

Estructura taxonómica de la variabilidad infraespecífica de *Parnassius apollo* L. en el norte de la Península Ibérica*

J. MARCOTEGUI
J. P. DE NICOLAS
R. JORDANA

INTRODUCCION

De la especie *Parnassius apollo* L. (Papilionidae) se han descrito, en la Península Ibérica, 22 subespecies. Muchas de ellas han sido definidas basándose en el estudio de un número reducido de ejemplares y caracteres. De esta forma se ha llegado a describir una subespecie para cada núcleo montañoso.

La diferenciación infraespecífica de *P. apollo* en la Península se debe, posiblemente, a que en nuestras latitudes, su distribución se localiza sobre áreas de altitud superior a los 800 mts., dado que a partir de esta altura crecen las especies de Crasuláceas de las que se alimenta (5,8). De esta manera, la distribución geográfica de las poblaciones aparece estrechamente ligada a zonas elevadas, encontrándose separadas unas de otras, como si se localizaran sobre islas. Todo esto es posible debido a su reducida capacidad de vuelo, por lo que solamente se producirían intercambios genéticos entre las poblaciones, cuando algunos ejemplares fueran arrastrados por el viento (5). Complica todavía más su taxonomía, las amplias modificaciones fenéticas que se originan como consecuencia de la intensa decoloración por desescamación de los ocelos con el vuelo.

Esta complejidad en la taxonomía infraespecífica ha dado lugar a que en la bibliografía se encuentren numerosas críticas (1, 2, 3, 4, 8,9,10). En esta línea, ROUGEOT y CAPDEVILLE

(9) consideran que todas las subespecies que venían describiéndose para la Península, constituyen en realidad cuatro grupos raciales ligados a los cuatro principales grupos montañosos.

En el presente trabajo se pretende analizar la estructura taxonómica de la variabilidad infraespecífica de *P. apollo* L., para comprobar si las subespecies normalmente consideradas para la Península Ibérica tienen una realidad objetiva, o si por el contrario, las consideraciones efectuadas por ROUGEOT y CAPDEVILLE son más correctas.

Para efectuar el análisis que nos proponemos, se ha seleccionado un área de estudio adecuada, realizando un muestreo suficientemente amplio de poblaciones, de ejemplares y de caracteres analizados. Ha sido necesaria la utilización de técnicas estadísticas multivariantes (13).

MATERIAL Y METODOS

Se han analizado 16 poblaciones de *P. apollo* L. cuya localización geográfica se especifica en la Tabla I y Figura I. Los ejemplares utilizados proceden de las colecciones del Laboratorio Entomológico de la Sociedad de Ciencias Naturales Aranzadi de San Sebastián y del Museo del Departamento de Zoología de la Universidad de Navarra.

De cada localidad se tomó el N.º de ejemplares macho que se especifica en la Tabla I. Cada uno fue fotografiado dorsalmente y posteriormente fue positivado a escala natural. Sobre cada uno de los positivos se midieron

* Con una Ayuda del M.E.C. y de I.B.M.



Figura 1.—Localización geográfica de las 16 poblaciones de *P. apollo* L. estudiadas.

los 31 caracteres definidos según se detalla en la Tabla II y Figura 2.

Una vez analizados los ejemplares se procedió a calcular los valores medios poblacionales correspondientes a cada carácter. Estos valores medios se dan en la Tabla III que constituye la matriz de variabilidad morfométrica interpoblacional (matriz de datos originales), a partir de la cual se ha efectuado el correspondiente análisis estadístico. La tabla consta de 16 columnas correspondientes a las 16 poblaciones analizadas (OTU) y 31 filas correspondientes a las 31 variables consideradas. Sus elementos son una estimación puntual del carácter correspondiente en la OTU (Población de una localidad).

La estrategia analítica utilizada ha consistido en la utilización combinada de técnicas de clasificación y de ordenación multivariantes, de forma que se reúnan las ventajas proporcionadas por ambas técnicas.

En las técnicas de clasificación se utilizó como índice de disimilitud fenética la distancia taxonómica definida por SOKAL (12) y modificada por ROHLF (7), obtenida a partir de datos estandarizados por filas (Tabla IV). Como algoritmo de agrupación se aplicó el UPGMA (7) desarrollado por SOKAL y MICHENER (11) y experimentado en primer lugar por ROHLF (7).

Como técnica de ordenación se utilizó el análisis de componentes principales, KENDALL (6).

RESULTADOS Y DISCUSION

A la matriz de distancias fenéticas entre las OTU (poblaciones) tomadas de dos en dos (TablaV) se le aplicó el algoritmo de agrupación UPGMA y se obtuvo como resultado la estructura jerárquica de las poblaciones que se recoge en el fenograma de la Fig.3. Dicho fenograma pone de manifiesto una estructura de variación en la cual cabe diferenciar dos grandes grupos (fenones), uno compuesto por las localidades pirenaicas y el otro por las poblaciones cantábricas.

A partir de la matriz de correlación entre las variables analizadas (TablaV) se ha obtenido, por el método de componentes principales, la correspondiente matriz de factores (TablaVI). En esta tabla se dan los coeficientes de carga de cada variable analizada, en cada uno de los 3 primeros componentes y los valores propios correspondientes. El componente correspondiente al factor I contiene el 33,90% de la información. El componente correspondiente al factor II contiene el 16,58% de la información y el componente correspondiente al factor III contiene un 12% de la información. Los tres primeros componentes recogen el 62,48% de la información y los dos primeros el 50,48%, por lo que podemos reducir la representación gráfica a la proyección ortogonal en un plano.

El primer componente está relacionado

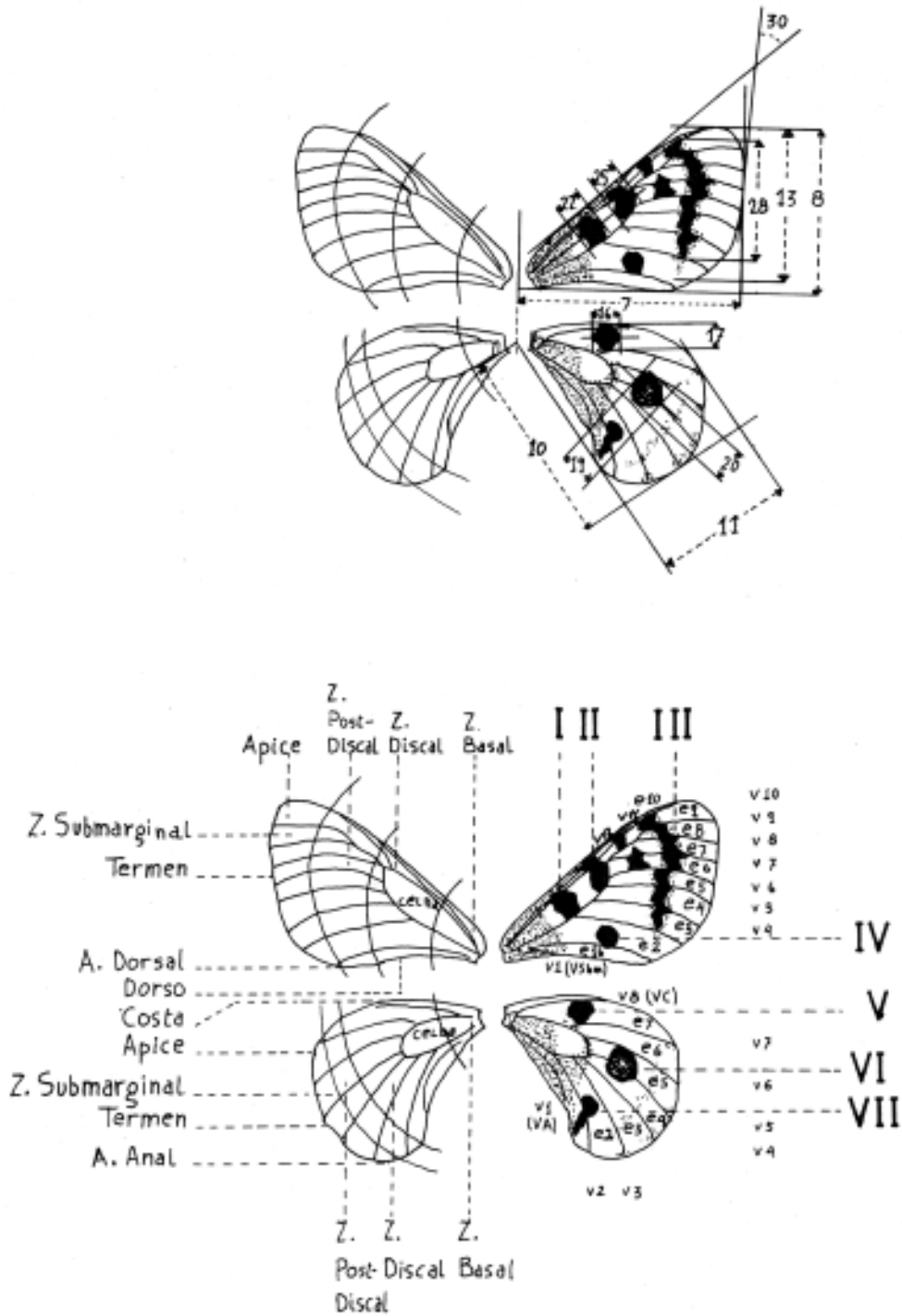


Figura 2.—Esquema de las alas de *P. apollo* L. y criterios seguidos en la medida de los parámetros. El número se corresponde con el número del carácter de la Tabla I.

con los caracteres 1, 2, 3, 14, 15, 16, 17, 18, 19, 20, 28 y 29, y al analizar estos caracteres se observa que todos ellos se refieren al gra-

do de pigmentación en relación con el tamaño del ala. El segundo componente hace relación a la anchura antero/posterior de las alas.

Conocidos estos datos se han hallado los valores de los 3 primeros componentes para cada una de las OTU (TablaVII) y estas se proyectan en el plano definido por los dos primeros factores (Fig4), sobre esa representación se han diferenciado los fenones definidos en la Fig. 3. El fenón del 30% de disimilitud con líneas de puntos y el de 50% con línea discontinua. Los resultados obtenidos ponen de manifiesto que los dos grupos definidos quedan discriminados en función de la información aportada por el primer factor. Dicha información hace referencia a la pigmentación de las alas y por tanto, estos caracteres son los que principalmente contribuyen a la diferenciación de los fenones de la Fig. 3.

Se ha tratado de averiguar si existía correspondencia entre proximidad geográfica y la similitud fenética, con este fin sobre el plano geográfico de localidades de procedencia de las poblaciones se ha representado, mediante isolíneas la estructura jerárquica de la variación correspondiente al fenograma de

la Fig. 3. Los resultados se recogen en la Fig. 5. En ella se puede apreciar cómo se distinguen geográficamente los distintos fenones. Los fenones del 50% agrupan por un lado a las poblaciones de las localidades pirenaicas, más la de Aizgorri en Guipúzcoa, y el segundo fenón agrupa a las localidades cantábricas; queda la población 7 de la localidad de Apellániz fuera de los fenones. Los resultados expuestos nos permiten considerar que la estructura de variación detectada, que correspondía a la variación recogida por el primer factor, se ajusta muy aproximadamente a un modelo geográfico de variación.

Las poblaciones que llamamos cantábricas se diferencian en 2 grupos. El grupo que podemos llamar Navarro, con las localidades de Andía, 9; Urbasa, 8; y Orduña, 6; definido por el fenón del 40%, y separado del otro que comprende las localidades de Pozazal, 1; Monasterio de Rodilla, 2; Ezcaray, 3 y Fresneda, 4; que podríamos llamar subgrupo Ibérico. Con el fin de ver las diferencias de unas

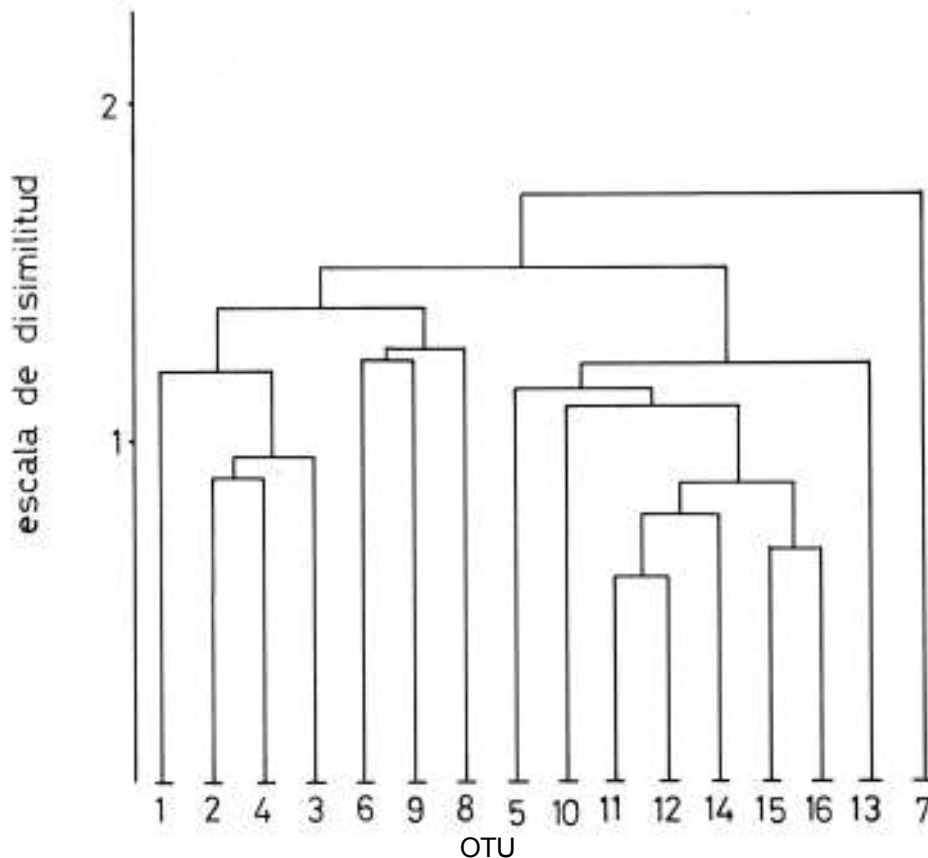


Figura 3.—Fenograma resultante de la aplicación del algoritmo U.P.G.M.A. sobre la matriz de distancias taxonómicas entre las OTU de *P. apollo* L.

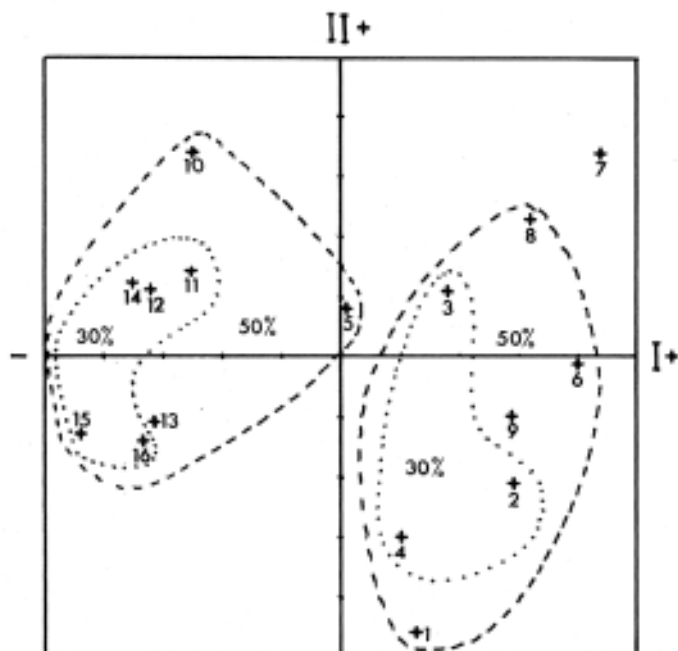


Figura 4.— Representación en un sistema de ejes ortogonal bidimensional de la variación fenética de las 16 OTU de *P. apollo* L. referida a los vectores I y II.

poblaciones sobre otras, se ha representado en la Fig. 6 los valores medios, máximo y mínimos obtenidos de la matriz de datos estandarizados para los caracteres que se muestran con coeficientes de carga significativo en el primer factor. En esa representación se

observa que el subgrupo Navarro no es intermedio en sus caracteres entre el subgrupo Ibérico y el grupo Pirenaico, como cabría esperar por su localización geográfica, sino más bien puede ser considerado como el centro de dispersión de las poblaciones Pirenai-

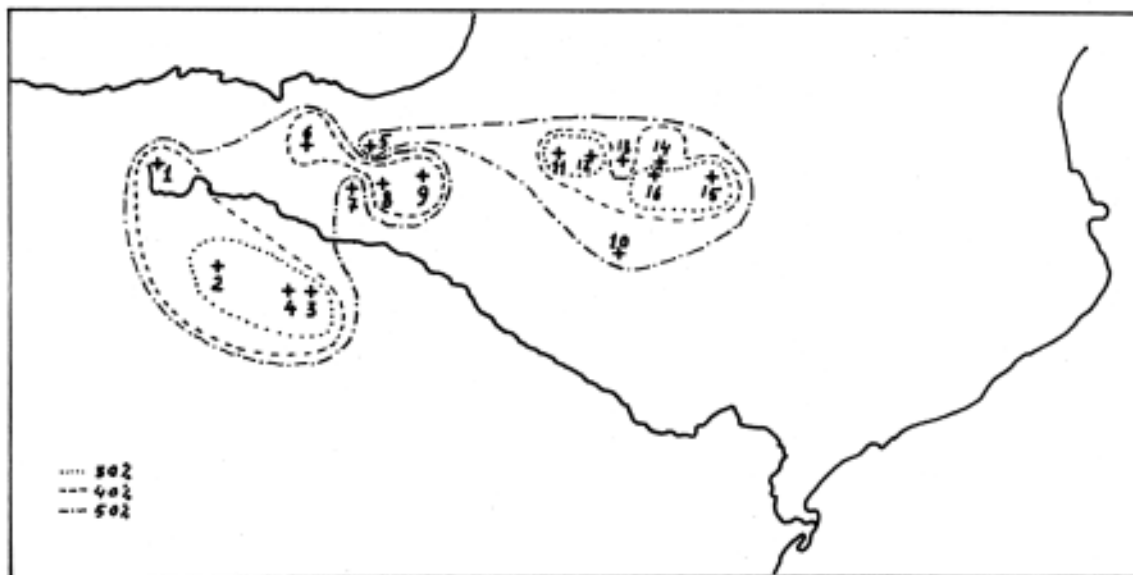


Figura 5.— Modelo geográfico de la variación fenética interpoblacional de las 16 OTU de *P. apollo* L.

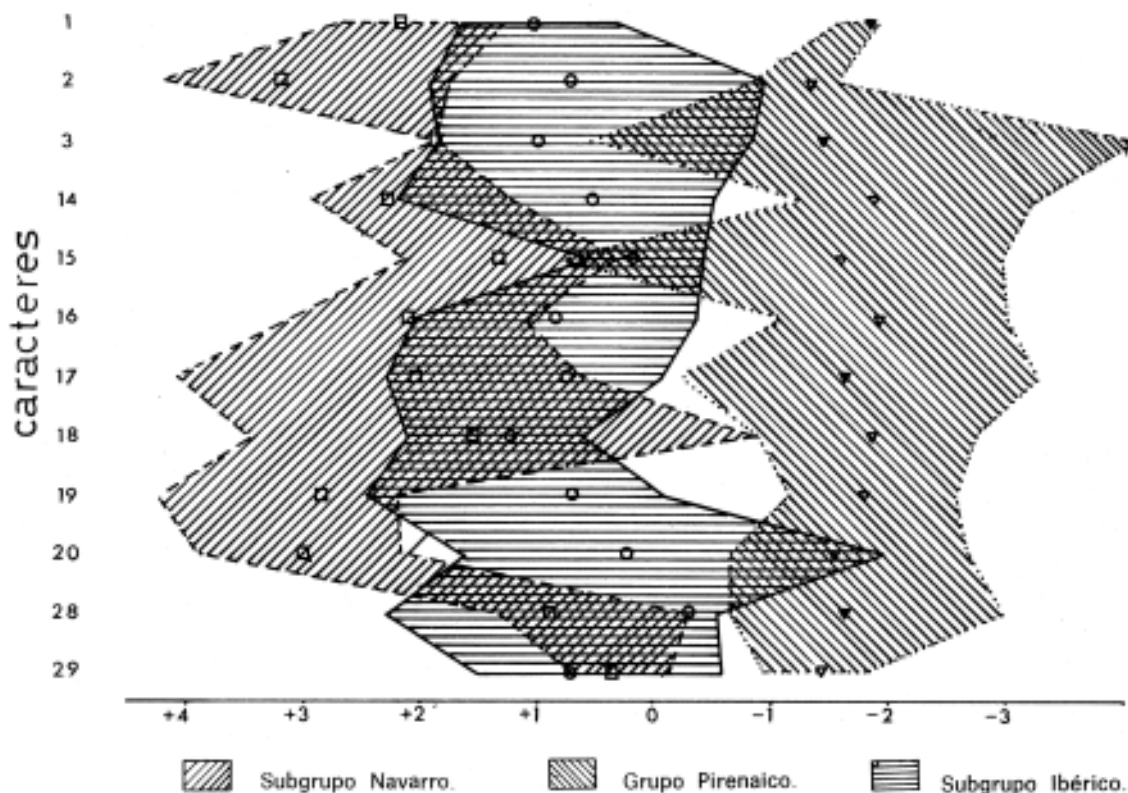


Figura 6.—Solapamiento fenético del grupo Cantábrico y Pirenaico (subgrupo Navarro e Ibérico) en función de la información recogida por el primer factor.

cas e Ibéricas (Cantábricas), pudiendo ser por tanto, el grupo más antiguo, origen de los demás.

Se ha estudiado la correlación existente entre el factor II, cuyo coeficiente de carga recae principalmente sobre el tamaño (anchura) de las alas, y la altitud. Se ha relacionado solo en el grupo Pirenaico, por presentar mayores variaciones de altitud. En la Fig. 7 se muestran los resultados en los que se observan regresión lineal negativa ($r = -0,79$) que nos dice que a mayor altitud la anchura de las alas es menor. Esta correlación podría tener su origen en el viento, que seleccionaría a los animales con menor superficie en las alas.

CONCLUSIONES

Podríamos afirmar que la población de Apellániz es la cabecera de una cline que se continúa hasta el otro extremo fenético por los subgrupos Navarro, Ibérico, acabando en el grupo Pirenaico. Fenéticamente esta cline

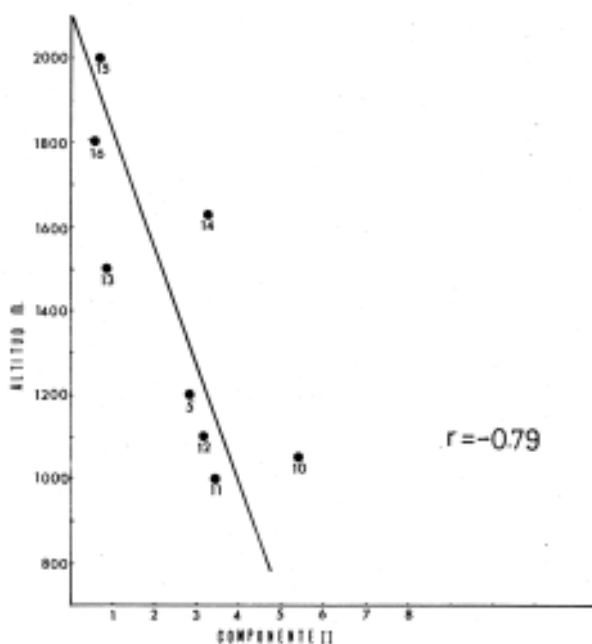


Figura 7.—Correlación entre el segundo componente de variación y la altitud de las localidades del grupo Pirenaico de *P. apollo* L.

derivaría desde la población con gran profusión de ocelos en las manchas postdiscales anterior y posterior del ala anterior y discal anterior (mancha n.º V), bandas hialina y submarginal del ala anterior muy cortas y estrechas, Ocelos V y VI grandes y ovoidales en el sentido horizontal, hasta la población Pirenaica de escasísimos ocelos en las mencionadas manchas, grandes y anchas bandas hialinas y submarginales, ocelos V y VI pequeños y ovoidales en el sentido vertical.

Dado que esta variación continua se da a lo largo de una distribución discontinua de las localidades (aisladas y limitadas por la altitud), se han podido distinguir tantas subespecies como localidades. Sin embargo, con el presente trabajo se puede mantener la hipótesis que sólo hay 2 buenas subespecies o si se quiere grupos raciales, el grupo Pirenaico y el grupo Cantábrico.

RESUMEN

Este trabajo analiza la estructura taxonómica de la variabilidad infraespecífica sobre 16 poblaciones (OTU) de *Parnassius apollo* L. (Rhopalocera, Papilionidae) del Norte de la Península Ibérica. El análisis estadístico se ha realizado con técnicas estadísticas multivariantes de clasificación y ordenación. En las técnicas de clasificación se han utilizado como índice de disimilitud fenética la distancia taxonómica descrita por SOKAL y ROHLF, obtenida a partir de datos estandarizados. Como algoritmo de agrupación se ha utilizado el U.P.G.M.A. desarrollado por SOKAL y MICHENER. Como técnica de ordenación se ha utilizado la del análisis de componentes principales de KENDALL.

Las poblaciones de *P. apollo* L. se agrupan en dos fenones, uno Pirenaico y otro Cantábrico, diferenciados por la pigmentación de las alas. La estructura de su variación fenética se ajusta al modelo geográfico de su distribución. El tamaño de las alas está en razón inversa con la altitud. Las localidades de la provincia de Navarra parecen ser el origen de la dispersión de la especie en los dos fenones mencionados.

SUMMARY

The infraspecific taxonomic structure of *Parnassius apollo* L. (Rhopalocera, Papilionidae) in Northern Spain has been studied. The taxonomic distance from SOKAL and ROHLF was used as classification index of phenetic dissimilarities; the U.P.G.M.A. from SOKAL and MICHENER, as algorithm for grouping; and the analysis of main components from KENDALL, as ordaining technique.

Populations of *P. apollo* L. are grouped into two phenons, Pyrenean and Cantabrian, differentiated by wing pigmentation. Their phenetic variation structure conforms to the geographic prototype. Wing size is in inverse function to altitude. The dispersion of the species into the above phenons seems to originate in the localities of Navarre.

BIBLIOGRAFIA

1. CAPDEVILLE, P., 1967: Note sur le classification des races de *Parnassius apollo*. *Alexandria*, V: 167-172.
2. EISNER, C., 1956: Parnassiana nova VIII. Kritische revision der gattung Parnassius. *Zool. Meded.*, XXXIV (10).
3. EISNER, C., 1966: Parnassiana nova XXXIX. Kritische revision der gattung Parnassius. *Zool. Meded.*, XLI (8).
4. FERNANDEZ, A., 1926: Las razas españolas de *P. apollo* L. *Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat.*, 26: 174-181.
5. GOMEZ BUSTILLO, M. R., FERNANDEZ RUBIO, F., 1971: Revisión morfológica y geográfica de *Parnassius apollo* L. 1758 en la Península Ibérica (Lep. Papilionidae). *Munibe*, n.º 20.
6. KENDALL, M. G., 1957: A course in multivariate analysis Griffin's statistical monographs.
7. ROHLF, F. J., 1963: Classification of Aedes by numerical taxonomic methods. *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, 56: 798-804.
8. ROUGEOT, P. C., CAPDEVILLE, P., 1968: Nouvelles observations sur *Parnassius apollo* L. en Espagne (Papilionidae). *Alexandria*, V: p. 296.
9. ROUGEOT, P. C., CAPDEVILLE, P., 1972: Bilan six de recherches sur les races Iberiques de *Parnassius apollo*. *Alexandria*, VII.
10. SAGARRA, I., 1933: Nova raça de *Parnassius apollo* Linn. (Lep. Rhop.). *Mus. Barcin. Scient. Nat. Op. XI* (6) 3-8.
11. SOKAL, R. R., MICHENER, C. D., 1958: A statistical method for evaluating systematic relationships. *Univ. Kansas Sci. Bull.*, 38: 1409-1438.
12. SOKAL, R. R., 1961: Distance as a measure of taxonomic similarity. *Sist. Zool.*, 10: 70-79.
13. SOKAL, R. R., RINKEL, 1963: Geographic variation of alate *Pemphigus populitransversus* in eastern North America, *Univ. Kansas Sci. Bull.* 44, 467-507.

TABLA 1.—Relación de las poblaciones de *P. apollo* L., objeto de este estudio. Se acompañan con algunas indicaciones de interés.

POB. N°	LOCALIDAD	ALTITUD	FECHA RECOG.	N° EJEM.	SUBESPECIE
1	Pto. Pozazal SANTANDER	981 mts.	20-7-1968	7	pozazalensis
2	Monasterio de Rodilla BURGOS.	900 mts.	25-7-1972	20	marteni
3	Ezcaray LOGROÑO	1100 mts.	19-7-1969	20	manleyi
4	Fresneda BURGOS	2000 mts.	16-8-1972	20	manleyi
5	Aizgorri GUIPUZCOA	1200 mts.	6-8-1972	20	odriozole
6	Orduña VIZCAYA	900 mts.	18-7-1970	11	
7	Apellaniz ALAVA	1055 mts.	19-7-1970	6	aizpuruae
8	Urbasa NAVARRA	900 mts.	21-8-1972	7	lessei
9	Andía NAVARRA	1100 mts.	31-7-1974	11	
10	Mesón nuevo HUESCA	1050 mts.	3-8-1972	19	aragonius
11	Uztarroz NAVARRA	1000 mts.	31-7-1972	20	pirenaicus
12	Selva de Oza HUESCA	1100 mts.	1-8-1972	20	pirenaicus
13	Canfranc HUESCA	1500 mts.	11-8-1974	11	pirenaicus
14	Panticosa HUESCA	1630 mts.	25-8-1970	17	pirenaicus
15	Bielsa HUESCA	2000 mts.	30-7-1974	20	pirenaicus
16	Panticosa HUESCA	1800 mts.		20	pirenaicus

TABLA II.—Definición de los caracteres analizados en cada uno de los ejemplares de *P. apollo* L.

Nº	Carácter	Definición
1	PMPAA	Tanto por cien de individuos de la muestra con pupila en la mancha postdiscal anterior del ala anterior derecha (Fig. 2a)
2	PMPPA	Tanto por cien de individuos de la muestra con pupila en la mancha postdiscal posterior del ala anterior derecha (Fig. 2a IV)
3	PMDAP	Tanto por cien de individuos de la muestra con pupila en la mancha discal anterior del ala posterior derecha (Fig. 2a V)
4	PMPPP	Tanto por cien de individuos de la muestra con pupila en la mancha postdiscal posterior del ala posterior derecha (Fig. 2a VI)
5	TAA	Tanto por cien de individuos de la muestra que presentan rectilíneo el borde terminal (termen) del ala anterior derecha (Fig. 2b)
6	CAA	Tanto por cien de individuos de la muestra que presentan rectilíneo el borde costal del ala anterior derecha (Fig. 2b)
7	LAA	Longitud en mm del ala anterior derecha (Fig. 2b, 7)
8	AAA	Anchura en mm del ala anterior derecha (Fig. 2b, 8)
9	LAA/AAA	Proporción entre longitud/anchura del ala anterior derecha
10	LAP	Longitud en mm del ala posterior derecha (Fig. 2b, 10)
11	AAP	Anchura en mm del ala posterior derecha (Fig. 2b, 11)
12	LAP/AAP	Proporción entre longitud/anchura del ala posterior derecha
13	LBH	Longitud en mm de la banda hialina derecha (Fig. 2b, 13)
14	AAA/LBH	Proporción entre anchura ala anterior/longitud de la banda hialina
15	ABH	Anchura en mm de la banda hialina del ala derecha a nivel del espacio 7 (Fig. 2a, c7)
16	DOV ₁	Longitud en mm del diámetro paralelo al borde anterior del ala en el ocelo V (Fig. 2b, 16)
17	DOV ₂	Longitud en mm del diámetro perpendicular al borde anterior del ala en el ocelo V (Fig. 2b, 17)
18	DOV ₁ /DOV ₂	Proporción entre los dos diámetros
19	DOVI1	Longitud en mm del diámetro del ocelo VI (Fig. 2b, 19)
20	DOVI2	Longitud en mm del diámetro del ocelo VI (Fig. 2b, 20), perpendicular al anterior.
21	DOVI1/DOVI2	Proporción entre los dos diámetros
22	DOI ₁	Longitud en mm del diámetro del ocelo I medidos sobre la recta que pasa por los extremos de la celdilla (Fig. 2b, 22)
23	DOI ₂	Longitud en mm del diámetro del ocelo I perpendicular al anterior (Fig. 2b, 23)
24	DOI1/DOI2	Proporción entre los dos diámetros

TABLA II (continuación)

25	DOII ₁	Longitud en mm del diámetro del ocelo II medido sobre la misma recta del caracter 22 (Fig. 2b, 25)
26	DOII ₂	Longitud en mm del diámetro del ocelo II perpendicular al anterior (Fig. 2b, 26)
27	DOII ₁ /DOII ₂	Proporción entre los dos diámetros
28	LBS	Longitud en mm de la banda submarginal (Fig. 2b, 28)
29	AAA/LBS	Proporción anchura ala anterior/longitud bandasubmarginal
30	ANGA	Valor en grados del ángulo apical del ala anterior derecha (Fig. 2b, 30)
31	COL	Color del círculo medio o interno, en el caso de ausencia de pupila de los ocelos V y VI. Expresado por la media obtenida al asignar el valor 1 al color rojo, 2 al amarillo y 3 al naranja

TABLA III. — Matriz de variabilidad morfométrica de las 16 OTU (Poblaciones) de *P. apollo* L., el término general a recoge el valor del carácter i (filai) en la población j (columnaj).

CARACTERES	OTU																
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	
1 PMPAA		42.85	65.00	65.00	40.00	10.00	81.81	100.00	57.14	83.33	00.00	00.00	00.00	00.00	5.00	00.00	
2 PMPPA		28.57	30.00	5.00	15.00	00.00	45.45	00.00	28.57	50.00	00.00	00.00	00.00	5.88	5.00	00.00	
3 PMDAP		100.00	80.00	100.00	95.00	90.00	100.00	100.00	100.00	100.00	63.15	80.00	90.00	63.63	82.35	55.00	81.81
4 PMPPP		100.00	100.00	100.00	95.00	95.00	100.00	100.00	100.00	100.00	100.00	90.00	100.00	90.90	58.82	90.00	100.00
5 TAA		85.71	85.00	95.00	85.00	90.00	36.36	100.00	85.71	100.00	84.21	95.00	90.00	100.00	84.21	100.00	90.90
6 CAA		100.00	75.00	85.00	65.00	90.00	45.45	83.83	42.85	100.00	100.00	90.00	85.00	81.81	100.00	100.00	90.90
7 LAA		35.14	36.00	37.70	37.10	35.80	37.73	36.83	36.29	36.16	37.32	36.70	36.65	34.18	36.88	34.95	35.18
8 AAA		25.50	27.45	28.45	26.85	27.85	27.73	28.83	28.14	27.08	28.94	27.35	27.10	25.82	27.18	26.65	26.09
9 LAA/AAA		1.36	1.31	1.32	1.38	1.28	1.36	1.28	1.29	1.33	1.29	1.34	1.35	1.32	1.35	1.31	1.34
10 LAP		29.00	31.85	33.40	32.17	32.05	33.18	32.00	32.21	32.58	32.84	31.90	31.63	21.55	32.06	30.45	30.90
11 AAP		21.57	22.44	22.80	21.50	23.35	22.64	25.00	22.71	21.83	24.11	22.95	22.68	21.09	22.35	21.70	21.54
12 LAP/AAP		1.35	1.42	1.46	1.49	1.38	1.47	1.31	1.43	1.49	1.37	1.39	1.39	1.40	1.43	1.40	1.40
13 LBH		19.00	20.50	22.72	22.00	20.05	19.91	22.83	21.14	19.50	23.22	23.26	22.65	21.00	23.59	22.05	21.54
14 AAA/LBH		1.37	1.35	1.26	1.23	1.40	1.40	1.29	1.33	1.39	1.25	1.20	1.20	1.24	1.15	1.21	1.23
15 ABH		4.33	4.15	4.21	4.35	3.80	4.09	3.83	4.00	4.25	4.58	4.70	4.60	4.18	4.53	4.60	4.45
16 DOV ₁		21.57	23.25	24.45	20.20	21.10	26.18	26.60	22.80	24.67	17.84	18.95	17.10	18.18	18.82	15.56	16.45
17 DOV ₂		20.50	19.90	21.65	19.84	19.20	21.00	22.20	23.00	20.36	18.89	19.70	19.25	19.00	19.12	17.44	17.40
18 DOV ₁ /DOV ₂		1.10	1.17	1.12	1.08	1.10	1.25	1.20	0.99	1.17	0.92	0.96	0.88	0.96	0.99	0.89	0.92
19 DOVI ₁		22.71	25.90	24.65	23.45	22.65	25.73	24.83	27.71	25.67	22.42	22.35	21.60	22.36	22.18	20.95	21.09
20 DOVI ₂		24.00	24.65	23.85	21.85	23.00	25.09	24.67	26.43	25.75	22.00	22.80	22.60	21.64	22.88	21.30	21.91
21 DOVI ₁ /DOVI ₂		0.94	1.05	1.03	1.07	0.98	1.03	1.01	1.05	0.99	1.02	0.98	0.95	1.03	0.97	0.98	0.95
22 DOI ₁		16.14	15.95	16.10	14.90	16.75	19.36	20.83	18.43	20.58	18.21	18.65	18.18	20.55	18.35	18.00	18.27
23 DOI ₂		20.86	21.70	22.90	21.30	23.75	22.82	23.00	23.57	23.00	23.11	23.85	24.70	23.55	23.76	22.75	23.45
24 DOI ₁ /DOI ₂		0.77	0.73	0.70	0.70	0.72	0.84	0.90	0.79	0.89	0.79	0.78	0.78	0.87	0.77	0.79	0.78
25 DOII ₁		14.43	14.40	15.80	14.25	17.85	17.00	17.17	17.71	18.08	18.53	16.30	17.10	17.73	16.41	15.65	17.36
26 DOII ₂		22.43	24.90	25.90	24.15	25.75	26.91	27.67	23.43	23.50	25.21	26.60	26.60	26.64	25.82	25.25	26.64
27 DOII ₁ /DOII ₂		0.64	0.55	0.63	0.59	0.70	0.63	0.62	0.77	0.70	0.75	0.61	0.65	0.66	0.64	0.61	0.63
28 LBS		12.86	12.55	16.50	12.85	15.89	13.27	10.33	16.14	13.92	19.22	16.95	19.05	17.41	19.88	17.95	16.64
29 AAA/LBS		2.22	2.55	1.80	2.55	1.85	2.28	4.29	1.96	2.19	1.54	1.67	1.44	1.51	1.37	1.49	1.58
30 ANGA		38.83	39.08	38.83	38.46	41.13	39.33	38.00	42.00	40.50	42.67	41.22	41.73	40.78	43.00	41.85	39.22
31 COL		1.57	1.50	1.80	1.40	1.50	1.45	1.83	1.71	1.00	1.68	1.70	1.55	1.26	1.70	1.30	1.27

TABLA IV.—Matriz de datos morfométricos stanoarizados

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
1	0.23	0.84	0.84	0.15	-0.67	1.30	1.80	0.62	1.34	-0.94	-0.94	-0.94	-0.94	-0.94	-0.81	-0.94
2	0.87	0.96	-0.48	0.10	-0.77	1.84	-0.77	0.87	2.10	-0.77	-0.77	-0.77	-0.77	-0.43	-0.48	-0.77
3	0.91	-0.42	0.91	0.58	0.25	0.91	0.91	0.91	0.91	-1.54	-0.42	0.25	-1.51	-0.26	-2.09	-0.30
4	0.48	0.48	0.48	0.00	0.00	0.48	0.48	0.48	0.48	0.48	-0.48	0.48	-0.39	-3.47	-0.48	0.48
5	-0.15	-0.20	0.47	-0.20	0.13	-3.42	0.80	-0.15	0.80	-0.25	0.47	0.14	0.80	-0.25	0.80	0.20
6	0.91	-0.46	0.09	-1.01	0.36	-2.07	-0.00	-2.22	0.91	0.91	0.36	0.09	-0.09	0.91	0.91	0.41
7	-1.12	-0.28	1.37	0.79	-0.48	1.40	0.53	0.00	-0.13	1.00	0.40	0.35	-2.05	0.58	-1.30	-1.08
8	-1.80	0.14	1.13	-0.46	0.53	0.41	1.51	0.82	-0.23	1.62	0.04	-0.21	-1.48	-0.13	-0.66	-1.22
9	1.17	-0.42	-0.10	1.80	-1.37	1.17	-1.37	-1.37	0.22	-1.05	-0.42	0.85	-0.10	0.85	-0.42	0.54
10	-0.80	0.22	0.78	0.33	0.29	0.70	0.27	0.35	0.48	0.57	0.24	0.14	-3.47	0.30	-0.28	-0.12
11	-0.92	-0.07	0.28	-0.99	0.81	0.12	2.42	0.19	-0.67	1.55	0.42	0.16	-1.39	-0.16	-0.79	-0.95
12	-1.30	0.01	0.76	1.32	-0.74	0.76	-2.05	0.20	1.32	1.70	-0.55	-0.55	-0.36	0.20	-0.36	-0.36
13	-1.76	-0.73	0.80	0.30	-1.04	-1.13	0.87	-0.29	-1.42	1.14	1.17	0.75	-0.39	1.40	0.34	-0.01
14	1.09	0.85	-0.26	-0.63	1.46	1.46	0.11	0.60	1.34	-0.39	-1.00	-1.00	-0.51	-1.62	-0.88	-0.63
15	0.14	-0.51	-0.29	0.22	-1.77	-0.73	-1.67	-1.05	-0.15	1.05	1.48	1.12	-0.40	0.87	1.12	0.58
16	0.20	0.68	1.02	-0.19	0.07	1.52	1.64	0.55	1.09	-0.86	-0.54	-1.07	-0.76	-0.58	-1.51	-1.26
17	0.39	-0.00	1.14	-0.04	-0.46	0.71	1.49	2.02	0.30	-0.66	-0.13	-0.43	-0.59	-0.51	-1.60	-1.63
18	0.47	1.06	0.64	0.30	0.47	1.73	1.31	-0.45	1.06	-1.04	-0.70	-1.37	-0.70	-0.45	-1.29	-1.04
19	-0.41	1.20	0.57	-0.03	-0.44	1.12	0.66	2.11	1.09	-0.55	-0.59	-0.97	-0.58	-0.67	-1.29	-1.22
20	0.38	0.80	0.29	-0.99	-0.26	1.08	0.81	1.93	1.50	-0.89	-0.38	-0.51	-1.12	-0.33	-1.34	-0.95
21	-1.55	1.21	0.71	1.71	-0.55	0.71	0.20	1.21	-0.30	0.46	-0.55	-1.30	0.71	-0.80	-0.55	-1.30
22	-1.10	-1.21	-1.13	-1.81	-0.76	0.73	1.57	0.20	1.43	0.08	0.33	0.06	1.41	0.16	-0.04	0.11
23	-2.16	-1.30	-0.08	-1.71	0.28	-0.16	0.03	0.61	0.03	0.14	0.90	1.77	0.59	0.81	-0.23	0.49
24	-0.29	-0.94	-1.42	-1.42	-1.10	0.85	1.83	0.04	1.67	0.04	-0.12	-0.12	1.34	-0.29	0.04	-0.12
25	-1.60	-1.62	-0.59	-1.73	0.91	0.29	0.41	0.80	1.08	1.40	-0.23	0.36	0.82	-0.15	-0.70	0.55
26	-2.07	-0.39	0.30	-0.90	0.20	0.99	1.51	-1.39	-1.34	-0.17	0.78	0.78	0.81	0.25	-0.15	0.81
27	-0.15	-1.74	-0.33	-1.03	0.90	-0.33	-0.51	2.13	0.90	1.78	-0.68	0.02	0.20	-0.15	-0.68	-0.33
28	-1.02	-1.14	0.28	-1.03	0.06	-0.88	-1.93	0.15	-0.64	1.26	0.44	1.20	0.61	1.50	0.80	0.33
29	0.28	0.74	-0.30	0.74	-0.23	0.36	3.16	-0.08	0.24	-0.66	-0.48	-0.80	-0.71	-0.90	-0.73	-0.61
30	-0.99	-0.83	-0.99	-1.22	0.45	-0.68	-1.51	0.99	0.05	1.41	0.50	0.82	0.23	1.62	0.90	-0.75
31	0.25	-0.06	1.26	-0.50	-0.06	-0.28	1.39	0.87	-2.26	0.73	0.82	0.16	-1.12	0.82	-0.94	-1.07

TABLA V.—Matriz de distancias taxonómicas entre las OTU.

CARACTERES	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
1	1.00															
2	0.66	1.00														
3	0.70	0.49	1.00													
4	0.43	0.26	0.29	1.00												
5	-0.24	-0.49	-0.28	-0.06	1.00											
6	-0.44	-0.40	-0.41	-0.30	0.59	1.00										
7	0.37	0.13	0.45	0.02	-0.46	-0.31	1.00									
8	0.37	-0.08	0.20	0.16	-0.13	-0.23	0.73	1.00								
9	-0.05	0.29	0.22	-0.18	-0.38	-0.04	0.09	-0.59	1.00							
10	0.35	0.22	0.44	0.11	-0.30	-0.13	0.77	0.64	-0.05	1.00						
11	0.27	-0.27	0.17	0.15	-0.03	-0.02	0.56	0.87	-0.63	0.50	1.00					
12	0.03	0.35	-0.06	0.01	-0.30	-0.17	0.45	0.22	0.24	0.32	-0.19	1.00				
13	-0.38	-0.71	-0.33	-0.42	0.27	0.20	0.41	0.41	-0.15	0.20	0.40	0.04	1.00			
14	0.63	0.70	0.51	0.55	-0.36	-0.31	-0.02	0.12	-0.17	0.15	0.09	0.01	-0.85	1.00		
15	-0.63	-0.26	-0.51	-0.32	0.13	0.46	-0.00	-0.32	0.39	0.01	-0.31	0.25	0.48	-0.70	1.00	
16	0.94	0.60	0.75	0.33	-0.32	-0.44	0.45	0.46	-0.12	0.35	0.37	0.01	-0.37	0.69	-0.72	1.00
17	0.77	0.42	0.75	0.30	-0.19	-0.57	0.46	0.50	-0.21	0.28	0.41	-0.04	-0.14	0.44	-0.60	0.83
18	0.87	0.62	0.66	0.26	-0.39	-0.34	0.35	0.27	0.06	0.29	0.22	0.02	-0.50	0.73	-0.69	0.93
19	0.83	0.70	0.60	0.35	-0.30	-0.67	0.37	0.46	-0.23	0.32	0.23	0.23	-0.35	0.62	-0.63	0.84
20	0.81	0.73	0.72	0.30	-0.28	-0.47	0.30	0.36	-0.20	0.38	0.26	0.02	-0.44	0.68	-0.57	0.84
21	0.44	0.25	0.08	0.20	-0.22	-0.66	0.34	0.42	-0.15	0.06	0.10	0.48	0.02	0.17	-0.39	0.42
22	0.12	0.04	-0.10	-0.06	0.08	0.04	-0.13	0.09	-0.28	-0.27	0.21	-0.17	0.05	-0.00	-0.11	0.13
23	-0.41	-0.43	-0.19	-0.24	0.15	0.05	0.08	0.23	-0.30	-0.02	0.25	-0.08	0.48	-0.41	0.19	-0.31
24	0.29	0.22	-0.02	0.08	0.04	0.02	-0.19	-0.01	-0.17	-0.31	0.14	-0.20	-0.14	0.15	-0.17	0.24
25	-0.14	-0.14	-0.11	0.08	0.04	0.03	0.01	0.35	-0.49	-0.05	0.36	0.11	0.08	0.08	-0.17	-0.04
26	-0.16	-0.55	-0.22	-0.13	-0.08	-0.02	0.17	0.26	-0.16	-0.07	0.39	-0.30	0.50	-0.37	-0.02	-0.07
27	-0.10	0.05	0.05	0.12	0.03	-0.05	0.03	0.31	-0.44	0.04	0.24	0.26	-0.08	0.22	-0.16	-0.02
28	-0.81	-0.51	-0.58	-0.48	0.17	0.34	-0.07	-0.05	-0.06	-0.13	-0.12	0.23	0.51	-0.63	0.62	-0.74
29	0.78	0.22	0.50	0.34	-0.02	-0.26	0.22	0.34	-0.17	0.20	0.47	-0.35	-0.13	0.38	-0.61	0.71
30	-0.63	-0.24	-0.51	-0.50	0.10	0.24	-0.06	0.10	-0.27	-0.03	0.04	0.22	0.34	-0.37	0.43	-0.55
31	0.07	-0.37	0.21	-0.13	-0.07	-0.14	0.53	0.60	-0.33	0.34	0.69	-0.26	0.55	-0.21	-0.09	0.21

TABLA V (continuación)

	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31
17	1.00														
18	0.60	1.00													
19	0.84	0.68	1.00												
20	0.82	0.67	0.90	1.00											
21	0.46	0.37	0.64	0.25	1.00										
22	0.09	-0.01	0.09	0.20	-0.14	1.00									
23	-0.13	-0.50	-0.21	-0.11	-0.28	0.56	1.00								
24	0.15	0.14	0.16	0.28	-0.10	0.94	0.28	1.00							
25	-0.01	-0.21	0.02	0.09	-0.12	0.71	0.71	0.55	1.00						
26	-0.18	-0.08	-0.29	-0.31	-0.07	0.42	0.58	0.24	0.32	1.00					
27	0.22	-0.23	0.19	0.25	-0.01	0.31	0.38	0.23	0.76	-0.28	1.00				
28	-0.52	-0.82	-0.56	-0.53	-0.33	0.06	0.66	-0.19	0.37	0.17	0.36	1.00			
29	0.57	0.70	0.49	0.46	0.32	0.14	-0.41	0.32	-0.18	0.08	-0.27	-0.88	1.00		
30	-0.33	-0.66	-0.28	-0.22	-0.23	0.22	0.61	0.03	0.48	-0.03	0.56	0.84	-0.69	1.00	
31	0.49	0.03	0.14	0.15	0.10	-0.20	0.11	-0.28	-0.10	0.21	0.05	0.05	0.22	0.04	1.00

TABLA VI. — Coeficiente de carga de los caracteres y % de información resumida correspondiente a los tres primeros factores de variación morfométrica.

Caracteres		I	II	III
1	PMPAA	-0.95 ■	-0.01	0.04
2	PMPPA	0.68 ■	-0.38	0.19
3	PMDAP	-0.76 ■	-0.02	-0.12
4	PMPPP	0.48	-0.08	0.18
5	TAA	-0.38	0.05	0.21
6	CAA	-0.57	-0.07	0.10
7	LAA	0.40	0.50	-0.62
8	AAA	0.40	-0.82 ■	-0.27
9	LAA/AAA	-0.08	-0.64	-0.31
10	LAP	0.37	0.35	-0.54
11	AAP	0.30	-0.82 ■	-0.14
12	LAP/AAP	0.05	0.00	-0.25
13	LBH	-0.48	0.61	-0.48
14	AAA/LBH	-0.76 ■	-0.21	0.36
15	ABH	-0.73 ■	-0.11	-0.29
16	DOV ₁	-0.96 ■	0.12	0.03
17	DOV ₂	-0.82 ■	0.30	-0.05
18	DOV ₁ /DOV ₂	-0.90 ■	-0.14	-0.03
19	DOVI ₁	-0.88 ■	0.15	0.06
20	DOVI ₂	-0.84 ■	0.15	0.20
21	DOVI ₁ /DOVI ₂	0.49	0.10	-0.24
22	DOI ₁	-0.00	0.43	-0.74 ■
23	DOI ₂	-0.43	-0.69 ■	0.28
24	DOI ₁ /DOI ₂	0.16	0.22	-0.77 ■
25	DOII ₁	-0.12	-0.65	0.62
26	DOII ₂	-0.22	0.49	-0.00
27	DOII ₁ /DOII ₂	-0.00	0.48	0.44
28	LBS	-0.82 ■	0.33	-0.03
29	AAA/LBS	-0.73 ■	0.07	-0.01
30	ANGA	-0.60	0.43	0.16
31	COL	0.15	0.59	-0.53
Valores propios		10.51	5.14	3.72
% de variabilidad resumida		33.90	16.58	12.00

TABLA VII.—Matriz de coordenadas de las 16 OTU, respecto de los dos factores más significativos.

Factores	1	2	3	4	5	6	7	8
I	1.32	2.98	1.83	1.05	0.14	4.99	4.49	3.27
II	-4.60	-2.09	1.15	-3.09	0.85	-0.14	3.42	2.30
	9	10	11	12	13	14	15	16
I	2.94	-2.54	-2.52	-3.25	-3.28	-3.58	-4.50	-3.33
II	-1.05	3.41	1.44	1.16	-1.17	1.24	-1.36	-1.45

**J. MARCOTEGUI
J. P. DE NICOLAS
R. JORDANA**

Departamento de Zoología, Facultad de Ciencias,
Universidad de Navarra, Pamplona.