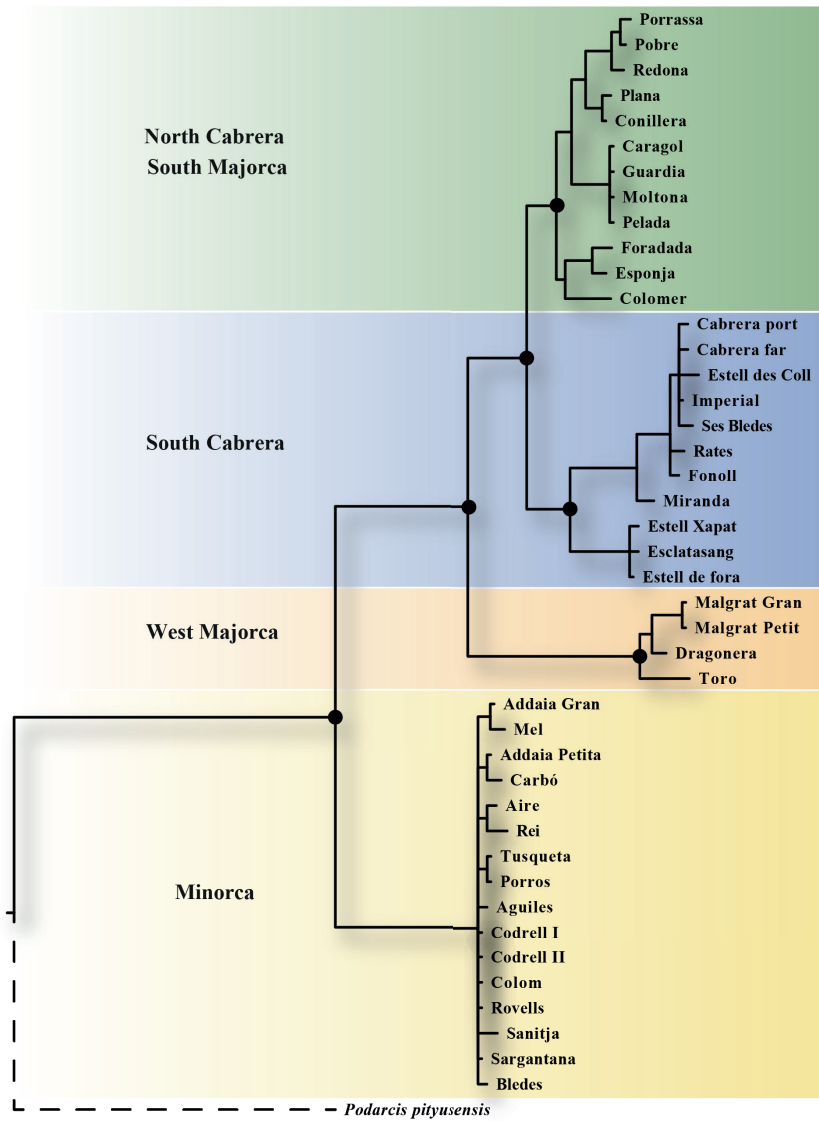


<b>Subespecies descritas</b>	<b>Distribución</b>
<i>P. lilfordi rodriguezi</i> (Müller, 1927)	Illa de Ses Rates
<i>P. lilfordi sargantanae</i> (Eisentraut, 1928)	Illa d'En Tosqueta, Illa de Sa Sargantana, Illa des Revells y Ses Bledes
<i>P. lilfordi toronis</i> (Hartmann, 1953)	Illa del Toro
<i>P. lilfordi xapaticola</i> (Salvador, 1979)	Estell Xapat Gros, Estell Xapat Petit y Estell de S'Esclata-sang
Undescribed populations	Illa de Ses Mones e Illa de Ses Àguiles

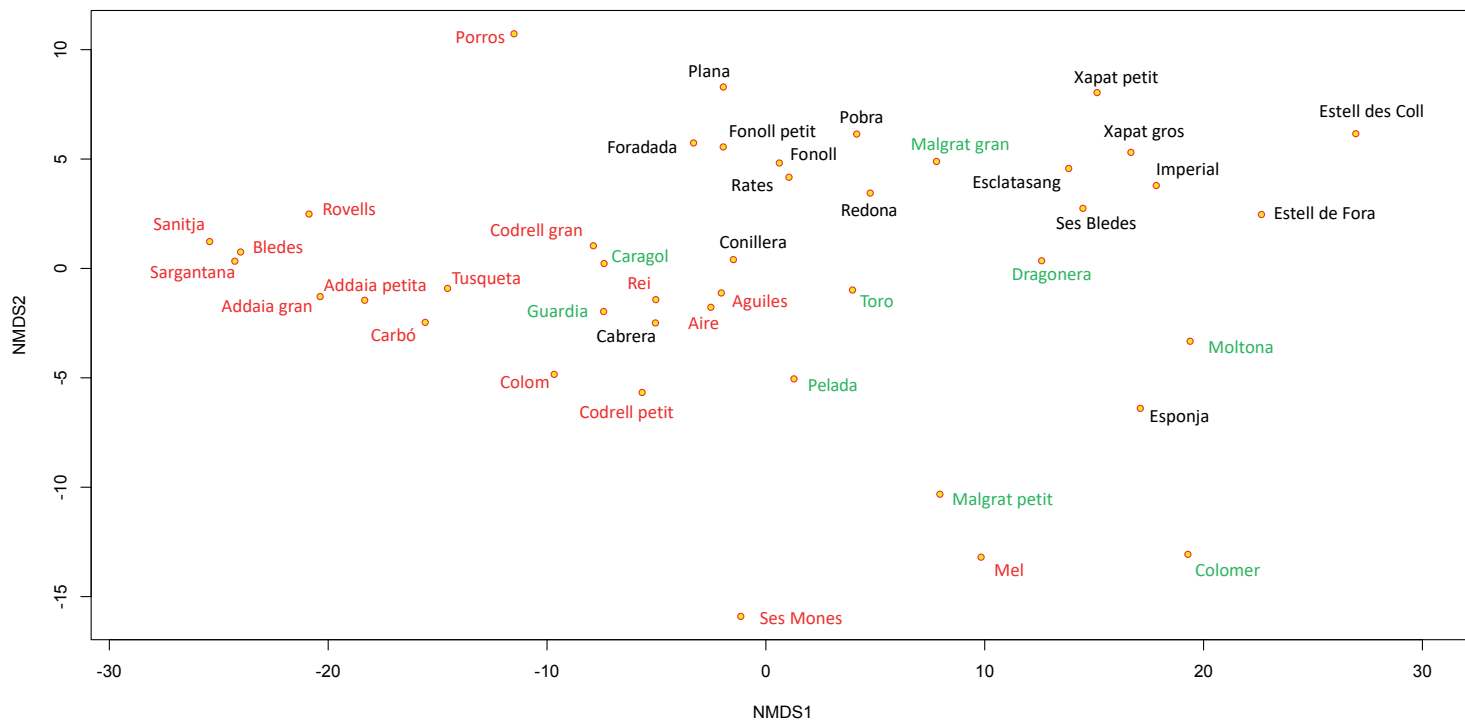
**Figura 1.** Poblaciones actuales de la lagartija balear (*P. lilfordi*) en las Gimnesias (Menorca y Mallorca)



**Figura 2.** Árbol filogenético en base a ADN mitocondrial de datos concatenados

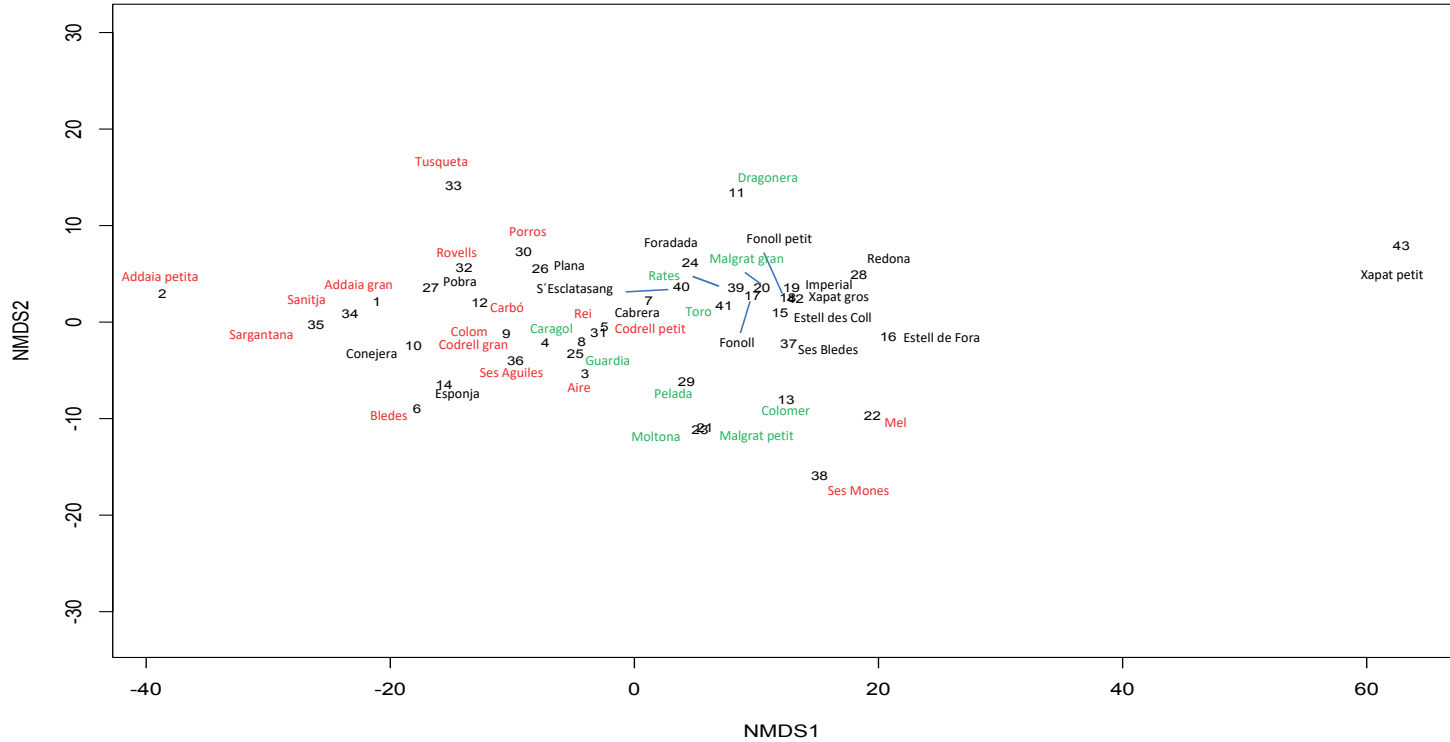


**Figura 3.** Escalamiento multidimensional no métrico de las características morfométricas de los machos adultos de *P. lilfordi*



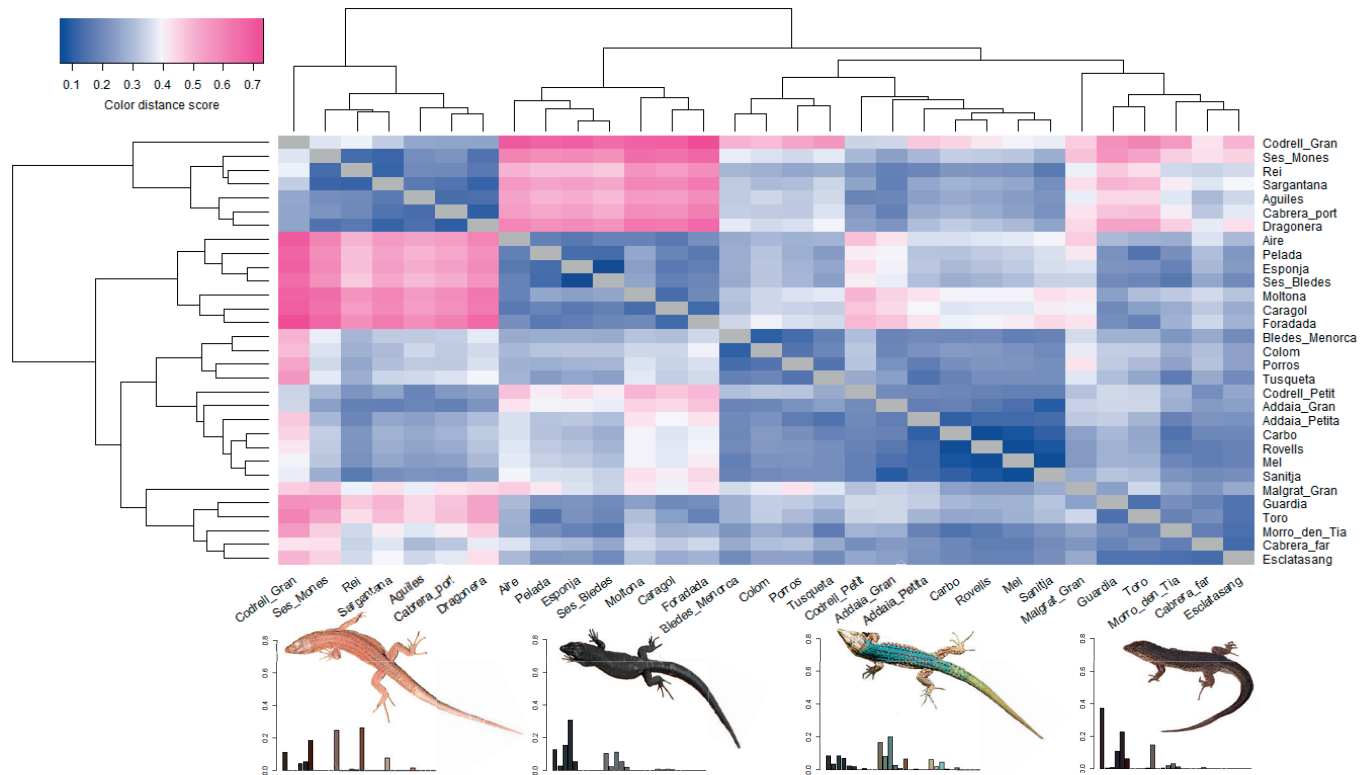
Nota: Obsérvese la agrupación de las poblaciones de Menorca (en rojo) en el lado izquierdo del diagrama. La esquina superior derecha está ocupada por las poblaciones de Cabrera (en negro), mientras que las poblaciones de Mallorca (en verde) se sitúan principalmente en el centro del diagrama.

**Figura 4.** Escalamiento multidimensional no métrico de las características morfométricas de las hembras adultas de *P. lilfordi*



Nota: En el caso de Menorca, la situación de las poblaciones es similar a la observada en los machos, mientras que las hembras de Mallorca y Cabrera se hallan morfológicamente mucho más próximas y mezcladas en la zona central del diagrama.

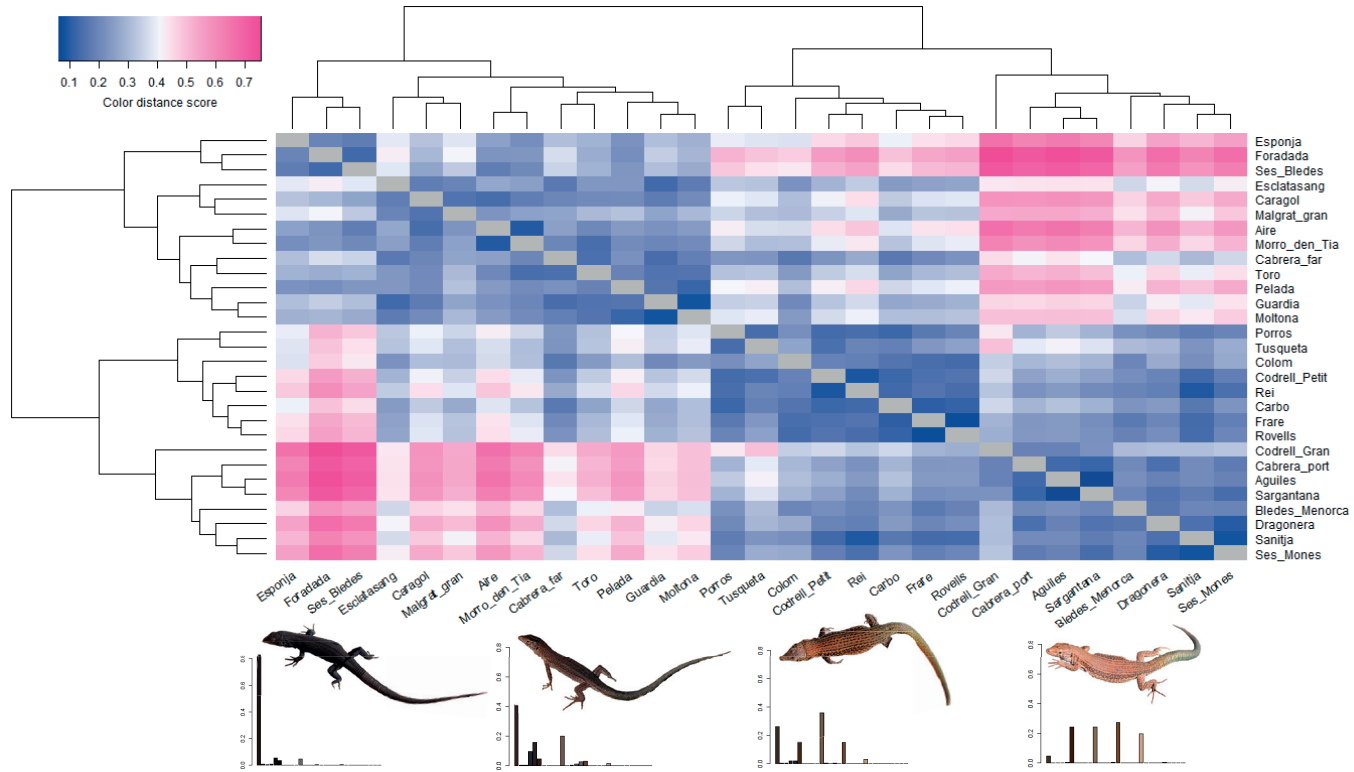
**Figura 5.** Mapa de calor (*heatmap*) de los machos adultos de *P. lilfordi* a partir de la coloración dorsal



Nota: Los píxeles de la imagen dorsal se han agrupado en un espacio de color HSV  $5 \times 2 \times 3$ . Los valores más bajos (en azul) indican una mayor similitud de coloración dorsal de las poblaciones, y los valores más elevados (en rosa), una mayor distancia. En la base de la figura se presentan cuatro fotografías de machos de las poblaciones de las islas de Ses Àguiles, de l'Aire, des Porros y del Toro, representativos de cada uno de los clados principales del mapa de calor superior. Bajo cada una de las fotografías se adjunta el histograma con el porcentaje de píxeles de cada una de las  $5 \times 2 \times 3 = 30$  categorías cromáticas empleadas en el análisis. Las cinco primeras barras de cada histograma corresponden al color negro (véase su dominancia en las poblaciones de las islas de l'Aire y del Toro). Alternadamente, las barras 6, 11, 16, 21 y 26 corresponden a colores pardos, del más oscuro al más claro (presentes, por ejemplo, en el caso de la Illa de Ses Àguiles). El resto de las barras intermedias de los histogramas corresponden a tonalidades verdes y azules —véase su importancia en los machos de la Illa des Porros (consúltense el texto para más detalles).

**Figura 6.** Mapa de calor (*heatmap*) de las hembras adultas de *P. lilfordi* a partir de la coloración dorsal

138



Nota: Los píxeles de la imagen dorsal se han agrupado en un espacio de color HSV  $5 \times 2 \times 3$ . Los valores más bajos (en azul) indican una mayor similitud de coloración dorsal de las poblaciones, y los valores más elevados (en rosa), una mayor distancia. En la base de la figura se presentan cuatro fotografías de hembras de las poblaciones de las islas de Malgrat Gran, del Toro y des Rovells y del puerto de Cabrera, representativas de cada uno de los clados principales del mapa de calor superior. Bajo cada una de las fotografías se adjunta el histograma con el porcentaje de píxeles de cada una de las  $5 \times 2 \times 3 = 30$  categorías cromáticas empleadas en el análisis. Las cinco primeras barras de cada histograma corresponden al color negro (véase su dominancia en las poblaciones de las islas de Malgrat Gran y del Toro). Alternadamente, las barras 6, 11, 16, 21 y 26 corresponden a colores pardos, del más oscuro al más claro (presentes, por ejemplo, en el caso de la Isla de Ses Àguiles). El resto de las barras intermedias de los histogramas corresponden a tonalidades verdes y azules —véase su importancia en los machos de la Isla des Porros (consúltese el texto para más detalles).