

Asociaciones interespecíficas de los anfibios en los gradientes ambientales del sur de España

JOSÉ CARLOS GUERRERO; RAIMUNDO REAL; AGUSTÍN ANTÚNEZ Y JUAN MARIO VARGAS

*Departamento de Biología Animal, Facultad de Ciencias, Universidad de Málaga,
29071 Málaga, España.
e-mail: jmvy@uma.es*

Resumen: Se analizan las respuestas geográficas de las once especies de anfibios que habitan la vertiente mediterránea del sur de España, frente a las variaciones espaciales de diez variables climáticas. Para ello, cada gradiente climático se dividió en diez clases y se aplicó el índice de similitud porcentual de Renkonen sobre el número de cuadrículas UTM de 10×10 km que cada especie ocupa en cada una de las clases. Este mismo procedimiento se utilizó para obtener la asociación entre especies en los gradientes geográficos longitudinal y altitudinal. También se obtuvo la asociación corológica entre especies en función de su distribución sobre las 180 cuadrículas UTM del área de estudio, utilizando el índice de similitud de Baroni-Urbani y Buser. Para correlacionar entre sí las matrices de similitud climática, y estas matrices con las de similitud geográfica, se utilizó el test de Mantel. Las especies que con mayor frecuencia se asocian entre sí en sus respuestas ambientales son *Rana perezi*, *Bufo bufo* y *Bufo calamita*, mientras que la especie que con más frecuencia se segrega de las demás en su respuesta ambiental es *Alytes dickhilleni*. Las asociaciones climáticas que más correlacionan entre sí corresponden a dos variables relacionadas con la estabilidad climática: la Irregularidad pluviométrica y la Gama de temperatura. La asociación geográfica longitudinal parece estar condicionada por la respuesta frente a la Irregularidad pluviométrica, la asociación altitudinal por la respuesta frente a la Gama de temperatura, y la asociación sobre cuadrículas de 10×10 km por la respuesta frente a la Precipitación máxima registrada en 24 horas, variable que está relacionada con la intensidad de las inundaciones.

Palabras clave: distribución, anfibios, gradientes ambientales, asociaciones corológicas

Abstract: Amphibian assemblages in the environmental gradients of southern Spain.- We analysed the geographic responses of the eleven amphibian species inhabiting the mediterranean watershed of southern Spain, to the spatial variations of ten climatic variables. We used the similarity index of Renkonen, starting from the number of quadrats UTM 10×10 km that each species inhabits and that belong to each of ten classes in which each climatic gradient was divided. We used this procedure to obtain the association between species in the longitudinal and altitudinal gradients as well. We also obtained the chorological association between species based on their distribution on the 180 quadrats UTM of the study area, using the similarity index of Baroni-Urbani and Buser. To correlate the climatic similarity matrices, and these matrices with the geographic similarity matrices, we used the test of Mantel. The species more frequently associated according to their environmental responses are *Rana perezi*, *Bufo bufo*, and *Bufo calamita*, whereas the species more frequently segregated from the others in its environmental responses is *Alytes dickhilleni*. The most correlated climatic associations are those corresponding to Pluviometric irregularity and to Temperature range, two variables related to climatic stability. The longitudinal association seems to be conditioned by the responses to Pluviometric irregularity, the altitudinal association seems to be conditioned by the responses to Temperature range, and the association on the quadrats 10×10 km seems to be conditioned by the responses to Maximum precipitation recorded in 24 hours, a variable related to the intensity of the floodings.

Keywords: distribution, amphibians, environmental gradients, chorological associations

INTRODUCCIÓN

Las localidades con citas de una especie no suelen presentarse de un modo continuo, sino que se reparten en parches discretos que conforman una superficie heterogénea (MACART-

HUR, 1972; ROTENBERRY y WIENS, 1980; WIENS, 1989). Esta complejidad interna del área de distribución puede deberse a la respuesta de la especie frente al factor ambiental con mayor capacidad limitante (ROMERO y REAL, 1996). De hecho, los factores ambientales que afec-

tan localmente a la distribución de una especie pueden variar de forma compleja y heterogénea, con continuos altibajos. Estos cambios se producen de forma gradual o más o menos abrupta (CAUGHLEY *et al.*, 1988, ANTÚNEZ y MENDOZA, 1992).

Si varias especies responden de forma similar frente a un factor ambiental limitante, es posible que dicho factor origine un patrón común de distribución para estas especies. Sin embargo, dado que los cambios ambientales en el espacio geográfico son anisotrópicos, es decir, pueden tener diferente importancia en distintas coordenadas espaciales, es posible que un factor ambiental produzca determinados patrones comunes de distribución en latitud, otro los provoque en longitud y un tercero los ocasione en altitud.

La vertiente mediterránea del sur de España es una franja longitudinal que presenta una accidentada orografía y está comprendida entre la zona más lluviosa de la Iberia mediterránea, en su extremo occidental, y la más seca de Europa, en su extremo oriental (GÓMEZ-MORENO, 1987). Constituye, por tanto, un marco geográfico adecuado para el estudio de la influencia de los cambios ambientales, tanto gradientales como más abruptos, sobre la distri-

bución de especies. Por su parte los anfibios, debido a su dependencia del agua para la reproducción, constituyen un grupo apropiado para el análisis de la influencia de las variaciones ambientales sobre su distribución, en especial las relacionadas con la humedad. En consecuencia, en este territorio se ha analizado la distribución geográfica de los anfibios (ANTÚNEZ *et al.*, 1988), su regionalización biogeográfica (REAL *et al.*, 1992) y las variaciones de diversidad específica (REAL *et al.*, 1993).

En el presente trabajo, se analiza la relación existente entre las especies de anfibios y los factores ambientales en las cuencas meridionales de la Cordillera Bética. Un primer propósito es detectar algún modelo de asociación interespecífica en relación a distintas características ambientales de las distribuciones individuales. Posteriormente, se comprueba qué asociaciones ambientales de especies se corresponden con las asociaciones corológicas longitudinales, altitudinales y totales en el área de estudio.

MATERIAL Y MÉTODOS

Área de estudio

El área de estudio está situada en el sur de la Península Ibérica y abarca unos 330 km de longitud, 140 km de latitud y una superficie total aproximada de 16500 km². Geográficamente está definida por las cuencas hidrográficas que vierten al Mar Mediterráneo, entre Punta de Tarifa (5,36° W) y Cabo de Gata (3,14° W) (Figura 1). La altitud media aumenta hacia el este, con sierras que superan en numerosos puntos los 1500 m y llegan a alcanzar los 3400 m, dando lugar a los consiguientes gradientes ambientales altitudinales.

El clima de la región es mediterráneo con veranos secos y presenta notables variaciones a lo largo del territorio (CEREZUELA, 1977), que se manifiestan de modo acusado en la vegetación (BOUCHER, 1986). La heterogeneidad orográfica origina gradientes climáticos longitudinales muy marcados (CEREZUELA,

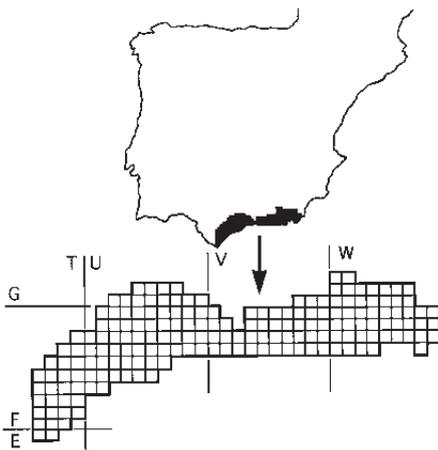


Figura 1.- Localización del área de estudio.

Figure 1.- Location of the study area.

1977, BOUCHER, 1986). La parte occidental, más afectada por las borrascas de origen atlántico, recibe una precipitación anual superior en algunos puntos a 2200 mm (ombroclima perhúmedo), mientras que la parte oriental, a sotavento de las precipitaciones de origen atlántico (GÓMEZ-MORENO, 1987), recibe una precipitación anual inferior a 200 mm (ombroclima árido) (CEREZUELA, 1977, RIVAS-MARTÍNEZ, 1985). De esta forma, el área de estudio exhibe el gradiente de aridez más pronunciado de la Península Ibérica.

Los enclaves con agua permanente, utilizados por muchas especies de anfibios para su reproducción, son fundamentalmente de origen natural en el oeste, mientras que en el este tienden a ser artificiales, constituidos por albercas, pilones y balsas de tierra.

Las especies objeto de estudio

En el territorio estudiado habitan 11 especies de anfibios cuyas distribuciones se han tomado de ANTÚNEZ *et al.* (1988), REAL (1991), REAL *et al.* (1992) y de datos propios inéditos. Existe un gradiente longitudinal que afecta a la riqueza específica de anfibios y se superpone a los gradientes longitudinales de altitud y aridez (REAL *et al.*, 1993). De las 11 especies presentes en el territorio de estudio, tres son urodelos (*Salamandra salamandra*, *Triturus marmoratus pygmaeus* y *Pleurodeles waltl*) y las otras ocho especies son anuros (*Alytes dickhilleni*, *Discoglossus galganoi*, *Pelobates cultripes*, *Pelodytes punctatus*, *Hyla meridionalis*, *Bufo calamita*, *Bufo bufo* y *Rana perezi*). Por su endemidad destacan *Alytes dickhilleni*, especie confinada a las sierras béticas (ARNTZEN y GARCÍA-PARÍS, 1995), y *Triturus marmoratus pygmaeus*, subespecie endémica de la mitad sur de la Península Ibérica (GARCÍA-PARÍS *et al.*, 1993). La representación cartográfica de las citas se ha realizado sobre el retículo UTM en cuadrículas de 10 × 10 km (n=180), a partir del protocolo de muestreo descrito en ANTÚNEZ *et al.* (1988) y REAL (1991).

Tabla 1: Variables utilizadas, sus abreviaturas y su procedencia.

Table 1: Variables used, their abbreviations and procedences.

Variable	Abreviatura
Longitud geográfica ¹	LO
Altitud media ¹	A
Precipitación media anual ²	P
Balance hídrico anual ³	BH
Días anuales de precipitación ³	DP
Precipitación máxima en 24 horas ²	PM
Precipitación máxima/Precipitación media	PM/P
Evapotranspiración real ⁴	ETR
Humedad relativa en enero a las 7 horas ³	H
Irregularidad pluviométrica ⁵	IP
Gama anual de temperatura ³	GT
Temperatura media anual ³	T

¹SERVICIO GEOGRÁFICO DEL EJÉRCITO, 1979, 1982, 1983, 1986;

²CONFEDERACIÓN HIDROGRÁFICA DEL SUR DE ESPAÑA, 1987; ³FONT, 1983; ⁴CEREZUELA, 1977; ⁵MONTERO DE BURGOS y GONZÁLEZ-REBOLLAR, 1974.

Análisis de clasificación de las especies

En la tabla 1 se compendian las variables geográficas (n=2) y climáticas (n=10) utilizadas y sus correspondientes abreviaturas, así como la procedencia de cada una de ellas. Los valores climáticos asignados a cada cuadrícula son los promedios obtenidos a partir de los mapas referidos en la tabla 1. Procede aclarar que como Irregularidad pluviométrica se ha considerado el coeficiente de variación de la Precipitación media anual.

Para detectar asociaciones de especies distribuidas a lo largo de gradientes ambientales, es necesario utilizar índices de similitud que permitan caracterizar de modo cuantitativo las áreas de distribución de las especies (ANTÚNEZ y MENDOZA, 1992). En el presente trabajo se ha empleado el índice de similitud porcentual de Renkonen (RENKONEN, 1938), para medir la similitud de utilización de los recursos ambientales por parte de las 11 especies de anfibios sobre las 180 cuadrículas UTM de 10 × 10 km.

Para la obtención del índice de similitud porcentual de Renkonen se procedió de la siguiente forma: en primer lugar, se ordenaron las cuadrículas de 10×10 km en la gama de valores que presenta cada una de las 12 variables analizadas, desde el menor valor hasta el mayor, estableciéndose diez clases para cada variable. En cada caso, la amplitud de las clases se estableció dividiendo la diferencia entre el valor máximo y el mínimo por 10. En segundo lugar, se adscribieron las cuadrículas ocupadas por cada una de las 11 especies a la clase correspondiente. Por último, se procedió a calcular el índice de similitud porcentual entre cada par de especies y para cada variable ambiental, a partir de la siguiente fórmula:

$$P = \sum \text{mínimo} (p_{1i}, p_{2i})$$

donde P = similitud porcentual entre las especies 1 y 2. p_{1i} = proporción de la especie 1 en la clase i , es decir, la proporción de cuadrículas ocupadas por la especie 1 que pertenece a la clase i . p_{2i} = proporción de la especie 2 en la clase i , es decir, la proporción de cuadrículas ocupadas por la especie 2 que pertenece a la clase i .

De esta forma se obtuvieron 12 matrices de similitud ambiental, es decir, una por variable considerada, que se transformaron mediante el método UPGMA en los correspondientes dendrogramas.

Adicionalmente, se obtuvo una matriz de similitud de las distribuciones de las especies en las 180 cuadrículas de 10×10 km utilizando el índice de similitud de BARONI-URBANI y BUSER (1976):

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

donde B es el índice de similitud de Baroni-Urbani y Buser entre las especies a y b , A es el número de cuadrículas en las que está presente la especie a pero no está presente la es-

pecie b , B es el número de cuadrículas en las que está presente la especie b pero la especie a está ausente, C es el número de cuadrículas en las que las dos especies a y b están presentes y D es el número de cuadrículas de las que las dos especies a y b están ausentes.

Para comprobar si correlacionan las respuestas de las especies frente a las distintas variables, se compararon entre sí, mediante el test de Mantel (MANTEL, 1967), las diez matrices de similitud climática. Por este mismo procedimiento se compararon las matrices de similitud climática con las dos matrices de similitud geográfica, para comprobar qué respuestas ambientales se corresponden mejor con las respuestas en Longitud geográfica y en Altitud. A este respecto, el test de Mantel resulta más apropiado que el coeficiente de correlación cofenética (DOUGLAS y ENDLER, 1982).

También mediante el test de Mantel se comparó la matriz de similitud entre las distribuciones de las especies en las cuadrículas UTM, obtenida con el índice de Baroni-Urbani y Buser, con las matrices de similitud obtenidas con el índice de Renkonen para cada variable climática. Tal procedimiento permite comprobar hasta qué punto la respuesta de las especies frente a las variables climáticas condiciona su distribución geográfica sobre cuadrículas de 10×10 km.

RESULTADOS

En la figura 2 se presentan los dendrogramas obtenidos con el índice de similitud de Renkonen para las diez variables climáticas.

En la figura 3 se recogen los dendrogramas correspondientes a las asociaciones interespecíficas en Longitud, en Altitud y en cuadrículas de 10×10 km.

Los resultados obtenidos con el test de Mantel se reflejan en la tabla 2. Las asociaciones específicas, en relación a las variables climáticas, que mejor correlacionan entre sí corresponden a la Gama de temperatura (GT) y

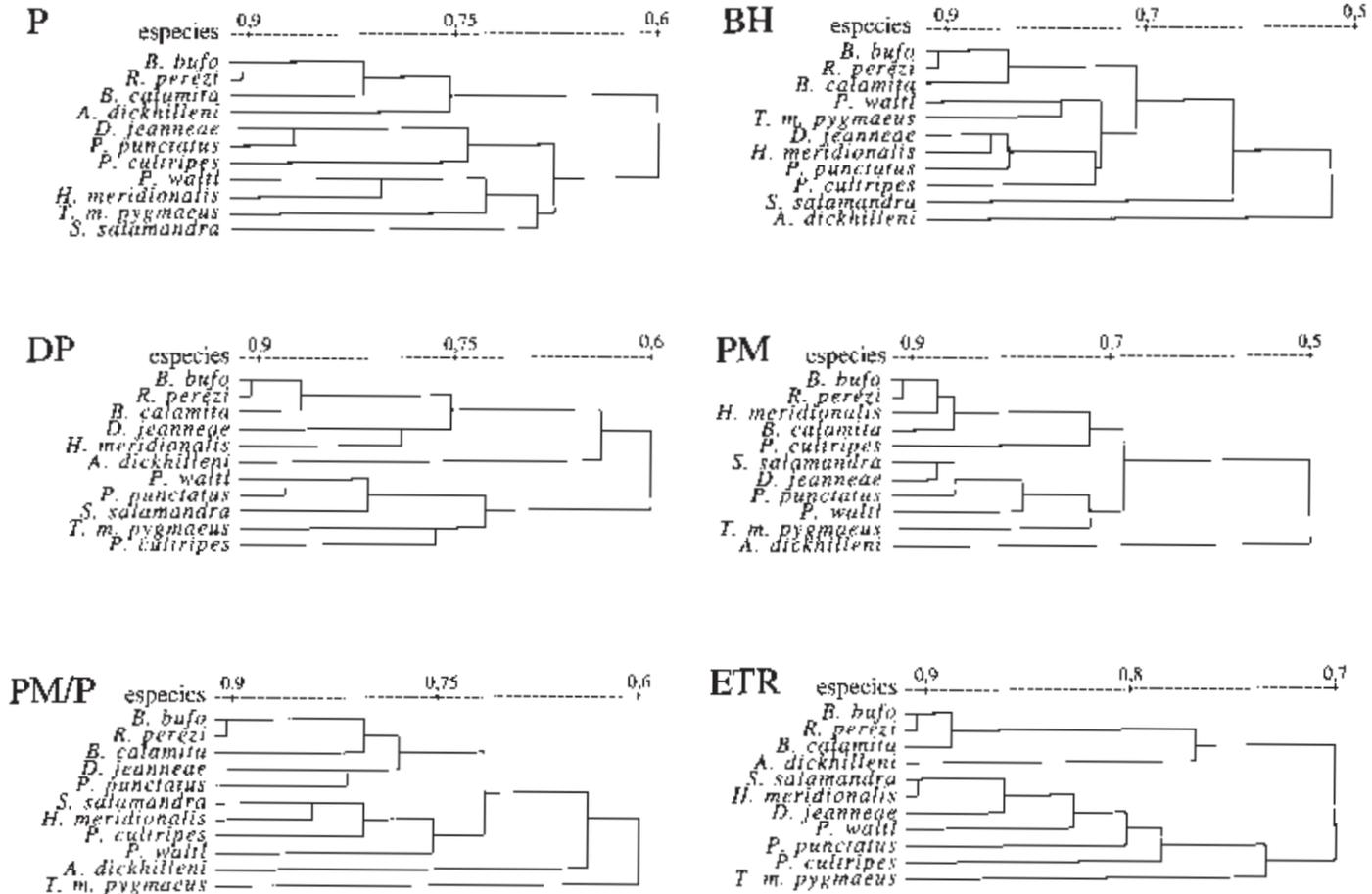


Figura 2.- Dendrogramas de clasificación de especies según la similitud de sus respuestas geográficas frente a las distintas variables climáticas. Abreviaturas como en la tabla 1.

Figure 2.- Dendrograms of classification of the species according to the similarity of their geographic responses to the climatic variables analysed. Variable abbreviations as in table 1.

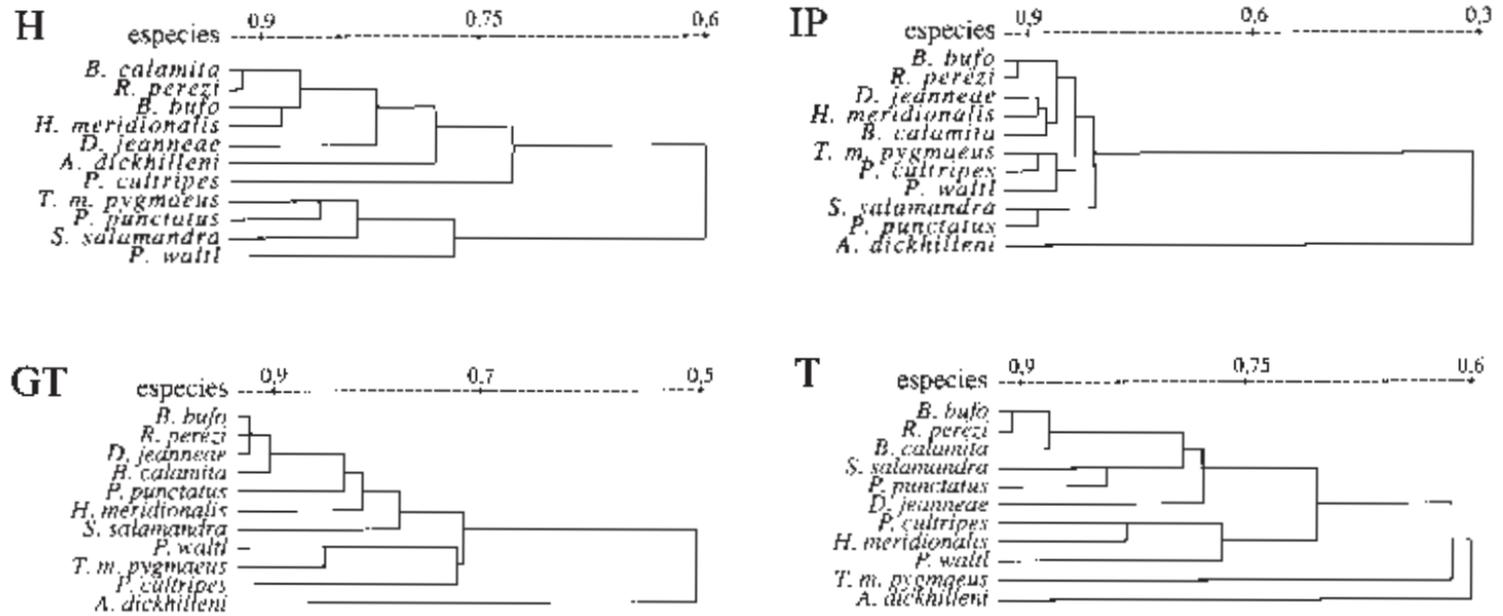


Figura 2.- Continuación.
 Figure 2.- Continuation.

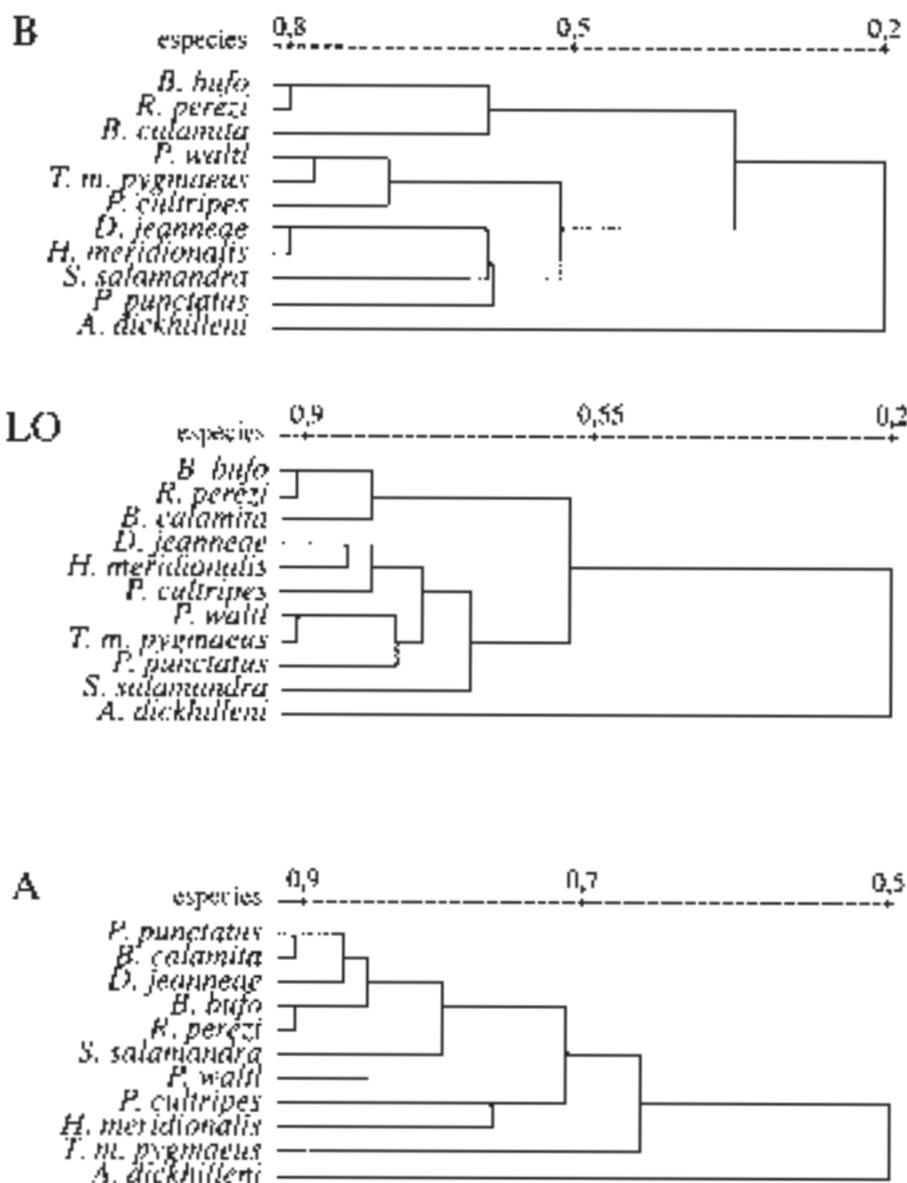


Figura 3.- Dendrogramas de clasificación de especies según la similitud de sus distribuciones, medidas según el índice de Baroni-Urbani y Buser (B), y sus similitudes en los gradientes longitudinales (LO) y altitudinal (A) medidos según el índice de Renkonen.

Figure 3.- Dendrograms of classification of the species according to their distributions measured using the index of Baroni-Urbani and Buser (B), and their similarities in the longitudinal (LO) and altitudinal (A) gradients measured using the index of Renkonen.

a la Irregularidad pluviométrica (IP). Ambas variables están relacionadas con la estabilidad climática y son también las que más correlacionan con las asociaciones porcentuales geográficas, en el primer caso (GT) con la Altitud y en el segundo (IP) con la Longitud geográfica. Respecto a la similitud corológica en las 180 cuadrículas UTM, la variable climática que determina una agrupación interespecífica más parecida es la Precipitación máxima registrada en 24 horas (PM).

DISCUSIÓN

Asociación de la distribución de las especies por su similitud climática

Rana perezi y *Bufo bufo* son las especies con mayor grado de asociación en nueve de las diez variables climáticas (Figura 2), así como para las tres asociaciones geográficas (Figura 3). La única variable que rompe esta regla es la Humedad del aire (H), para la cual la mayor asociación se produce entre *Rana perezi* y *Bufo calamita*. A las nueve máximas asociaciones entre *Rana perezi* y *Bufo bufo* se une *Bufo calamita* en seis de las variables climáticas y en dos de las asociaciones geográficas. Ello no sucede respecto a la Precipitación máxima registrada en 24 horas (PM), la Gama de temperatura (GT) y la Irregularidad pluviométrica (IP), así como para la Altitud (A). GT e IP son las variables que, según ROMERO y REAL (1996), permiten pronosticar si una cuadrícula de 1×1 km, donde se ha detectado la presencia de un ejemplar del género *Bufo* en esta misma área de estudio, corresponderá a *Bufo bufo* o a *Bufo calamita*. Estas dos especies junto a *Rana perezi* son las que presentan una distribución más amplia en el área de estudio (ANTÚNEZ *et al.*, 1988), al ser probablemente poco selectivas respecto a la gama de valores de las variables aquí analizadas.

Alytes dickhilleni es la especie que más se distingue de las demás en cinco de las diez variables climáticas (Figura 2), en especial para la Irregularidad pluviométrica, la Gama de

temperatura y la Precipitación máxima registrada en 24 horas (PM). También es la especie que más se segrega de las demás en las tres variables geográficas (Figura 3). MENDOZA *et al.* (1992) encontraron que la segregación en el área de estudio entre *Salamandra salamandra* y *Alytes dickhilleni* se debe a diferencias de humedad entre las zonas donde habitan una u otra especie. Sin embargo, cuando se considera todo el conjunto de especies, parece ser que las variables relacionadas con la estabilidad climática (GT e IP) o con la intensidad de las inundaciones (PM) son las que mejor explican la segregación geográfica de *Alytes dickhilleni*.

No existe ningún otro subconjunto de especies que presente, de forma consistente, respuestas similares frente a los factores climáticos.

Relaciones entre las asociaciones interespecíficas que aparecen en distintos gradientes climáticos

Las asociaciones interespecíficas para las variables IP y GT son las que más correlacionan entre sí (Tabla 2II). Esto implica que las especies que manifiestan una respuesta similar frente a la estabilidad interanual de las precipitaciones (IP) también tienden a tener una respuesta similar frente a la estabilidad intraanual de la temperatura (GT). Inversamente, las especies que responden de forma diferente frente a IP también responden de forma diferente frente a GT. Esto resulta especialmente llamativo si se tiene en cuenta que la asociación de especies para IP presenta correlaciones no significativas para cinco de las otras ocho variables climáticas, siendo con diferencia la asociación que menos correlaciona con los otros tipos de asociaciones. De acuerdo con estos resultados, cabe pensar que las respuestas de las especies de anfibios frente a la estabilidad climática son bastante específicas y diferenciadas de las respuestas frente a otro tipo de variables climáticas, aunque tienden a correlacionar entre sí.

Tabla 2: Valores significativos ($p < 0,001$) del parámetro r con el test de Mantel: I) entre las matrices de similitud de sus distribuciones, según el índice de Baroni-Urbani y Buser (B), y sus similitudes en los gradientes longitudinales (LO) y altitudinal (A) medidos según el índice de Renkonen, y las distintas matrices de similitud porcentual climáticas; II) entre las distintas matrices de similitud climáticas. ns: no significativos. En negrita se reseña los valores más altos obtenidos. Abreviaturas de las variables como en la tabla 1.

Table 2: Significant values ($p < 0,0001$) of the parameter r with the test of Mantel: I) between the matrices of similarity of their distributions, using the index of Baroni-Urbani and Buser (B), and their similarities in the longitudinal (LO), and altitudinal (A) gradients using the index of Renkonen, and the climatic similarity matrices; II) between the climatic similarity matrices. ns: not significant. Bold values are the highest values obtained. Variable abbreviations as in table 1.

	P	BH	DP	PM	PM/P	ETR	H	IP	GT	T	
B	0,631	0,651	0,751	0,767	0,602	0,658	0,467	0,649	0,652	0,542	
LO	0,813	0,774	0,813	0,815	0,580	0,513	0,520	0,890	0,808	ns	I
A	ns	ns	0,597	0,770	0,635	0,502	ns	0,801	0,877	0,802	
P		0,646	0,692	0,536	0,721	0,733	0,520	ns	ns	0,401	
BH			0,722	0,539	0,566	0,510	0,483	0,621	0,653	ns	
DP				0,817	0,649	0,616	0,779	0,630	0,624	0,505	
PM					0,645	0,535	0,674	0,740	0,741	0,710	II
PM/P						0,681	0,444	ns	0,654	0,673	
ETR							0,356	ns	ns	0,506	
H								ns	0,450	0,412	
IP									0,843	ns	
GT										0,741	

Relaciones entre las asociaciones interespecíficas climáticas y geográficas

Aunque en el área de estudio los gradientes ambientales más evidentes son los de humedad, ninguna variable directamente relacionada con la humedad ambiental (P, BH, ETR y H) condiciona aparentemente la asociación geográfica de las especies de anfibios. Ello había sido ya constatado para las variaciones de diversidad específica en este mismo territorio (REAL *et al.*, 1993).

Por otra parte, aunque las asociaciones frente a IP y GT son las que más correlacionan, la respuesta frente a IP condiciona la asociación longitudinal de especies, mientras que la respuesta frente a GT condiciona la asociación altitudinal de las distribuciones de los anfibios (Tabla 2I). Así pues, es la regularidad de las precipitaciones, y no su valor absoluto, la que determina que las especies se presenten en las mismas longitudes geográficas

en la vertiente mediterránea del sur de España. Esto sugiere que la capacidad para habitar en zonas con precipitaciones poco predecibles, o la necesidad de habitar en zonas con precipitaciones predecibles, es la característica que más afecta a la distribución de los anfibios a lo largo de acusados gradientes de humedad ambiental (BANKS y BEEBEE, 1986; ROMERO y REAL, 1996). En consecuencia, sería oportuno analizar en el futuro la relación existente entre la corología de las especies y la fenología de su reproducción. De la misma forma, es la respuesta frente a la estabilidad anual de la temperatura, y no frente a su valor absoluto, la que condiciona en mayor medida que las especies de anfibios se presenten en altitudes similares o bien en altitudes diferentes.

Sin embargo, la asociación corológica entre especies sobre la base de su distribución en las 180 cuadrículas de 10×10 km, sin ordenar

en función de ningún gradiente, parece principalmente condicionada por la asociación de especies en función de su respuesta frente a PM. Esta variable está relacionada con la intensidad de las inundaciones. REAL *et al.* (1993) encontraron que la intensidad y la severidad de las inundaciones constituyen el factor ambiental que más influye en las variaciones de diversidad de especies de anfibios en las 13 cuencas fluviales principales del área de estudio. Los resultados que aquí se aportan apuntan que las zonas que sufren inundaciones de similar intensidad no sólo tienden a albergar un número similar de especies, sino que también tienden a tener las mismas especies. Ello está en consonancia con las predicciones de la hipótesis de los disturbios a escala intermedia de CONNELL (1978).

Agradecimientos

Agradecemos a Jesús Olivero su ayuda en la confección de las figuras.

REFERENCIAS

- ANTÚNEZ, A. y MENDOZA, M. (1992): Factores que determinan el área de distribución geográfica de las especies: conceptos, modelos y métodos de análisis, pp. 51-72, in: Vargas, J. M., Real, R. y Antúnez, A. (eds.), *Objetivos y métodos biogeográficos. Aplicaciones en Herpetología*. Monogr. Herpetol., 2. 136 pp.
- ANTÚNEZ, A., REAL, R. Y VARGAS, J.M. (1988): Análisis biogeográfico de los anfibios de la vertiente de la Cordillera Bética. *Misc. Zool.*, 12: 261-272.
- ARNTZEN, J.W., y GARCÍA-PARÍS, M. (1995): Morphological and allozyme studies of midwife toads (genus *Alytes*), including the description of two new taxa from Spain. *Bijdragen tot de Dierkunde*, 65: 5-34.
- BANKS, B., y BEEBEE, T.J.C. (1986): A comparison of the fecundities of two species of toad (*Bufo bufo* and *Bufo calamita*) from different habitat types in Britain. *J. Zool.* 208: 325-337.
- BARONI-URBANI, C. y BUSER, M.W. (1976): Similarity of binary data. *Syst. Zool.*, 25: 251-259.
- BOUCHER, C. (1986): Bioclimatologie et floristique d'Andalousie. *Ecología Mediterránea*, 12(1-2): 101-130.
- CAUGHLEY, G., GRICE, D., BARKER, R. y BROWN, B. (1988): The edge of the range. *J. Anim. Ecol.*, 57: 771-785.
- CEREZUELA, F. (1977): *Estudio de la Evapotranspiración y microclimas de la vertiente mediterránea del sur de España*. Universidad de Málaga, Málaga. 297 pp.
- CONFEDERACIÓN HIDROGRÁFICA DEL SUR DE ESPAÑA (1987): *Datos físicos de las cuencas que vierten al Mar Mediterráneo entre Tarifa (Cádiz) y Águilas (Murcia)*. Servicio de Hidrología, Málaga.
- CONNELL, J. H. (1978). Diversity in tropical rain forest and coral reefs. *Science*, 199: 1302-1310.
- DOUGLAS, M.E. y ENDLER, J.A. (1982): Quantitative matrix comparisons in ecological and evolutionary investigations. *J. Theor. Biol.*, 99: 777-795.
- FONT, I. (1983): *Atlas climático de España*. Instituto Nacional de Meteorología, Madrid. 43 lám.
- GARCÍA-PARÍS, M., HERRERO, P., MARTÍN, C., DORDA, J., ESTEBAN, M. y ARANO, B. (1993): Morphological characterization, cytogenetic analysis, and geographical distribution of the Pygmy Marbled Newt *Triturus marmoratus pygmaeus* (Wolterstorff, 1905) (Caudata: Salamandridae). *Bijdragen tot de Dierkunde*, 63: 3-14.
- GÓMEZ-MORENO, M.L. (1987): *Apuntes de Geografía física de Andalucía*. Universidad de Málaga, Málaga. 142 pp.
- MACARTHUR, R.H. (1972): *Geographical ecology. Patterns in the distribution of species*. Princeton University Press, Princeton. 269 pp.
- MANTEL, N. (1967): The detection of disease

- clustering and a generalized regression approach. *Cancer Res.*, 27: 209-220.
- MENDOZA, M., ANTÚNEZ, A. y REAL, R. (1992): On the allopatry of *Salamandra salamandra* and *Alytes obstetricans* in Southern Spain, pp. 327-332, in: Korsós, Z. & Kiss, I. (eds.) *Proc. Sixth Ord. Gen. Meet. S. E. H., Budapest 1991*.
- MONTERO DE BURGOS, J.L. y GONZÁLEZ-REBOLLAR, J.L. (1974): *Diagramas bioclimáticos*. ICONA, Madrid. 379 pp.
- REAL, R. (1991): *Modelos de distribución de los anfibios en las cuencas fluviales de Europa a tres escalas geográficas*. Tesis doctoral, Universidad de Málaga. 398 pp.
- REAL, R., GUERRERO, J.C., y RAMÍREZ, J.M. (1992): Identificación de fronteras bióticas significativas para los anfibios en la cuenca hidrográfica del sur de España. *Doñana, Acta Vertebrata*, 19: 53-70.
- REAL, R., VARGAS, J.M., y ANTÚNEZ, A. (1993): Environmental influences on local amphibian diversity: the role of floods on river basins. *Biodiversity and Conservation*, 2: 376-399.
- RENKONEN, O. (1938): Statisch-okologische Untersuchungen über die terrestrische fauna der finnischen bruchmore. *Ann. Zool. Soc. Bot. Fenn. Vanamo*, 6: 1-231.
- RIVAS-MARTÍNEZ, S. (1985): *Biogeografía y vegetación*. Academia de Ciencias Físicas y Naturales, Madrid. 133 pp.
- ROMERO, J. y REAL, R. (1996): Macroenvironmental factors as ultimate determinants of distribution of common toad and natterjack toad in the south of Spain. *Ecography*, 19: 305-312.
- ROTBERRY, J.T. y WIENS, J.A. (1980): Habitat structure, patchiness, and avian communities in North American steppe vegetation: a multivariate analysis. *Ecology*, 61: 1228-1250.
- SERVICIO GEOGRÁFICO DEL EJÉRCITO (1979, 1982, 1983, 1986): *Mapa militar de España, escala 1:200000*. S. G. E., Madrid.
- WIENS, J.A. (1989): *The ecology of bird communities 1. Foundations and patterns*. Cambridge University Press, Cambridge. 539 pp.

Recibido: 12/05/99

Aceptado: 29/09/99