Rev. Esp. Herp. (2003) 17:55-73

Variación morfológica en la culebra lisa meridional *Coronella girondica* (Daudin, 1803) en su área de distribución

XAVIER SANTOS,[1, 2] & JUAN MANUEL PLEGUEZUELOS[2]

[1] *Depto. Biologia Animal (Vertebrats), Universitat de Barcelona, Av. Diagonal 645, 08028 Barcelona (e-mail: herpetologia@bio.ub.es)*

[2] *Depto. Biología Animal, Fac. Ciencias, Universidad de Granada, 18071 Granada*

Resumen: La culebra lisa meridional muestra una distribución global con poblaciones separadas desde el límite Mioceno-Plioceno (europea *versus* africana), y posibles poblaciones aisladas en penínsulas normediterráneas (ibérica, italiana), durante las glaciaciones cuaternarias. Para evaluar la posible variabilidad intraespecífica derivada de estos aislamientos, se estudiaron dos caracteres de su biometría y 10 de la folidosis en siete poblaciones que comprenden una parte significativa de su área de distribución (Italia, Francia continental, Iberia al norte del Río Ebro, Iberia Central, Iberia al sur del Río Guadalquivir, montañas del Rif, y montañas del Atlas). Tanto las variables discretas como las continuas fueron consideradas conjuntamente mediante un análisis multivariante para variables mixtas. En conjunto, el dimorfismo sexual fue muy manifiesto en todas las poblaciones, tanto en caracteres previamente estudiados (ventrales, subcaudales), como en otros (hileras de dorsales). Se encontró relación entre la talla corporal y el número de escamas ventrales, planteando aquí la hipótesis de una mayor supervivencia en los ejemplares con más ventrales. En el análisis regional, las poblaciones norteafricanas exhibieron tallas menores, aunque las correlaciones con la latitud no resultaron significativas. En folidosis, también apareció tendencia geográfica en el número de ventrales, aunque la correlación con la latitud solamente fue significativa en machos. No se detectaron cambios geográficos en la folidosis cefálica. La ausencia de variaciones geográficas significativas, no clinales, en los caracteres morfológicos aquí analizados, confirma la condición monotípica de la especie.
Palabras clave: clina latitudinal, *Coronella*, folidosis, dimorfismo sexual, morfología.

Abstract: Morphological variation in the southern smooth snake, *Coronella girondica* (Daudin, 1803), throughout its distribution area. – The southern smooth snake has a global distribution in which some populations have been separated since the limit Miocene-Pliocene (European *versus* African), and other populations were probably isolated in northern Mediterranean peninsulas (Iberian, Italian) during the Pleistocene Ice Ages. To test the possible intraspecific variability resulting from these historical events, we studied two characters of the snake's biometry and 10 of the folidosis, in seven populations throughout their distribution area (Italy, France, Iberian Peninsula north of the Ebro Valley, Central Iberian Peninsula, Iberian Peninsula south of the Guadalquivir Valley, Riff Mountains, Atlas Mountains). Both continuous and discrete variables were pooled and computed by a multivariate analysis for mixed variables. Sexual dimorphism was important in all the populations, both in typical characters (number of ventral and subcaudal scales), as well as in others not previously studied (dorsal rows). A relationship between body size and number of ventral scales was found, and we hypothesize that there is higher individual survivorship the larger the number of ventral scales. In the regional analysis, northern African specimens showed lower body size, although we failed to find any significant correlation with latitude with respect to size. A geographical trend in the number of ventral scales appeared significant only in males. No shift in cephalic scalation was detected. The only clinal variation found in morphology, and the lack of important geographical changes in morphology, support the monotypic nature of the species.
Key words: *Coronella*, folidosis, latitudinal gradient, morphology, sexual dimorphism.

INTRODUCCIÓN

La culebra lisa meridional *Coronella girondica* (Daudin, 1803) es un colúbrido de pequeño tamaño, hábitos fundamentalmente sub-lapidícolas y marcada saurofagia. Se trata de una especie mediterránea con un área de distribución que incluye el suroeste de Europa (Península Ibérica, Península Italiana, el sur de Francia, algunas islas mediterráneas (destaca Sicilia) y el noroeste de África (Marruecos, Argelia y Túnez). En la zona europea su distribución es, con excepción de las islas, prácticamente continua, y sólo está ausente de las zonas más altas y frías de las grandes cordilleras (DUSEJ, 1997; SANTOS & PLEGUEZUELOS, 2002). En África el panorama es algo distinto, pues aunque se desconoce con precisión su distribución en Túnez y Argelia (SCHLEICH *et al.*, 1996), en Marruecos presenta una distribución discontinua, ya que se localiza en las zonas montañosas del Rif, Medio y Alto Atlas, y está ausente en las zonas más bajas y costeras (BONS & GENIEZ, 1996; FAHD & PLEGUEZUELOS, 2001).

Los pocos estudios monográficos dedicados a la culebra lisa meridional versan sobre la biología reproductora (AGRIMI & LUISELLI, 1994; CAPULA *et al.*, 1995) y la ecología trófica (LUISELLI *et al.*, 2001), además de un estudio morfológico con ejemplares italianos (CAPOCACCIA, 1959). En cuanto a variabilidad geográfica, BUSACK (1986) comparó la distribución de loci aloenzimáticos en poblaciones de anfibios y reptiles distribuidos a ambos lados del estrecho de Gibraltar incluida esta especie. Tal vez la ausencia de estudios que engloben toda o buena parte del área de distribución de la especie, ha hecho que no se hayan observado poblaciones bien diferenciadas, con excepción de *Coronella amaliae* (BOETTGER, 1881); fue descrita a partir de ejemplares de la Península Tingitana (Marruecos), basándose en un solo rasgo morfológico (zona rostral). Sin embargo, SAINT GIRONS (1956) ya dudó de la validez de esta especie y DOMERGUE (1962) no observó diferencias en la estructura de los hemipenes entre ejemplares de *C. girondica* y *C. amaliae*. El taxón descrito por BOETTGER, podría tener rango subespecífico (DUSEJ, 1993, 1997), aunque la falta de estudios posteriores ha impedido clarificar su validez, y recientemente no es considerada por la literatura especializada (GRUBER, 1993; BONS & GENIEZ, 1996; SCHLEICH *et al.*, 1996).

En el presente estudio, analizamos la variabilidad morfológica en una amplia muestra de la mayor parte del área de distribución de la especie. Los resultados pretenden detectar posibles diferencias entre poblaciones y así tal vez despejar algunas incógnitas sobre la validez del taxón antes comentado.

MATERIAL Y MÉTODOS

Se estudiaron 348 ejemplares procedentes de las colecciones del Museo de Zoología de Barcelona (MZB, n = 32), Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid (MNCN, n = 12), Muséum d'Histoire Naturelle de Paris (MHNP, n = 5), Museo de Florencia (FIZ, n = 12), Estación Biológica de Doñana (EBD, n = 71), y de las Universidades de Barcelona (n = 15), Complutense de Madrid (n = 6), Extremadura (n = 2), Granada (n = 74), Málaga (n = 4), Montpellier II (n = 72), Murcia (n = 3), Salamanca (n = 24) y Tetuán (n = 16). Además, se utilizaron los datos de CAPOCACCIA (1959) para la población italiana (n = 32).

Para cada ejemplar se reconoció el sexo a partir de valores de folidosis claramente discriminatorios (FERICHE *et al.*,1993) o mediante incisión ventral a la altura de las gónadas o gonoductos. Los ejemplares se clasificaron en adultos o inmaduros a partir de los resultados

de FERICHE (1998) que, en ejemplares del sureste ibérico, estima un tamaño de adquisición de madurez sexual en machos de 250 mm longitud hocico-cloaca (LHC) y en hembras de 375 mm LHC.

En cada ejemplar se midió la LHC y longitud de la cola (LCl), con precisión de ± 1 mm. Se tomaron datos folidóticos del número de escamas ventrales (V) según el método de DOWLING (1951), pares de escamas subcaudales (SBC), hileras de escamas dorsales en el centro del cuerpo (D), escamas preoculares (P), escamas postoculares (PO), escamas temporales anteriores (T1), escamas temporales posteriores (T2), escamas labiales superiores (SL), escamas labiales inferiores (IL) y escamas labiales superiores que contactan con la órbita del ojo (X). En las siete últimas variables, se tomaron datos en ambos lados de la cabeza. En la última variable se reconocen tres morfologías: 1) contactan la 4ª y 5ª labiales superiores, 2) contactan la 3ª y 4ª labiales superiores, 3) contactan la 5ª y 6ª labiales superiores.

Los ejemplares estudiados fueron adscritos a alguna de las siguientes áreas: Italia (I), Francia (F), Noreste de la Península Ibérica (E1), Centro de la Península Ibérica (E2), Península Ibérica al sur del Guadalquivir (E3), región del Rif (Marruecos, M2), Medio y Alto Atlas (Marruecos, M1) (Fig. 1). Fueron eliminados del análisis los ejemplares de localización poco precisa o muy alejados del núcleo central de la población.

Existe dimorfismo sexual en variables biométricas y de folidosis postcefálica en colúbridos ibéricos (FERICHE *et al.*, 1993). Por ello, la variación geográfica de estos caracteres se analizó siempre independientemente para machos y hembras. Estos caracteres pueden presentar variabilidad geográfica en los colúbridos (THORPE, 1989) y por ello los resultados pierden validez cuando la muestra es muy heterogénea en relación al origen de los ejemplares. Por eso, el dimorfismo sexual se analizó en cada población por separado.

Para el análisis de LHC y LCl se ha propuesto utilizar el decil superior de individuos de cada población como método menos sensible a diferencias en tamaño de muestra y estructura de edades cuando se comparan poblaciones (SCHWANER & SARRE, 1990). Sin embargo, en poblaciones con tamaños muestrales bajos (e.g. las dos poblaciones de Marruecos en este estudio), no es posible utilizar este valor, y por ello tomar el valor medio de todos los individuos adultos como estima de la tendencia de la muestra es una estrategia aconsejable (ASHTON, 2001). Los caracteres de folidosis cefálica solamente se analizaron interpoblacionalmente mediante un análisis multivariante. Para localizar posibles diferencias interpoblacionales en los caracteres morfológicos estudiados, se utilizó un análisis discriminante para variables mixtas del programa de estadística multivariante MULTICUA (CUADRAS *et al.*, 1991). Se trata de un discriminador basado en distancias calculadas mediante la medida de similaridad de Gower, y permite usar variables discretas, binarias y normales, conjuntamente. El mismo programa construye una matriz de clasificación y calcula la probabilidad de clasificación errónea de la muestra estudiada. Con las distancias entre poblaciones se realizó un árbol de clasificación a partir de una matriz de disimilaridad utilizando el método de UPGMA.

Se correlacionaron algunas variables morfológicas de los colúbridos (LHC, V) con la latitud. Para la variable LHC solo se utilizaron los ejemplares maduros sexualmente en cada población. Para la variable V se utilizó todo el tamaño de la muestra, pues este carácter no está sujeto a variación ontogénica (KLAUBER, 1943).

La relación entre el número de escamas

ventrales y la latitud se analizó mediante métodos no filogenéticos, ya que no existe ningún estudio previo que haya valorado las relaciones históricos-evolutivas entre las poblaciones de culebra lisa meridional utilizadas en este estudio, y además tanto los resultados moleculares de BUSACK (1986) como los morfológicos del presente estudio, sugieren poca variabilidad, incluso entre poblaciones geográficamente aisladas (europeas vs. africanas).

Una parte de la muestra correspondía a ejemplares atropellados (n = 48), por lo que algunas de las variables no pudieron ser medidas. Para estos ejemplares, se dió el valor más frecuente en sus poblaciones para evitar ser eliminados del análisis, aunque si el número de variables no conocidas era mayor de tres, los ejemplares eran desestimados del análisis multivariante (n = 30). Se eliminaron del análisis aquellos caracteres que no ofrecían variación geográfica. A través del texto, los valores medios van seguidos del error estándar como medida de su dispersión.

RESULTADOS

La Fig. 1 muestra los tamaños muestrales según sexo y edad de las siete poblaciones estudiadas. La relación de sexos en toda la muestra fue de 2.2:1 a favor de machos cuando sólo se consideraban los individuos maduros sexualmente (tabla de 2 x 2, $\chi^2 = 17.97$, $p < 0.0001$). Para cada población, el número de machos siempre fue superior al de hembras aunque con una relación de sexos variable (Fig. 1, test de Wilcoxon de datos pareados, Z = 2.4, n = 7, p = 0.02).

Biometría

Se observaron diferencias en LHC tanto entre sexos como entre poblaciones (ANOVA de dos factores; entre sexos: $F_{1,213} = 8.4$, $p = 0.004$; entre poblaciones $F_{6,213} = 2.5$, $p = 0.03$; interacción de los dos factores no significativa). En relación al sexo, las hembras resultaron mayores que los machos en el conjunto de la muestra. Por poblaciones, los resultados fueron muy dispares: las hembras eran mayores en el Rif e Italia (t-Student; $p < 0.05$ en ambos casos) pero no mostraban diferencias significativas en las otras poblaciones. En las dos poblaciones africanas y en la población italiana, la LHC máxima fue alcanzada por una hembra, mientras que en las tres poblaciones peninsulares y en la francesa, el ejemplar con LHC máxima fue un macho.

No se observaron diferencias significativas en LHC entre poblaciones cuando se consideraban todos los machos adultos (ANOVA $F_{6,152} = 1,69$, $p = 0.1$), aunque hubo una tendencia (no significativa) hacia una variación clinal, con machos más pequeños en la población más meridional (Atlas) y más grandes en Francia. En cambio en hembras las diferencias poblacionales en LHC fueron significativas (ANOVA $F_{6,61} = 3.16$, $p = 0.009$), con hembras más pequeñas en el Atlas y las de mayor tamaño en el Rif e Italia (Fig. 2a).

La longitud de la cola se comparó entre sexos y entre poblaciones, utilizando la LHC como covariable. Los resultados indicaron diferencias significativas entre machos y hembras adultos y entre poblaciones (ANCOVA de dos factores con LHC como covariable; entre sexos: $F_{1,199} = 162.1$, $p < 0.001$; entre áreas: $F_{6,199} = 9.5$, $p < 0.001$; interacción: $F_{6,199} = 3.2$, $p = 0.006$). Los machos presentaron en todas las poblaciones colas significativamente más largas que las hembras (ANCOVA con la LHC como covariable; $p < 0.05$ en todos los casos). Se observaron diferencias significativas en LCl entre poblaciones, tanto en machos (ANCOVA $F_{6,142} = 5.32$, $p = 0.00006$, LHC covariable), como en hembras (ANCOVA $F_{6,56} = 6.47$, $p = 0.00003$, LHC covariable). En la Fig. 2b se representa

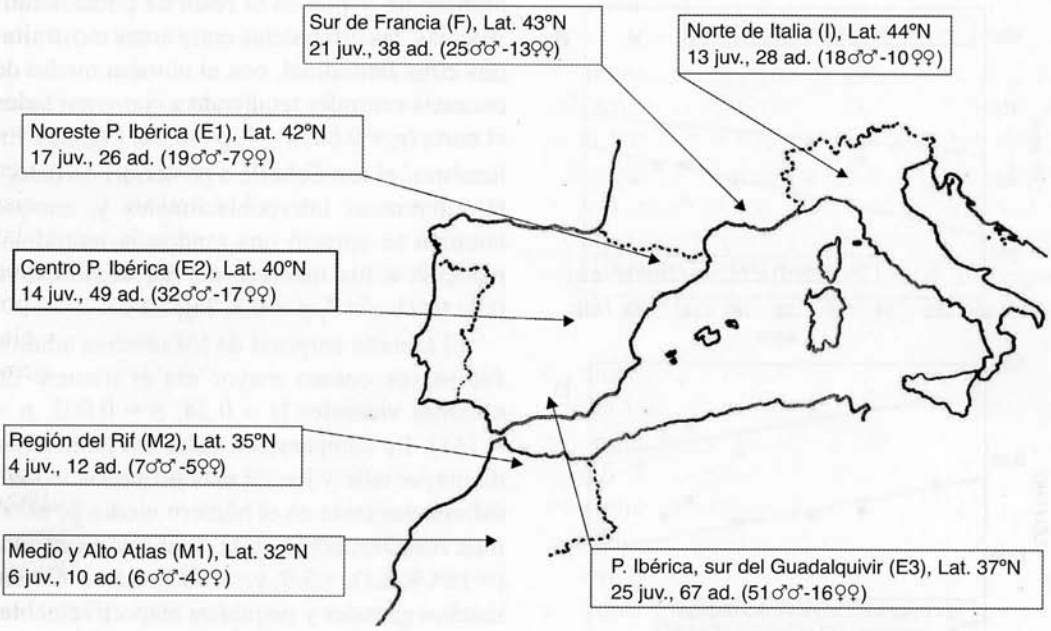

FIGURA 1. Mapa del Mediterráneo occidental donde se indica el origen geográfico de las poblaciones de *Coronella girondica* estudiadas con información sobre el tamaño de muestra en cada una.

FIGURE 1. Map of the western Mediterranean showing the geographical location of the *Coronella girondica* populations with information on sample sizes for each population.

gráficamente la longitud relativa de la cola (LCl/LHC) para cada una de las poblaciones consideradas. Gráficamente se aprecia que en ambos sexos las diferencias fueron clinales, pues las poblaciones más meridionales presentaban colas relativamente más largas que las poblaciones más septentrionales (Fig. 2b), aunque la correlación solamente resultó significativa en machos ($r_s = -0.89$, $p = 0.007$).

Folidosis postcefálica

En el conjunto de la muestra estudiada, se observó dimorfismo sexual en D, con un número mayor de hileras de escamas dorsales en hembras (Tabla 1). Analizando las submuestras de cada área, estas diferencias sólo fueron significativas en el área E1. Se apreciaron diferencias interpoblacionales en D tanto en machos (Kruskall Wallis test $H_{6,180} = 58.92$, $p < 0.001$) como en hembras $H_{6,152} = 52.94$, $p < 0.001$). En machos, las poblaciones E1 y E3 presentaban una notable frecuencia de ejemplares con 19 hileras de dorsales, mientras que en hembras, esto solamente se apreció en la población E3.

El número de V osciló entre 167 y 197, siendo la moda 182. Las hembras presentaron un número superior que los machos en todas las poblaciones excepto en Italia. Estas diferencias se mantuvieron significativas después de la corrección de Bonferroni (RICE, 1989) en las tres poblaciones ibéricas (Tabla 2). En la comparación interpoblacional, V mostró diferencias tanto en machos (ANOVA $F_{6,163} = 14.8$, $p < 0.001$) como en hembras ($F_{6,133} = 2.8$, $p = 0.01$). Los test Scheffé a posteriori indicaron que los machos de las poblaciones francesa e italiana tenían mayor

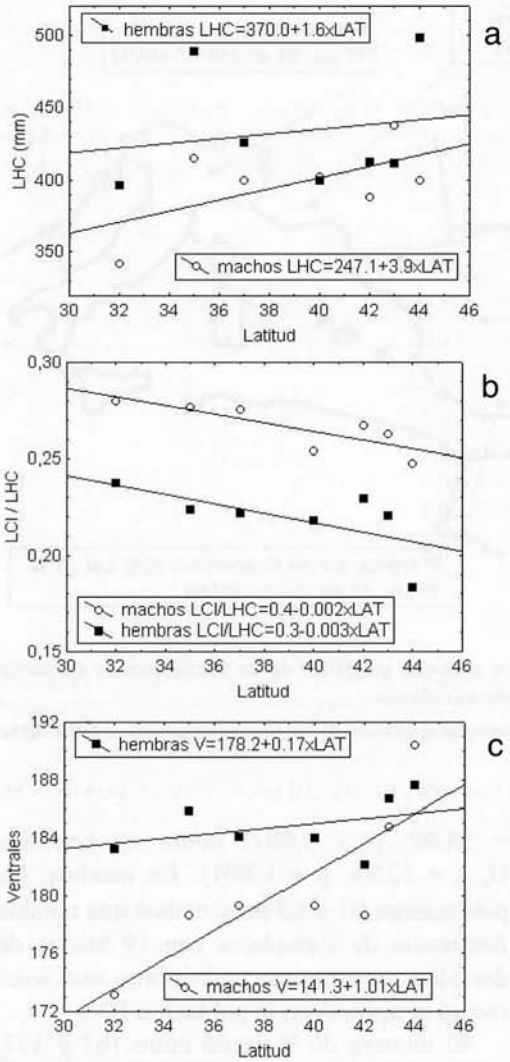

FIGURA 2. Relación entre LHC (2a), LCl/LHC (2b) y V (2c) en cada población y la latitud de ésta en machos (círculos) y hembras (cuadrados) de culebra lisa meridional. Las Figs. 2a, b sólo incluyen los individuos adultos para el cálculo de los valores medios de cada población y la Fig. 2c todos los individuos. Para cada sexo se indica la recta de regresión y su ecuación.

FIGURE 2. Relationship between LHC (snout-vent length; 2a), LCl/LHC (tail length/snout-vent length; 2b), and V (ventral scales; 2c) in each population and latitude for male (circles) and female (squares) southern smooth snakes. Figs. 2a, b include only adult snakes to calculate mean values, whereas Fig. 2c includes all the individuals for each population. The regression line and equation are indicated for each sex.

número de V que en el resto de poblaciones. Además, las diferencias entre áreas mostraron una clina latitudinal, con el número medio de escamas ventrales tendiendo a aumentar hacia el norte ($r_s = 0.84$, $n = 7$, $p = 0.02$, Fig. 2c). En hembras, el test Scheffé a posteriori no detectó diferencias interpoblacionales y, aunque también se apreció una tendencia latitudinal parecida a los machos, no fue significativa ($r_s = 0.50$, $n = 7$, $p = 0.3$, Fig. 2c).

El tamaño corporal de los machos adultos fue mayor cuanto mayor era el número de escamas ventrales ($r = 0.24$, $p = 0.002$, $n = 151$). La comparación entre los 20 machos de mayor talla y los 20 más pequeños mostró diferencias tanto en el número medio de escamas ventrales como en la desviación estándar (= 184.9, S.D. = 5.9, y = 180.8, S.D. = 6.4, en machos grandes y pequeños respectivamente; $t = 2.1$, 38 d.f., $p = 0.04$). Por el contrario, en las hembras adultas no se observó un aumento del número de ventrales en los ejemplares mayores ($r = 0.06$, $p = 0.7$, $n = 64$).

Hubo diferencias sexuales en SBC, en el sentido que los machos presentaban un número mayor a las hembras; tales diferencias también se apreciaron en cada una de las siete poblaciones (resultados de las comparaciones en Tabla 3). En machos la variable SBC mostró diferencias entre poblaciones ($F_{6,158} = 3.52$, $p = 0.003$), aunque los test Scheffé no detectaron ninguna diferencia en las comparaciones dos a dos. En hembras no hubo diferencias interpoblacionales en SBC ($F_{6,139} = 1.24$, $p = 0.3$). En individuos adultos, la longitud de la cola fue mayor cuanto mayor era el número de escamas subcaudales, tanto en machos ($r = 0.25$, $p = 0.002$, $n = 145$) como en hembras ($r = 0.29$, $p = 0.02$, $n = 63$).

Folidosis cefálica

En la Tabla 4 se muestran los fenotipos para cada carácter analizado y la frecuencia con que se hallaron en cada población. El

TABLA 1. Diferencias sexuales en el número de hileras de escamas dorsales en *Coronella girondica*. Se incluyen todos los individuos sexados, ya sean adultos o inmaduros. Para cada área se indica el valor medio y error estandar. Los asteriscos indican aquellos resultados que se mantienen significativos después de la corrección de Bonferroni. El análisis que utiliza el total de la muestra no está sujeto a corrección.

TABLE 1. Sexual differences in the number of dorsal rows in *Coronella girondica*. All sexed individuals were included, whatever their sexual maturity condition. Mean and standard error is given for each area. Asterisks indicate those differences that remain significant after sequential Bonferroni correction. The t-test using the total sample does not include this correction.

Áreas	machos	hembras	t	d.f.	p
Medio y Alto Atlas (M1)	21.0 ± 0.0	21.0 ± 0.0	–	15	–
región del Rif (M2)	21.0 ± 0.0	21.0 ± 0.0	–	14	–
P. Ibérica al sur del Guadalquivir (E3)	19.8 ± 0.1	20.0 ± 0.2	0.5	88	0.6
Centro P. Ibérica (E2)	21.1 ± 0.1	20.9 ± 0.1	2.2	61	0.03
Noreste P. Ibérica (E1)	20.4 ± 0.2	21.0 ± 0.1	3.2	41	0.002*
Sur Francia (F)	20.9 ± 0.1	21.0 ± 0.0	1.6	57	0.1
Norte Italia (I)	21.0 ± 0.0	20.9 ± 0.1	1.0	38	0.3
Total	20.5 ± 0.1	20.8 ± 0.1	2.7	333	0.007

TABLA 2. Diferencias sexuales en el número de escamas ventrales de *Coronella girondica*. Se incluyen todos los individuos sexados, ya sean adultos o inmaduros. Para cada área se indica el valor medio y error estándar. Los asteriscos indican aquellos resultados que se mantienen significativos después de la corrección de Bonferroni. El análisis que utiliza el total de la muestra no está sujeto a corrección.

TABLE 2. Sexual differences in the number of ventral scales in *Coronella girondica*. All sexed individuals were included, whatever their sexual maturity condition. Mean and standard error is given for each area. Asterisks indicate those differences that remain significant after sequential Bonferroni correction. The t-test using the total sample does not include this correction.

Áreas	machos	hembras	t	d.f.	p
Medio y Alto Atlas (M1)	173.2 ± 2.2	183.3 ± 2.4	2.8	15	0.01
región del Rif (M2)	178.6 ± 1.6	185.9 ± 1.8	3.0	12	0.01
P. Ibérica al sur del Guadalquivir (E3)	179.3 ± 0.7	184.1 ± 1.0	3.8	85	0.0002*
Centro P. Ibérica (E2)	179.3 ± 1.1	184.0 ± 1.0	3.0	61	0.004*
Noreste P. Ibérica (E1)	178.6 ± 0.9	182.2 ± 0.9	2.9	41	0.006*
Sur Francia (F)	184.8 ± 1.1	186.7 ± 1.0	1.3	49	0.2
Norte Italia (I)	190.4 ± 1.1	187.6 ± 1.1	1.8	33	0.08
Total	180.8 ± 0.5	185.0 ± 0.4	6.0	315	< 0.001

número de escamas preoculares izquierdas y derechas no ofrecía variación entre zonas geográficas y por ello fueron eliminados del análisis multivariante. Para el resto de caracteres siempre se observó un fenotipo mucho más frecuente que los demás.

El análisis multivariante mostró distancias interpoblacionales muy pequeñas (distancia

TABLA 3. Diferencias sexuales en el número de escamas subcaudales de *Coronella girondica*. Se incluyen todos los individuos sexados, ya sean adultos o inmaduros. Para cada área se indica el valor medio y error estándar. Los astericos indican aquellos resultados que se mantienen significativos después de la corrección de Bonferroni. El análisis que utiliza el total de la muestra no está sujeto a corrección.

TABLE 3. Sexual differences in the number of subcaudal scales in *Coronella girondica*. All sexed individuals were included, whatever their sexual maturity condition. Mean and standard error is given for each area. Asterisks indicate those differences that remain significant after sequential Bonferroni correction. The t-test using the total sample does not include this correction.

Áreas	machos	hembras	t	d.f.	p
Medio y Alto Atlas (M1)	63.3 ± 0.9	57.2 ± 0.8	4.9	14	0.0002*
región del Rif (M2)	66.8 ± 1.0	58.6 ± 1.5	4.4	14	0.0006*
P. Ibérica al sur del Guadalquivir (E3)	65.7 ± 0.4	58.5 ± 0.6	9.7	88	< 0.001*
Centro P. Ibérica (E2)	63.4 ± 0.7	56.9 ± 0.8	6.1	57	< 0.001*
Noreste P. Ibérica (E1)	63.0 ± 0.6	57.8 ± 0.8	5.2	37	< 0.001*
Sur Francia (F1)	64.3 ± 0.5	58.5 ± 0.6	6.8	51	< 0.001*
Norte Italia (I1)	63.9 ± 0.6	56.0 ± 1.4	5.1	36	0.001*
Total	64.5 ± 0.3	57.8 ± 0.3	16.4	316	< 0.001

al cuadrado calculada mediante la medida de similaridad de Gower < 0.1), usando tanto las variables cefálicas como las postcefálicas. Los resultados del árbol de clasificación construido a partir las distancias poblacionales (Fig. 3) no fueron consistentes con la localización geográfica de las poblaciones. Además, los resultados para los dos sexos no fueron coincidentes. En los machos las poblaciones E1 y E3 y en hembras la población E3 se mostraron diferenciadas en los árboles de clasificación. En ambos casos, el resultado se pudo deber al número de hileras de escamas dorsales que en estas población fue significativamente inferior.

Debido a que las diferencias entre poblaciones fueron pequeñas, la matriz de clasificación mostró un elevado porcentaje de individuos mal clasificados en ambos sexos (Tabla 5), alrededor del 50%.

DISCUSIÓN

Dimorfismo sexual

La culebra lisa meridional mostró dimorfismo sexual en la mayoría de las variables biométricas y de folidosis postcefálica analizadas. Las hembras presentaron un mayor número de hileras de escamas dorsales y mayor número de escamas ventrales, mientras que los machos presentaron mayor longitud absoluta y relativa de la cola y mayor número de escamas subcaudales. Cuando se realizaron las comparaciones dentro de cada población, las diferencias se mantuvieron, aunque en algunos casos se perdió la significación estadística, en las variables relacionadas con la cola.

Estos resultados en relación al dimorfismo sexual son coincidentes con los publicados por FERICHE *et al.* (1993) y DUSEJ (1993). El dimorfismo sexual en la longitud de la cola a favor de los machos ha sido observado en muchas especies de serpientes y parece estar relacionado con la presencia de los hemipenes y músculos retractores en la base de la cola (KLAUBER, 1956; CLARK, 1967; KING, 1989; SHINE, 1993). KING (1989) no obstante reconoce una hipótesis alternativa para explicar el dimorfismo sexual en la cola: se trata

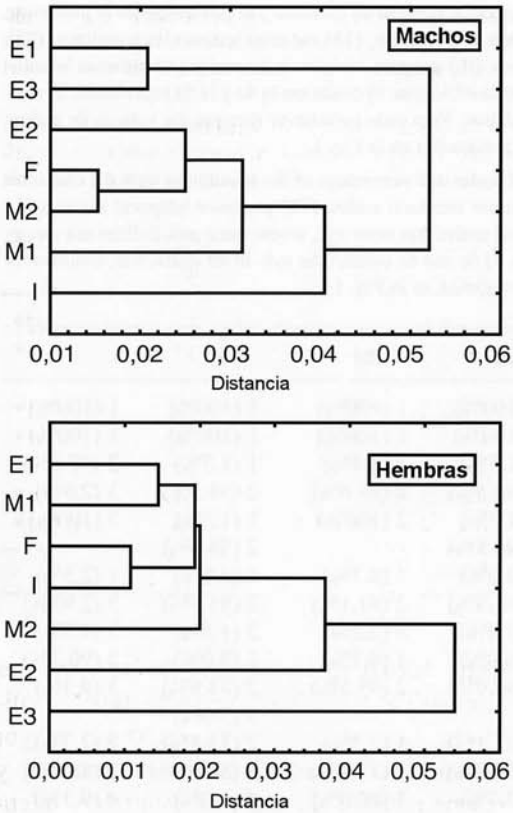

FIGURA 3. Árbol de disimilaridad poblacional en machos y hembras de *Coronella girondica*, utilizando caracteres de folidosis de la cabeza y el cuerpo. El árbol se ha construido a partir de la distancia de similaridad de Gower utilizando el método UPGMA. Las abreviaturas de cada población se pueden consultar en la Fig. 1.

FIGURE 3. Trees of population distances in males and females of *Coronella girondica*, constructed using cephalic and body scalation traits. Trees were performed by the similarity distance index of Gower and the UPGMA method. Abbreviations for each population as in Fig. 1.

de que la selección hacia una mayor fecundidad en las hembras habría favorecido el desarrollo de cuerpos más largos en detrimento de la longitud de la cola.

Las diferencias sexuales en D a favor de las hembras podrían indicar hembras relativamente más gruesas que los machos (BERGMANN, 1951; THORPE, 1975; THOMAS & DIXON, 1976; KMINIAK & KALÚZ, 1983; OTA *et al.*, 1986; DMI'EL *et al.*, 1990; SHINE, 1993). En el mismo sentido, el número de escamas ventrales también ofreció dimorfismo sexual a favor de las hembras y, excepto en la población italiana, este patrón se mantuvo en las comparaciones intrapoblacionales (GONZÁLEZ DE LA VEGA, 1988; DUSEJ, 1993; FERICHE *et al.*, 1993). El dimorfismo sexual hacia hembras con mayor número de V e hileras de D podría ser el resultado de un proceso de selección hacia hembras capaces de incrementar el tamaño de la puesta gracias a un aumento de la cavidad abdominal (SHINE, 1993; BONNET *et al.*, 1998, 2000).

En relación a LHC, los resultados fueron muy dispares, hallándose poblaciones con machos mayores que hembras, hembras mayores que machos y también machos y hembras de similar talla. Los estudios hasta ahora publicados tampoco ofrecen resultados coincidentes: FERICHE *et al.* (1993) encuentran machos mayores que hembras, pero otros investigadores indican que las hembras alcanzan tamaños mayores que los machos (GONZÁLEZ DE LA VEGA, 1988; BRUNO & MAUGIERI, 1992), y aun otros no observan diferencias (GALÁN & FERNÁNDEZ-ARIAS, 1993; AGRIMI & LUISELLI, 1994). Esta sorprendente disparidad en el dimorfismo sexual en LHC según la fuente y origen geográfico consultados debe explicarse por dos razones: *a)* los dos sexos no presentan grandes diferencias en LHC (en el presente estudio este resultado ha sido observado en cinco de las siete poblaciones) y *b)* el tamaño de muestra puede influir decisivamente en el valor extremo de LHC en cada sexo y esto es especialmente aplicable a una especie poco frecuente como la culebra lisa meridional.

En un tercio de las especies de serpientes, los machos son mayores que las hembras (SHINE, 1978; FITCH, 1981). En general, especies con machos mayores que hembras, indica la existencia de combates entre machos

TABLA 4. Folidosis de la cabeza en *Coronella girondica*, incluyendo el número de escamas y el porcentaje de la población que presentaba el carácter. (P) Escamas preoculares, (PS) escamas postoculares, (T1) escamas temporales anteriores, (T2) escamas temporales posteriores, (SL) escamas labiales superiores, (IL) escamas labiales inferiores y (X) escamas labiales superiores que contactan con la órbita del ojo reconociéndose tres morfologías: 1) contactan la 4a y la 5a supralabial, 2) contactan la 3a y la 4a supralabial, 3) contactan la 5a y la 6a supralabial. Para cada carácter se recogen los valores de ambos lados de la cabeza. Las abreviaturas de cada población se pueden consultar en la Fig. 1.

TABLE 4. Head scalation in *Coronella girondica*; the number of scales and percentage of the population with the character are given. (P) Preocular scales, (PS) postocular scales, (T1) anterior temporal scales, (T2) posterior temporal scales, (SL) upper labial scales, (IL) inferior labial scales, and (X) upper labial scales that enter eye, where three possibilities are recognized: 1) 4a and 5a contact the eye, 2) 3a and 4a contact the eye, 3) 5a and 6a contact the eye. In all characters, frequencies for both left and right sides are given. Abbreviations for each population as in Fig. 1.

	M1	M2	E3	E2	E1	F	I
P izq.	1 (100%)	1 (100%)	1 (100%)	1 (100%)	1 (100%)	1 (100%)	1 (100%)
P der.	1 (100%)	1 (100%)	1 (100%)	1 (100%)	1 (100%)	1 (100%)	1 (100%)
PS izq.	2 (100%)	2 (100%)	1 (1.1%)	1 (1.5%)	1 (4.4%)	1 (1.5%)	2 (97.7%)
			2 (98.9%)	2 (98.5%)	2 (95.6%)	2 (98.5%)	3 (2.3%)
PS der.	2 (100%)	2 (100%)	1 (1.1%)	1 (1.5%)	2 (100%)	1 (1.5%)	2 (100%)
			2 (98.9%)	2 (98.5%)		2 (98.5%)	
T1 izq.	2 (100%)	2 (100%)	1 (2.4%)	1 (3.0%)	1 (6.7%)	1 (3.0%)	1 (2.3%)
			2 (90.6%)	2 (93.9%)	2 (91.1%)	2 (95.5%)	3 (2.93%)
			3 (7.1%)	3 (3.0%)	3 (2.2%)	3 (1.5%)	3 (4.7%)
T1 der.	1 (5.6%)	2 (100%)	1 (2.3%)	1 (6.0%)	1 (4.7%)	1 (3.0%)	2 (90.7%)
	2 (94.4%)		2 (90.7%)	2 (94.0%)	2 (95.3%)	2 (93.9%)	3 (9.3%)
			3 (7.0%)			3 (3.0%)	
T2 izq.	3 (88.9%)	3 (100%)	2 (11.8%)	2 (23.1%)	1 (2.2%)	2 (13.4%)	2 (2.3%)
	4 (11.1%)		3 (83.5%)	3 (69.2%)	2 (17.8%)	3 (80.6%)	3 (88.4%)
			4 (3.5%)	4 (7.7%)	3 (80.0%)	4 (6.0%)	4 (9.3%)
			5 (1.2%)				
T2 der.	2 (11.1%)	3 (100%)	2 (7.0%)	2 (28.4%)	1 (2.3%)	2 (19.7%)	2 (9.3%)
	3 (88.9%)		3 (84.9%)	3 (64.2%)	2 (20.9%)	3 (77.3%)	3 (86.0%)
			4 (8.1%)	4 (7.5%)	3 (72.1%)	4 (3.0%)	4 (4.7%)
					4 (4.7%)		
SL. izq.	8 (100%)	8 (100%)	8 (100%)	7 (6.1%)	8 (100%)	7 (1.6%)	8 (97.7%)
				8 (92.4%)		8 (98.4%)	9 (2.3%)
				9 (1.5%)			
SL. der.	8 (100%)	8 (100%)	8 (100%)	7 (7.5%)	8 (100%)	7 (1.7%)	8 (95.5%)
				8 (92.5%)		8 (98.3%)	9 (4.5%)
IL. izq	8 (5.9%)	9 (100%)	8 (1.2%)	8 (6.2%)	9 (97.8%)	9 (95.7%)	9 (100%)
	9 (94.1%)		9 (97.6%)	9 (92.3%)	10 (2.2%)	10 (4.3%)	
			10 (1.2%)	10 (1.5%)			
IL. der	9 (100%)	9 (100%)	8 (1.1%)	8 (3.0%)	9 (97.7%)	9 (96.0%)	9 (90.9%)
			9 (97.7%)	9 (86.4%)	10 (2.3%)	10 (4.0%)	10 (9.1%)
			10 (1.1%)	10 (9.1%)			
			11 (1.5%)				
X. izq	1 (100%)	1 (100%)	1 (98.1%)	1 (92.3%)	1 (100%)	1 (98.4%)	1 (97.7%)
			2 (1.9%)	2 (5.8%)		2 (1.6%)	3 (2.3%)
			3 (1.9%)				
X. der.	1 (100%)	1 (100%)	1 (100%)	1 (94.2%)	1 (100%)	1 (98.3%)	1 (95.5%)
				2 (5.8%)		2 (1.7%)	3 (4.5%)

TABLA 5. Matriz de clasificación de ejemplares adultos de *Coronella girondica* mediante el análisis discriminante basado en distancias calculadas con la medida de similaridad de Gower (CUADRAS *et al.*, 1991). Machos: 81 individuos mal clasificados y probabilidad de clasificación errónea de 0.48; hembras: 84 individuos mal clasificados y probabilidad de clasificación errónea 0.59. Para las abreviaturas de cada población véase la Tabla 1.

TABLE 5. Classification matrix of *Coronella girondica* adults by a discriminant analysis based on distances computed with the similarity measure of Gower (CUADRAS *et al.*, 1991). Males: 81 erroneously classified individuals and probability of erroneous classification 0.48; females: 84 erroneously classified individuals and probability of erroneous classification 0.59. Abbreviations for each population as in Table 1.

	Machos							Hembras						
	E1	E2	E3	F	I	M1	M2	E1	E2	E3	F	I	M1	M2
E1	5	1	5	0	0	5	4	4	5	1	0	1	6	5
E2	5	11	2	6	1	7	4	1	15	1	0	0	4	5
E3	2	4	34	5	3	1	8	0	3	17	0	1	4	4
F	1	2	2	9	5	0	5	0	7	0	4	1	3	12
I	0	0	0	1	17	0	1	0	2	1	2	8	0	8
M1	0	0	0	1	0	5	1	0	1	0	1	0	4	4
M2	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	1	7

durante el período de cortejo o fenómenos de violación de los machos hacia las hembras (SHINE, 1978, 1993, 1994; FITCH, 1981). Este comportamiento ha sido observado en la culebra lisa meridional (CAPULA *et al.*, 1995; FERICHE, 1998; GONZÁLEZ DE LA VEGA, com. pers.) y es un argumento que podría aplicarse a la especie objeto del presente estudio.

Sin embargo, otros argumentos predicen lo contrario. SHINE (1993) indica que en serpientes de gran tamaño, los machos tienden a ser mayores que las hembras. Además, según SAINT GIRONS (1978) el sexo de mayor tamaño es aquel que tiene un mayor número de escamas ventrales (las hembras en *C. girondica*). SHINE (1993) también señala que en aquellas especies en que las hembras retrasan el momento de la madurez sexual, éstas acaban siendo mayores. Este fenómeno es especialmente patente en la culebra lisa meridional; en Andalucía, única localidad de donde se poseen datos, los machos maduran a partir de 250 mm LHC (47% de su longitud corporal máxima), mientras que las hembras sólo lo hacen a partir de 360 mm LHC (75% de su longitud corporal máxima; FERICHE, 1998; GONZÁLEZ DE LA VEGA, com. pers).

Pero además, otras características de la biología de *C. girondica* pueden influir sobre su talla corporal. SHINE (1993) recoge un gran número de ejemplos que ilustran procesos adaptativos de uno u otro sexo a condiciones ambientales muy precisas que conllevan a dimorfismo sexual en talla. La culebra lisa meridional es una especie de hábitos sub-lapidícolas, hecho que condiciona su baja fecundidad (AGRIMI & LUISELLI, 1994) y que también debe influir en el tamaño corporal alcanzado en ambos sexos. De todo ello se desprende un complejo escenario de factores, algunos aun insuficientemente conocidos, que, de un modo u otro, deben influir sobre la LHC alcanzada por machos y hembras de *C. girondica*.

La razón de sexos secundaria fue favorable a los machos en toda la muestra y en cada una de las poblaciones por separado. Estos datos coinciden con lo observado en Andalucía (1.7:1) (FERICHE, 1998), pero no en el centro de Italia (AGRIMI & LUISELLI, 1994), donde no se observaron diferencias. Esta razón de sexos tan favorable a los

machos se puede explicar por la utilización en el cálculo de ejemplares sexualmente maduros exclusivamente, y por el retraso de las hembras en alcanzar la madurez sexual (según los datos de los que hasta ahora se dispone (FERICHE, 1998) el 75% de su tamaño corporal máximo en Andalucía). Cuando se analiza la razón de sexos utilizando todos los individuos (maduros e inmaduros sexualmente), esta resulta mucho más equilibrada (1.16:1, $\chi^2 = 0.97$, $p = 0.3$). Es necesario conocer las diferencias geográficas en el tamaño de madurez sexual en hembras para analizar con detalle la disparidad en la razón de sexos apuntada anteriormente.

Relación entre talla corporal y folidosis

El numero de escamas postcefálicas mostró relaciones interesantes, tanto con LHC como con LCl. Cabe recordar que el número de escamas no varía a lo largo de la vida de un animal y por tanto no está sujeto a cambios ontogénicos (KLAUBER, 1943; ARNOLD & BENNET, 1988). En el caso de la cola, tanto en machos como en hembras, los animales con mayor número de SBC presentaban colas más largas. Este resultado indica que el número de SCB debe influir sobre la longitud de la cola alcanzada por las culebras en estado adulto. Este resultado se podría extrapolar al número de vértebras, pues en ofidios el número de escamas ventrales y subcaudales coincide con el número de vértebras (VORIS, 1975; SAINT GIRONS, 1978).

Los machos adultos con LHC mayores también presentaban mayor número de escamas ventrales. Estos resultados coinciden con los expuestos en otras especies de ofidios (KLAUBER, 1943; SAINT GIRONS, 1978; LINDELL *et al.*, 1993; ZUFFI & BONNET, 1999) e indican que el tamaño corporal alcanzado por los machos adultos de la culebra lisa meridional está influido, al menos en parte, por el número de escamas ventrales que los animales tienen al nacer (y por tanto por el número de vértebras precloacales). Pero además, la comparación del valor medio y la dispersión de los valores de V (dispersión mayor en los machos de menor talla), sugiere que con el desarrollo ontogénico los ejemplares con menor número de ventrales probablemente presenten tasas menores de supervivencia. Es plausible pensar que una mayor longitud corporal aumenta la capacidad locomotora (ver ARNOLD & BENNET, 1988, para *Thamnophis radix*) y se ha demostrado mayor éxito reproductor, al menos en machos (LUISELLI, 1996), seleccionando en estado adulto culebras con tallas mayores y por tanto con mayor número de V (SHINE *et al.*, 1999).

Por el contrario, el número de escamas ventrales no estuvo correlacionado con LHC en hembras adultas de *C. girondica*. En *Vipera berus*, LINDELL *et al.* (1993) encontraron una correlación en ambos sexos entre LHC y V. Estos mismos autores destacaron que el número de ventrales fue superior en hembras con respecto a machos, a pesar de que no hubo diferencias sexuales significativas en LHC. Este resultado se opone a las conclusiones de SAINT GIRONS (1978), quien dice que el sexo de mayor tamaño es aquel que tiene un mayor número de escamas ventrales. En definitiva, a diferencia de lo que ocurre en los machos, parece no existir una relación entre el número de ventrales y el tamaño corporal en las hembras de culebra lisa meridional. Por ello es plausible pensar que existen otros factores no relacionados con el número de ventrales (y por tanto de vértebras) que influyen en el tamaño corporal alcanzado. Al menos en hembras de ofidios, se sabe que el aumento del tamaño corporal incrementa el tamaño de la puesta y/o el tamaño de los recién nacidos (FITCH, 1970).

Variación geográfica

Atendiendo al registro fósil y a la distribu-

ción actual de la especie (BAILÓN, 1991; GRUBER, 1993), la culebra lisa meridional podría haberse formado en la región Bético-Rifeña o en la Península Ibérica durante el Mioceno, colonizando posteriormente tanto el suroeste de Europa como el noroeste de África. En el límite Mioceno-Plioceno (– 5.3 m.a.), las poblaciones africanas quedarían separadas de las europeas al formarse el estrecho de Gibraltar (BUSACK, 1986). Los resultados del análisis multivariante indican que las diferencias entre poblaciones son muy pequeñas, inferiores a 0.06, a pesar de que la muestra incluía ejemplares procedentes de un amplio rango en su área de distribución. Además, los resultados del análisis no mostraron el mismo patrón de agrupación en el análisis para machos y hembras por separado. Tampoco se observó una agrupación en poblaciones biogeográficamente próximas. Por ejemplo, las dos poblaciones africanas no se agruparon entre si, ni quedaron separadas respecto de las poblaciones europeas. Los estudios de BUSACK (1986) mediante el uso de alozimas detectaron que la distancia de Nei entre las poblaciones de *C. girondica* a ambos lados del estrecho era de 0.14. El número de ejemplares utilizados por este autor fue pequeño (cuatro en España y uno en Marruecos) y además no precisaba su origen geográfico, pero el número de loci examinados fue alto (37). En definitiva las diferencias tanto en alozimas como en caracteres morfológicos entre poblaciones aisladas por el estrecho de Gibraltar son pequeñas, al igual que ocurre en otras especies de anfibios y reptiles estudiadas por BUSACK (1986). Todos estos resultados sugieren que la culebra lisa meridional, bien ha tenido una tasa de evolución muy lenta que no ha dado lugar a diferencias entre las poblaciones europea y africana, o bien han tenido contacto intercontinente en los poco más de cinco millones de años que lleva formado el estrecho de Gibraltar. Concluimos por tanto que la subespecie *C. g. amaliae* no está justificada, al menos a nivel morfológico (presente estudio), y aparentemente tampoco a nivel molecular (BUSACK, 1986). Las poblaciones europeas tampoco siguen un patrón de diferenciación biogeográfico y por ello también puede concluirse que, al menos en relación a los caracteres analizados, no se diferencian morfológicamente las poblaciones a lo largo del área de distribución estudiada de la especie. Dos resultados corroboran esta conclusión. La matriz de clasificación del discriminante (Tabla 5) clasifica erróneamente la mitad de los ejemplares utilizados para el análisis. Además, en la Tabla 4, donde se presentan las frecuencias fenotípicas para cada uno de los caracteres analizados, se observa que en todos los casos hay un fenotipo mucho más frecuente que el resto, y que este es el mismo en todas las poblaciones. Esta homogeneidad morfológica incide sobre la baja distancia interpoblacional observada y deja la incógnita si el uso de caracteres más polimórficos (moleculares) podrían detectar mayor variabilidad entre poblaciones geográficamente lejanas y/o aisladas desde hace mucho tiempo.

A pesar de esta débil variabilidad poblacional en los caracteres morfológicos estudiados, sí se detectó un patrón latitudinal en aquellos relacionados con el tamaño corporal (LHC, LCl y V), en el sentido que las poblaciones más meridionales presentaron ejemplares menores y con menos escamas postcefálicas que los de las poblaciones septentrionales. Nuevamente este patrón latitudinal sólo se apreció en los machos y la correlación respecto a la latitud solo fue significativa en el número de ventrales y tamaño relativo de la cola (véase Tabla 2 y Figs. 2b, c).

Ejemplares mayores (y por tanto, con mayor número de ventrales) cuanto mayor es la latitud, es un patrón que sigue la regla de BERGMANN (1847), que pone de manifiesto

que las subespecies o razas geográficas tienen el tamaño mayor cuanto más baja sea la temperatura media del ambiente en que viven. Aunque la regla de Bergmann se aplicó inicialmente a organismos endodermos, también ha sido observada en diversos taxones de organismos ectotermos (ATKINSON, 1994; VAN VOORHIES, 1996). La posible condición adaptativa de la regla de Bergmann en ectotermos suscita cierta controversia (PARTRIDGE & COYNE, 1997; BELK & HOUSTON, 2002). Sin embargo, un reciente estudio realizado con un elevado número de especies de quelonios, saurios y ofidios, destaca que los primeros mayoritariamente cumplen la regla de Bergmann, y en cambio saurios y ofidios siguen el patrón inverso (ASHTON & FELDMAN, 2003). Estos mismos autores concluyen que otros procesos alternativos a la conservación del calor en ambientes fríos deben actuar en la formación de clinas latitudinales en el tamaño para el caso de animales ectotermos. El estudio de ASHTON (2001) en *Crotalus viridis* y *C. oreganus*, dos especies genéticamente muy cercanas de Norte América, es en este sentido sugerente: la primera especie sigue la regla de Bergmann, y la segunda la inversa de esta regla. ASHTON (2001) sugiere que la estacionalidad climática (para *C. viridis*) y la presión de depredación (para *C. oreganus*), se combinan para explicar la opuesta respuesta en tamaño corporal que experimentan. Un razonamiento parecido al utilizado para *C. viridis* (ejemplares mayores en poblaciones con mayor estacionalidad y por tanto con periodos más dilatados con ausencia de alimento) se podría aplicar para la especie que nos ocupa, puesto que el número de ventrales (un carácter heredable, DOHM & GARLAND, 1993) y el tamaño corporal (un carácter más sujeto a variación ambiental) presentaron correlación con la latitud en un caso y una tendencia clinal en el otro. Lamentablemente no se ha podido testar la hipótesis de la estacionalidad por falta de datos climáticos adecuados para las poblaciones norteafricanas; aunque cabría esperar que éstas, están sujetas a una menor estacionalidad climática que las poblaciones normediterráneas, especialmente las más septentrionales.

Sin embargo, otros factores ambientales no sujetos a selección pueden también influir sobre el tamaño corporal, como es la temperatura de incubación y de desarrollo de los huevos o la disponibilidad trófica. SHINE *et al.* (1997) observaron que los huevos de *Liasis fuscus* incubados a mayor temperatura daban lugar a individuos de mayor tamaño, fenómeno inverso al observado en otros reptiles y también contrario a las conclusiones que se podrían desprender del resultado del presente estudio. PLEGUEZUELOS *et al.* (1994) observaron en *Macroprotodon cucullatus* que la población de las Islas Baleares, que se alimenta fundamentalmente de mamíferos y aves y que carecían de depredadores especializados, presentaba tamaños corporales netamente mayores que las poblaciones africanas o ibéricas, que se alimentaban exclusivamente de anfisbenios y saurios. Estos autores argumentaron que el cambio de dieta y la baja presión de depredación estarían detrás del rápido aumento en la talla media de los ejemplares del archipiélago. Estos ejemplos demuestran que las variaciones geográficas en el tamaño de una especie pueden estar sujetas a numerosos factores, y sugieren futuros estudios que evalúen cuáles explican el patrón de variación latitudinal observado.

Un aspecto sorprendente de la clina latitudinal detectada en *C. girondica* es que sólo se apreció en uno de los dos sexos, en machos. En *Thamnophis sirtalis*, BENTON (1980) ya describió que los machos presentaban mayor diferenciación poblacional que las hembras, al examinar la variación geográfica en una combinación de caracteres de folidosis, coloración

y órganos internos. Según este autor, ambos sexos podrían estar expuestos a diferentes factores selectivos que explicaran esos resultados. Diferencias sexuales en la existencia de clinas latitudinales se han observado en otros animales (e.g. *Drosophila subobscura*, HUEY *et al.*, 2000; *Lynx rufus*, WIGGINTON & DOBSON, 1999). En las hembras de culebra lisa meridional, aunque sujetas a los mismos factores ambientales que los machos, la selección sexual hacia tamaños mayores por su implicación en el tamaño y/o peso de la puesta podría enmascarar una clina latitudinal en talla (y número de ventrales), provocando una elevada similitud fenotípica entre poblaciones (CONOVER & SCHULTZ, 1995), tal y como se ha obtenido en este estudio (Fig. 2c). Para ello sería interesante conocer la variación geográfica en el tamaño de la puesta de *C. girondica*, un carácter fuertemente correlacionado con la talla corporal en la mayoría de ofidios (FITCH, 1970; SEIGEL & FORD, 1987). Los datos que actualmente aparecen en la bibliografía corresponden a Marruecos (FAHD, 2001), Huelva (GONZÁLEZ DE LA VEGA, 1988), Sureste Ibérico (FERICHE, 1998), Galicia (GALÁN & FERNÁNDEZ-ARIAS, 1993), Francia (NAULLEAU, 1984) e Italia (AGRIMI & LUISELLI, 1994), una amplia parte del área de distribución de la especie. El rango del tamaño de puesta, el tamaño máximo de puesta, el tamaño de los huevos o la longitud de los juveniles, no indican ninguna tendencia latitudinal. Un dato común en todas las poblaciones donde ha sido examinado, destaca que hay una correlación positiva entre el tamaño de la hembra y el tamaño de la puesta. También hay un elevado consenso en el tamaño máximo de puesta alcanzado por *C. girondica* (8-10 huevos). Por todo ello, cabe pensar que las hembras están sometidas a selección sexual hacia tamaños corporales mayores para aumentar el tamaño de la puesta, independientemente del número de escamas ventrales. Sin embargo, al tratarse de una especie sub-lapidícola, la fecundidad y el número de huevos puede quedar alterado debido a los estrechos pasos por donde los animales se mueven (SAINT GIRONS en AGRIMI & LUISELLI, 1994), lo cual también podría explicar la ausencia de variación latitudinal en los parámetros reproductores señalados.

En definitiva, con los caracteres morfológicos analizados, *C. girondica* se mostró como una especie monotípica en gran parte de su rango de distribución, con la incógnita de las poblaciones de Argelia de donde no se disponía de muestra suficiente, y de Sicilia, cuyo carácter insular precisa de un estudio detallado. La clina latitudinal observada para los machos en caracteres relacionados con la talla corporal sigue la regla de Bergmann y puede ser una respuesta adaptativa a diversos factores abióticos relacionados con la temperatura ambiental.

Agradecimientos

A M. Pascual sus comentarios y lectura crítica del manuscrito, y a C. Arenas sus valiosas aclaraciones sobre los análisis multivariantes. L. Serra tradujo textos del alemán. A los responsables de las instituciones que nos han prestado ejemplares: M. Blasco (Univ. Extremadura), J. Cabot (EBD), M. Cheylan y P. Geniez (Univ. Montpellier), S. Fahd (Univ. Tetuán), M. Fernández-Cruz (Univ. Complutense, Madrid), I. Ineich (MNHN, París), V. Pérez-Mellado y M. Lizana (Univ. Salamanca), M. Pogessi (Univ. Florencia). A todos aquellos que ayudaron en el laboratorio: M. Moreno, A. Cerro, S. Honrubia, M. Feriche, y J.R. Fernández-Cardenete. Los comentarios de dos revisores anónimos mejoraron la calidad del manuscrito final. El presente estudio fue parcialmente sufragado (a JMP) por el proyecto REN2000-1376 GLO (MCYT).

REFERENCIAS

AGRIMI, U. & LUISELLI, L. (1994): Ecology of the snake *Coronella girondica* (Reptilia: Colubridae) in Central Italy. *Vie et Milieu*, 44: 203-210.

ARNOLD, S.J. & BENNETT, A.F. (1988): Behavioural variation in natural populations. V. Morphological correlates of locomotion in the garter snake *Thamnophis radix*. *Biological Journal of the Linnean Society,* 34: 175-190.

ASHTON, K.G. (2001): Body size variation among mainland populations of the western rattlesnake (*Crotalus viridis*). *Evolution,* 55: 2523-2533.

ASHTON, K.G. & FELDMAN, C.R. (2003): Bergmann's rule in nonavian reptiles: turtles follow it, lizards and snakes reverse it. *Evolution,* 57: 1151-1163.

ATKINSON, D. (1994): Temperature and organism size: a biological law for ectotherms? *Advances in Ecological Research,* 25: 1-58.

BAILÓN, S. (1991): *Amphibiens et Reptiles du Pliocène et du Quaternaire de France et d'Espagne: Mise en Place et Évolution des Faunes*. Thèse Doctorale, Université de Paris VII, Paris.

BELK, M.C. & HOUSTON, D.D. (2002): Bergmann's rule in ectotherms: a test using freshwater fishes. *American Naturalist,* 160: 803-808.

BENTON, M.J. (1980): Geographic variation in the garter snakes (*Thamnophis sirtalis*) of the north-central United States, a multivariate study. *Zoological Journal of the Linnean Society,* 68: 307-323.

BERGMANN, R.A.M. (1951): The anatomy of *Homalopsis buccata*. *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Academie van Wetenschappen, Series C,* 54: 511-524.

BERGMANN, A. (1847): Ueber die Verhältnisse der Wärmeökonomie der Thiere zu ihrer Grösse. *Goettinger Studien,* 1: 595-708.

BOETTGER, O. (1881): Diagnoses Reptilium novorum maroccanorum. *Zoologischer Anzeiger*, 4: 570-572.

BONNET, X., BRADSHAW, S.D. & SHINE, R. (1998): Capital versus income breeding: an ecthotermic perspective. *Oikos*, 83: 333-341.

BONNET, X., NAULLEAU, G., SHINE, R. & LOURDAIS, O. (2000): Reproductive versus ecological advantages to larger body size in female snakes, *Vipera aspis*. *Oikos*, 89: 509-518.

BONS, J. & GENIEZ, P. (1996): *Anfibios y Reptiles de Marruecos (incluido Sahara Occidental). Atlas Biogeográfico.* Asociación Herpetológica Española, Barcelona.

BRUNO, S. & MAUGIERI, S. (1992): *Guía de las Serpientes de Europa*. Editorial Omega, S. A., Barcelona.

BUSACK, S. (1986): Biogeographic analysis of the herpetofauna separated by the formation of the strait of Gibraltar. *National Geographic Research*, 2: 17-36.

CAPOCACCIA, L. (1959): I serpenti della Liguria. Parte II: Colubridae. *Annali del Museo Civico di Storia Naturale di Genova*, 71: 248-275.

CAPULA, M., LUISELLI, L. & RUGIERO, L. (1995): Ecological correlates of reproductive mode in reproductively bimodal snakes of the genus *Coronella*. *Vie et Milieu*, 45: 167-175.

CLARK, D.R. (1967): Notes on sexual dimorphism in tail length in American snakes. *Transactions of the Kansas Academy of Sciences*, 69: 226-232.

CONOVER, D.O. & SCHULTZ, E.T. (1995): Phenotypic similarity and ther evolutionary significance of countergradient variation. *Trends in Ecology and Evolution,* 10: 248-252.

CUADRAS, C.M., ARENAS, C. & FORTIANA, J. (1991): MULTICUA: Programas de estadística multivariante. Departament de Estadística, Universitat de Barcelona.

DMI'EL, R., PERRY, G. & MENDELSSOHN, H. (1990): Sexual dimorphism in *Walterinnessia aegyptia* (Reptilia: Ophidia: Elapidae). *The Snake*, 22: 33-35.

DOHM, M.R. & GARLAND, T. (1993): Quantitative genetics of scale counts in the garter snake *Thamnophis sirtalis*. *Copeia,* 1993: 987-1002.

DOMERGUE, C.A. (1962): Observations sur le pénis des ophidiens (deuxième note). *Bulletin de la Société des Sciences Naturelles et Physiques du Maroc, Rabat*, 1: 1-29.

DOWLING, H.G. (1951): A proposed method of expressing scale reductions in snakes. *Copeia*, 1951: 131-134.

DUSEJ, G. (1993): *Coronella girondica* (Daudin, 1803) - Girondiscje Glatt - oder Schlingnatter. Pp. 247-264, *in*: Böhme, W. (ed.), *Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas, Bond 3/I, Schlangen (Serpentes) I.* Aula-Verlag, Wiesbaden.

DUSEJ, G. (1997): *Coronella girondica* (Daudin, 1803). Pp. 346-347, *in*: Gasc, J. P., Cabela, A., Crnobrnja-Isailovic, J., Dolmen, D., Grossenbacher, K., Haffner, P., Lescure, J., Martens, H., Martínez Rica, J.P., Maurin, H., Oliveira, M.E., Sofianidou, T.S., Veith, M. & Zuiderwijk, A (eds.), *Atlas of Amphibians and Reptiles in Europe*, S.H.E. and M.N.H.N, París.

FAHD, S. (2001): *Biogéographie, Morphologie et Écologie des Ophidiens du Rif (Nord du Maroc)*. Doc. d'Etat, Univ. Abdelmalek Essaâdi, Tetuán.

FAHD, S. & PLEGUEZUELOS, J.M. (2001): Los reptiles del Rif (Norte de Marruecos), II: anfisbenios y ofidios. Comentarios sobre la biogeografía del grupo. *Revista Española de Herpetología*, 15: 13-36.

FERICHE, M. (1998): *Ecología de la Reproducción en Colúbridos del Sureste de la Península Ibérica.* Tesis doctoral, Universidad de Granada.

FERICHE, M., PLEGUEZUELOS, J. M. & CERRO, A. (1993): Sexual dimorphism and sexing of mediterranean colubrids based on external characteristics. *Journal of Herpetology*, 27: 357-362.

FITCH, H.S. (1970): Reproductive cycles in lizards and snakes. *University of Kansas, Museum of Natural History, Miscellaneous Publications*, 52: 1-247.

FITCH, H.S. (1981): Sexual size differences in reptiles. *University of Kansas, Museum of Natural History, Miscellaneous Publications*, 70: 1-72.

GALÁN, P. & FERNÁNDEZ-ARIAS, G. (1993): *Anfibios e Réptiles de Galicia*. Edicións Xerais de Galicia, Vigo.

GONZÁLEZ DE LA VEGA, J.P. (1988): *Anfibios y Reptiles de la Provincia de Huelva*. Ertisa, Huelva.

GRUBER, U. (1993): *Guía de las Serpientes de Europa, Norte de África y Próximo Oriente*. Ediciones Omega, S. A., Barcelona.

HUEY, R.B., GILCHRIST, G.W., CARLSON, M. L., BERRIGAN, D. & SERRA, L. (2000): Rapid evolution of a geographic cline in size in an introduced fly. *Science*, 287: 308-309.

KMINIAK, M. & KALÚZ, S. (1983): Evaluation of sexual dimorphism in snakes (Ophidia, Squamata) based on external morphological characters. *Folia Zoologica*, 32: 259-270.

KING, R. B. (1989): Sexual dimorphism in snakes tail length: sexual selection, natural selection, or morphological constraint? *Biological Journal of the Linnean Society*, 38: 133-154.

KLAUBER, L. M. (1943): Tail-length differences in snakes with notes on sexual dimorphism and the coefficient of divergence. *Bulletin of the Zoological Society of San Diego*, 18: 1-60.

KLAUBER, L.M. (1956): *Rattlesnakes: Their Habits, Life Histories and Influence on Mankind*. Univ. Calif. Press, Berkeley, California, USA.

LINDELL, L.E., FORSMAN, A. & MERILÄ, J. (1993): Variation in number of ventral scales in snakes: effects on body size, growth rate and survival in the adder, *Vipera berus*. *Journal of Zoology, London,* 230: 101-115.

LUISELLI, L. (1996): Individual success in mating balls of the grass snake, *Natrix natrix*: size is important. *Journal of Zoology, London,* 239: 731-740.

LUISELLI, L., PLEGUEZUELOS, J.M., CAPULA, M. & VILLAFRANCA, C. (2001): Geographic variation in the diet composition of a secretive Mediterranean colubrid snake: *Coronella girondica* from Spain and Italy. *Italian Journal of Zoology*, 68: 57-60.

NAULLEAU, G. (1984): Les serpents de France. *Revue Française de Aquarologie - Herpetologie*, 3/4: 1-56.

OTA, H., TORIBA, M. & TAKAHASHI, H. (1986): The alteration pattern of dorsal scale rows in the yellow-lipped sea krait *Laticauda colubrina*, with special reference to sexual dimorphism. *Japanese Journal of Herpetology*, 11: 145-151.

PARTRIDGE, L. & COYNE, J.A. (1997): Bergmann's rule in ectotherms: is it adaptative? *Evolution,* 51: 632-635.

PLEGUEZUELOS, J.M., HONRUBIA, S. & CASTILLO, S. (1994): Diet of the false smooth snake, *Macroprotodon cucullatus* (Serpentes, Colubridae) in the western Mediterranean area. *Herpetological Journal,* 4: 98-105.

RICE, W.R. (1989): Analyzing tables of statistical tests. *Evolution*, 43: 223-225.

SAINT GIRONS, H. (1956): Les serpents du Maroc. *Variétés Scientifiques - Société des Sciences Naturelles et Physiques du Maroc, Rabat*, 8: 1-29.

SAINT-GIRONS, H. (1978): Morphologie externe, comparée et systématique des vipères d'Europe (Reptilia, Viperidae). *Revue Suisse de Zoologie*, 85: 565-595.

SANTOS, X. & PLEGUEZUELOS, J.M. (2002): *Coronella girondica* (Daudin, 1803). Pp. 280-282, *in:* Pleguezuelos, J.M., Márquez, R. & Lizana, M. (eds.), *Atlas y Libro Rojo de los Anfibios y Reptiles de España*. DGCN - AHE, Madrid.

SCHLEICH, H.H., KÄSTLE, W. & KABISCH, K. (1996): *Amphibians and Reptiles of North Africa*. Koeltz, Königstein.

SCHWANER, T.D. & SARRE, S.D. (1990): Body size and sexual dimorphism in mainland and island tiger snakes. *Journal of Herpetology*, 24: 320-322.

SEIGEL, R.A. & FORD, N.B. (1987): Reproductive ecology. Pp. 210-252, *in:* Seigel, RA., Collins, J.T. & Novak, S.S. (eds.), *Snakes: Ecology and Evolutionary Biology*. McGraw Hill, New York.

SHINE, R. (1978): Sexual size dimorphism and male combat in snakes. *Oecologia (Berlin)*, 33: 269-278.

SHINE, R. (1993): Sexual dimorphism in snakes. Pp. 49-86, *in:* Seigel, R.A. & Collins, J.T. (eds.), *Snakes: Ecology and Behavior*. McGraw-Hill, New York.

SHINE, R. (1994): Sexual size dimorphism in snakes revisited. *Copeia*, 1994: 326-346.

SHINE, R., OLSSON, M.M., MOORE, I.T., LE MASTER, M.P. & MASON, R.T. (1999): Why do male snakes have longer tails than females? *Proceedings of the Royal Society of London B*, 266: 2147-2151.

SHINE, R., MADSEN, T., ELPHICK, M. & HARLOW, P.S. (1997): The influence of nest temperatures and maternal brooding on hatchling phenotypes in water pythons. *Ecology,* 78: 1713-1721.

THOMAS, R.A. & DIXON, J.R. (1976): Scale row formulae in *Elaphe guttata* (Linnaeus) and notes on their interpretation. *Natural History Miscellaneous*, 195: 1-5.

THORPE, R.S. (1975): Quantitative handling of characters useful in snake systematics with particular reference to intraspecific variation in the ringed snake *Natrix natrix* (L.). *Biological Journal of the Linnean Society*, 7: 27-43.

THORPE, R.S. (1989): Pattern and function of sexual dimorphism: a biometric study of character variation in the grass snake (*Natrix natrix*, Colubridae) due to sex and its interaction with geography. *Copeia*, 1989: 53-63.

VAN VOORHIES, W.A. (1996): Bergmann size clines: a simple explanation for their occurrence in ectotherms. *Evolution,* 50: 1259-1264.

VORIS, H.K. (1975): Dermal scale-vertebrae relationships in sea snakes (Hydrophidae). *Copeia,* 1975: 746-755.

WIGGINTON, J.D. & DOBSON, F.S. (1999): Environmental influences on geographic variation in body size of western bobcats. *Canadian Journal of Zoology,* 77: 802-813.

ZUFFI, M.A. & BONNET, X. (1999): Italian subspecies of the asp viper, *Vipera aspis*: patterns of variability and distribution. *Italian Journal of Zoology*, 66: 87-95.

ms # 173
Recibido: 08/01/03
Aceptado: 19/12/03