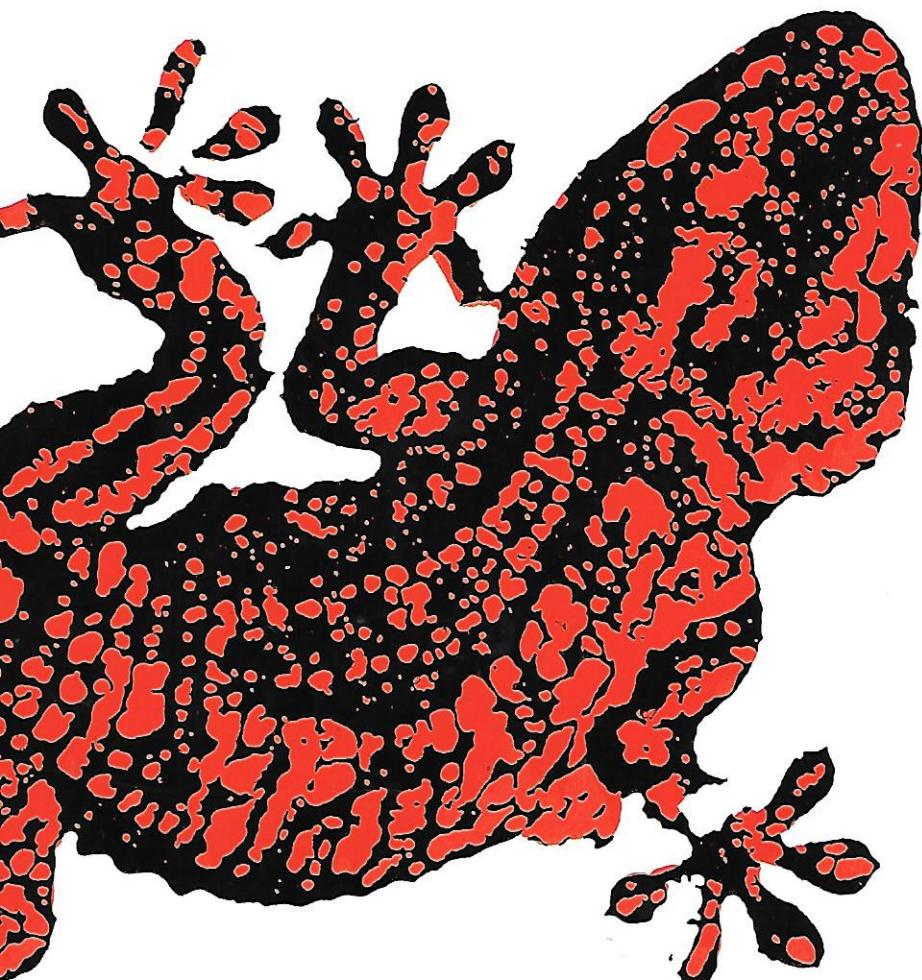


Revista Española de Herpetología



Asociación Herpetológica Española
Volumen 11 (1997)
València
1997

Revista Española de Herpetología



Asociación Herpetológica Española

**Volumen 11 (1997)
VALÈNCIA
1997**

REVISTA ESPAÑOLA DE HERPETOLOGÍA

En cumplimiento del artículo 24.1 de la vigente Ley de Prensa e Imprenta se hace constar que la Junta Directiva de la Asociación Herpetológica Española está integrada por:

Presidente: Luis Felipe López Jurado

Vicepresidente: Valentín Pérez Mellado

Secretario General: Juan Manuel Pleguezuelos Gómez

Vicesecretario: Miguel Lizana Avia

Tesorera: Elisa Martínez González

Vocales: Begoña Arano Bermejo, Miguel Angel Carretero, Gustavo Adolfo Llorente Cabrera, Javier Lluch Tarazona, Rafael Márquez Martínez de Orense, José Antonio Mateo Miras, Xavier Santos Santiró.

Editor: Vicente Roca Velasco

Departament de Biologia Animal. Facultat de Ciències Biològiques
Universitat de València

Coeditor: Albert Montori i Faura

Departament de Biología Animal (Vertebrados). Facultad de Biología
Universidad de Barcelona

ASOCIACIÓN HERPETOLÓGICA ESPAÑOLA

Senador Castillo Olivares, nº 10 (bajos)
35003 Las Palmas de Gran Canaria

València, diciembre 1997

ISSN 0213 - 6686

Depósito Legal S.633 - 1988

Impresión: ARTES GRAFICAS AUXILIARES DEL LIBRO; S.L. Viladomat, 152. 08015 Barcelona.

La Revista Española de Herpetología agradece la valiosa colaboración en la evaluación de trabajos para este volumen a los siguientes revisores:

ARANO, B. (España); BARBADILLO, L. J. (España); BLAZQUEZ, M.C. (España); BRAÑA, F. (España); CARBONELL, E. (España); CARRETERO, M.A. (España); DE LA RIVA, I. (España); DÍAZ-PANIAGUA, C. (España); FERRER, J.M. (España); FONT, E. (España); FROST, D.R. (USA); GENIEZ, Ph. (Francia); GALÁN, P. (España); GONZÁLEZ, F. (España); HALLIDAY, T. (Reino Unido); JOGLAR, R. (España); LIZANA, M. (España); LYNCH, J.D. (USA); LLORENTE, G.A. (España); MARCA, M.C. (España); MAYOL, J. (España); MATEO, J.A. (España); MONTORI, A. (España); PÉREZ-MELLADO, V. (España); ROCA, V. (ESPAÑA); RODRÍGUEZ, J.D. (España); ZUG, G.R. (USA).

Fe de erratas:

Volumen 10, página 114, Tabla 7. (Camiñas, J.A.)

Columna Peso: Donde dice: 1448 debe decir 14.48

Columna Peso: Donde dice: 35 debe decir 3.5

Columna Peso: Donde dice: 61 debe decir 6.1

Columna: Longitud (LCR)

Donde dice: 525 debe decir 52.5

Donde dice: 625 debe decir 62.5

Donde dice: 375 debe decir 37.5

Donde dice: 325 debe decir 32.5

Donde dice: 487 debe decir 48.7

Donde dice: 635 debe decir 63.5

Columna: Anchura

Donde dice: 435 debe decir 43.5

Donde dice: 275 debe decir 27.5

Donde dice: 265 debe decir 26.5

Donde dice: 398 debe decir 39.8

Donde dice: 335 debe decir 33.5

Donde dice: 525 debe decir 52.5



REVISTA ESPAÑOLA DE HERPETOLOGIA

ÍNDICE

Volumen 11

| | |
|---|-----|
| CEJUDO, D., MÁRQUEZ, R., GARCÍA-MÁRQUEZ, M. Y BOWKER, R. G.: Catálogo comportamental de <i>Gallotia simonyi</i> , el lagarto gigante de El Hierro (Islas Canarias) | 7 |
| ESTRADA, A.R.; DÍAZ L.M. Y RODRÍGUEZ, A.: Nueva especie de <i>Eleutherodactylus</i> (Anura: Leptodactylidae) del litoral norte de La Habana, Cuba. | 19 |
| ORÓS, J.; RODRÍGUEZ, J.R.; PETHER, J.; RIVERO, M. Y FERNÁNDEZ, A.: Gastritis causada por <i>Salmonella arizona</i> en cinco serpientes sin afectación intestinal ... | 25 |
| TROIANO, J.C.; ALTHAUS, R.L. Y MALINSKAS, G.: Perfil bioquímico sanguíneo de las especies argentinas del género <i>Caiman</i> en condiciones de cautividad | 31 |
| LÓPEZ-JURADO, L.F.; MATEO, J.A. & GUILLAUME, C.P.: El complejo <i>Gallotia galloti</i> (Oudart, 1839) (Sauria: Lacertidae) de las Islas Canarias: nuevos datos para la interpretación del proceso evolutivo del grupo. | 35 |
| BARAHONA, F. & BARBADILLO, L.J.: Identification of some Iberian lacertids using skull characters | 47 |
| SANTOS, X. Y LLORENTE, G.A.: Actividad de <i>Natrix maura</i> en el Delta del Ebro, analizada mediante técnicas de telemetría | 63 |
| DE LA RIVA, I.: Redescription, variation, biology, and distribution of <i>Eleutherodactylus platydactylus</i> (Boulenger, 1903) (Amphibia: Anura: Leptodactylidae), the taxonomic status of <i>E. bockermannii</i> Donoso-Barros, 1970, and comments on polymorphism in anurans | 71 |
| CAMIÑAS, J.A.: Relación entre las poblaciones de la tortuga boba (<i>Caretta caretta</i> Linnaeus 1758) procedentes del Atlántico y del Mediterráneo en la región del Estrecho de Gibraltar y áreas adyacentes. | 91 |
| Resúmenes de tesis | 99 |
| Normas de publicación de la Revista Española de Herpetología | 101 |
| Instructions to authors for publication in the Revista Española de Herpetología | 102 |

REVISTA ESPAÑOLA DE HERPETOLOGIA

CONTENTS

Volume 11

| | |
|---|-----|
| CEJUDO, D., MÁRQUEZ, R., GARCÍA-MÁRQUEZ, M. Y BOWKER, R. G: Behavioural catalogue of the El Hierro Giant Lizard, <i>Gallotia simonyi</i> (Lacertidae) from the Canary Islands. | 7 |
| ESTRADA, A.R.; DÍAZ L.M. Y RODRÍGUEZ, A.: A new species of <i>Eleutherodactylus</i> (Anura: Leptodactylidae) from the northern coast of Havana, Cuba. | 19 |
| ORÓS, J.; RODRÍGUEZ, J.R.; PETHER, J.; RIVERO, M. Y FERNÁNDEZ, A.: Gastritis caused by <i>Salmonella arizona</i> in five snakes without intestinal disease | 25 |
| TROIANO, J.C.; ALTHAUS, R.L. Y MALINSKAS, G.: Blood biochemical profile from argentine species of <i>Caiman</i> in captive condition. | 31 |
| LÓPEZ-JURADO, L.F.; MATEO, J.A. & GUILLAUME, C.P.: The <i>Gallotia galloti</i> (Oudart, 1839) complex (Sauria: Lacertidae) of the Canarian archipelago: new data for the interpretation of the evolutionary process of the group. | 35 |
| BARAHONA, F. & BARBADILLO, L.J.: Identification of some Iberian lacertids using skull characters | 47 |
| SANTOS, X. Y LLORENTE, G.A.: <i>Natrix maura</i> activity patterns in the Ebro Delta using telemetry. | 63 |
| DE LA RIVA, I.: Redescription, variation, biology, and distribution of <i>Eleutherodactylus platydactylus</i> (Boulenger, 1903) (Amphibia: Anura: Leptodactylidae), the taxonomic status of <i>E. bockermannii</i> Donoso-Barros, 1970, and comments on polymorphism in anurans | 71 |
| CAMIÑAS, J.A.: Atlantic and Mediterranean loggerhead (<i>Caretta caretta</i> Linnaeus 1758) populations relationship at the Gibraltar Strait and contiguous region. | 91 |
| Resúmenes de tesis | 99 |
| Normas de publicación de la Revista Española de Herpetología | 101 |
| Instructions to authors for publication in the Revista Española de Herpetología | 102 |

Catálogo comportamental de *Gallotia simonyi*, el lagarto gigante de El Hierro (Islas Canarias)

DANIEL CEJUDO¹, RAFAEL MÁRQUEZ^{2,4},
MARCOS GARCÍA MÁRQUEZ¹ Y RICHARD G. BOWKER³

¹Asociación Herpetológica Española. Senador Castillo Olivares 10.
35003 Las Palmas de Gran Canaria.

²Dept. de Zoología e Antropología. Centro de Biología Ambiental. Faculdade de Ciencias,
Universidade de Lisboa, Bloco C2, Campo Grande, P-1700 Lisboa, Portugal.

³Biology Department. Alma College. Alma, MI 48801, USA.

⁴Museo Nacional de Ciencias Naturales.

José Gutiérrez Abascal 2. 28006 Madrid.

Resumen: Se describen 51 categorías del comportamiento del lagarto gigante de El Hierro (*Gallotia simonyi* Steindachner, 1889), especie en grave peligro de extinción. La categorización del comportamiento se distribuyó en cinco clases: mantenimiento, locomotor, alimentario, social y reproductor. En general, se observaron muy bajos niveles de actividad motora. El comportamiento durante la alimentación mostró algunas peculiaridades relacionadas con los hábitos fitófagos de la especie. Su comportamiento reproductor resultó tener pocas diferencias con el ya descrito para otras especies del género *Gallotia*. En cuanto al contexto social, se concluye que existen bajos niveles de agresividad de los adultos respecto a otras especies de *Gallotia* del archipiélago canario, como carácter propio de *Gallotia simonyi*, quizás derivado de la condición de cautividad de la población estudiada. Las categorías de comportamiento agonístico sólo fueron observadas en juveniles.

Palabras clave: Catálogo comportamental, *Gallotia simonyi*, Lacertidae.

Abstract: Behavioural catalogue of the El Hierro Giant Lizard, *Gallotia simonyi* (Lacertidae) from the Canary Islands.—The giant lizard of El Hierro, *Gallotia simonyi*, is perilously close to extinction. Here we describe 51 categories of behavior for this endangered species grouped in five classes: maintenance, locomotory, feeding, social and reproductive. Reproductive behaviors show few differences from those described for other species in the genus *Gallotia*. The feeding behaviour showed peculiar patterns involved in plant material consumption. However, even under favorable conditions, *Gallotia simonyi* exhibited low levels of locomotor activity and decreased levels of aggressiveness compared to other *Gallotia* species in the Canary archipelago. Agonistic behaviour was only observed in juvenile individuals. These observations are consistent with the mild temperament of *Gallotia simonyi*, which may be related to the prolonged captivity of the adults.

Key words: Behavioural catalogue, *Gallotia simonyi*, Lacertidae

INTRODUCCIÓN

El comportamiento es el componente más plástico de la biología de un animal. Ante cualquier modificación del entorno, la primera respuesta es comportamental, y sólo si las modificaciones comportamentales no son suficientes, o si éstas imponen a su vez nuevas presiones selectivas, entonces aparece otro tipo de cambios más permanentes como adaptaciones fisiológicas o incluso morfológicas.

El conocimiento de las especies a través de la descripción de su comportamiento, por lo tanto, facilita la comparación filogenética u ontogenética entre individuos o poblaciones de animales (FAGEN & GOLDMAN, 1977), al mismo tiempo que es de vital importancia como paso previo a otros estudios sobre la biología de las especies (RUBY & NIBLICK, 1994).

El catálogo comportamental (FAGEN & GOLDMAN, 1977; LEHNER, 1979) ha constituido una herramienta básica para el estudio

del comportamiento animal desde los áboles de la etología en trabajos orientados principalmente hacia las aves, mamíferos y peces (DAVIES, 1978; SCHILLER, 1957; TINBERGEN, 1951, 1960, 1972). No obstante, entre los reptiles también se ha utilizado esta herramienta (GANS *et al.*, 1984; GILLINGHAM *et al.*, 1995; HAILMAN & ELOWSON, 1992; RUBY & NIBLICK, 1994), especialmente en saurios con comportamiento de defensa de territorios de las familias Iguanidae, Agamidae, Chameleontidae o Gekkonidae; entre ellos destacan etogramas y estudios del comportamiento realizados sobre lagartos de la familia Iguanidae, género *Uma* (CARPENTER, 1963, 1967), *Anolis* (JENSSON, 1971), *Sceloporus* (GREENBERG, 1977) e *Iguana* (DISTEL & VEAZEY, 1981) y algunos sobre otras familias como Varanidae (CARPENTER *et al.*, 1976) o Scincidae (CARPENTER, 1978; TORR & SHINE, 1994).

Respecto a la familia Lacertidae, su com-

portamiento es en general difícil de apreciar si lo comparamos, por ejemplo, con los iguanidos, con un comportamiento social mucho más conspicuo (CARPENTER, 1978; DOMINGUES *et al.*, 1991). Aparte de algunos trabajos relacionados con el comportamiento de los lacértidos (AVERY, 1976; CRUCE, 1972; NOBLE & BRADY, 1933), en el caso de estos saurios sólo existen algunos ejemplos de etogramas completos publicados; VICENTE (1987) inició la caracterización del comportamiento de una población de *Lacerta lepida* de la isla de Berlenga en Portugal, cuyo etograma completó PAULO (1988). Más recientemente encontramos una descripción detallada del comportamiento de *Podarcis bocagei* (GALÁN, 1995). Sobre la etología de los lacértidos de las islas Canarias, todos ellos pertenecientes al género *Gallotia*, únicamente ha sido publicado el etograma de *G. galloti galloti* (MOLINA BORJA, 1981, 1987a), así como aspectos del comportamiento reproductor de algunas especies canarias (BÖHME & BISCHOFF, 1976; MOLINA BORJA, 1986, 1987b, 1994).

El lagarto gigante de El Hierro (*Gallotia simonyi* Steindachner, 1889), lacértido endémico de la isla de El Hierro (islas Canarias), se encuentra seriamente amenazado de extinción, y actualmente es objeto de un plan de recuperación basado en la cría en cautividad y en la futura reintroducción (PÉREZ-MELLADO *et al.*, 1997b). La catalogación del comportamiento de esta especie es de particular importancia, dada su delicada situación y como paso previo a estudios de mayor magnitud, y servirá de apoyo para establecer las condiciones óptimas de cautividad de futuros núcleos reproductores en cautividad previstos en el plan de recuperación (PÉREZ-MELLADO *et al.*, 1997b).

MATERIAL Y MÉTODOS

Gallotia simonyi es un lacértido de gran tamaño (SVL=206.9mm, SD=15.4; Peso=288.7g, SD=56.5, n=22), cuya única población conocida habita en un inaccesible risco al norte de la isla de El Hierro (islas Canarias), no sobrepasando en la actualidad los 200 individuos en libertad (PÉREZ-MELLADO *et al.*, 1997a). Se trata de una especie principalmente fitofaga, que en la fase juvenil extiende su dieta hacia los artrópodos (LÓPEZ-JURADO & MATEO, 1993; MATEO & LÓPEZ-JURADO, 1992) y que tiene preferencias térmicas simi-

lares a *Gallotia caesaris*, la otra especie del género presente en la isla de El Hierro (MÁRQUEZ *et al.*, 1997). En las proximidades del hábitat natural de *G. simonyi* se encuentra el Centro de Recuperación del Lagarto Gigante de El Hierro, donde es mantenida una población de 58 individuos adultos y unos 200 juveniles.

Entre marzo y diciembre de 1995 se realizaron observaciones *ad libitum* (ALTMANN, 1974) de *G. simonyi* en las instalaciones del Centro de Recuperación del Lagarto Gigante de El Hierro, cubriendo todas las horas de actividad, utilizando una videocámara Sony Handycam TR2000E, y una grabadora Delan VCO. Las observaciones del comportamiento reproductor se realizaron en mayo de 1995.

Las instalaciones constan de amplios terrarios abiertos de 42 m² acondicionados de tal forma que permiten la observación de los lagartos tras espejos de visión unidireccional, con el objeto de minimizar el efecto del observador. Los terrarios tienen las mismas condiciones ambientales que el hábitat natural de *G. simonyi*, ya que el centro se encuentra en las proximidades del mismo. Todos los animales fueron alimentados *ad libitum*. Las categorías comportamentales observadas (MARTÍN & BATESON, 1994) en estas instalaciones pueden considerarse características de la población natural en la medida en que la mayoría de los efectivos totales de esta especie se encuentra en cautividad, y dada la dificultad extrema de realizar este trabajo en su hábitat natural (MACHADO, 1985; PÉREZ-MELLADO *et al.*, 1997b; SALVADOR, 1971) y a la dificultad que supone apreciar la variabilidad comportamental en su totalidad observando el comportamiento en el campo (GREENBERG, 1977).

Las observaciones se realizaron en siete terrarios con 22 individuos adultos, todos nacidos en cautividad excepto cuatro capturados en la naturaleza y mantenidos en cautividad desde 1985, y en cuatro terrarios con 103 individuos juveniles (SVL= 54.9 mm, SD= 4.9098; Peso= 4.8 g, SD= 1.6395, n= 103) nacidos en cautividad en 1995.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

En total se invirtieron más de 100 horas de observación de lagartos adultos y juveniles. Se diferenciaron 51 categorías de comportamiento agrupadas de forma subjetiva en cinco clases: mantenimiento, locomotor, alimentario, social y reproductor.

En esencia, las unidades de comportamiento descritas aquí de *G. simonyi*, son similares a las ya descritas para otros lacértidos, y en especial para *G. galloti* (MOLINA BORJA, 1981).

El hecho de que las observaciones sobre las cuales están basadas estas consideraciones sobre el comportamiento de estos animales se hayan realizado exclusivamente sobre animales nacidos en cautividad es sin duda una limitación. Es posible que en la naturaleza las pautas de comportamiento puedan manifestar aspectos que no se describen aquí, pero las condiciones de observación en la población natural no son las idóneas.

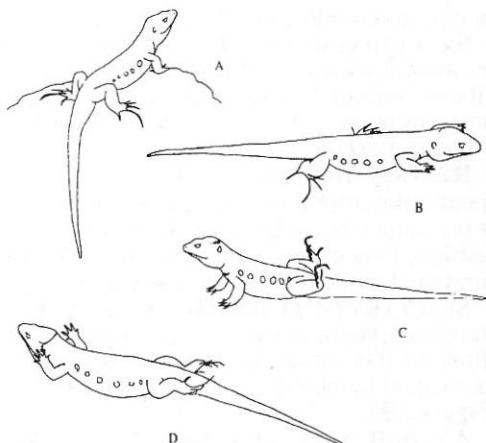


Figura 1.- Categorías comportamentales de mantenimiento de *Gallotia simonyi* relacionadas con la termorregulación (A, quieto-erguido. B, quieto-apoyado. C, quieto-erguido con miembros posteriores elevados. D, quieto-apoyado con miembros elevados).

Figure 1.- Maintenance behaviour categories in *Gallotia simonyi* related to thermoregulation (A, body-up. B, body-down. C, body-up with feet-up. D, body-down with legs-up).

Comportamiento de mantenimiento:

QUIETO-ERGUIDO. Tercio anterior del cuerpo levantado, cabeza paralela al sustrato y extremidades anteriores parcialmente extendidas; el resto del cuerpo descansa sobre el sustrato (Figura 1A).

QUIETO-APOYADO. Cabeza, cuerpo y extremidades extendidos en contacto con el sustrato; extremidades separadas del cuerpo y flexionadas (Figura 1B).

QUIETO-ERGUIDO CON MIEMBROS POSTERIORES ELEVADOS. Mientras permanece QUIETO-ERGUIDO, alza y separa del suelo las

extremidades posteriores flexionadas (Figura 1C).

QUIETO-APOYADO CON MIEMBROS ELEVADOS. Eje corporal paralelo al sustrato, o ligeramente curvado formando una concavidad dorsal; cabeza elevada; extremidades flexionadas y alzadas, separadas del sustrato (Figura 1D). Puede afectar a las cuatro extremidades, a cualquier combinación de dos o de tres, o a una sola.

MOVIMIENTO DE MIEMBROS ANTERIORES. Las extremidades anteriores repiten secuencialmente rápidas trayectorias circulares paralelas al plano sagital, ambas simultáneamente, golpeando suavemente el sustrato.

SACUDIDA DE MIEMBRO ANTERIOR. Mientras permanece QUIETO APOYADO o QUIETO APOYADO CON MIEMBROS ELEVADOS, el animal levanta uno de los miembros anteriores, y lo mueve brusca y arrítmicamente, realizando ciclos incompletos de MOVIMIENTOS DE MIEMBROS ANTERIORES, sin llegar a tocar el sustrato y con una mayor amplitud.

RASCADO DE CUELLO-CABEZA. Cuerpo arqueado y cabeza hacia un lado, con proyección hacia delante de la extremidad posterior y ejecución de unos pocos movimientos rápidos de rascado.

SACUDIDAS DE LA COLA. Siempre en situación de heliotermia, el lagarto mueve bruscamente la mitad posterior de la cola, separándola del sustrato.

GIROS DE CABEZA. En situación estática o en breves detenciones durante ANDAR, giro de la cabeza de 15 a 60 grados hacia un lado (en un plano horizontal), e inclinación de la misma de 5 a 15 grados respecto al plano sagital, normalmente levantando el lado hacia el que se gira, a veces bajándolo.

CIERRE DE OJOS. En situación estática, el animal cierra los ojos despacio y durante varios segundos los mantiene cerrados.

APERTURA DE BOCA. Separación amplia de las mandíbulas y exposición de la cavidad oral, mantenida durante unos segundos. Normalmente en situación estática.

PROYECCIÓN DE LA LENGUA. Proyecciones del extremo de la lengua hacia el aire, el suelo o hacia un objeto, de baja frecuencia y corta duración. Investigación vomerofativa del entorno.

LAMER. Proyección de una porción importante de la lengua y contacto de la superficie dorsal de la misma sobre un objeto repetidas veces, normalmente precedida de

INSPECCIÓN.

ESCARBAR. El animal retira tierra de la base de una roca o tronco y la impulsa hacia atrás. Puede utilizar un miembro anterior repetidas veces, o los dos miembros anteriores alternativamente; ocasionalmente utiliza también los miembros posteriores, sobre todo al cavar en el interior de una madriguera, a la vez que realiza ondulaciones con el cuerpo.

DEFECACIÓN. En situación estática o en movimiento, arqueamiento de la zona lumbar y región basal de la cola, y separación de la cloaca del sustrato durante la expulsión del excremento.

Comportamiento locomotor:

ANDAR. El animal se desplaza sobre sustrato horizontal o casi horizontal, con el cuerpo en contacto con el sustrato salvo la cabeza y el tercio anterior, que están levantados.

CORRER. Como ANDAR pero a mayor velocidad.

TREPAR. El animal se desplaza sobre una superficie vertical o inclinada.

SALTAR. El animal se impulsa hacia delante bruscamente con las extremidades posteriores, separando el cuerpo totalmente del sustrato momentáneamente.

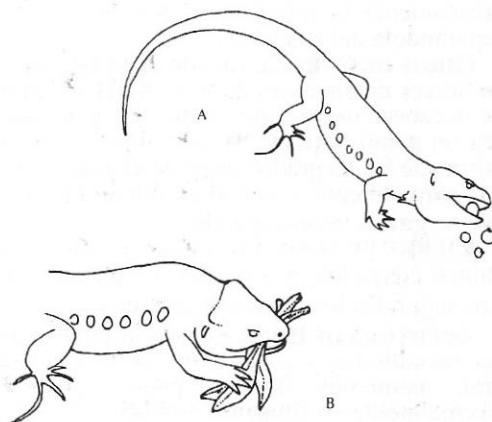


Figura 2.- Categorías comportamentales de alimentación de *Gallotia simonyi* (A, mordisco. B, sujetar con el brazo).

Figure 2.- Feeding behaviour in *Gallotia simonyi* (A, bite. B, hold with arm).

Comportamiento de alimentación:

APROXIMACIÓN. El lagarto se desplaza

(ANDAR o CORRER) hacia una potencial fuente de alimento.

INSPECCIÓN. Extremidades anteriores parcialmente extendidas, tercio anterior del tronco separado del sustrato. El resto del cuerpo en contacto con el sustrato, a veces curvado en S en el plano horizontal. Cuello flexionado y hocico dirigido hacia el sustrato o algún objeto sobre el mismo. La cabeza puede estar además ligeramente inclinada hacia un lado, permitiendo una visión lateral del objeto inspeccionado.

MORDISCO. Normalmente tras realizar INSPECCIÓN del alimento, el animal recoge una presa, o un fragmento vegetal (o lo arranca) con las mandíbulas (Figura 2A), a menudo con un movimiento brusco lateral de la cabeza.

SACUDIDAS DE LA PRESA. Presa sujetada con las mandíbulas, movimientos laterales de la cabeza rápidos y bruscos. Este comportamiento no se observa durante el manejo de alimento vegetal.

RESTREGAR PRESA. Presa sujetada con las mandíbulas, movimientos laterales de la cabeza presionando y arrastrando la presa contra el sustrato. Este comportamiento no se observa durante el manejo de alimento vegetal.

SUJETAR CON EL BRAZO. El animal apoya una extremidad anterior sobre un fragmento de alimento tras morderlo, y lo sujetta contra el sustrato, al tiempo que tira con las mandíbulas (Figura 2B).

AYUDAR CON LOS BRAZOS. Mientras MASTICA, el animal manipula el alimento que sobresale a los lados de la boca con una de las extremidades anteriores o con ambas alternativamente.

MASTICAR. Aperturas y cierres consecutivos de la boca, a medida que progresa la deglución de un objeto o presa voluminoso. La cabeza permanece paralela al plano del sustrato o erguida con el hocico levantado, a la vez que realiza movimientos verticales.

RELAMER. Desplazamiento de la lengua por la superficie externa de las mandíbulas superiores o inferiores.

RESTREGAR MANDÍBULAS. El animal restriega la boca por el sustrato, inclinando la cabeza a un lado y a otro y moviéndola lateralmente varias veces en ambos sentidos, presionando contra el sustrato.

BEBER. La cabeza permanece paralela al sustrato o ligeramente inclinada con el hocico hacia abajo. La lengua es proyectada repetidas veces, amplia y verticalmente, sumergiéndola

en la fuente de agua.

Comportamiento social:

EXHIBICIÓN. Con el cuerpo comprimido lateralmente, levantado sobre los miembros anteriores muy extendidos, y con la región gular extendida, el animal realiza desplazamientos lentos hacia otros individuos (Figura 3A). Sólo observado en juveniles.

PERSECUCIÓN. Después de la EXHIBICIÓN, el lagarto corre detrás de otro individuo, normalmente distancias cortas (1 ó 2 metros); las persecuciones son extremadamente rápidas y difíciles de visualizar. Sólo observado en juveniles.

HUIDA. Reacción rápida ante la persecución de otro individuo, dirigida normalmente hacia un refugio. Sólo observado en juveniles.

MORDER-ATAQUE. Los mordiscos suelen producirse al disputarse la captura de una

recta, sin moverse. Este comportamiento suele acompañarse de proyecciones mútuas de la lengua (Figura 3B); suele producirse ANDAR antes y después.

QUIETO-ENCIMA. Uno de los individuos se encuentra normalmente QUIETO-APOYADO; el otro se aproxima, se sitúa sobre su dorso con orientación paralela y en la misma dirección (Figura 3C), en postura QUIETO-APOYADO, y ambos permanecen quietos.

VOCALIZACIÓN. Durante el periodo de muestreo sólo se han escuchado vocalizaciones de *G. simonyi* al ser manipulado. Se trata de sonidos cortos ya descritos para *G. galloti* (MOLINA BORIA, 1981).

AMENAZA/DEFENSA. El lagarto se sitúa frente al observador, y en posición de QUIETO-ERGUIDO, abre completamente la boca. Sólo observado ante los intentos de captura por parte del observador.

Cortejo y apareamiento:

Para la descripción del comportamiento reproductor, separamos las pautas de los machos y de las hembras, y describimos cada uno de ellos de forma secuencial. Se registraron un total de 20 cortejos y tres cópulas de dos parejas distintas. La secuencia de comportamientos durante el cortejo y la cópula se muestran en la figura 5.

-Macho:

Previamente al comienzo del cortejo, el macho suele permanecer QUIETO-ERGUIDO, observando los movimientos de la hembra. Se produce un GIRO DE CABEZA.

EXHIBICIÓN-ACERCAMIENTO. El macho comienza su aproximación a la hembra con movimientos muy lentos, comprimiendo el cuerpo lateralmente, levantado sobre los miembros anteriores, y con la región gular extendida; al mismo tiempo realiza movimientos verticales de cabeceo (Figura 4A). Su aproximación a la hembra no suele ser directa, sino dando un rodeo circular acercándose paulatinamente, como describe MOLINA BORIA (1986) para *G. galloti*. El acercamiento del macho se produce hasta encontrarse de frente a la hembra; entonces da un rodeo hasta alcanzar la parte posterior del cuerpo de la hembra. Suele acompañar estos movimientos con constantes proyecciones de la lengua.

RECONOCIMIENTO. Situado en la parte posterior de la hembra, proyecta la lengua sobre la base de la cola de la hembra, con

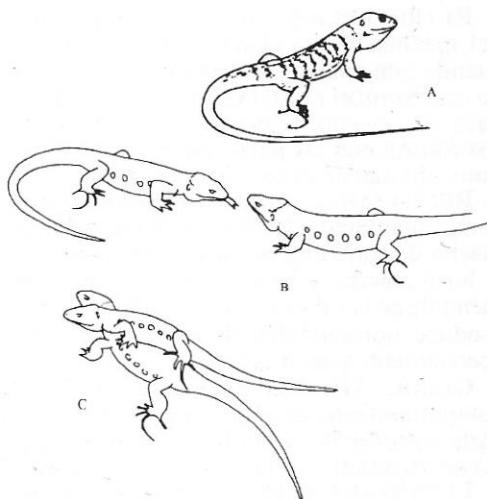


Figura 3.- Categorías de comportamiento social de *Gallotia simonyi* (A, exhibición. B, hocico-hocico. C, quieto-encima).

Figure 3.- Social behaviour in *Gallotia simonyi* (A, display. B, snout-snout. C, body-down on top).

presa. Normalmente dirigidos a la cabeza. Sólo observado en una ocasión entre machos adultos, más habitualmente entre los juveniles.

EMPUJAR. Siempre observado entre individuos que comen al mismo tiempo, uno de ellos empuja con la cabeza sobre el costado del otro y lo desplaza.

HOCICO-HOCICO. Los lagartos permanecen con sus hocicos uno frente al otro en línea

algún intento de morderla suavemente (Figura 4B).

SUBIDO ENCIMA. El macho intenta subirse encima de la hembra, y alcanzar la región cefálica; suele sujetarla con un miembro anterior y uno posterior del mismo lado (no predominando ningún lado), apoyándolos en el dorso de la hembra.

MORDISCO NUCAL. Cuando alcanza la región cefálica de la hembra, le muerde la piel

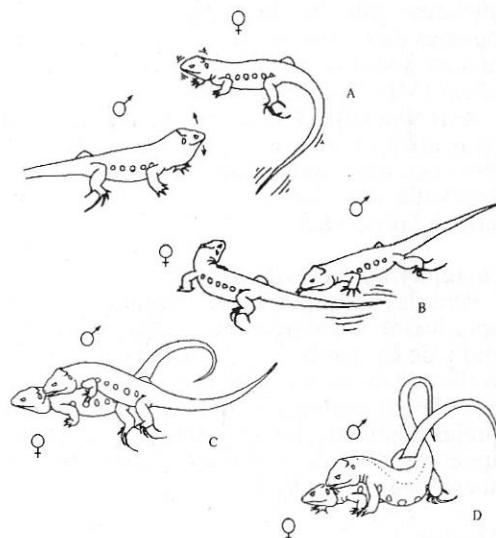


Figura 4.- Categorías comportamentales de cortejo y apareamiento de *Gallotia simonyi* (machos / hembras): A, exhibición-acercamiento / movimientos de cabeceo y cola. B, reconocimiento / girar y movimientos de cola. C, mordisco nucal / levantar la cola. D, cópula.

Figure 4.- Courtship and mating behaviour in *Gallotia simonyi* (male / female): A, display-approach / head and tail lash. B, examination / turn and tail lash. C, neck bite / tail-up. D, copulation.

del cuello lateralmente (Figura 4C). Este comportamiento es idéntico al del resto de los lagartos canarios (BISCHOFF, 1971, 1974; BÖHME & BISCHOFF, 1976; MOLINA BORJA, 1986). Esta postura se mantiene hasta algunos segundos después de finalizada la cópula.

CÓPULA. El macho intenta repetidas veces aproximar su cloaca a la de la hembra, colocando uno de sus miembros posteriores rodeando la base de la cola de la hembra, causando así que la hembra levante la cola, hasta que el macho levanta la cola lo suficiente para que el macho introduzca uno

de sus hemipenes. En este momento ambos permanecen quietos, sólo el macho realiza movimientos con su zona pélvica hacia la hembra (Figura 4D).

RESTREGAR LA CLOACA. Finalizada la cópula, ambos se separan, y, en algunas ocasiones, el macho restriega su zona cloacal por el sustrato o por los troncos de los arbustos.

-Hembra:

MOVIMIENTOS DE CABECEO. Mientras el macho realiza la EXHIBICIÓN-ACERCAMIENTO, la hembra permanece quieta moviendo la cabeza con sacudidas cortas y rápidas en todas direcciones, similar a los movimientos de cabeceo vertical de los machos (Figura 4A).

MOVIMIENTOS DE LA COLA. La hembra agita el tercio proximal de la cola con movimientos verticales rápidos. Suele acompañar a MOVIMIENTOS DE CABECEO (Figuras 4A y 4B).

RETROCEDER-HUIDA. La hembra se aleja del macho, bien andando o bien corriendo, cuando éste realiza RECONOCIMIENTO o cuando está SUBIDO ENCIMA. En ocasiones, al alejarse del macho, realiza el comportamiento ESCARBAR con las patas anteriores en el sustrato, alternando el uso de las mismas.

RECHAZAR. La hembra reacciona ante el comportamiento de RECONOCIMIENTO del macho de forma agresiva, amenazándole con la boca abierta, y en algunas ocasiones mordiéndole en la cabeza. Este comportamiento se produce normalmente durante los primeros acercamientos del macho.

GIRAR. Mientras el macho realiza el comportamiento de RECONOCIMIENTO en la parte posterior de la hembra, ésta se gira hacia él con MOVIMIENTOS DE LA COLA (Figura 4B).

LEVANTAR LA COLA. Una vez el macho se encuentra SUBIDO ENCIMA de la hembra manteniendo el MORDISCO NUCAL, ésta levanta la cola (Figura 4C), realizando entonces el macho la CÓPULA (Figura 4D).

Comportamiento de mantenimiento

Los individuos de *G. simonyi* permanecieron prácticamente inmóviles durante la mayor parte (92,8%) de su período diario de actividad.

Se exponen a los primeros rayos de sol matinal en posición QUIETO-APOYADO en la entrada de su madriguera, al principio sólo con un tercio o medio cuerpo fuera, y más tarde totalmente expuestos, a veces en posición

QUIETO-ERGUIDO. El inicio de una actividad locomotora más intensa está presumiblemente condicionado por la superación de un umbral en la temperatura corporal. Frecuentemente, preceden algunos GIROS DE CABEZA acompañados de PROYECCIONES DE LA LENGUA, que se mantienen durante los primeros recorridos por el terrario, en los que el animal ANDA trayectos de uno a pocos metros, interrumpidos por breves intervalos de QUIETO-ERGUIDO tras los que puede cambiar de dirección.

Aparentemente esta es una actividad de exploración en la que la búsqueda de alimento es importante, y se interrumpe tan pronto

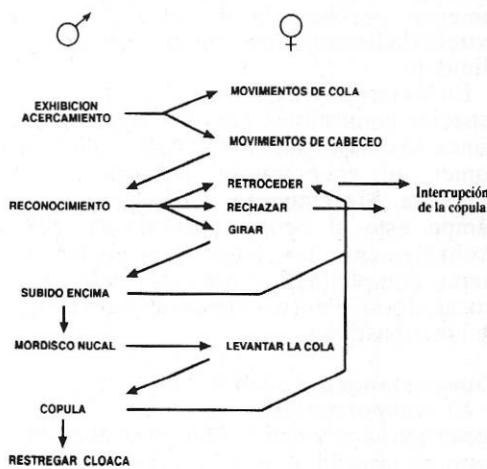


Figura 5.- Secuencia de comportamientos durante el cortejo y apareamiento de *G. simonyi* en machos (izquierda) y hembras (derecha).

Figure 5.- Sequence of behaviour patterns in courtship and mating of *Gallotia simonyi* in males (left) and females (right).

como el animal encuentra una oportunidad para alimentarse. Algunas pautas implicadas en la termorregulación pueden observarse mientras el animal come, o durante breves interrupciones, especialmente QUIETO-ERGUIDO CON MIEMBROS POSTERIORES ELEVADOS.

Invariablemente, los comportamientos presuntamente relacionados con la termorregulación ocupan la mayor parte del tiempo del día que resta de los comportamientos de alimentación. Según las condiciones meteorológicas y la posición del sol, el animal alterna QUIETO-APOYADO, QUIETO-ERGUIDO,

QUIETO-APOYADO CON MIEMBROS ELEVADOS y QUIETO-ERGUIDO CON MIEMBROS POSTERIORES ELEVADOS en heliotermia, a la sombra de algún arbusto o sobre superficies que conservan calor (tigmotermia). El significado biológico de estos comportamientos ha sido relacionado con el mantenimiento de la temperatura corporal en otras especies (GREENBERG, 1977; MOLINA BORJA, 1981; PAULO, 1988), y está relacionado, a su vez, con la inercia térmica que parece demostrar *G. simonyi* (MÁRQUEZ *et al.*, 1997).

Habitualmente el animal se mantiene en alguna posición prácticamente inmóvil durante muchos minutos o incluso horas. Normalmente no se retira a una madriguera hasta el atardecer, cuando el sol deja de calentar, a menos que alguna perturbación desencadene la huida. Estas observaciones se confirman en condiciones silvestres.

El comportamiento MOVIMIENTOS DE LOS MIEMBROS ANTERIORES se observó siempre al detenerse el animal tras algún desplazamiento. Se ha sugerido un significado social para este comportamiento en otros lacértidos (CARPENTER *et al.*, 1970; GALÁN, 1995), pero no hemos obtenido evidencias que indiquen lo mismo en este caso, del mismo modo que se ha observado en *G. galloti* (MOLINA BORJA, 1981). Los comportamientos RASCADO Y CERRAR LOS OJOS son de significado poco aparente y se observan ocasionalmente, a menudo durante períodos de inmovilidad y en ausencia de otros individuos cercanos, por lo que tampoco parecen tener una función social. SACUDÍDA DE MIEMBRO ANTERIOR, ABRE LA BOCA y SACUDIDAS DE LA COLA parecen estar provocados por estrés de exceso de temperatura (CARPENTER, 1962; GREENBERG, 1977; MOLINA BORJA, 1981). El comportamiento ESCARBAR fue infrecuente, y normalmente ocurrió al pie de alguna roca o tronco, a menudo con el resultado de excavar una nueva madriguera.

Comportamiento locomotor

El comportamiento ANDAR fue el utilizado por los lagartos en la gran mayoría de los desplazamientos observados. CORRER fue observado como mecanismo de huida, durante la captura de presas, y en los juveniles también durante interacciones de persecución y huida.

El comportamiento SALTAR ocurrió como inicio de TREPAR. Estos comportamientos fueron observados a menudo durante recorri-

dos por el terrario que terminaban con la elección de un lugar elevado para el asoleamiento, por ejemplo en repisas sobre el revestimiento de piedras de las paredes.

Comportamiento de alimentación

La secuencia de comportamientos que se observa durante la alimentación es distinta en el caso del ataque a presas vivas que en el caso de consumo de materia vegetal.

En el primer caso, que pudimos observar principalmente en juveniles menores de 2 años, el movimiento de la presa (típicamente grillos adultos) pareció actuar como estímulo visual, desencadenando una rápida secuencia de APROXIMACIÓN y MORDISCO. Normalmente seguían comportamientos como SACUDIDAS DE LA PRESA y RESTREGAR PRESA durante unos segundos. A continuación siguieron ciclos de MASTICAR durante los cuales la presa iba siendo reducida, recolocada en la cavidad oral e ingerida. A la ingestión de la presa siguieron frecuentemente RELAMER y RESTREGAR MANDÍBULAS.

El ataque a la presa fue más complejo cuando ésta era poco móvil y/o menos visible (p. ej., larvas de coleóptero que tendían a enterrarse rápidamente en el suelo del vivario). La aproximación solía ser entonces más lenta, interrumpida por detenciones en las que el lagarto hacia GIROS DE CABEZA, y se reiniciaba ante nuevos movimientos de la presa. La APROXIMACIÓN solía entonces ir seguida de PROYECCIONES DE LA LENGUA dirigidas a la presa, INSPECCIÓN y MORDISCO. El resto de la secuencia fue tal como se ha descrito antes.

El consumo de materia vegetal siguió una pauta diferente. El alimento vegetal fue encontrado por los lagartos durante la exploración rutinaria del terrario en las horas de sol matinal. La vomerolfacción pareció jugar un papel importante (PROYECCIONES DE LA LENGUA e INSPECCIÓN eran frecuentes). Cuando un lagarto encontraba un potencial fragmento de alimento, realizaba una breve INSPECCIÓN, muchas veces acompañada de LAMER, antes de realizar el primer MORDISCO. La reducción e ingestión del alimento se realizaba simplemente mediante ciclos de MASTICAR cuando los fragmentos eran pequeños (p. ej., frutos de *Juniperus turbinata*), pero a menudo, durante la manipulación de ramas, hojas y flores, se observó SUJETAR CON EL BRAZO Y AYUDAR CON LOS BRAZOS.

El resultado de estos dos comportamientos fue a menudo la fragmentación del material vegetal antes de ser ingerido, lo cual puede tener un papel en la digestión al aumentar el cociente superficie/volumen del material ingerido.

El comportamiento de captura, manipulación e ingestión de presas por lacértidos ha sido descrito en detalle para *Podarcis hispanica*, señalándose una amplia similitud con otros lacértidos (DESFILIS *et al.*, 1993). Los resultados presentados aquí coinciden con dicha descripción y con las observaciones de *G. galloti* en la naturaleza (MOLINA BORJA, 1981). La ingestión de materia vegetal, en cambio, mostró al menos un aspecto comportamental peculiar: la participación de las extremidades anteriores durante el manejo del alimento.

En los terrarios existían algunos arbustos de especies comestibles para los lagartos, pero nunca los observamos TREPAR a ellos para comer, ni encontramos indicios de que ocurriera. Sin embargo, sabemos que en el campo esto sí ocurre (MACHADO, 1985). Probablemente los lagartos requieran una cierta complejidad estructural del terreno (rocas, desniveles) para tener acceso a la vegetación arbustiva.

Comportamiento social

El comportamiento social de *G. simonyi* posee una característica diferencial respecto al resto de lacértidos, y es la ausencia de categorías comportamentales de tipo agonístico en los adultos, y la existencia de las mismas en los juveniles. Los comportamientos de 'impressionar' y 'perseguir' citados para *G. galloti* (MOLINA BORJA, 1981, 1987a, b) y para otros lacértidos (GALÁN, 1995; PAULO, 1988) sólo han sido presenciados en el caso de los juveniles. Esta característica podría ser propia de la especie, pero al tratarse de ejemplares en cautividad junto al hecho de que este tipo de comportamiento se da en los juveniles puede hacernos pensar que pierdan el carácter de agresividad intraespecífica a lo largo del prolongado período de cautividad.

Comportamientos sociales que implican interacciones no agresivas sí se dan entre los adultos, como las aproximaciones HOCICO-HOCICO, o el Comportamiento SUBIDO ENCIMA, que parecen mostrar tolerancia entre los individuos. Es posible que este último comportamiento tenga también un componente

termorregulador, buscando el lagarto que se sitúa encima la temperatura del dorso del otro lagarto.

La capacidad de emitir sonidos es conocida en algunos saurios (BOWKER, 1980; DOMÍNGUEZ, 1993) y en *Gallotia* en particular (BÖHME *et al.*, 1985; MOLINA BORJA, 1981), emitiendo sonidos que resultan más graves que los de *G. caesaris* (obs. pers.). Al contrario que esta última especie, no se han escuchado sonidos fuera de las manos del observador.

Cortejo y apareamiento

En líneas generales, el comportamiento reproductor de *G. simonyi* no difiere del citado en otros lagartos canarios (BISCHOFF, 1971, 1974; BÖHME & BISCHOFF, 1976; MOLINA BORJA, 1986, 1987b, 1994). Destaca el MOR-DISCO NUCAL, carácter propio del género, y diferente del resto de los lacértidos (GALÁN, 1995; PAULO, 1988). En los movimientos de cortejo podemos destacar la pauta de exhibición en la cual el macho describe una trayectoria que no es directa hacia la hembra, sino dando un pequeño rodeo (citado para *G. galloti galloti* por MOLINA BORJA, 1986), y la respuesta de la hembra a base de movimientos rápidos de la cabeza.

Agradecimientos

N. Orrit colaboró en la toma de datos. M. Romero aportó información sobre la población natural. J. Bosch procesó las imágenes para su publicación. J. A. Mateo y A. Montori colaboraron en la búsqueda bibliográfica. E. Martínez colaboró en la intendencia del proyecto. Se agradece al personal del Centro de Recuperación del Lagarto Gigante de El Hierro su inestimable colaboración, y en particular a M. A. Rodríguez Domínguez, J. P. Pérez Machín, y M. Fleitas Padrón. Este trabajo fue financiado por el contrato B-3200/94/743, programa LIFE de la Comisión Europea (Jefe de Proyecto: Luis Felipe López-Jurado).

REFERENCIAS

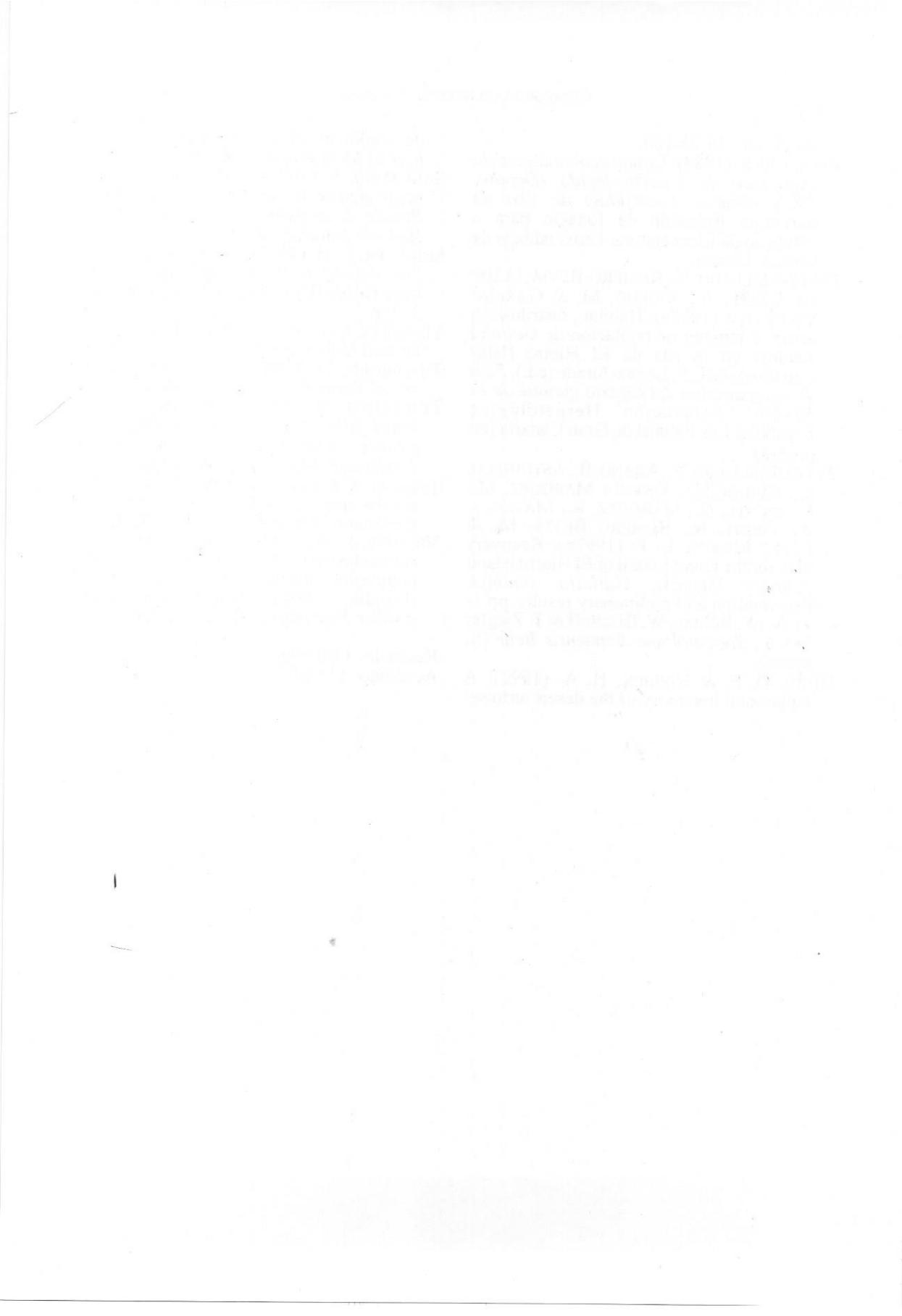
- ALTMANN, J. (1974): Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour*, 49:227-267.
- AVERY, R. A. (1976): Thermoregulation, metabolism and social behaviour in Lacertidae, pp. 243-259, in A. D. Bellaris & B. Cox (eds.), *Morphology and biology of reptiles*, Linnean Society of London by Academic Press, London.
- BISCHOFF, W. (1971): *Lacerta galloti galloti*, Duméril et Bibron, 1839, die Eidechse von Teneriffa. *Aquarien und Terrarien*, 18:308-311.
- BISCHOFF, W. (1974): Beobachtungen bei der Pflege von *Lacerta simonyi stehlini* (Sauria, Lacertidae). *Salamandra*, 10(3/4):93-103.
- BÖHME, W. & BISCHOFF, W. (1976): Das paarungsverhalten der kanarischen eidechsen (Sauria, Lacertidae) als systematisches merkmal. *Salamandra*, 12(3):109-119.
- BÖHME, W., HUTTERER, R. & BINGS, W. (1985): Die stimme der Lacertidae, speziell der Kanareneidechsen (Reptilia: Sauria). *Bonnier zoologische Beiträge*, 36(3/4):337-354.
- BOWKER, R. G. (1980): Sound production in *Cnemidophorus gularis*. *Journal of Herpetology*, 14(2):187-188.
- CARPENTER, C. C. (1962): Patterns of behavior in two Oklahoma lizards. *The American Midland Naturalist*, 67(1):132-151.
- CARPENTER, C. C. (1963): Patterns of behavior in three forms of the fringe-toed lizards (*Uma*-Iguanidae). *Copeia*, 2:406-412.
- CARPENTER, C. C. (1967): Display patterns of the mexican iguanid lizards of the genus *Uma*. *Herpetologica*, 23(4):285-293.
- CARPENTER, C. C. (1978): Ritualistic social behaviors in lizards, pp. 253-267, in N. Greenberg & P. D. MacLean (eds.), *Behavior and neurology of lizards*, NIMH.
- CARPENTER, C. C. (1978): Tongue display by the common bluetongue (*Tiliqua scincoides*) (Reptilia, Lacertilia, Scincidae). *Journal of Herpetology*, 12(3):428-429.
- CARPENTER, C. C., BADHAM, J. A. & KIMBLE, B. (1970): Behavior patterns of three species of *Amphibolurus* (Agamidae). *Copeia*, 3:497-505.
- CARPENTER, C. C., GILLINGHAM, J. C., MURPHY, J. B. & MITCHELL, L. A. (1976): A further analysis of the combat ritual of the pygmy mulga monitor, *Varanus gilleni* (Reptilia: Varanidae). *Herpetologica*, 32(1):35-40.
- CRUCE, M. (1972): L'influence de la température sur le comportement du lézard *Lacerta taurica taurica* Pall. 1831. *Rev. Roumaine*

- de Biologie*, 17(5):361-369.
- DAVIES, W. G. (1978): Cluster analysis applied to the classification of postures in the chilean flamingo (*Phoenicopterus chilensis*). *Animal Behaviour*, 26:381-388.
- DESFILIS, E.; FONT, E. & GÓMEZ, A. (1993): An ethological study of feeding in the lizard, *Podarcis hispanica*, pp. 183-198, in E. D. Valakos, W. Böhme, V. Pérez-Mellado & P. Maragou (eds.), *Lacertids of the Mediterranean region. A biological approach*, Hellenic Zoological Society, Athens, Bonn, Alicante.
- DISTEL, H. & VEAZEY, J. (1981): The behavioral inventory of the green iguana, *Iguana iguana*, pp. in G. M. Burghardt & A. S. Rand (eds.), *Iguanas of the world. Their behavior, ecology, and conservation*, Noyes Publications, New Jersey.
- DOMINGUES, M. J. (1993): Aspectos da ecología e comportamento de *Psammodromus algirus* e *Podarcis bocagei* (Sauria: Lacertidae). Coimbra, 108.
- DOMINGUES, M. J., ROBINSON, P. A. & BOWKER, R. g. (1991): Patterns of intraspecific behavioral interactions in *Podarcis bocagei* and *Cnemidophorus velox*. Budapest, 143-149.
- FAGEN, R. M. & GOLDMAN, R. N. (1977): Behavioral catalogue analysis methods. *Animal Behaviour*, 25:261-274.
- GALÁN, P. (1995): Cambios estacionales de coloración y comportamiento agonístico, de cortejo y de apareamiento en el lacértido *Podarcis bocagei*. *Revista Española de Herpetología*, 9:57-75.
- GANS, C., GILLINGHAM, J. C. & CLARK, D. L. (1984): Courtship, mating and male combat in Tuatara, *Sphenodon punctatus*. *Journal of Herpetology*, 18(2):194-197.
- GILLINGHAM, J. C., CARMICHAEL, C. & MILLER, T. (1995): Social behavior of the Tuatara, *Sphenodon punctatus*. *Herpetological Monographs*, 9:5-16.
- GREENBERG, N. (1977): An ethogram of the blue spiny lizard, *Sceloporus cyanogenaeus* (Reptilia, Lacertilia, Iguanidae). *Journal of Herpetology*, 11(2):177-195.
- HAILMAN, J. P. & ELOWSON, M. (1992): Ethogram of the nesting female loggerhead (*Caretta caretta*). *Herpetologica*, 48(1):1-30.
- JENSSEN, T. A. (1971): Display analysis of *Anolis nebulosus* (Sauria, iguanidae). *Copeia*, 2:197-209.
- LEHNER, P. N. (1979): Ethogram, pp. 42-52, in (eds.), *Handbook of ethological methods*, Garland STPM Press, New York.
- LÓPEZ-JURADO, L. F. & MATEO, J. A. (1993): Origin, colonization, adaptive radiation, intraisular evolution and species substitution processes in the fossil and living lizards of the Canary Islands, pp. 81-91. In: Llorente, G., Montori, A., Santos, X., Cartero, M. A. (eds.), *Scientia Herpetologica. Asociación Herpetológica Española*. Barcelona.
- MACHADO, A. (1985): New data concerning the Hierro Giant lizard and the lizard of Salinas (Canary Islands). *Bonnier zoologische Beiträge*, 36(3/4):419-430.
- MÁRQUEZ, R., CEJUDO, D. & PÉREZ-MELLADO, V. (1997): Selected body temperatures of four lacertid lizards from the Canary Islands. *Herpetol.J.*, 7(3):122-124.
- MARTIN, P. & BATESON, N. (1994): *Measuring behaviour. An introductory guide*. Cambridge University Press, Newcastle upon Tyne. 222pp.
- MATEO, J. A. & LÓPEZ-JURADO, L.F. (1992): Study of dentition in lizards from Gran Canaria Island (Canary Islands) and its ecological and evolutionary significance. *Biological Journal of the Linnean Society*, 46:39-48.
- MOLINA BORJA, M. (1981): Etograma del lagarto de Tenerife, *Gallotia galloti galloti* (Sauria-Lacertidae). *Doñana Acta Vertebrata*, 8:43-78.
- MOLINA BORJA, M. (1986): Data on courting behaviour patterns in some canarian lizards. *Vieraea*, 16:17-22.
- MOLINA BORJA, M. (1987a): Additions to the ethogram of the lizard *Gallotia galloti* from Tenerife, Canary Islands. *Vieraea*, 17:171-178.
- MOLINA BORJA, M. (1987b): Spatio-temporal distribution of aggressive and courting behaviors in the lizard *Gallotia galloti* from Tenerife, the Canary Islands. *Journal of Ethology*, 5:11-15.
- MOLINA BORJA, M. (1994): First graphical representation (Display-action-pattern graph) of a male headbobbing display in a lacertid (*Gallotia galloti eisentrauti*). *Etológia*, 4:93-97.
- NOBLE, G. K. & BRADY, M. K. (1933): The mating behavior of lizards: its bearing on the theory of sexual selection. *Ann. N. Y.*

- Acad. Sci.*, 35:25-100.
- PAULO, O. S. (1988): *Estudo eco-etológico da populaçao de Lacerta lepida (Daudin, 1802) (Sauria, Lacertidae) da ilha da Berlenga*. Relatório de Estagio para a obtenção de Licenciatura. Universidade de Lisboa. Lisboa.
- PÉREZ-MELLADO, V.; ROMERO-BEVIÁ, M.; DE LA TORRE, A.; VICEDO, M. & GARCÍA-SIRVENT, J. (1997a): Hábitat, distribución actual y tamaño de población de *Gallotia simonyi* en la isla de El Hierro (Islas Canarias). In: L.F. López-Jurado (ed.), *Plan de recuperación del lagarto gigante de El Hierro*. Asociación Herpetológica Española, Las Palmas de Gran Canaria (en prensa).
- PÉREZ-MELLADO, V.; ARANO, B.; ASTUDILLO, G.; CEJUDO, D.; GARCÍA MÁRQUEZ, M.; LLORENT, G.; MÁRQUEZ, R.; MATEO, J. A.; ORRIT, N.; ROMERO BEVIÁ, M. & LÓPEZ-JURADO, L. F. (1997b): Recovery plan for the Giant Lizard of El Hierro island (Canary Islands), *Gallotia simonyi*. Presentation and preliminary results. pp 1-11 In: W. Böhme, W. Bischoff & T. Ziegler (eds.), *Herpetologia Bonnensis Beitr* (in press.).
- RUBY, D. E. & NIBLICK, H. A. (1994): A behavioral inventory of the desert tortoise: development of an ethogram. *Herpetological Monographs*, 8:88-102.
- SALVADOR, A. (1971): Nota sobre el lagarto negro gigante de Canarias, *Lacerta simonyi*. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural*, 69:317-320.
- SCHILLER, C. H. (1957): *Instinctive behavior. The development of a modern concept*. International Universities Press, New York. 317pp.
- TINBERGEN, N. (1951): *The study of instinct*. Oxford University Press, London. 228pp.
- TINBERGEN, N. (1960): *The herring gull's world*. Basic Books, New York. 255pp.
- TINBERGEN, N. (1972): *The animal in its world. Laboratory experiments and general papers*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts. 231pp.
- TORR, G. A. & SHINE, R. (1994): An ethogram for the small scincid lizard *Lampropholis guichenoti*. *Amphibia-Reptilia*, 15:21-34.
- VICENTE, L. A. (1987): Contribuição para o conhecimento do etograma de uma populaçao insular de *Lacerta lepida* (Daudin, 1802) (Sauria, Lacertidae). *Análise Psicológica*, 2(V):221-228.

Recibido: 13/05/96

Aceptado: 13/06/97



Nueva especie de *Eleutherodactylus* (Anura: Leptodactylidae) del litoral norte de La Habana, Cuba

ALBERTO R. ESTRADA¹; LUIS M. DÍAZ² Y ARIEL RODRÍGUEZ³

¹Instituto de Investigaciones Forestales. Apartado Postal 5152,
La Habana 5, Cuba 10500.

²Escuela Vocacional V.I. L. La Habana, Cuba.

³Ministerio de Turismo, La Habana, Cuba.

Resumen: Se describe una nueva especie de *Eleutherodactylus*, subgénero *Euhyas* de la costa norte de la provincia de La Habana, en la región occidental de Cuba. *E. blairhedgesi* es una especie lapidícola ecomorfología comparables con *E. klinikowskii*, *E. guanahacabibes* y *Eleutherodactylus* sp. La nueva especie se distingue de *E. klinikowskii* y *E. guanahacabibes* en su patrón de coloración y de *Eleutherodactylus* sp. por las proporciones del ancho y largo de su cabeza.

Palabras clave: *Eleutherodactylus*, nueva especie, ecomorfo, Cuba.

Abstract: A new species of *Eleutherodactylus* (Anura: Leptodactylidae) from the northern coast of Havana, Cuba.—A new species of *Eleutherodactylus*, subgenus *Euhyas*, is described from the northern coast of the Havana province in western Cuba. *E. blairhedgesi* is a member of the rock/cave ecomorph, comparable in size with *E. klinikowskii*, *E. guanahacabibes* and *Eleutherodactylus* sp. The new species has different color pattern from *E. klinikowskii* and *E. guanahacabibes*, and a different head proportions from *Eleutherodactylus* sp.

Key words: *Eleutherodactylus*, new species, ecomorph, Cuba.

INTRODUCCIÓN

La fauna de Anfibios de Cuba cuenta con 41 especies nativas de *Eleutherodactylus* (HEDGES, en prensa). Recientemente se han dado a conocer más de una decena de nuevas especies de *Eleutherodactylus* de la región oriental de Cuba (ESTRADA & ALONSO, 1997; ESTRADA & HEDGES, 1991, 1996 a,b; ESTRADA & HEDGES, en prensa a-c). Esos resultados demuestran que el mayor esfuerzo e interés de los investigadores se ha concentrado en esa zona de Cuba. No obstante otras regiones de la mayor isla de Las Antillas, más accesibles y más afectadas por la actividad irracional del hombre, no han cesado aún de revelar la existencia de especies desconocidas para la ciencia. Es el caso de la costa norte de la provincia La Habana, en cuyo litoral fue descubierta una interesante población de *Eleutherodactylus* que vive asociada a los acantilados a muy pocos metros de la zona de la rompiente marina.

MATERIAL Y MÉTODOS

Las siguientes siglas identifican las medidas y caracteres empleados en la descripción y comparaciones: LHC longitud hocico-cloaca; LC largo de la cabeza; AC ancho de la cabeza; TIM diámetro del timpano; DO diámetro del

ojo; ON distancia entre la órbita y la narina; OH distancia entre la órbita y el extremo del hocico; IO distancia interorbital; LF longitud del muslo; LT longitud de la pierna. Las medidas fueron tomadas con un calibrador milimétrico (precisión 0.01 mm) bajo microscopio estereoscópico. Las colecciones herpetológicas cubanas consultadas se identifican con las siglas: CARE Colección Privada A. R. Estrada, La Habana, Cuba; MNHNCU, Museo Nacional de Historia Natural de La Habana, Cuba. En los casos restantes se han utilizado las siglas estandarizadas para identificación internacional de colecciones herpetológicas (LEVITON *et al.*, 1985). Las grabaciones acústicas fueron hechas en el campo con una grabadora de cassettes Sony® modelo WM-D3 y un microfono PC-62; las señales fueron procesadas en computadora utilizando los sistemas Canary 1.1.1 (Cornell University) y Sound Edit 1.0, siguiendo la terminología de DUELLMAN & TRUEB (1986).

Eleutherodactylus blairhedgesi especie nueva (Figura 1)

Holotipo.— MNHNCU 666 hembra adulta, colectado en la vertiente norte de la Loma Canasí, municipio Santa Cruz del Norte, provincia de La Habana, Cuba, 5 m de altitud (s.n.m.), por Alberto R. Estrada y Luis M.



Figura 1.- *Eleutherodactylus blairhedgesi*, holotipo MHNCCU 666. Barra horizontal = 4.7 mm.

Figure 1.- *Eleutherodactylus blairhedgesi*, holotype MHNCCU 666. Horizontal bar = 4.7 mm.

Díaz el 7 de Julio de 1996.

Paratipos.- CARE 982-83, 1038, 1026-30, MHNCCU 667-68 [numeración original CARE 1031-32], USNM 515845-46 [numeración original CARE 981 y 984], paratipos, con los mismos datos de colecta que el holotipo excepto los ejemplares USNM 515845-46, CARE 982-83 y 1038, colectados por Ariel Rodríguez en Noviembre de 1995 y Julio de 1996 en la localidad tipo.

Diagnosis.- *Eleutherodactylus blairhedgesi* es una especie del subgénero *Euhyas* caracterizada por su talla moderada (machos 18.2-25.6 mm LHC; hembras 28.5-31.4 mm LHC), la forma elongada y aguda del lóbulo izquierdo del hígado, piel del dorso y laterales del cuerpo tuberculada, vientre parcialmente areolado, expansiones digitales bien desarrolladas y truncadas en las extremidades anteriores y posteriores. Es una especie del ecomorfo lapidícola (HEDGES, 1989), representado en Cuba por: *E. bresslerae*, *E. greyi*, *E. guanahacabibes*, *E. klinikowskii*, *E. pezopetrus*, *E. pinarensis*, *E. symingtoni*, *E. thomasi*, *E. sp.* y *E. zeus*. Es fácilmente distinguible de la mayor parte de estas especies

por su coloración y talla: tanto *E. bresslerae*, *E. greyi*, *E. pezopetrus*, *E. pinarensis*, *E. thomasi*, *E. symingtoni* y *E. zeus*, la superan en talla; solo *E. guanahacabibes*, *E. klinikowskii* y *E. sp.* tienen una talla comparable, pero difieren en el patrón de coloración caracterizado en las dos primeras por la presencia de barras transversales pardo oscuro sobre un color blanco-amarillento en el caso de *E. guanahacabibes* y pardo o pardo-rojizo en *E. klinikowskii*. Con respecto a *E. sp.* el patrón es similar pero existen diferencias en la coloración de fondo, beige en *E. blairhedgesi* y pardo o marrón en *E. sp.* El patrón de colorido de *E. blairhedgesi* es también similar al de *E. thomasi zayazi*, que es una subespecie hasta el momento conocida exclusivamente de las inmediaciones del Pan de Matanzas, y Arama (Arana) 15 km al sudeste de la Loma de Canasí; *E. blairhedgesi* se distingue de *E. thomasi zayazi*, por la ausencia de regiones glandulares inguinales y postfemorales, la forma recta de sus cantos rostrales, convexos en todas las formas de *E. thomasi* y una talla menor.

Descripción.- Cabeza más ancha que el cuerpo, y más estrecha que larga; hocico redondeado tanto en vista dorsal como lateral, sobre pasando la mandíbula; narinas poco protuberantes, orientadas lateralmente; canto rostral redondeado y recto; región loreal ligeramente convexa, abruptamente inclinada; labios no ensanchados; párpados superiores y espacio interorbital cubiertos de tubérculos bajos; pliegue supratimpánico presente, pero sin que cubra parte del disco timpánico; timpano redondeado, separado del ojo por una distancia aproximadamente igual a la mitad de su diámetro; tubérculos postrictales presentes; coanas pequeñas, redondeadas, no encubiertas por el arco maxilar en vista ventral; odontoides vomerinos posteriores a las coanas, en series arqueadas y perpendiculares al eje del cuerpo, separadas en línea media y extendidas lateralmente más allá del borde exterior de las coanas; lengua sujetada en su extremo anterior libre en más del 50 % de su extensión por detrás, borde posterior de la lengua sin muesca; machos con ranuras sublinguales y sin saco vocal externo.

Piel del dorso fuertemente tuberculada (con tubérculos redondeados y bajos); no se distinguen pliegues dorsolaterales; piel de los flancos del cuerpo ligeramente más tuberculada

que el dorso (con tubérculos oblongos); piel del vientre moderadamente areolada en los bordes laterales y posteriores del abdomen y en el resto lisa; pliegue discoidal presente pero poco distinguible; cloaca no extendida en vaina; áreas glandulares postrietales y supra-axilares; tubérculo ulnar ausente; palmar simple, de forma arriñonada, mayor que el tenar, tubérculo tenar de forma oval y elevado; algunos tubérculos supernumerarios en las palmas; tubérculos subarticulares redondeados y cónicos; saliente bilateral de los dedos poco definido; todos los extremos de los dedos expandidos, más evidente en los dedos III y IV, expansiones truncadas, con palpo en la superficie ventral de forma oblonga, circundado por un surco en sus dos tercios distales; ancho del palpo mayor (dedo III o IV) supera el 50 % del diámetro del timpano; primer dedo ligeramente más corto o igual al segundo; tubérculos sobre el talón de moderado tamaño; ausentes en el borde externo del tarso; tubérculo interno del metatarso elevado y oval, dos veces mayor que el externo que es subcónico bajo, casi plano; numerosos tubérculos supernumerarios pequeños; tubérculos subarticulares de los dedos redondeados, y de perfil cónico; ausencia de membranas interdigitales y salientes bilaterales poco definidos en los dedos; extremos de los dedos moderadamente expandidos, las expansiones son redondeadas y en el V dedo punteada; los palpos son oblongos y rodeados por un surco en sus dos tercios distales; al flexionar los extremidades posteriores sosteniendo los muslos perpendiculares al plano sagital, los talones se solapan.

Color general en vida varía entre beige, beige-grisáceo pálido y pardo claro con tonos bronceados, amarillentos y verdosos; garganta gris-rosácea con profusión de melanóforos en su mitad anterior; vientre translúcido, partes ventrales de los muslos gris-rosácea; cabeza con una barra interocular pardo oscura marginada en su lado anterior por un tono más claro; parte anterior de la cabeza de un tono más claro que el resto del cuerpo, con algunas manchas oscuras pequeñas; una raya pardo oscura o negra desde la punta del hocico hasta el ángulo anterior del ojo, bordeando el canto rostral sobre la superficie loreal, y se continúa por detrás de la órbita remarcando el pliegue supratimpánico hasta las proximidades del hombro, por detrás y sobre el lateral se extiende una mancha pardo oscura de con-

tornos poco definidos; por debajo de la órbita hay una estrecha zona semilunar de color plateado iridiscente que en algunos ejemplares muestra tonos verdes muy pálidos; parte superior de los párpados verdosa salpicada de pequeñas manchas cobrizas; labios manchados en pardo y beige hacia la parte posterior; región infratimpánica y postictal amarillenta. Dorso del cuerpo manchado irregularmente de pardo oscuro a negro, con una conspicua mancha supraescapular en forma de W muy abierta y con los extremos engrosados; una barra a mitad del dorso, que en muchos individuos se fragmenta formando dos manchas; dos rayas dorsolaterales con tonos claros enmarcadas por las manchas oscuras y más evidentes en los dos tercios anteriores del dorso. Superficie encubierta de los muslos pardo oscura y lustrosa, coloración que se extiende parcialmente hacia los crura, con algunos puntos beige-amarillentos y verdosos; color de los pies pardo con los dedos bandeados en claro oscuro, expansiones digitales pardo oscuras; manos con el dedo externo más oscuro que los restantes; las extremidades no aparecen bandeadas y presentan manchas irregulares pardas. Iris color cobrizo con reticulaciones negras, más oscuro en su parte inferior.

Medidas.- Las medidas en mm, ($\bar{x} \pm 1SE$) de 12 machos adultos (holotipo entre paréntesis), y cuatro hembras adultas fueron: LHC, machos 22.2 ± 0.71 , (31.0), hembras 30.0 ± 0.69 ; LC, machos 9.00 ± 0.31 , (12.0), hembras 11.7 ± 0.15 ; AC, machos 8.6 ± 0.28 , (11.8), hembras 11.2 ± 0.26 ; TIM, machos 1.8 ± 0.06 , (2.1), hembras 2.1 ± 0.07 ; DO, machos 3.4 ± 0.09 , (4.4), hembras 4.1 ± 0.12 ; ON, machos 2.5 ± 0.08 , (3.5), hembras 3.4 ± 0.10 ; OH, machos 3.6 ± 0.11 , (4.9), hembras 4.9 ± 0.14 ; IO, machos 2.5 ± 0.10 , (3.1), hembras 3.0 ± 0.04 ; LF, machos 10.5 ± 0.34 , (14.5), hembras 14.2 ± 0.21 ; LT, machos 10.9 ± 0.37 , (9.1), hembras 14.6 ± 0.11 ; L4D, machos 9.4 ± 0.41 , (12.4), hembras 12.5 ± 0.09 ; ADP, machos 0.68 ± 0.04 , (1.0), hembras 0.97 ± 0.02 ; ADM, machos 0.95 ± 0.03 , (1.1), hembras 1.22 ± 0.04 .

Etimología.- Dedicada al colega y amigo Dr. S. Blair Hedges del Departamento de Biología de la Universidad Estatal de Pennsylvania, por su importante contribución al conocimiento de la herpetofauna de Cuba.

Distribución.- Conocida solamente de las inmediaciones de la localidad tipo, ubicada en la costa norte de la provincia de La Habana,

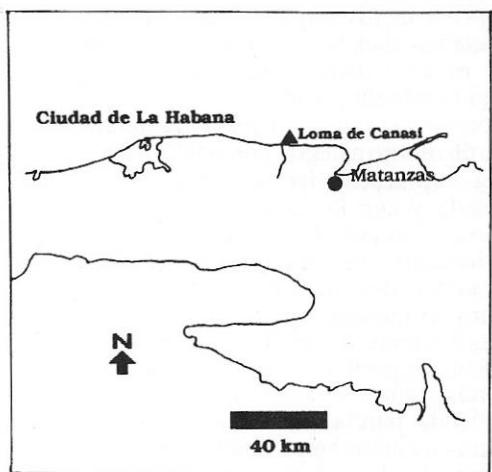


Figura 2.- Ubicación geográfica de la localidad tipo de *Eleutherodactylus blairhedgesi* (triángulo).

Figure 2.- Geographical location of the type of *Eleutherodactylus blairhedgesi* (triangle).

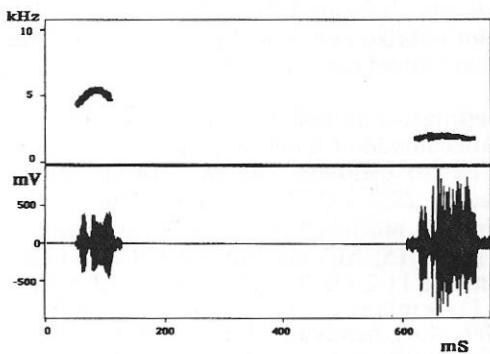


Figura 3.- Sonograma (arriba) y oscilograma (debajo) de una llamada de *E. blairhedgesi*, (ancho de banda del filtro =353 Hz) temperatura del aire 26.0 °C (Ejemplar CARE 1028).

Figure 3.- Sonogram (top) and oscilogram (bottom) of one call of *E. blairhedgesi*. (filter band width = 353 Hz) air temperature = 26.0 °C (specimen CARE 1028).

57 km al este de la Ciudad de La Habana y 33 km al oeste de la Ciudad de Matanzas en la subregión físico-geográfica de las Alturas de La Habana-Matanzas (Figura 2).

Historia Natural.- HEDGES (1989:335) definió el ecomorfo lapidícola ("rock/cave") para

especies con largas extremidades posteriores, ojos prominentes y discos digitales truncados o muescados. Las especies del subgénero *Euhyas* que se han adaptado a los hábitats con topografía cárstica en Cuba, presentan de forma general esta morfología. Este es el caso de *E. blairhedgesi* cuyo hábitat se localiza en la línea costera a lo largo de los farallones entre 3 y 7 m de la rompiente. La serie tipo fue observada en actividad desde las últimas horas de sol (entre las 18:30 y las 19:30 hrs.) hasta poco después del amanecer (06:00 - 07:00 hrs). Al comienzo de su actividad se les localiza con facilidad saliendo de las angostas solapas, grietas y agujeros del farallón, sitios a los que regresan a la salida del sol. Uno de los machos observados se encontraba sobre la superficie vertical del farallón a 3.4 m del suelo arenoso de la playa, la temperatura del aire un cm por encima del sitio ocupado por el ejemplar fue de 29.2°C, la del substrato 28.4°C y la temperatura cloacal del individuo fue 28.6°C, este macho estaba solo a 1.10 m de una hembra adulta y ovígera que estaba ubicada sobre un agujero del farallón (dimensiones: 8-5-5 cm largo-ancho-profundidad), la superficie de la roca estaba cubierta de musgo. La altura del sitio fue de 2.5 m y la distancia del farallón a la rompiente sobre la playa fue de 6.8 m. Otro macho fue observado sobre una hoja de uva caleta (*Coccoloba uvifera*) a 25 cm sobre el suelo en la parte alta del farallón a 3 m sobre la playa, y a 8 m de la rompiente, las temperaturas registradas fueron: aire 29.0°C, substrato 28.0°C y cloacal 27.2°C. La actividad vocal fue esporádica durante las primeras horas de la noche, incrementándose después de la media noche hasta las primeras horas del amanecer. El ejemplar CARE 1028 macho fue observado a las 04:20 hrs. vocalizando sobre una hoja seca a 5 cm del borde de una solapa rocosa a 5 m de la rompiente, la temperatura del aire fue de 26°C, mientras que las temperaturas del substrato y cloacal del ejemplar fueron 26.4°C.

En la localidad tipo también viven otras especies de *Eleutherodactylus*: *E. atkinsi*, *E. planirostris*, *E. pinarensis* y *E. varleyi*. En las inmediaciones del farallón donde se observaron y colectaron los ejemplares de la serie tipo se colectó un ejemplar macho de *Tropidophis* sp. que regurgitó un ejemplar casi completo de *E. blairhedgesi*.

Las llamadas de *E. blairhedgesi* son cortas

chirridos muy agudos pero de poca intensidad, con un variado repertorio de notas. Una de las llamadas más regulares está compuesta de dos notas, la primera de ellas tiene una estructura armónica y pulsátil, con modulación ascendente de la frecuencia; la frecuencia dominante promedio es ($\bar{x} \pm SE$) 4.65 ± 0.214 kHz y corresponde al segundo armónico, su duración es 49.8 ± 4.5 mS. La segunda nota también presenta estructura pulsátil con la frecuencia dominante más baja que la primera ($\bar{x} \pm SE$) 2.054 ± 0.08 kHz, correspondiente al primer armónico, y una duración de 101.5 ± 3.8 mS. Estas llamadas se repiten con una razón de ($\bar{x} \pm SE$) 24.1 ± 6.3 llamadas/minuto (Figura 3).

Agradecimientos

Queremos expresar nuestro agradecimiento al colega Rubén Regalado por su oportuna ayuda con el envío de las copias de las versiones del manuscrito a la editorial. A Linda Ford del Museo Americano de Historia Natural quien facilitó la revisión de las colecciones bajo su custodia. Este trabajo fue financiado en parte por una donación de RARE Center for Tropical Conservation, Philadelphia.

REFERENCIAS

- DUELLMAN, W. E. & TRUEB, L. (1986): *Biology of Amphibians*. McGraw-Hill, New York.
- ESTRADA, A. R. & ALONSO, R. (1997): Nueva especie del grupo *limbatus* (Leptodactylidae: *Eleutherodactylus*) de la región Oriental de Cuba. *Carib. J. of Sci.*, 33(1-2).
- ESTRADA, A. R. & HEDGES, S. B. (1991): Nueva especie de *Eleutherodactylus* (Anura: Leptodactylidae) de la Región Oriental de Cuba. *Carib. J. of Sci.*, 27(3-4):139-145.
- ESTRADA, A. R. & HEDGES, S. B. (1996a): A new frog of the genus *Eleutherodactylus* from eastern Cuba (Anura: Leptodactylidae). *Herpetologica*, 52(3):435-439.
- ESTRADA, A. R. & HEDGES, S. B. (1996b): At lower size limit in tetrapods. A new diminutive frog of the genus *Eleutherodactylus* from Cuba (Anura, Leptodactylidae). *Copeia*, 1996:852-859.
- ESTRADA, A.R. & HEDGES, S.B. (en prensa a): A new species of frog from Sierra Maestra,

- eastern Cuba (*Eleutherodactylus*: Leptodactylidae). *Carib. J. Sci.*
- ESTRADA, A. R. & HEDGES, S. B. (en prensa b): A new species of frog from the Meseta de Cabo Cruz, Eastern Cuba (Leptodactylidae, *Eleutherodactylus*). *Carib. J. Sci.*
- ESTRADA, A. R. & HEDGES, S. B. (en prensa c): Nueva especie de *Eleutherodactylus* (Anura:Leptodactylidae) del Macizo Sagua Baracoa, Cuba. *Carib. J. Sci.*
- HEDGES, S. B. (1989): Evolution and Biogeography of the West Indian Frogs of the Genus *Eleutherodactylus*: Slow-evolving loci and the major groups. In: C. Woods, (ed.). *Biogeography of the West Indies: Past, Present and Future*. Sandhill Crane Press, Gainesville, Florida, pp.305-369.
- HEDGES, S. B. (en prensa): Distribution Patterns of Amphibians in the West Indies. In: W. E. Duellman, Ed. *Regionals patterns of Amphibians Distribution: A Global Perspective*. Monogr. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas, No. 9:47 pp.
- LEVITON, A. E.; GIBBS, R. H. JR.; HEAL, E. & DAWSON, C. E. (1985): Standards in herpetology and ichthyology: Part I. Standard symbolic codes for institutional resource collections in herpetology and ichthyology. *Copeia*, 1985:802-832.

Recibido: 31/10/96

Aceptado: 12/05/97

Apéndice 1

Especímenes examinados.

- E. bresslerae*.- Provincia de Guantánamo: Lado este de la Boca del Río Yumurí, Maisí (AMNH 63432-38).
- E. greyi*.- Provincia de Sancti Spíritus: Cafetal frente al Hotel los Pinos, Topes de Collantes (CARE 121-126).
- E. guanahacabibes*.- Provincia de Pinar del Río: Cueva de la Barca, Península de Guanahacabibes (CARE 226-27).
- E. klinikowskii*.- Provincia de Pinar del Río: Mogote de Tumbadero, 1 km al este de Viñales (AMNH 63120-41).
- E. pezopetrus*.- Provincia de Santiago de Cuba: La Cantera, Julio A. Mella [antes Miranda] (AMNH 63461-72).
- E. pinarensis*.- Provincia de la Habana: Cueva del Oro, Boca del Canasí, Santa Cruz del Norte (CARE 913). Provincia de Matanzas: Cueva del Verraco, Camarioca, Cárdenas

(CARE 712-716), Pálpite, Ciénaga de Zapata (CARE 690-793).

E. symingtoni.- Provincia de Pinar del Río: Primer Hoyo de la Cueva de Santo Tomás, 10 km al norte de Cabezas, Viñales (AMNH 60801, 63320-21). Provincia La Habana: Cueva del Basurero, Fica Rancho Azucarero, Artemisa (CARE 548).

E. thomasi.- Provincia de Matanzas: (*E. thomasi zayasi*) Pan de Matanzas, 2.5 mi al sur de Corral Nuevo (AMNH 63158-61; 63165-68). Provincia de Santi Spíritus: (*E. thomasi trinidadensis*) Trinidad (AMNH 60951-52), Cueva de Manatí, Punta Caguanes, Yaguajay (AMNH 63232-36). Provincia de Camagüey: Paso de la Trinchera, 6.5 mi al noroeste de Banao, Sierra de Cubitas (AMNH

61055-63).

E. sp.- Provincia de Granma: Cueva del Fustete, Meseta de Cabo Cruz, Niquero, 50 m s.n.m.(MNHNCU 683 y siete especímenes no catalogados, CARE 4-6, 563-66), Cueva del Guafe (CARE 556-61).

E. zeus.- Provincia de Pinar del Río: Viñales (CARE 61, 579).

Nota: La especie de *Eleutherodactylus* que aparece como *Eleutherodactylus* sp. fue aceptada para publicación y está en proceso editorial en Caribbean Journal of Science de Puerto Rico. Es muy factible su publicación antes de que el proceso de revisión de este manuscrito termine.

Gastritis causada por *Salmonella arizonaee* en cinco serpientes sin afectación intestinal

JORGE ORÓS¹, JOSÉ L. RODRÍGUEZ¹, JAMES PETHER²
MIGUEL RIVERO³ Y ANTONIO FERNÁNDEZ¹

¹Departamento de Morfología. Unidad de Histología y Anatomía Patológica.

Facultad de Veterinaria. Universidad de Las Palmas.

C/Fco. Inglott Artiles, 12 A. 35016 Las Palmas.

²Centro de Investigaciones Herpetológicas. Gáldar. Las Palmas.

³Parque de los Cocodrilos. Corralillo. Las Palmas

Resumen: Se describen 5 casos mortales de gastritis necrótica y/o fibrinonecrótica sin afectación intestinal en dos ejemplares de boa arborícola esmeralda (*Corallus canina*), una pitón de Birmania (*Python molurus bivittatus*), una serpiente de cascabel diamante del oeste (*Crotalus atrox*) y una boa constrictor (*Boa constrictor*). Los signos clínicos observados fueron similares en todas las serpientes y consistieron en anorexia y regurgitación postpandrial tras la alimentación forzada. Las lesiones histológicas observadas en las 5 serpientes consistieron fundamentalmente en severa gastritis necrótica y/o fibrinonecrótica de carácter multifocal o difuso, no observándose lesión histológica a nivel intestinal en ninguno de los casos. Estrechamente asociados a la lesión primaria del estómago se encontró en todos los casos un gran número de coccobacilos gram negativos. El estudio microbiológico demostró la presencia de *Salmonella arizonaee* a partir de las lesiones gástricas. Mediante una técnica inmunohistológica se detectó antígeno de *Salmonella arizonaee* en relación a las áreas necróticas y fibrinonecróticas del estómago de todos los animales, confirmando la patogenicidad de este microorganismo. Se demuestra que *Salmonella arizonaee* puede estar asociada a lesiones exclusivamente gástricas sin afectación intestinal, debiendo considerar a este microorganismo en el diagnóstico diferencial de gastritis en serpientes.

Palabras clave: gastritis, *Salmonella arizonaee*, Ophidia.

Abstract: *Gastritis caused by Salmonella arizonaee in five snakes without intestinal disease.*—Five cases of fatal necrotic and/or fibrinonecrotic gastritis without enteritis in two emerald tree boas (*Corallus canina*), a Burmese python (*Python molurus bivittatus*), a western diamondback rattlesnake (*Crotalus atrox*) and a boa constrictor (*Boa constrictor*) are described. Similar clinical signs such as anorexia and postprandial regurgitation after force-feeding were observed in the five snakes. Microscopic lesions consisted of severe multifocal or diffuse necrotic and/or fibrinonecrotic gastritis. No intestinal lesions were observed in the snakes. All animals showed large numbers of gram negative coccobacilli closely associated with the primary lesions in the stomach. *Salmonella arizonaee* was isolated from the gastric lesions. An immunoperoxidase technique showed the detection of *Salmonella arizonaee* antigen in the necrotic and fibrinonecrotic gastric areas of the five snakes, providing evidence of the pathogenicity of this microorganism. The association between *Salmonella arizonaee* and exclusively gastric lesions without enteritis is proved, being necessary to include this microorganism in the differential diagnosis of gastritis in snakes.

Key words: gastritis, *Salmonella arizonaee*, Ophidia.

INTRODUCCIÓN

Como causas más frecuentes de gastritis en serpientes se citan la ingestión de cuerpos extraños, agentes parasitarios como *Cryptosporidium* sp. y *Monocercomonas* sp., y situaciones de estrés (FUNK, 1996). Además se han aislado diversas bacterias y hongos a partir de este tipo de lesión (FRYE, 1991), aunque no existe, en la mayoría de los casos, una evidencia de relación directa entre la lesión gástrica y el agente aislado microbiológicamente.

Por otra parte, el papel de *Salmonella arizonaee* como agente patógeno en reptiles continúa siendo controvertido. Mientras algunas investigaciones demuestran que aproximadamente el 94% de los reptiles portan *Salmonella arizonaee* en su tracto gastrointestinal, sin

aparentes efectos nocivos (CHIODINI, 1982), existen descripciones de lesiones en reptiles asociadas con el aislamiento de *Salmonella arizonaee* en hígado, bazo, tracto gastrointestinal, particularmente intestino (BOEVER & WILLIAMS, 1975; PAGON *et al.*, 1976; CAMBRE *et al.*, 1980; HILF *et al.*, 1990; IPPEN *et al.*, 1985), uréteres (CHIODINI, 1982) y oviducto (BOEVER & WILLIAMS, 1975; CAMBRE *et al.*, 1980). Se postula que *Salmonella arizonaee* pertenece a la microflora intestinal habitual de muchos reptiles, pudiendo resultar altamente patógeno en situaciones de inmunodepresión (BOEVER & WILLIAMS, 1975; GREENBERG *et al.*, 1976; CAMBRE *et al.*, 1980; CHIODINI, 1982; HILF *et al.*, 1990; FRYE, 1991).

Recientemente se ha publicado por vez primera la demostración mediante técnicas

inmunocitoquímicas de la asociación de *Salmonella arizonae* y las lesiones gástricas halladas en una boa rosa (*Lichanura trivirgata*), confirmando el carácter patógeno de este microorganismo en determinadas condiciones (ORÓS *et al.*, 1996).

En el presente trabajo describimos 5 casos de gastritis necrótica y/o fibrinonecrosis en serpientes asociados microbiológicamente e inmunocitoquímicamente a *Salmonella arizonae* como agente etiológico, no demostrándose en ninguno de los casos lesiones entéricas.

MATERIAL Y MÉTODOS

Se remitieron al Servicio de Diagnóstico Anatomopatológico de la Unidad de Histología y Anatomía Patológica de la Facultad de Veterinaria de Las Palmas las siguientes serpientes: dos ejemplares de boa arborícola esmeralda (*Corallus canina*), y un ejemplar de pitón de Birmania (*Python molurus bivittatus*), serpiente de cascabel diamante del oeste (*Crotalus atrox*) y boa constrictor (*Boa constrictor*), respectivamente. Las cuatro primeras serpientes pertenecían al Centro de Investigaciones Herpetológicas, Gran Canaria, produciéndose la muerte de estos animales en un periodo de aproximadamente un mes, mientras que la boa constrictor pertenecía a la colección del Parque de los Cocodrilos, Gran Canaria, y fue remitida dos meses después.

Los dos ejemplares de boa arborícola esmeralda (*Corallus canina*) eran un macho y una hembra adultos, de 5 y 6 años respectivamente y se encontraban alojados en el mismo terrario. Según los propietarios, los signos clínicos observados se instauraron al mismo tiempo y consistieron en episodios de anorexia, y de regurgitación postpandrial al intentar la alimentación forzada. A pesar de la fluidoterapia y del incremento en 2 °C de la temperatura del terrario para estimular su sistema inmune, las dos serpientes murieron 9 y 10 días después respectivamente de la aparición de los primeros síntomas.

El ejemplar de pitón de Birmania (*Python molurus bivittatus*) era una hembra adulta de 7 años de edad, grávida, y alojada de forma individual. La única sintomatología observada fue anorexia y muerte súbita cuatro días después. No se había intentado ningún tratamiento.

La serpiente de cascabel diamante del oeste (*Crotalus atrox*) era un ejemplar macho adulto de 5 años, alojado también en un terrario de

forma individual. La sintomatología observada consistió en anorexia y estado letárgico durante las dos semanas que precedieron a su muerte. Tan sólo se había incrementado 2 °C la temperatura de su terrario con el fin de estimular su sistema inmune.

El ejemplar de boa constrictor (*Boa constrictor*) era un macho juvenil de 1 año de edad, alojado de forma individual. El primer síntoma observado por los Servicios Veterinarios del Parque fue un episodio de vómito con abundante mucus y sangre cuatro días después de haber sido alimentado con un ratón neonato. Posteriormente el animal se mostró anoréxico y ante los sucesivos intentos de alimentación forzada se repitieron episodios de regurgitación postpandrial. Una terapia combinada consistente en fluidoterapia y suplementación multivitamínica resultó insuficiente, mostrando signos evidentes de deshidratación y muriendo dos semanas después.

Necropsia e histopatología.

La necropsia de todas las serpientes fue realizada en las primeras 24 horas después de la muerte, siguiendo los procedimientos previamente descritos (FRYE, 1991; MADER, 1996). Se tomaron muestras representativas de todos los tejidos, fijándose en formol tampónico al 10%, pH 7,2, y procesándose de forma rutinaria mediante el procesador de tejidos Histokinette 2000 (REICHERT-JUNG), incluyéndose finalmente en parafina.

Se realizaron secciones de 4 µm de grosor, que fueron teñidas mediante las técnicas de hematoxilina-eosina (H-E), Gram, Giemsa y ácido periódico de Schiff (PAS). El fotomicroscopio utilizado fue un Vanox-Y (OLYMPUS).

Microbiología.

El aislamiento se realizó cultivando por duplicado muestras de hígado, estómago e intestino delgado de todas las serpientes sobre agar sangre, agar McConkey, agar Columbia y agar XLD, incubándose a 37 °C en condiciones aeróbicas y anaeróbicas durante 24-48 horas. Para la identificación de las colonias bacterianas lactosa negativas se utilizó el perfil bioquímico (API 20E, BIOMÉRIEU, Francia).

Inmunocitoquímica.

Para el estudio inmunohistológico se utilizó un suero anti-*Salmonella arizonae* desarrollado en conejo (cedido amablemente por el Dr. Meehan, del National Animal Disease

Center, Respiratory Disease Research Unit, Ames, Iowa, USA). Las secciones fueron desparafinadas y sometidas a tratamiento con H_2O_2 al 3% en metanol absoluto durante 30 min. Posteriormente se lavaron con tampón fosfato PBS y se sometieron a digestión enzimática con una solución de proteasa al 0,1%, pH 7,2 durante 5 min. a temperatura ambiente. A continuación se lavaron tres veces con PBS, se bloqueó una posible reacción inespecífica con suero normal de cabra al 5% durante 30 min. y se expusieron al antisuero policlonal anti-*Salmonella arizonae* a diluciones que oscilaron entre 1:100 y 1:2000 durante dos horas. Las secciones fueron lavadas con PBS, incubadas durante 30 min. con una dilución 1:5 de anticuerpo biotinado frente a IgG de conejo (kit LSAB, DAKO, Burlingame, CA, USA), lavadas de nuevo con PBS, e incubadas durante 30 min. con una dilución 1:5 de complejo estreptavidina-peroxidasa (kit LSAB). Todas las incubaciones se realizaron a temperatura ambiente. Tras nuevos lavados con PBS, las secciones se expusieron al sustrato 3-amino-9-ethyl-carbazole (AEC) (SIGMA, St. Louis, MO, USA) durante 5 min., se contratiñeron con hematoxilina de Mayer y se montaron en medio acuoso (Immu-mount, SHANDON, Pittsburgh, PA, USA).

Como controles negativos se utilizaron tejidos de una serpiente no infectada por *Salmonella arizonae*, así como la sustitución del antisuero primario por suero normal o PBS. Como control positivo se utilizó el estómago de una boa rosa infectada por *Salmonella arizonae* (ORÓS *et al.*, 1996).

RESULTADOS

Boas arborícolas esmeraldas.

Los dos ejemplares de boa arborícola esmeralda presentaron lesiones macroscópicas y microscópicas muy similares. En ambos animales se observó un engrosamiento difuso de la pared gástrica (aproximadamente 2 veces el grosor normal), con presencia de múltiples placas necróticas de color amarillento y 0,5-1 cm. de diámetro sobre la superficie gástrica, particularmente en los dos tercios distales del estómago (Figura 1). Ninguna de las dos serpientes mostró lesiones macroscópicas a nivel intestinal. El hígado del ejemplar macho se mostró ligeramente aumentado de tamaño y congestivo. No se observaron lesiones macroscópicas en el resto de los órganos de ninguno

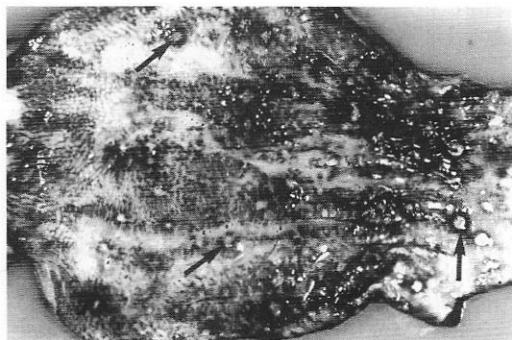


Figura 1.- Boa arborícola esmeralda (*Corallus canina*). Gastritis fibrinonecrótica multifocal. Obsérvese las numerosas placas fibrinonecróticas sobre la superficie gástrica (flechas).

Figure 1.- Emerald tree boa (*Corallus canina*). Multifocal fibrinonecrotic gastritis. Note the numerous fibrinonecrotic plaques on the gastric surface (arrows).



Figura 2.- Boa arborícola esmeralda (*Corallus canina*). Gastritis fibrinonecrótica mostrando numerosos focos de necrosis (flechas) y congestión de vasos sanguíneos de la mucosa (punta de flecha). H-E x4

Figure 2.- Emerald tree boa (*Corallus canina*). Fibrinonecrotic gastritis showing numerous necrotic foci (arrows) and congestion of blood vessels of the mucosa (arrowhead). H-E x4

de los dos ejemplares.

El estudio histopatológico de las muestras procesadas demostró en ambos animales una severa gastritis fibrinonecrótica multifocal (Figura 2). La lesión se caracterizó por la presencia de numerosos heterófilos y bacterias cocobacilares gram negativas asociadas a las áreas necróticas. Las áreas de la mucosa gástrica no afectadas por la necrosis mostraron una importante congestión con dilatación de los vasos sanguíneos de la mucosa y submucosa, observándose un ligero infiltrado inflamatorio compuesto mayoritariamente por

heterófilos en las áreas más próximas a la necrosis. El examen histológico del estómago mediante la tinción de Giemsa no demostró la presencia de *Cryptosporidium* sp., ni otros parásitos como *Monocercomonas* sp. Tampoco se detectaron estructuras PAS positivas compatibles con hongos y/o parásitos. Las secciones de intestino delgado y grueso de ambos animales exhibieron características histológicas normales. En el hígado del ejemplar macho se observó una importante congestión con dilatación de los sinusoides hepáticos, en ausencia de infiltrado inflamatorio. No se observaron lesiones microscópicas en el resto de órganos estudiados.

El estudio microbiológico de las muestras procesadas demostró como único aislamiento el obtenido a partir de las lesiones gástricas, identificándose según el perfil bioquímico como *Salmonella arizona*.

En ambos animales se observó una intensa inmunorreacción positiva de carácter granular en las áreas necróticas, particularmente manifiesta en la periferia de los focos de necrosis al

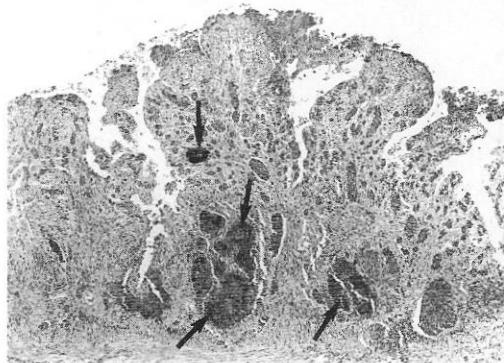


Figura 3.- Boa arborícola esmeralda (*Corallus canina*). Mucosa gástrica mostrando una intensa inmunorreacción anti-*Salmonella arizona* en los focos de necrosis (flechas). Técnica LSAB. Contratinción hematoxilina de Mayer. x4

Figure 3.- Emerald tree boa (*Corallus canina*). Gastric mucosa showing a strong immunoperoxidase labelling of necrotic foci using the anti-*Salmonella arizona* rabbit serum (arrows). LSAB technique. Mayer's haematoxylin counterstain. x4

utilizar el suero anti-*Salmonella arizona* a una dilución de 1:1000 (Figura 3). Igualmente se detectaron algunas células del epitelio gástrico superficial inmunohistológicamente positivas. No se observó inmunorreacción positiva al emplear los controles negativos antes citados.

Pitón de Birmania

La necropsia reveló como principal lesión la observada a nivel gástrico, consistente en una gastritis necrótica de carácter difuso. Igualmente se observó una pequeña úlcera hemorrágica de 3 mm. de diámetro en las proximidades de la región pilórica. No se detectaron lesiones entéricas. El resto de órganos no evidenciaron lesiones macroscópicas.

El examen microscópico demostró una severa gastritis necrótica difusa, afectando incluso a submucosa, con numerosos heterófilos degenerados en relación a las áreas de necrosis, y algunas células mononucleares. Se observaron numerosas bacterias cocobacilares gram negativas en relación a estas áreas. Igualmente se detectó en la región pilórica una gastritis ulcerativa hemorrágica con necrosis de los capilares e infiltrado inflamatorio compuesto básicamente por heterófilos. Las tinciones de Giemsa y PAS resultaron negativas. El intestino presentó características histológicas normales. No se observaron lesiones microscópicas en el resto de órganos analizados.

También en este caso, el estudio microbiológico de las muestras procesadas demostró como único aislamiento *Salmonella arizona* a partir de las lesiones gástricas.

El estudio inmunohistológico demostró una intensa inmunorreacción positiva en las áreas de necrosis al emplear el suero anti-*Salmonella arizona* a una dilución de 1:1000. También se observó inmunorreacción positiva en el citoplasma de algunas células mononucleares. No se observó inmunopositividad al emplear los correspondientes controles negativos. **Serpiente de cascabel diamante del oeste.**

Las principales lesiones en este animal se observaron a nivel gástrico y hepático. El estómago en su tercio caudal presentó un engrosamiento de la pared gástrica. En la superficie gástrica de este área se observaron placas fibrinonecróticas amarillentas cuyo diámetro osciló entre 0,5 y 1 cm. Estas placas no se extendían más allá del píloro, no observándose lesión intestinal. El hígado mostró una discreta hepatomegalia y marcada congestión vascular.

Histológicamente se confirmó una gastritis fibrinonecrótica multifocal con presencia de numerosos heterófilos y bacterias cocobacilares gram negativas en relación a las áreas necróticas. No se detectaron hongos y/o estructuras parasitarias. El hígado mostró una ligera hepatitis necrótica multifocal, con un número moderado de heterófilos y escasas

bacterias gram negativas en relación a los focos de necrosis. No se observaron lesiones microscópicas en el resto de órganos estudiados.

En esta ocasión el estudio microbiológico demostró el aislamiento de *Salmonella arizonaee* a partir de las lesiones gástricas e hígado.

Se observó una intensa inmunorreacción positiva de carácter puntiforme en las áreas de necrosis del estómago cuando se utilizó el suero anti-*Salmonella arizonaee* a una dilución de 1:1000, no detectándose inmunorreacción en las células epiteliales superficiales. A esta misma dilución el hígado mostró una débil inmunorreacción puntiforme en relación a los focos de necrosis. No se observó inmunopositividad al emplear los correspondientes controles negativos.

Boa constrictor.

Macroscópicamente se observó una severa gastritis necrótica de carácter difuso afectando a la totalidad de la superficie gástrica, con restos necróticos en la luz gástrica de tamaño variable y coloración negruzca. La mucosa se desprendía fácilmente y evidenció áreas hemorrágicas particularmente extensas en la región ventral del estómago. No se apreciaron lesiones entéricas. El corazón mostró pequeñas hemorragias petequiales a nivel ventricular. No se observaron lesiones macroscópicas en el resto de los órganos analizados.

El examen microscópico demostró una severa gastritis necrótica difusa, afectando incluso a submucosa, con numerosas bacterias cocobacilares gram negativas en relación a las áreas necróticas de la mucosa y a los restos necróticos en la luz gástrica. El infiltrado inflamatorio estuvo representado fundamentalmente por heterófilos, aunque también se observó un discreto número de células mononucleares. Las áreas hemorrágicas observadas macroscópicamente se correspondieron con profusas hemorragias en zonas que habían perdido el epitelio gástrico y las glándulas de la mucosa, dejando al descubierto la capa submucosa. No se observaron estructuras parasitarias ni hongos. No se detectaron lesiones histológicas a nivel intestinal. En ambos riñones se observó un discreto depósito de uratos a nivel de túbulos renales, no afectándose los glomérulos. No se detectaron lesiones microscópicas en el resto de los órganos analizados.

El estudio microbiológico de las muestras procesadas demostró como único aislamiento el obtenido a partir de las lesiones gástricas, identificándose según el perfil bioquímico

como *Salmonella arizonaee*.

El estudio inmunohistológico demostró una intensa inmunorreacción positiva de carácter granular en las áreas necróticas de la mucosa y los restos necróticos de la luz gástrica al utilizar el suero anti-*Salmonella arizonaee* a una dilución de 1:1000. También se detectó inmunorreacción positiva en el citoplasma de algunas células mononucleares.

DISCUSIÓN

El potencial patógeno de *Salmonella arizonaee* en reptiles sigue estando por determinar. Los signos clínicos más habituales de salmonelosis en reptiles son diarrea consecutiva a enteritis aguda, neumonía, celomitis, shock hipovolémico y muerte. Las heces pueden estar cubiertas con moco y/o teñidas de sangre (FRYE, 1991). CAMBRE *et al.* (1980) postulan que incluso algunos reptiles con infección grave con *Salmonella arizonaee* no presentan sintomatología manifiesta.

Las lesiones más frecuentemente asociadas a la infección por *Salmonella arizonaee* en reptiles son enteritis necrótica (BOEVER & WILLIAMS, 1975; PAGON *et al.*, 1976; CAMBRE *et al.*, 1980), estomatitis necrótica (BOEVER & WILLIAMS, 1975), hepatitis intersticial y hepatitis necrótica multifocal (BOEVER & WILLIAMS, 1975; PAGON *et al.*, 1976; CAMBRE *et al.*, 1980), esplenitis fibrinonecrótica (CAMBRE *et al.*, 1980) y neumonía y absceso en pulmón (BOEVER & WILLIAMS, 1975; PAGON *et al.*, 1976). Normalmente las lesiones gástricas asociadas a *Salmonella arizonaee* se suelen acompañar también con lesiones a nivel intestinal. BOEVER & WILLIAMS (1975) describieron una membrana fibrinonecrótica sobre la mucosa del esófago, estómago, intestino delgado y grueso, con múltiples abscesos sobre la serosa del intestino delgado. CAMBRE *et al.* (1980) también describieron un espectro lesional desde lesiones fibrinonecróticas agudas a lesiones granulomatosas en intestino. Las lesiones histológicas observadas en las cinco serpientes consistieron fundamentalmente en severa gastritis necrótica y/o fibrinonecrótica de carácter multifocal o difuso, no observándose lesión histológica a nivel intestinal en ninguno de los casos. Sólo en el caso de la serpiente de cascabel se observó una hepatitis necrótica multifocal asociada a *Salmonella arizonaee* y sólo en la boa constrictor se detectaron lesiones de gota renal probablemente relacionadas con el estado de deshidrata-

tación que sufría el animal.

Recientemente se ha publicado un caso de gastritis necrótico-difteroide en una boa rosa (*Lichanura trivirgata*) causado por *Salmonella arizonae*, sin afectación intestinal (ORÓS *et al.*, 1996), pero el hecho de que se tratase de un solo animal impidió extraer conclusiones válidas acerca de la ausencia de lesión entérica. Los cinco casos aquí descritos demuestran que *Salmonella arizonae* puede estar asociada a lesiones exclusivamente gástricas sin afectación intestinal, y por tanto este microorganismo debería ser considerado en el diagnóstico diferencial de gastritis en serpientes. La variabilidad lesional que origina *Salmonella arizonae* en serpientes pudiera deberse al amplio rango de virulencia existente entre las distintas cepas de este microorganismo. El hecho de que cuatro de los animales afectados procedieran de la misma colección, viéndose todos ellos afectados en el plazo de un mes, así como las idénticas características microbiológicas demostradas por todos los aislados, hacen suponer que pudiera tratarse de una misma cepa con un especial tropismo por la mucosa gástrica.

Las técnicas inmunohistológicas permiten visualizar el antígeno buscado en relación directa con la lesión originada, constituyendo una clara ventaja en relación al aislamiento microbiológico (HSU *et al.*, 1981). En este sentido, la demostración mediante técnicas inmunohistológicas de *Salmonella arizonae* como agente causante de lesiones en reptiles sólo ha sido puesta de manifiesto hasta el momento en dos serpientes, con traqueitis y gastritis respectivamente (ORÓS *et al.*, 1996). Nuestro estudio inmunohistológico sobre estas cinco serpientes permite establecer con un mayor número de animales una relación directa entre *Salmonella arizonae* y las lesiones gástricas observadas, confirmando la patogenicidad de este microorganismo. A pesar de ello, se hace necesario el desarrollo de adecuados diseños experimentales para completar los postulados de Koch.

REFERENCIAS

- BOEVER, W.J. & WILLIAMS, J. (1975): Arizona Septicemia in Three Boa Constrictors. *Vet. Med. Small Anim. Clin.*, 70:1357-1359.
- CAMBRE, R.C.; GREEN, D.E.; SMITH, E.E., MONTALI, R.J. & BUSH, M. (1980): Salmonellosis and Arizoniosis in the Reptile Collection at the National Zoological Park. *J.A.V.M.A.* 177(9): 800-803.
- CHIODINI, R.J. (1982): Transovarian Passage, Visceral Distribution, and Pathogenicity of *Salmonella* in Snakes. *Infect. Immun.*, 35: 710-713.
- FRYE, F.L. (1991): *Salmonella and Arizona*, pp. 128-129, in: FRYE, F.L. (ed.) *Biomedical and Surgical Aspects of Captive Reptile Husbandry*. Krieger Publishing Company. Malabar, Florida.
- FUNK, R.S. (1996): Snakes, pp. 322-324, in: MADER, D.R. (ed.) *Reptile Medicine and Surgery*. W. B. Saunders Company, Philadelphia, Pennsylvania.
- GREENBERG, Z.; SKLUT, O.; BERGNER-RABINOWITZ, S.; SECHTER, I.; CAHAN D., & GERICHTER, CH. B. (1976): *Salmonella and Arizona from snakes in the Judean desert (1974-1975)*. *Ann. Microbiol. (Inst. Pasteur)* 127 A: 383-390.
- HILF, M., WAGNER, R.A., & YI, V.L. (1990): A Prospective Study of Upper Airway in Healthy Boid Snakes and Snakes with Pneumonia. *J. Zoo Wildlife Med.* 21(3): 318-325.
- HSU, S.M., RAINES, L. & FANGER, H. (1981): Use of avidin-biotin-peroxidase complex (ABC) in immunoperoxidase techniques. *J. Histochem.*, 29: 577-588.
- IPPEN, R., SCHRÖDER H.D. & ELZE K. (1985): *Reptiliens*, pp. 335, in: IPPEN, R., SCHRÖDER H.D. & ELZE K. (eds.) *Handbuch der Zootierkrankheiten*. Band I. Akademie Verlag, Berlin.
- MADER, D.R. (1996): Euthanasia and necropsy, pp. 277-281, in: MADER, D.R. (ed.) *Reptile Medicine and Surgery*. W. B. Saunders Company, Philadelphia, Pennsylvania.
- ORÓS, J., RODRÍGUEZ, J.L., HERRÁEZ, P., SANTANA, P. & FERNÁNDEZ, A. (1996): Respiratory and digestive lesions caused by *Salmonella arizonae* in two snakes. *J. Comp. Path.*, 115: 185-189.
- PAGON, S., RHODE R., & SCHWEIZER, R. (1976): Vorkommen von Salmonellen bei gesunden Schlangen und Schlangenkadavern - Isolierung einer neuen *Salmonella* Species des Subgenus IV. *Zbl. Bakt. Hyg.*, I. Abt. Orig. A 236: 464-471.

Recibido: 25/11/96

Aceptado: 26/06/97

Perfil bioquímico sanguíneo de las especies argentinas del género *Caiman* en condiciones de cautividad

J.C. TROIANO¹, R.L. ALTHAUS² Y G. MALINSKAS²

¹Médico Veterinario - Área de Iología - Museo de Ciencias Naturales - "Bernardino Rivadavia"- Avenida Angel Gallardo 470 - Buenos Aires - Argentina.

²Ingenieros Químicos - Cátedra de Física Biológica - Facultad de Agronomía y Veterinaria de Esperanza - Universidad Nacional del Litoral - Rvd Padre Luis Kreder 2805 Esperanza - Santa Fe - Argentina.

Resumen: Se procesaron muestras sanguíneas de *Caiman crocodylus jacare* (n:80) y *Caiman latirostris*(n:80), mantenidos en condiciones de cautividad en la localidad de Santa Ana, Corrientes, Argentina. Se determinaron 18 parámetros bioquímicos por espectrofotometría o fotometría de llama. Proteínas totales ; Albúminas; Globulinas; Creatinina; Urea; Glucosa; Lipidos Totales; Triglicéridos; Colesterol; Calcio; Fósforo; Potasio ; Sodio; Cloruros; G.O.T.(A.S.T.); G.P.T.(A.L.T.); G.G.T.; F.A.S. y L.D.H. Sólo se observan diferencias interespecie significativas ($p < 0.05$) en las concentraciones de Cloruros, Fosfatasa Alcalina, Láctico Deshidrogenasa, Albúminas (*Caiman crocodylus jacare* mayor cantidad que *C. latirostris*) y Calcio (*Caiman latirostris* mayor cantidad que *C. crocodylus jacare*).

Palabras clave: *Caiman*, perfil bioquímico, sangre.

Abstract: Blood biochemical profile from argentine species of *Caiman* in captive condition.- Blood samples from *Caiman crocodylus jacare*(n:80) and *Caiman latirostris* (n:80), mantained in captivity in a farm (in Santa Ana, Corrientes, Argentina) were tested for biochemical parameters, measured by spectrophotometry and flame photometry techniques. Total Proteins; Albumines; Globulines; Creatinine; Urea; Glucose; Total Lipids; Triglycerids; Cholesterol; Calcium Phosphorus; Potassium; Sodium; Chloride; G.O.T. (A.S.T.); G.P.T.(A.L.T.); G.G.T.; S.P.A. and L.D.H. .Interespecies statistically significant differences ($p < 0.05$) were observed in chloride, albumines, S.A.P. and L.D.H. (*Caiman crocodylus jacare* higher than *C. latirostris*) and in Calcium concentration (*C. latirostris* higher than *C. c. jacare*).

Key words: *Caiman*, Blood biochemical profile, blood.

INTRODUCCIÓN

La determinación de los principales parámetros bioquímicos de animales criados y mantenidos en condiciones de cautividad constituye una herramienta diagnóstica fundamental para la evaluación directa o indirecta del funcionamiento de diferentes órganos y sistemas orgánicos.

La adecuada determinación de estos parámetros es de importancia fundamental en la detección temprana de patologías que afectan a estos animales, asegura un rápido y adecuado diagnóstico, permite conocer como se desarrolla la recuperación de determinada enfermedad así como determinar la absorción y excreción de diferentes sustancias.

En los reptiles autóctonos se han realizado pocos trabajos en este tema y menos aún en los crocodilídos. Del análisis de la bibliografía publicada en los últimos diez años, sólo se han encontrado trabajos esporádicos realizados en nuestro país que hagan referencia a la bioquímica sanguínea del género *Caiman*, aunque en el resto de Sudamérica se conocen más datos de especies afines y si se consulta la literatura producida en Estados Unidos se encuentran

varios trabajos acerca de la bioquímica de *Alligator mississippiensis* (COULSON & HERNANDEZ, 1953) aligatórido utilizado frecuentemente como modelo cuando debemos trabajar con nuestras especies.

Los objetivos del presente trabajo son determinar los principales valores de química sanguínea en las especies autóctonas del género *Caiman*; determinar las posibles diferencias estadísticamente significativas entre ambas especies y estandarizar los valores con vistas a futuros trabajos referidos a la fisiología de estos animales.

MATERIAL Y MÉTODOS

Se tomaron muestras de ejemplares de ambas especies del género *Caiman* presentes en la Argentina; *Caiman latirostris* (n:80) y *Caiman crocodylus jacare* (n:80). Los animales eran de distintas tallas (entre 0.60 y 1.80 mts) y ambos sexos (70% machos), mantenidos en condiciones de cautividad en la localidad de Santa Ana, Provincia de Corrientes, Argentina.

Las muestras (5 ml) se obtuvieron durante 1995, por punción de la vena caudal ventral

(KAPLAN, 1968) utilizando material desecharable convencional. La sangre se depositó en tubos de vidrio con tapón de goma y se dejó en reposo durante dos horas para obtener el suero. Las muestras se congelaron a -20°C hasta su traslado al laboratorio en recipientes de poliestireno expandido y hielo molido para su mejor conservación.

Las determinaciones se llevaron a cabo por métodos espectrofotométricos utilizando kits diagnósticos: Proteínas Totales por el método del Biuret; Albúminas por el método colorimétrico de Verde de Bromocresol; Urea por el método de la ureasa Glucosa por el método de Trinder enzimático; Lípidos totales por método de la Vainillina; Triglicéridos por Quinoneína; Colesterol por el método de 4-p-benzoquinona monofenazona; Calcio por Cresoltaleína Complexona; Fósforo por el método colorimétrico del complejo fosfomolibídico (Fiske-Subarow); Cloruros por el método colorimétrico del complejo Tiocianato; GOT y GPT por el método de Reitman y Freinkel; GGT por P-nitroanilina; FAS por el método colorimétrico AL-405 y LDH por Piruvato mas NADH. Para el caso de sodio y potasio se utilizó fotometría de llama.

El procesamiento estadístico de los datos se realizó por medio de un Análisis de Varianza (ANOVA) a un criterio con un diseño completamente aleatorio y el test de Scheffé de comparaciones múltiples como metodología post-Anova.

RESULTADOS

Los resultados de las diferentes determinaciones de bioquímica sanguínea en ambas especies, se presentan en la Tabla 1.

DISCUSIÓN

Sobre un total de 19 determinaciones realizadas en ambas especies de caimanes se encontró que algunos valores coinciden con datos publicados, pero en otros casos difieren.

En el caso de las proteínas totales, albúminas y globulinas en ambas especies, los valores encontrados no ofrecieron diferencias significativas con los publicados por otros autores que trabajaron con diferentes especies de crocodilidos, como *Alligator mississippiensis* (DESSAUER, 1982; DE SMETT, 1978a) y rincocéfalidos (DESSER, 1978), mientras que son comparativamente más altos que los valores obtenidos por DE SMETT (1978b),

cuantificados por el mismo método utilizado en este trabajo con *Caiman crocodylus* y *Caiman latirostris* y mayores que los publicados para crocodilidos asiáticos o africanos (DE SMETT, 1978b), así como también mayores que los obtenidos para varias especies de reptiles (DESAUER, 1982). Sin embargo, los valores obtenidos son a su vez menores que los publicados para *Crocodylus moreletti* (SIGLER, 1991) y que los obtenidos en ofidios (TROIANO *et al.*, 1995) y quelonios (RECAV *et al.*, 1993).

La comparación entre los valores de proteínas totales y globulinas en ambas especies no es estadísticamente significativa mientras que la concentración de albúminas es mayor en *Caiman crocodylus jacare* ($p < 0.05$) que en *Caiman latirostris*.

Tabla 1.- Bioquímica sanguínea de *Caiman latirostris* y *Caiman crocodylus jacare*. *Unidades Expresadas según el Sistema Internacional de Medidas (Doxey, 1977).

Table 1.- Blood biochemical data of *Caiman latirostris* and *C. crocodylus jacare*. *Units expressed according to IUS (Doxey, 1977).

| Determinación | <i>C. latirostris</i> (n:80) | <i>C.c.jacare</i> (n:80) |
|------------------------|---------------------------------|-----------------------------|
| Proteínas Totales(g/l) | 5.76 ± 1.24 | 5.61 ± 2.45 |
| Albuminas(g/l) | 2.31 ± 1.57 | 2.58 ± 1.35 |
| Globulinas(g/l) | 3.07 ± 1.03 | 2.30 ± 1.81 |
| Creatinina(mMol/l) | 4.12 ± 2.73 | 5.50 ± 1.75 |
| Urea(mMol/l) | 7.75 ± 2.61 | 10.20 ± 1.24 |
| Glucosa(mMol/l) | 98.80 ± 17.09 | 77.80 ± 10.76 |
| Lípidos Totales(g/l) | 6.80 ± 3.90 | 8.60 ± 2.54 |
| Triglicéridos(mMol/l) | 1.98 ± 0.56 | 1.45 ± 0.6 |
| Colesterol(mMol/l) | 6.83 ± 5.37 | 7.95 ± 1.42 |
| Calcio(mMol/l) | 9.63 ± 1.37 | 7.03 ± 2.26 |
| Fósforo(mMol/l) | 5.08 ± 3.32 | 4.27 ± 1.19 |
| Potasio(mMol/l) | 4.02 ± 2.44 | 4.38 ± 2 |
| Sodio(mMol/l) | 109.6 ± 17.97 | 114.3 ± 19.89 |
| Cloro(mMol/l) | 106.8 ± 13.08 | 122.3 ± 38.96 |
| G.O.T.(A.S.T.)(U.I./l) | 138.5 ± 21.30 | 135.5 ± 22.49 |
| G.P.T.(A.L.T.)(U.I./l) | 18 ± 10.55 | 14.26 ± 5.86 |
| G.G.T.(U.I./l) | 16.33 ± 3.45 | 15.49 ± 3.47 |
| F.A.S.(U.I./l) | 30.60 ± 8.76 | 105 ± 59.82 |
| L.D.H.(U.I./l) | 1348 ± 164.6 | 1911 ± 334 |

Si consideramos los valores de otros componentes del perfil bioquímico, como las concentraciones de creatinina y urea, indicadores de la función excretora renal, son similares a los hallados en *Crocodylus moreletti* (SIGLER, 1991), pero más altos que los halla-

dos por otros autores en quelonios (ROSSKOPF *et al.*, 1982), ofidios (ROSSKOPF *et al.*, 1982; CHIODINI *et al.*, 1982; TROIANO *et al.*, 1995) y Saurios (ZAFARONITIS y KALAS, 1960). La metodología analítica fue, en todos los casos, idéntica a la utilizada en este trabajo. La comparación de estos valores entre ambas especies muestra que su diferencia no es estadísticamente significativa.

Los valores de glucosa sanguínea se encuentran dentro del rango descrito por varios autores para crocodilidos (DESSAUER, 1982; SIGLER, 1991) y otros reptiles (OTIS, 1973; ROSSKOPF, 1982; CHIODINI, 1982).

Para el caso particular de los triglicéridos y el colesterol los valores de colesterol total hallados son similares a los descritos para *A. mississippiensis* (DESSAUER, 1982), pero muy diferentes a los hallados por otros autores (TOURN, *et al.*, 1993) en *Caiman latirostris*, mientras que los triglicéridos se encuentran dentro de los rangos de variación descritos para otros reptiles como quelonios (RECAV *et al.*, 1993) y ofidios (CHIODINI & SUNDBERG, 1982; TROIANO *et al.*, 1995).

Tampoco se hallan diferencias significativas entre ambas especies con respecto a los valores de colesterol total, lípidos totales y triglicéridos.

Considerando los niveles séricos de calcio, éstos se encuentran dentro del rango descrito para otros reptiles, por ejemplo quelonios y ofidios (ROSSKOPF *et al.*, 1982), pero son más elevados que los descritos por diferentes autores en reptiles (DESSAUER, 1982), si bien la bibliografía consultada no aclara el número de animales o si eran de cautividad o libertad, lo cual nos impide hacer más inferencias. Se observan diferencias entre ambas especies ya que *Caiman latirostris* posee niveles de calcio sérico mayores que *C. crocodylus jacare* ($p < 0.01$).

Los valores de fósforo sérico, potasio, sodio y cloro están dentro del rango descrito para varias especies de reptiles, incluidos crocodilidos como *A. mississippiensis* y *Crocodylus acutus* (DESSAUER, 1982), ofidios (CHIODINI, *et al.*, 1982; TROIANO *et al.*, 1995), quelonios (RECAV *et al.*, 1993; ROSSKOPF *et al.*, 1982) y Saurios (ZAFARONITIS & KALAS, 1960). La concentración sérica de cloruros es mayor en *Caiman crocodylus jacare* que en *C. latirostris* ($p < 0.01$).

Con respecto a las enzimas séricas analizadas, los valores de G.O.T. hallados son similares a los descritos para *Crocodylus*

porosus (MAC INERMEY, 1994) y mayores que los encontrados en ofidios (OTIS, 1973; ROSSKOPF, 1982).

La enzima G.P.T. o A.L.T. es ligeramente inferior a los valores hallados en *C. porosus* (MAC INERMEY, 1994) y más alta si se la compara con la hallada en algunas especies de ofidios (OTIS, 1973). No se observan diferencias significativas entre ambas especies.

Los valores de Fosfatasa Alcalina Sérica y de Láctico Deshidrogenasa se encuentran dentro del límite de los valores hallados en crocodilidos (MAC INERMEY, 1994), ofidios (CHIODINI *et al.*, 1982; TROIANO *et al.*, 1995; ROSSKOPF, 1982) y quelonios (RECAV *et al.*, 1993; ROSSKOPF, 1982). *Caiman crocodylus jacare* posee mayor concentración de L.D.H. que *Caiman latirostris* ($p < 0.01$).

Como conclusión podemos decir que los valores hallados en estas especies presentan en algunos casos con los previamente publicados y existen diferencias significativas entre los componentes séricos (Albúminas, FAS, LDH, Calcio y Cloruros) deben ser estudiados en un futuro con mayor detenimiento a fin de entender el por qué de la variación observada. Restan también por analizar otras variables capaces de influir en los valores de este perfil bioquímico, fundamentalmente la temperatura ambiente, la edad, el sexo y la dieta, así como las distintas enfermedades que causan alteraciones en estos perfiles.

Agradecimientos

Agradezco al Sr. Norberto Serenelli por permitirnos el libre acceso a su criadero y a los animales.

REFERENCIAS

- COULSON, R.A. & HERNANDEZ, T. (1953): Glucose Studies in Crocodylia. *Endocrinology*, 53:311-320.
- CHIODINI, R. & SUNDBERG, J. (1982): Blood Chemical Values of the Common Boa constrictor. *Am.J. of Vet.Res.* 43(9):1701-1702.
- DE SMET, W.H. (1978a): The Total Protein Content in the Blood Serum of Vertebrates. *Acta Zool.et Path.Antverpiensia*, 70:35-56.
- DE SMET, W.H. (1978b): Study of the Serum Albumin and Globulin of the Vertebrates. *Acta Zool.et Path.Antverpiensia*, 70:57-83.
- DESSAUER, H. (1982): Chemistry of the Reptilian Blood, pp.8-49. In: Carl Gans

- (Ed) *Biology of the Reptilia*. Vol.3. Academic Press - New York.
- DESSER, S.S.(1978): Morphological, Citochemical and Biochemical Observations on the blood of the Tuatara *Sphenodon punctatus*. *New Zeal.J. of Zool.* 5:503 - 508.
- DOXEY, D.L. (1977): SI Units .The New Method of Recording Laboratory Results for Diagnostic Purpose. *The Veterinary Record*,(100):555-556
- KAPLAN, H. (1968): Techniques of Collection in Ectothermic of Body Fluids, Excreta and Vital Products for Laboratory Examination. *Lab.An.Care*,18(2):131-142.
- MAC INERMEY. (1994): Liver Enzymes and Pathology in Runt Crocodiles (*Crocodylus porosus*). *Proceedings of the Annual Meeting of the Association of Reptilian and Amphibian Veterinarians*: 57-58.
- OTIS, V.S. (1973): Hemocytological and Serum Chemistry Parameters of the African Puff Adder, *Bitis arietans*. *Herpetologica*, 29(2):110-116.
- RECAV, Y.; DAUTH, J.; DREYER, M.J. & FIELDEN, L. (1993): Selected Biochemical Parameters in Captive Mountain Tortoises (*Geochelone pardalis*) *Journal of South Afr.Vet.Ass.*, 64 (1):35-36.
- ROSSKOPF, W.(1982): Normal Hemogram and Blood Chemistry Values for California Desert Tortoises. *V.M./S.A.C.*,1:185-187.
- ROSSKOPF, W.; WOERPEL, R. & YANOFF, S. (1982): Normal Hemogram and Blood Chemistry Values for Boa Constrictor and Pythons. *V.M./S.A.C.*:822-823.
- SIGLER, L.(1991): Constantes Fisiológicas y Valores Hemáticos de Cocodrilianos Mexicanos en Cautividad en los Estados de Chiapas, Quintana Roo y Yucatán. *Vet. Mexicana*, 22(1):99-101.
- TOURN, S., IMHOFF, A., COSTA, M, VON FINCK, M. & LARRIERA, A. (1993): Colecta de Sangre y Procesamiento de muestras en *Caiman latirostris*. pp:25-30. *Memorias del IV Workshop sobre Conservación y Manejo del Yacare Otero Caiman latirostris. "La Región"* Fundación Banco Bica-Santo Tomé, Santa Fe .
- TROIANO, J.C., ALTHAUS, R.L., MALINSKAS, G. & JUAN R. (1995): Valores de los Principales Parámetros de Bioquímica Sanguínea de *Eunectes notaeus* (Ophidia - Boidae). *FACENA*.11: 51-55.
- ZAFARONITIS, T. & KALAS, H. (1960): Some Hematologic and Biochemical Finding in *Heloderma horridum*, the Mexican Beaded Lizard. *Copeia*, 3:240-241.

Recibido: 11/12/96

Aceptado: 26/07/97

Anexo

Abreviaturas Utilizadas: G.O.T. (A.S.T.) (Glutámico Oxalacético Transaminasa- Aspartato Amino Transferasa); G.P.T. (A.L.T.) (Glutámico Piruvico Transaminasa - Alanino Amino Transferasa); G.G.T.(Gamma Glutamil Transpeptidasa); F.A.S. (Fosfatasa Alcalina Serica); L.D.H.(Láctico Deshidrogenasa) U.I. (Unidades Internacionales).

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

LUIS F. LÓPEZ-JURADO¹, JOSÉ A. MATEO² & CLAUDE P. GUILLAUME³

¹Departamento de Biología, Universidad de Las Palmas de Gran Canaria, Campus de Tafira, 35017 Las Palmas, Islas Canarias, España.

²Estación Biológica de Doñana, Apartado 1056, 41080 Sevilla, España.

³Laboratoire de Biogéographie et Ecologie des Vertébrés, E.P.H.E., U.M.II, Place Eugène Bataillon, 34095 Montpellier Cedex 5, Francia.

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

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

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

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

INTRODUCCIÓN

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

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

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

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

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

Tabla 1: Esquema de la evolución de la nomenclatura en el complejo *Gallotia galloti* desde 1839 hasta nuestros días.

Table 1: Schematic history of the nomenclatural evolution of the *Gallotia galloti* complex since 1839 until nowadays.

| | | Tenerife | Anaga de Fuent | La Palma | Gomera | El Hierro |
|----------------------|-------|---|--|---------------------|---------------------------|-----------------------|
| Lehrs | 1914 | <i>L. galloti</i> | ----- | ----- | ----- | <i>L. caesaris</i> |
| Boettger & Müller | 1914 | <i>L. g. galloti</i> | ----- | <i>L. g. palmae</i> | <i>L. g. gomerae</i> | <i>L. g. caesaris</i> |
| Boulenger, | 1920 | <i>L. g. galloti</i> | ----- | <i>L. g. palmae</i> | <i>L. c. gomerae</i> | <i>L. c. caesaris</i> |
| Mertens, | 1934 | <i>L. g. galloti</i> | ----- | <i>L. g. palmae</i> | <i>L. g. gomerae</i> | <i>L. g. caesaris</i> |
| Arnold | 1973 | | separación de <i>Lacerta</i> en un nuevo género: <i>Gallotia</i> | | | |
| Bischoff | 1982 | Sur de la isla: <i>G. g. galloti</i> | ----- | <i>G. g. palmae</i> | <i>G. g. gomerae</i> | <i>G. g. caesaris</i> |
| | | Norte de la isla: <i>G. g. eisentrauti</i> | | | | |
| Martín | 1985 | | <i>G. g. insulanagae</i> | | | |
| Thorpe <i>et al.</i> | 1993b | | ← <i>G. g. galloti</i> → | | ← <i>G. g. caesaris</i> → | |

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

MATERIAL Y MÉTODOS

Electroforesis de proteínas

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

Las electroforesis han sido realizadas sobre gel de poliacrilamida con muestras de sangre y extractos de hígado. Se han podido interpretar correctamente treinta loci, de los que 18 eran polimórficos (Tabla 2). A partir de las frecuencias alélicas (Tabla 3) se han calculado las distancias genéticas medias de Nei (D_N) (NEI, 1975) entre poblaciones y subespecies (Tabla 4a). Estos valores de D_N entre pares han permitido construir dos árboles diferentes: (1) un dendrograma (UPGMA) (Figura 2a), para el que se ha calculado el error en los nodos (NEI *et al.*, 1985), y sobre el que hemos añadido en trazo fino y a modo comparativo las ramas correspondientes a otras especies del género *Gallotia* (*G. atlanti-*

ca y *G. stehlini*), siguiendo los resultados de LÓPEZ-JURADO *et al.* (1987) y obtenidos a partir de un estudio realizado con los mismos loci; y (2) un árbol filogenético construido según el método de "neighbor-joining" (SAITOU & NEI, 1987). Para una mejor visua-

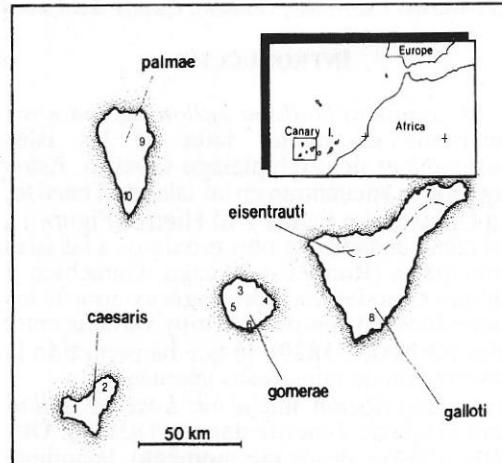


Figura 1.- Origen geográfico de las poblaciones muestreadas: Isla de El Hierro: 1. Frontera (24 individuos), 2. Sabinosa (5 ind.); Isla de La Gomera: 3. Hermigua (11 ind.), 4. Puntallana (28 ind.), 5. Valle Gran Rey (9 ind.), 6. Playa Santiago (16 ind.); Isla de Tenerife: 7. Bajamar (33 ind.), 8. Médano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

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

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

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

| Loci | nº de alelos | Nº ECN | Técnica |
|------|-----------------|--------|-----------------------|
| 1 | <i>LDH-1</i> | (1) | 1.1.1.27 [1, 2, 3, 4] |
| 2 | <i>LDH-2</i> | (2) | " " |
| 3 | <i>MDH-1</i> | (2) | 1.1.1.37 [4] |
| 4 | <i>MDH-2</i> | (2) | " " |
| 5 | <i>PGD</i> | (2) | 1.1.1.43 [3] |
| 6 | <i>GDH</i> | (4) | 1.1.1.47 [1, 2] |
| 7 | <i>ME-1</i> | (1) | 1.1.1.40 [4] |
| 8 | <i>ME-2</i> | (3) | " " |
| 9 | <i>ICD-1</i> | (1) | 1.1.1.42 [1, 2, 3, 4] |
| 10 | <i>ICD-2</i> | (1) | " " |
| 11 | <i>DIA-1</i> | (4) | 1.6.4.3 [3] |
| 12 | <i>DIA-2</i> | (3) | 1.6.4.3 [3] |
| 13 | <i>CAT</i> | (2) | 1.11.1.6 [1, 2] |
| 14 | <i>SOD-1</i> | (1) | 1.15.1.1 [1, 2, 3] |
| 15 | <i>SOD-2</i> | (1) | " " |
| 16 | <i>ATA-1</i> | (1) | 2.6.1.1 [1, 2, 3] |
| 17 | <i>ATA-2</i> | (1) | " " |
| 18 | <i>GPT-1</i> | (1) | 2.6.1.2 [1, 2, 3] |
| 19 | <i>ES-1</i> | (2) | 3.1.1.1 [1, 2] |
| 20 | <i>ES-2</i> | (3) | " " |
| 21 | <i>ES-3</i> | (2) | " " |
| 22 | <i>ES-4</i> | (4) | " " |
| 23 | <i>ES-5</i> | (6) | " " |
| 24 | <i>a-Chol</i> | S (6) | 3.1.1.7 [1, 2] |
| 25 | <i>b-Chol</i> | S (2) | 3.1.1.8 [1, 2] |
| 26 | <i>ALP</i> | (1) | 3.1.3.1 [1, 2] |
| 27 | <i>FH</i> | (1) | 4.2.1.2 [1, 2] |
| 28 | <i>Hb</i> | S (1) | — [1, 2, 3] |
| 29 | <i>CA</i> | (4) | — [2] |
| 30 | <i>Albúmina</i> | S (5) | — [1, 2] |

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

También se ha estudiado mediante la

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

Hibridación en cautividad

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

RESULTADOS

Electroforesis de proteínas

Las frecuencias alélicas por subespecie de los loci polimórficos y las tasas de heterocigosisidad media calculada (\pm errores) (FERGUSON, 1980) figuran en la Tabla 3.

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

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

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

| Especie | <i>G. caesaris</i> | | | <i>G. galloti</i> | | |
|---------------|--------------------|----------------------------|-------------------|-------------------|-------------------|------------------------------|
| | Origen (Islas) | Hierro | Gomera | Tenerife | | La Palma |
| | | CAE | GOM | EIS | GAL | PAL |
| Loci y alelos | | n = 20 | n = 64 | n = 33 | n = 32 | n = 45 |
| 1 | <i>LDH-2</i> | a b | 1.00 0.32 | 0.68 1.00 | - 1.00 | - 1.00 |
| 2 | <i>MDH-1</i> | a b | 1.00 - | 0.90 0.10 | - 1.00 | - 1.00 |
| 3 | <i>MDH-2</i> | a b | 1.00 - | 1.00 - | * * | - - |
| 4 | <i>ME-2</i> | a b c | 1.00 0.09 - | 0.91 1.00 - | - 1.00 - | - 0.97 0.03 |
| 5 | <i>PGD</i> | a b | 1.00 - | 1.00 - | 0.53 0.47 | 1.00 - |
| 6 | <i>GDH</i> | a b c d | 0.86 0.14 - | 1.00 - | 1.00 - | 0.89 0.06 0.05 |
| 7 | <i>DIA-1</i> | a b c d | 1.00 - | 1.00 - | 0.59 - | 0.59 0.30 0.11 0.41 |
| 8 | <i>DIA-2</i> | a b c | 0.67 0.33 - | 0.97 0.03 - | 1.00 - | 1.00 - |
| 9 | <i>CAT</i> | a b | 1.00 - | 1.00 - | 1.00 - | 1.00 0.01 |
| 10 | <i>ES-1</i> | a b | 1.00 - | 1.00 - | 1.00 - | 1.00 |
| 11 | <i>ES-2</i> | a b c | 0.86 0.14 - | 0.93 0.07 - | 0.65 0.35 - | 0.92 0.08 - |
| 12 | <i>ES-3</i> | a b | 0.40 0.60 | 0.95 0.05 | 0.58 0.42 | 0.61 0.39 |
| 13 | <i>ES-4</i> | a b c d | 0.91 - | 1.00 - | - 0.83 0.17 | 0.09 - |
| 14 | <i>ES-5</i> | a b c d e f | 0.96 - | 1.00 - | 0.94 - | - 0.98 0.06 - |
| | | | | | 0.02 | 0.02 |

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

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

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

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

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

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

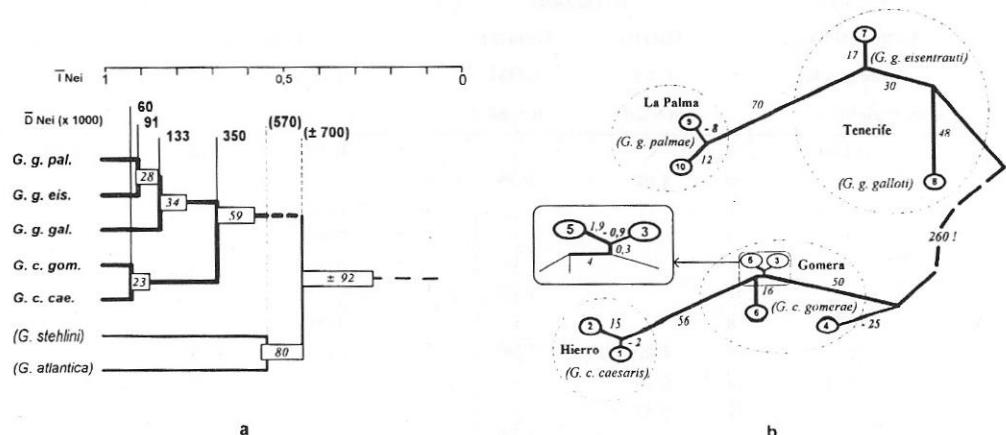


Figura 2.- a : Dendrograma UPGMA construido a partir de las distancias de Nei (D_{NeI}). Trazo grueso: relaciones entre las cinco subespecies estudiadas en este trabajo; trazo fino: relación de las especies estudiadas con otras especies del género, según LOPEZ JURADO *et al.* (1987) (el número de individuos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

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

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

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

complejo.

Hibridación en cautividad

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

En los dos primeros territorios el número de puestas y de huevos fue sensiblemente superior al del terrario con hembras de Tenerife y machos de La Gomera (ANOVA: $F_{2,6} = 185.9^{**}$). También se detectaron diferencias significativas en sus respectivas tasas de eclosión previamente transformadas

Tabla 4: a- Valores de las distancias genéticas medias de Nei (D_N) entre las diferentes poblaciones muestreadas. Se han subrayado los mayores valores intraisulares (subrayado simple: intrasubespecífica ; subr. doble: intersubespecífica). b- Sobre la diagonal, valores de la varianza de D_N (NEI *et al.*, 1985) entre pares de las cinco subespecies estudiadas. Debajo de la diagonal se indican los valores de D_N entre estas subespecies y, entre paréntesis, los valores de distancia evolutiva dados por THORPE *et al.* (1993a, 1993b). Todos los valores han sido multiplicados por 1000.

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

| | <i>G.g.caesaris</i> | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|------------------------|---------------------|---------------------|--------------------|------------------------|--------------------|-------------------|-------|-------|---|----|--------|--------|----------|----------|---|-------|-------|-------|-------|---|---|-------|-------|-------|-------|-------|---|---|-------|-------|-------|-------|-------|-------|---|---|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|---|---|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|---|----|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| | 1 | * | 2 | 0.013 | * | 3 | 0.057 | 0.074 | * | 4 | 0.084 | 0.101 | 0.019 | * | 5 | 0.056 | 0.076 | 0.001 | 0.022 | * | 6 | 0.070 | 0.088 | 0.021 | 0.045 | 0.022 | * | 7 | 0.398 | 0.409 | 0.374 | 0.298 | 0.377 | 0.404 | * | 8 | 0.387 | 0.399 | 0.361 | 0.283 | 0.387 | 0.387 | 0.093 | * | 9 | 0.447 | 0.473 | 0.419 | 0.353 | 0.424 | 0.421 | 0.089 | 0.166 | * | 10 | 0.471 | 0.498 | 0.440 | 0.374 | 0.446 | 0.442 | 0.099 | 0.181 | 0.004 |
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | Hierro | Gomera | Tenerife | La Palma | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>a</i> ▲ | <i>b</i> ▼ | <i>G.g.caesaris</i> | <i>G.g.gomerae</i> | <i>G.g.eisentrauti</i> | <i>G.g.galloti</i> | <i>G.g.palmae</i> | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>G.g.caesaris</i> | (1-2) | * | 45 | 125 | 130 | 141 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>G.g.gomerae</i> | (3-6) | 60(8-16) | * | 112 | 116 | 126 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>G.g.eisentrauti</i> | 7 | 388(41-55) | 320(31-46) | * | 58 | 56 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>G.g.galloti</i> | 8 | 411(38-55) | 341(28-32) | 95(15-9.2) | * | 79 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>G.g.palmae</i> | (9-10) | 467(33-53) | 388(24-44) | 91(6-12) | 171(8-18) | * | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |

(Arcocoseno del número de huevos eclosionados sobre el número total de huevos puestos), ya que si en los primeros casos siempre se superó el 90 %, en el tercero nunca se obtuvieron tasas por encima del 35 % (ANOVA de 1 vía entre cruces: $F_{2,6} = 382,3^{**}$).

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

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

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

DISCUSIÓN

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

Tabla 5: Resultados brutos obtenidos durante tres años de reproducción y cruzamiento entre linajes en cautividad.

Table 5: Results of three years breedings and crossbreedings in captivity.

| Hibridación | $\sigma G.c.gomerae$ | | | $\sigma G.g.galloti$ | | | $\sigma G.c.gomerae$ | | | $\sigma G.g.galloti$ | | |
|---------------------------|----------------------|------|----------------------|----------------------|------|----------------------|----------------------|------|----------------------|----------------------|------|----------------------|
| | $\sigma G.c.gomerae$ | x | $\sigma G.g.galloti$ |
| años | 1995 | 1996 | 1997 | 1995 | 1996 | 1997 | 1995 | 1996 | 1997 | 1995 | 1996 | 1997 |
| Nº de puestas | 38 | 38 | 35 | 31 | 28 | 29 | 9 | 11 | 11 | 0 | 0 | - |
| Nº de huevos puestos | 91 | 95 | 89 | 137 | 122 | 127 | 39 | 33 | 31 | - | - | - |
| Nº de huevos eclosionados | 86 | 92 | 89 | 128 | 113 | 124 | 12 | 9 | 7 | - | - | - |
| Porcentajes de éxito | 94.5 | 96.8 | 100 | 93.4 | 92.6 | 92.6 | 30.8 | 27.3 | 22.6 | 0 | 0 | - |

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

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

Entre los lacértidos una unidad de D_N corresponde aproximadamente a un periodo de tiempo comprendido entre 17.5 y 19 millones de años (MA) (BUSACK, 1986; GUILLAUME, 1989; MATEO *et al.*, 1996). Si consideramos que este calibrado del reloj molecular es también válido para el complejo *Gallotia galloti*, la separación de las dos estirpes debió tener lugar hace aproximadamente unos 7 u 8 MA, un momento en el que la mitad oriental

del archipiélago canario estaba formada sólo por tres islas de pequeño tamaño (La Gomera, el oeste de la actual isla de Tenerife, o isla de "Teno" y el noreste de Tenerife, o isla de "Anaga"), y ni La Palma, ni El Hierro habían emergido aún (ver ANGUITA & HERNAN, 1975).

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

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

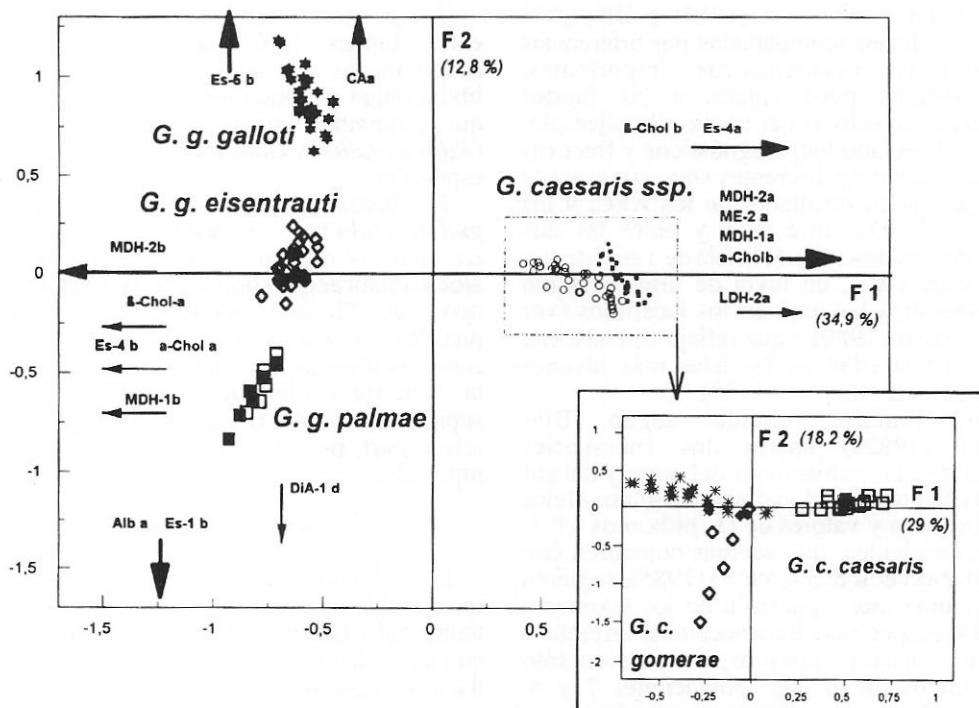


Figura 3.- Rectángulo grande: proyección sobre el plano principal (ejes F1-F2) de un análisis factorial de correspondencias de todos y cada uno de los individuos estudiados y de los alelos que más han contribuido a la formación de los ejes. El tamaño de las flechas corresponde al peso proporcional de cada alelo. Rectángulo pequeño: proyección de los individuos de la especie *Gallotia caesaris* sobre el plano principal (ejes F1-F2) de un análisis factorial de correspondencias. Los grupos subespecíficos han sido señalados en ambas partes de la figura; los símbolos diferencian dentro de una nube las diferentes poblaciones muestradas del mismo taxón.

Figure 3.- Great rectangle : Projection upon the principal plan of a factorial analysis of correspondences (axis F1-F2) of all the studied animals and of the most important alleles. The arrows size is proportionnal to the weight of each allele. Little rectangle : Projection upon the principal plan of a factorial analysis of correspondences (axes F1-F2) of the specimens of the species *Gallotia caesaris*. Subspecies are indicated on each side of the figure ; the different symbols correspond to the different sampled populations of the same taxon.

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

Nuestra interpretación en cuanto al número

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

Nuestros resultados muestran que, dentro de cada una de las dos especies, las diferencias geográficas en la morfología de los lagartos

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

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

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

CONCLUSIONES

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

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

Hierro y La Gomera.

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

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

Agradecimientos

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

REFERENCIAS

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

- BISCHOFF, W. (1982b): Zur frage der Taxonomischen stellung europäischer und nordwestafrikanischer Perleidechse (Sauria, Lacertidae, *Lacerta lepida*-gruppe). *Amphibia-Reptilia* 2:357-368.
- BOETTGER, C.R. & MÜLLER, L. (1914): Preliminary notes on the local races of some canarian lizards. *Ann. Mag. Nat. Hist.* 14 : 67-78.
- BOULENGER, G.A. (1920): *Monograph of the Lacertidae*. Vol. I. Trust. Brit. Mus. ed., London, 362 pp.
- BUSACK, S.D. (1986): Biogeographic analysis of the herpetofauna separated by the formation of the strait of Gibraltar. *National Geogr. Research*, 2:17-36.
- DAVIS, B.J. (1964): Disc electrophoresis II. Method and application to human serum proteins. *Ann. New -York Acad. Sci.*, 121:404-427.
- DUBOIS, A. (1984): Les spécimens-types de *Gallotia galloti* (Oudart, 1839) (Reptiles, Sauriens). *Bull. Soc. Linn. Lyon* 53 : 27-30.
- FERGUSON, A. (1980): *Biochemical systematics and evolution*. Blackie, Glasgow and London. 194pp.
- GONZÁLEZ, P.; PINTO, F.; NOGALES, M.; JIMÉNEZ-ASENSIO, J.; HERNÁNDEZ, M. & CABRERA, V.M. (1996): Phylogenetic relationships of the Canary Islands endemic lizard genus *Gallotia* (Sauria:Lacertidae), inferred from mitochondrial DNA sequences. *Mol. Phylog. Evol.*, 6(1):63-71.
- GUILLAUME, Cl.P. (1989): Utilisation de quelques techniques récentes, non morphologiques, en systématique et phylogénie des amphibiens et des reptiles : quelques exemples. 2^a parte. *Bull. Soc. herp. Fr.*, 50:19-42.
- GUILLAUME CL.P. & LANZA, B. (1982): Comparaison electrophorétique de quelques espèces de Lacertidés Méditerranéens, *Genera Podarcis* et "Archeolacerta". *Amphibia-Reptilia*, 4:361-375.
- HAMES, B.D. & RICKWOOD, D. (1981): *Gel electrophoresis of proteins: a practical approach*. IRL Press Ltd. ed., London.
- HARRIS, H. & HOPCKINSON, D.A. (1977): *Handbook of enzyme electrophoresis in Human Genetics*. Elsevier ed., Amsterdam.
- LEBRETON, J.D.; ROUX, M.; BANCO, G. & BACOU, A.M. (1990): "BIOMECHO"® - Progiciel bajo DOS, Versión 4.2 CEFE, CNRS, Montpellier.
- LEHRS, P. (1914): *Lacerta caesaris* sp. n.
- Abstr. Proc. zool. Soc. London*, 134:41.
- LÓPEZ-JURADO, L.F.; GONZÁLEZ, P. & JIMENEZ-ASENSIO, J. (1987). *Modelos de Evolución de los reptiles del archipiélago canario. Diferenciación genética, bioquímica y ecológica durante los procesos de especiación*. Proyecto 47.3.9.84 Gob. Aut. Canarias: 1-175. Las Palmas de Gran Canaria.
- LÓPEZ-JURADO L.F. & MATEO, J.A. (1995). Origin, colonization, adaptive radiation, intraisular evolution and species substitution processes in the fossil and living lizards of the Canary Islands. In LLORENTES *et al.* (Ed.). *Sciencia Herpetologica*, pp: 81-91. Barcelona.
- MARTÍN, A. (1985): Los lagartos de los roques del norte de Tenerife. *Bonn. zool. Beitr.*, 36:517-528.
- MATEO, J.A.; LÓPEZ-JURADO, L.F. & GUILLAUME, Cl.P. (1996). Proteic and morphological variations in Ocellated lizards (Lacertidae): the evolutive process of a complex of species across the Strait of Gibraltar. *C.R Acad. Sc., Sc. Vie*, 319:737-746.
- MAYER W. & TIEDEMANN, F. (1982): Chemotaxonomical investigations in the collective genus *Lacerta* (Lacertidae; Sauria) by means of protein electrophoresis. *Amphibia-Reptilia*, 2:349-355.
- MAYER W. & BISCHOFF, W. (1991): Artbildung auf inseln: Theorie zur evolution der Eidechsen der Gattung *Gallotia* (Reptilia, Lacertidae). Anhand albumin-inmunolischer analyzen und geologischer daten zur entstehungs-geschichte def Kanarischen Archipel. *Mitt. zool. Mus. Berlin*, 67 (1): 69-79.
- MERTENS, R. (1934): Die Inseln Reptilien, ihre Ausbreitung, Variation und Artbildung. *Zoologica*, Stuttgart 32 : 1-209.
- MERTENS, R. (1956): Über Reptilienbastarde, II. *Senck. Biol.* 37; 383-394.
- NEI, M. (1975): *Molecular Population Genetics and Evolution*. American Elsevier ed., Amsterdam, 288 pp.
- NEI, M.; STEPHENS J.C. & SAITOU N. (1985): Methods for computing the standard errors of branching points in an evolutionary tree and their applications to molecular data from humans and apes. *Mol. Biol. Evol.*, 2:66-85.
- ORSTEIN, L. (1964): Disc electrophoresis I.

- Background and theory. *Ann. New York Acad. Sci.*, 121:321-403.
- OUDART, P. (1839): Zoologie. Reptiles. Tabla única. In: Webb y Berthelot (1835-1850), *Zoologie*, Vol. 2, 2^a parte, 1 tabla.
- PASTEUR, G. & SALVIDIO, S. (1985): Notes on ecological genetics of *Gallotia galloti* populations from Tenerife. *Bonn zool. Beitr.*, 36:553-556.
- SAITOU, N. & NEI, M. (1987): The neighbor-joining method:a new method for reconstructing phylogenetic trees. *Mol. Biol. Evol.*, 4:406-425.
- THORPE, R.S. (1985): Alternative hypotheses for the causation of geographic variation in the western Canary Island lizard *Gallotia galloti*. *Bonn. zool. Beitr.*, 36 : 533-539.
- THORPE, R.S.; MCGREGOR, D. & CUMMING, A.M. (1993a): Molecular phylogeny of the Canary Islands lacertids (*Gallotia*): mitochondrial DNA restriction fragment divergence in relation to sequence divergence and geological time. *J. evol. Biol.*, 6:725-735.
- THORPE, R.S.; MCGREGOR, D. & CUMMING, A.M. (1993b): Population evolution of Western Canary Island lizards (*Gallotia galloti*):4-base endonuclease restriction fragment length polymorphisms of mitochondrial DNA. *Biol. J. Linn. Soc.*, 49:219-227.
- THORPE, R.S.; MCGREGOR, D.; CUMMING, A.M. & JORDAN, W.C. (1994): DNA evolution and colonization sequence of island lizards in relation to geological history:MTDNA RFLP, Cytochrome B, cytochrome oxidase, 12S rRNA Sequence, and nuclear RAPD analysis. *Evolution*, 48(2):230-240.

Recibido: 08/04/97

Aceptado: 29/09/97

Identification of some Iberian lacertids using skull characters

FABIOLA BARAHONA¹ & LUIS JAVIER BARBADILLO²

¹Department of Anatomy and Developmental Biology, University College London, Rockefeller Building, University Street, London WC1E 6JJ, UK.

²Departamento de Biología, (Unidad de Paleontología), Universidad Autónoma de Madrid, E-28049 Madrid, Spain.

Abstract: We carried out a morphometric study of the skull throughout postnatal ontogeny in 14 species of Iberian lacertid lizards belonging to the genera *Acanthodactylus*, *Algyroides*, *Psammodromus*, *Podarcis*, *Zootoca*, *Timon* and *Lacerta s. latu* with the aim of elaborating a key of identification for the studied species. A total of sixty one characters showing interspecific variation are identified. The characters are defined in articulated and disarticulated skulls.

Key words: Squamata, Lacertidae, morphology, skull, key.

Resumen: Identificación de algunos lacértidos ibéricos utilizando caracteres craneales.- Hemos realizado un estudio morfométrico del cráneo a lo largo de la ontogenia postnatal en 14 especies de lacértidos ibéricos pertenecientes a los géneros *Acanthodactylus*, *Algyroides*, *Psammodromus*, *Podarcis*, *Zootoca*, *Timon* y *Lacerta s. latu* con el objetivo de elaborar una clave de identificación de las especies estudiadas. Se han identificado un total de sesenta y un caracteres variables interespecíficamente. Los caracteres son definidos en cráneos articulados y desarticulados.

Palabras clave: Squamata, Lacertidae, morfología, cráneo, clave.

INTRODUCTION

The comparative osteology and intraspecific variation of recent lacertids has been poorly studied. This situation has made osteological identification of this group difficult (SANCHIZ, 1987, 1991; SANZ & SANCHIZ, 1980; BARBADILLO, 1989); in systematic classification, few osteological characters have been used (BOULENGER, 1887, 1920, 1921; SCHREIBER, 1912, ARNOLD, 1973, 1983, 1989a, 1989b, 1991, 1997) and there has been a lack of rigour in the taxonomic determination of Plio-Pleistocene taxa.

Within Lacertidae, different aspects of cranial anatomy have been treated unevenly. Thus, the development of the osteocranum has been studied less than that of the chondrocranium, while anatomical studies have either focused on particular regions or concern the general architecture of the cranium in a few adult individuals with little consideration of intraspecific variation (BARBADILLO, 1989; BARAHONA & BARBADILLO, 1991). Anatomical studies have been carried out on adult articulated skulls of *Lacerta viridis* (BOJANUS, 1821; PARKER, 1879; GAUPP, 1906), *Gallotia simonyi* (BOULENGER, 1891), *Gallotia stehlini* (SIEBENROCK, 1894), *Lacerta agilis* and *Zootoca vivipara* (PARKER, 1879; GAUPP, 1900; GOODRICH, 1930), *Lacerta jacksoni* (DEGEN, 1911), *Acanthodactylus* and *Eremias* (EL

TOUBI & SOLIMAN, 1967); on the development of the chondrocranium and, in some cases, the embryonic dermatocranum in *Lacerta agilis*, *Lacerta viridis*, *Zootoca vivipara*, *Podarcis sicula* and *Acanthodactylus boskiana* (PARKER, 1879; KAMAL & ABDEEN, 1972; RIEPPEL, 1976, 1977, 1992, 1994); on some cranial structures for taxonomic/systematic purposes or in comparison of some or all lacertids (MÉHELY, 1910; SÄVE-SÖDERBERGH, 1946; BELLAIRS & BOYD, 1950; KLEMMER, 1957; DUVDEVANI, 1972; ARNOLD, 1973, 1983, 1989a, 1989b, 1991, 1997; RIEPPEL, 1984, 1987; PÉREZ MELLADO *et al.*, 1993); and on cranial kinesis in a small group of taxa (FRAZZETTA, 1962; IORDANSKY, 1966; SIMONETTA, 1963).

The aim of this paper is to present an identification key of some of the Iberian lacertids using morphological cranial characters.

MATERIALS AND METHODS

A total of 684 dry and cleared/stained skulls of Iberian lacertid species were prepared and analysed. The material included specimens of *Acanthodactylus erythrurus*, *Algyroides marchi*, *Psammodromus algirus*, *Psammodromus hispanicus*, *Timon lepidus* (=*Lacerta lepida*) (MAYER & BISCHOFF, 1996), *Lacerta bilineata* (=*Lacerta viridis*) (AMANN *et al.*, 1997), *Lacerta schreiberi*, *Zootoca vivipara* (=*Lacerta vivipara*) (MAYER & BISCHOFF, 1996), *Lacerta monticola*, *L. cyreni* (=*L. monticola cyreni*)

Table 1: Measurement of the pileus length (PL) from tip of skull to occipital scale and determined to the accuracy of 0.5mm (**no**= number of individuals, \bar{x} = average, s^2 = variance, **min**= minimum, **max**= maximum).
Tabla 1: Medidas de la longitud del píleo (PL), tomadas desde el extremo del morro hasta la escama occipital con una precisión de 0.05mm. (**no**= número de ejemplares, \bar{x} = media, s^2 = varianza, **min**= mínimo, **max**= máximo).

| Species | σ | \bar{x}, s^2 | σ | \bar{x}, s^2 | σ | \bar{x}, s^2 | σ | \bar{x}, s^2 |
|-------------------------|----------|------------------------------|----------|------------------------------|----------|-----------------------------|----------|------------------------------|
| | no | min-max | no | min-max | no | min-max | no | min-max |
| <i>P. algirus</i> | 12 | 14.9, 10.77 (8.45-18.7) | 12 | 13.43, 4.27 (8.05-16.45) | 22 | 11.14, 13.65 (7.3-18.55) | 18 | 12.89, 9.94 (7.4-16.3) |
| <i>P. hispanicus</i> | 15 | 9.71, 0.66 (8.3-11) | 19 | 9.28, 0.47 (7.45-10.4) | 25 | 8.33, 1.54 (6.6-10.5) | 22 | 7.9, 1.66 (6.27-11) |
| <i>A. erythrurus</i> | 15 | 13.1, 9.79 (8-17.17) | 12 | 12.4, 8.57 (9-15.85) | 13 | 13.15, 11.68 (8.2-17.35) | 14 | 13.9, 6.24 (9-16.5) |
| <i>A. marchi</i> | 15 | 10.54, 1.12 (7.6-11.75) | 9 | 9.64, 0.51 (8.4-10.5) | 12 | 9.95, 2.31 (6.55-11.45) | 7 | 8.50, 2.41 (6.6-10.7) |
| <i>P. hispanica</i> | 15 | 11.04, 3.06 (8.25-13.4) | 18 | 9.94, 1.62 (6.95-11.5) | 19 | 10.98, 7.17 (7-14.75) | 9 | 9.97, 4.94 (8.2-15.5) |
| <i>P. muralis</i> | 18 | 13.13, 3.65 (7.55-15.25) | 16 | 11.77, 1.92 (7.5-13.7) | 14 | 11.65, 16.43 (6.8-16.4) | 13 | 10.21, 6.19 (6.9-13.2) |
| <i>P. b. bocagei</i> | 6 | 13.01, 3.88 (10.03-15.25) | 4 | 12.01, 0.01 (12.15-12.45) | 15 | 12.01, 4.30 (7.8-15) | 9 | 10.43, 3.83 (6.8-12.45) |
| <i>P. b. carbonelli</i> | 13 | 10.43, 2.88 (8.5-12.7) | 2 | 8.65 (8.55-8.8) | 14 | 10.79, 2.41 (8.05-12.8) | 13 | 8.5, 2.04 (6.75-10.9) |
| <i>L. m. monticola</i> | 2 | 11.95 (8-15.9) | 2 | 14.25 (13.2-15.3) | 8 | 17.9, 1.17 (14.6-18.5) | 8 | 12.28, 10.4 (7.5-16.6) |
| <i>L. m. cantabrica</i> | 2 | 13.43 (13.4-13.46) | 2 | 9.88 (8.2-11.56) | 13 | 11.97, 14.58 (6.45-17) | 13 | 12.05, 12.08 (7.05-16.7) |
| <i>L. cyreni</i> | 10 | 15.9, 5.51 (10.7-18.1) | 8 | 13.59, 3.03 (9.9-15.4) | 16 | 12.58, 15.43 (6.3-18) | 20 | 12.2, 5.87 (6.6-15.35) |
| <i>L. bonnali</i> | 8 | 12.64, 0.39 (11.7-13.3) | 8 | 11.84, 0.64 (9.95-12.7) | 8 | 12.64, 0.05 (12.1-12.9) | 5 | 11.98 (11.5-12.3) |
| <i>L. bilineata</i> | 14 | 25.26, 33.46 (13.3-38) | 12 | 25.58, 36.95 (15.5-35) | 8 | 17.09, 39.06 (10.2-30.2) | 7 | 19.64, 13.27 (10.85-21.8) |
| <i>L. schreiberi</i> | 7 | 20.86, 25.66 (10.15-27.4) | 4 | 22.26, 9.32 (17-24.5) | 8 | 15.19, 31.37 (9.5-23.6) | 4 | 12.3, 31.11 (8.7-21.95) |
| <i>T. lepidus</i> | 15 | 37.46, 188.9 (15-60) | 11 | 27.26, 76.54 (13.45-39.5) | 9 | 25.21, 232.9 (12.2-54.8) | 4 | 1921 (11.3-33.55) |
| <i>Z. vivipara</i> | 14 | 9.09, 2.32 (6.5-11.2) | 12 | 9.70, 0.46 (7.84-10.35) | 10 | 9.19, 3.85 (6.2-11.6) | 20 | 8.8, 2.38 (5.8-11.45) |

(ARRIBAS, 1996), *Lacerta bonnali*, *Podarcis bocagei*, *Podarcis hispanica* and *Podarcis muralis*. In *L. monticola* and *P. bocagei* some of the subspecies described in the Iberian Peninsula has been included: *L. m. monticola*, *L. m. cantabrica*, *P. b. bocagei* and *P. b. carbonelli* (Table 1). The remaining species and subspecies of the Iberian Peninsula have

not been included in this study for various reasons: *Lacerta agilis* is not included as its populations are close to extinction; localised populations of *Podarcis sicula* are thought to have been introduced by humans; and examples of *L. aranica* and *L. aurelioli* (ARRIBAS, 1994; MAYER & ARRIBAS, 1996) were not available for study and have subsequently

changed taxonomic position. Hatchling through adults of both sexes were included for all species except in *L. bonnali* where only subadult and adult samples were available. Cleared and stained skeletons were prepared using the methods described in TAYLOR (1967) and ZUG & CROMBI (1970), and dry skeletons were prepared using bacterial cultures and dermestids. Measurements of individuals were taken with a calliper before their preparation and the illustrations were made by using a stereomicroscope equipped with a drawing tube. Scale bar in all drawings is 1 mm. Measurement of the bones were taken using a micrometer. The collection is held in the Department of Biology (Palaeontology), Universidad Autónoma de Madrid (Spain). Catalogue numbers for the specimens studied are: UAM.R.Ac1 - Ac54, UAM.R.Al.1-Al43, UAM.R.Ps1 -Ps64, UAM.R.Ph1-Ph81, UAM.R.K1-K39, UAM.R.Q1-Q41, UAM.R.S1-S23, UAM.R.Lv1-Lv56, UAM.R.Lm1-Lm104, UAM.R.Lb1-Lb29, UAM.R.Pb1-Pb76, UAM.R.H1-H56, UAM.R.M1-M61. Abbreviations are as follows: UAM.R, Universidad Autónoma de Madrid. Reptiles; Ac, *A. erythrurus*; Al, *A. marchi*; Ps, *P. algirus*; Ph, *P. hispanicus*; K, *T. lepidus*; Q, *L. bilineata*; S, *L. schreiberi*; Lv, *Z. vivipara*; Lmcy, *L. cyreni*; Lmm, *L. monticola monticola*; Lmc, *L. monticola cantabrica*; Lb, *L. bonnali*; Pbb, *P. bocagei bocagei*; Pbc, *P. bocagei carbonelli*; H, *P. hispanica*; M, *P. muralis*.

RESULTS

An understanding of intraspecific variation is very important. Species showing sexual dimorphism in the size and robustness of the head also show this dimorphism in the anatomy of the bones, but differences between the sexes do not include the presence/absence and morphology of the bones and their processes. The most common individual variations at the specific level are: in *Z. vivipara* the presence/absence of the lacrimal, of a fissure in the ventral crest of the premaxilla, and in the number of scleral ossicles (13 or 14); in *P. muralis* the posterodorsal process of the premaxilla can have both margins in parallel or can be leaf-shaped; in *P. algirus* and *P. hispanicus* the degree of fusion of the frontals; in *L. bonnali* and *L. monticola* the presence/absence of a well developed lappet on the quadrate; in *P.*

muralis, *P. bocagei*, *P. hispanica*, *L. monticola*, *L. cyreni*, *L. bonnali*, *P. algirus*, *P. hispanicus*, *A. marchi* and *A. erythrurus* the supratemporal fenestra is opened/closed; in some adults of *P. bocagei*, *A. erythrurus* and *A. marchi* the posterior tip of the postorbital curves and touches the parietal as opposed to the rest of the species which the postorbital never touches; in *A. erythrurus* the presence/absence of a contact between the posterolateral process of the premaxilla and the frontal; and in *A. erythrurus*, *L. m. monticola* and *L. m. cantabrica* the pineal foramen opened/closed. Other individual variations that occur in all species are: position of the posterior opening of the Vidian canal wholly within the sphenoid or on the suture between this bone and the prootic; presence/absence of an opening in the anterior wall of the orbit between the ventral processes of the prefrontal and frontal; the number and position of foramina for nerves and blood vessels; the morphology of the anterolateral processes of the frontals; the development of the marginal processes of the prootic and supratemporal; the number and form of structures that take place at articulations (frontoparietal suture, dorsal process of the maxilla, margin of the posterior process of the palatine). The most important intraspecific variations are related to ontogeny: appearance of new traits, transformation of articulations, changes in the relative positions of some skull bones, and the degree of calcification or ossification of particular processes.

Sixty one characters variable among species have been identified and most of them also show ontogenetic variation. Below we present an identification key for the studied species. The features in both juveniles and adults are described for those characters that show ontogenetic variation. Some of the characters which can experience a certain degree of individual variation will be commented on in each case.

A) Disarticulated skulls.

1.- Frontals

1.1 Relations between frontals.

-Fused in an early stage of the postnatal ontogeny (Figure 1a) *A. erythrurus*.

-Separated, and if they are fused, the joined suture between both halves is visible in ventral view (Figures 1b,d) Remaining species.

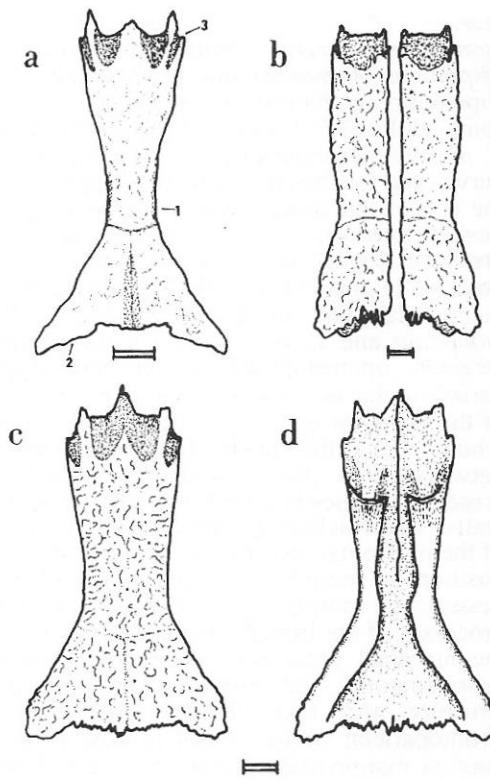


Figure 1.- Frontal. a, *A. erythrurus* (UAM.R.Ac.1); b, *L. bilineata* (UAM.R.Q.20); c-d, *P. algirus* (UAM.R.Ps.11), c, dorsal and d, ventral; 1, medial region; 2, posterior edge; 3, overlapping facet of the maxilla on the frontal.

Figura 1.- Frontal. a, *A. erythrurus* (UAM.R.Ac.1); b, *L. bilineata* (UAM.R.Q.20); c-d, *P. algirus* (UAM.R.Ps.11), c, dorsal y d, ventral; 1, región medial; 2, borde posterior; 3, faceta de superposición del proceso dorsal del maxilar sobre el frontal.

1.2 Medial region.

- Strongly constricted (Figure 1a) *A. erythrurus*.
- Strongly constricted in juveniles and in parallel in adults (Figure 1b) *L. bilineata* and *L. schreiberi*.
- Strongly constricted in juveniles and slightly constricted in adults (Figure 1c) Remaining species.

1.3 Posterior edge.

- Without interdigitations (Figure 1a) *A. erythrurus*.
- Without interdigitations in juveniles and with

them in adults (Figure 1b,c,d) Remaining species.

1.4 Overlapping facet of dorsal process of the maxilla on the frontal.

- Scarce in juveniles and conspicuous in adults (Figure 1a,c) *P. algirus*, *P. hispanicus*, *A. erythrurus*, *P. bocagei*, *P. hispanica* and *P. muralis*.
- Scarce or none (Figure 1b) Remaining species.

1.5 Maximum length of frontal/s in adults (Figure 24a).

- [5.2 mm - 5.8] *A. marchi*, *Z. vivipara*, *P. hispanicus* and *P. hispanica*.
- [6.45 mm - 7.6 mm] *L. bonnali*, *L. cyreni*, *L. monticola*, *P. bocagei* and *P. muralis*.
- Up to 9 mm *P. algirus* and *A. erythrurus*.
- More than these lengths *L. bilineata*, *L. schreiberi* and *T. lepidus*.

2.- Parietal

2.1 Posterior edge of the parietal fossa

- Concave (Figure 2a) *P. hispanicus*, *A. erythrurus* and *Z. vivipara*.
- Concave in juveniles and straight in adults (Figure 2c,e) Remaining species.

2.2 Arrangement of the ventral crests.

- Anterolateral crests touch the posterolateral ones in juveniles but not in adults (Figure 2d). *P. algirus*, *L. bilineata*, *L. schreiberi* and *T. lepidus*.
- Anterolateral crests touch posterolateral ones (Figure 2b) Remaining species.

2.3 Arrangement of the osteoderms on the parietal.

- Do not reach the posterior edge of the parietal (Figure 2a) *P. hispanicus*, *A. erythrurus* and *Z. vivipara*.
- Reach the posterior edge in adults (Figure 2c,e) Remaining species.

2.4 Morphology of the parietal lappets

- With lateral expansion (Figure 2a) *A. erythrurus*.
- Without lateral expansion (Figure 2c,e) Remaining species.

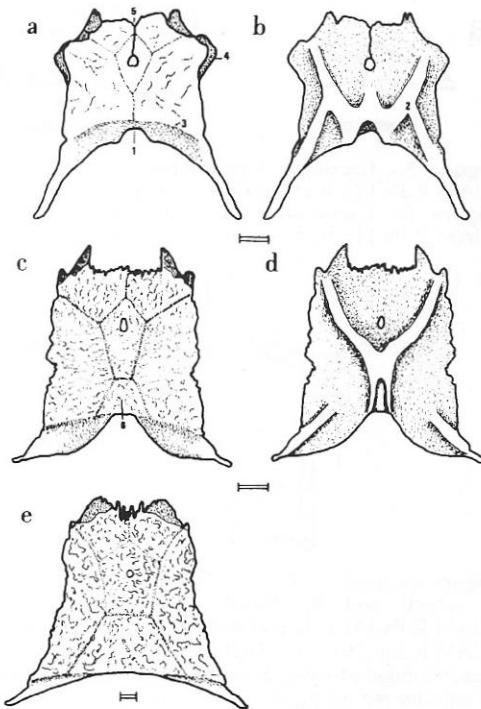


Figure 2.- Parietal. a - b, *A. erythrurus* (UAM.R.Ac.1), a, dorsal and b, ventral; c - d, *P. algirus* (UAM.R.Ps.11) c, dorsal and d, ventral; e, *T. lepidus* (UAM.R.K.15); 1, posterior edge of the parietal fossa; 2, ventral crests; 3, arrangement of the osteoderms; 4, parietal lappets; 5, anterior margin; 6, scale imprint.

Figure 2.- Parietal. a-b, *A. erythrurus* (UAM.R-c.1), a, dorsal y b, ventral; c-d, *P. algirus* (UAM.R.Ps.11) c, dorsal y d, ventral; e, *T. lepidus* (UAM.R.K.15); 1, borde post. de la fosa parietal; 2, cresta ventral; 3, disposición de los osteodermos; 4, lengüetas del parietal; 5, margen anterior; 6, impresión de la escama.

2.5 Morphology of the anterior margin.

- Small concavity near midline (figure 2a) ... *A. erythrurus*.
- Without the concavity in the midline (figure 2c,e) Remaining species.

2.6 Occipital scale imprint^(only in adults)

- Large (Figure 2e) *T. lepidus*.
- Absent (Figure 2a) *A. erythrurus*.
- Small (Figure 2c) Remaining species.

2.7 Maximum length of the parietal body in adults (Figure 24b).

- [3.4 mm - 3.8 mm] *A. marchi*, *Z. vivipara*, *P. hispanicus* and *P. hispanica*.

- [5 mm - 5.3 mm] *A. erythrurus*, *L. bonnali*, *L. cyreni*, *L. monticola*, *P. muralis* and *P. bocagei*.
- Up to 6 mm *P. algirus*.
- More than these lengths *L. bilineata*, *L. schreiberi* and *T. lepidus*.

2.8 Maximum width of the parietal body in adults (Figure 24b).

- [3.2 mm - 3.8 mm] *A. marchi*, *Z. vivipara*, *P. hispanicus* and *P. hispanicus*.
- [4.3 mm - 5.4 mm] *L. bonnali*, *L. cyreni*, *L. monticola*, *P. muralis* and *P. bocagei*.
- [5.6 mm - 5.7 mm] *A. erythrurus* and *P. algirus*.
- More than these widths *L. bilineata*, *L. schreiberi* and *T. lepidus*.

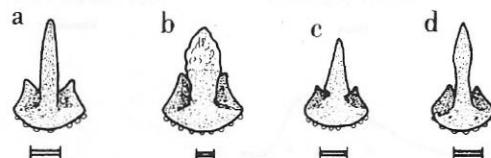


Figure 3.- Premaxilla, anterodorsal view. a, *P. algirus* (UAM.R.Ps.11); b, *T. lepidus* (UAM.R.K.15); c, *L. monticola* (*monticola*) (UAM.R.Lm. 76); d, *A. erythrurus* (UAM.R.Ac.1).

Figure 3.- Premaxilar, vista anterodorsal. a, *P. algirus* (UAM.R.Ps.11); b, *T. lepidus* (UAM.R.K.15); c, *L. monticola* (*monticola*) (UAM.R.Lm. 76); d, *A. erythrurus* (UAM.R.Ac.1).

3.- Premaxilla

3.1 Lateral margins of the posterodorsal process.

- In parallel (Figure 3a) *P. algirus*, *P. hispanicus*, *A. marchi*, *P. muralis*^(variable in this sp.), *P. bocagei*, *P. hispanica* and *L. bonnali*.
- In parallel in juveniles and with leaf-shape in adults (Figure 3b,d) *A. erythrurus*, *Z. vivipara*, *L. schreiberi*, *L. bilineata* and *T. lepidus*.
- In parallel in juveniles and arrow-shaped in adults (Figure 3c) *L. cyreni* and *L. monticola*.

3.2 Number of teeth^(only in adults)

- 7 *A. erythrurus*, *P. muralis*, *P. bocagei*, *P. hispanica* and *L. bonnali*.
- More than 8 *P. algirus*, *P. hispanicus*, *A. marchi*.

L. cyreni, *L. monticola*, *L. bilineata*, *T. lepidus*, *L. schreiberi* and *Z. vivipara*.

- 3.3 Maximum width of the premaxilla shelf (Figure 24c).
 -[1.2 mm - 1.5 mm] *A. marchi*, *Z. vivipara*, and *P. hispanicus*.
 -[1.6 mm - 2 mm] *P. muralis*, *P. hispanica*, *P. bocagei* and *L. bonnali*.
 -[2.3 mm - 2.4 mm] *L. monticola*, *L. cyreni*, *A. erythrurus* and *P. algirus*.
 -More than these widths *L. bilineata*, *L. schreiberi* and *T. lepidus*.

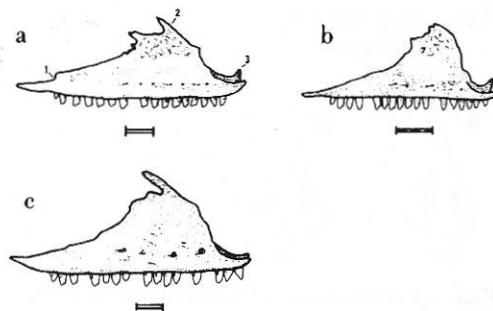


Figure 4.- Maxilla, right lateral view. a, *L. monticola* (*Lm. 76*); b, *Z. vivipara* (*UAM.R Lv. 18*); c, *A. erythrurus* (*UAM.R.Ac.1*). 1, posterior process; 2, anterior projection of the dorsal process; 3, lappet.

Figure 4.- Maxilar derecho, vista lateral. a, *L. monticola* (*Lm. 76*); b, *Z. vivipara* (*UAM.R Lv. 18*); c, *A. erythrurus* (*UAM.R.Ac.1*). 1, proceso posterior; 2, proyección anterior del proceso dorsal; 3, lengüeta.

4.- Maxilla

4.1 Posterior process.

- With a step (Figure 4a)
P. muralis, *P. bocagei*, *P. hispanica*, *L. m. monticola*, *L. schreiberi* and *L. bilineata*.
 -Without a step (Figure 4b,c) Remaining species.

4.2 Development of the anterior projection of the dorsal process.

- Scarcely developed (Figure 4b)
Z. vivipara, *A. marchi* and *T. lepidus* (variable).
 -Scarcely developed in juveniles and developed in adults (Figure 4a,c) Remaining species.

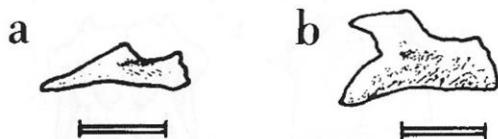


Figure 5.- Lacrimal, lateral view. a, *P. algirus* (*UAM.R.Ps.11*); b, *A. erythrurus* (*UAM.R.Ac.1*).

Figure 5.- Lacrimal, vista lateral. a, *P. algirus* (*UAM.R.Ps.11*); b, *A. erythrurus* (*UAM.R.Ac.1*).

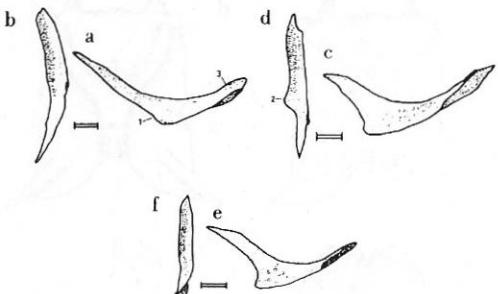


Figure 6.- Jugal. a - b, *A. erythrurus* (*UAM.R.Ac.1*), a, lateral and b, dorsal; c - d, *P. algirus* (*UAM.R.Ps.11*), c, lateral and d, dorsal; e - f, *L. cyreni* (*UAM.R.Lm.76*), e, lateral and f, dorsal; 1, proceso cuadradoyugal; 2, proceso medial; 3, exposición de la parte anterior del jugal.

Figure 6.- Yugal. a - b, *A. erythrurus* (*UAM.R.Ac.1*), a, lateral y b, dorsal; c - d, *P. algirus* (*UAM.R.Ps.11*), c, lateral y d, dorsal; e - f, *L. cyreni* (*UAM.R.Lm.76*), e, lateral y f, dorsal; 1, proceso cuadradoyugal; 2, proceso medial; 3, exposición de la parte anterior del yugal.

4.3 Anterior process

- Without lappet (Figure 4c) *A. erythrurus* and *A. marchi*.
 -With lappet (Figure 4a,b) Remaining species.

4.4 Length of the maxillary shelf in adults (Figure 24d)

- [4.3 mm - 4.6 m] *P. hispanicus*, *A. marchi* and *Z. vivipara*.
 -[4.8 mm - 6 mm] *L. bonnali*, *P. bocagei*, *P. hispanica* and *P. muralis*.
 -Up to 7mm
A. erythrurus, *L. cyreni*, *L. monticola* and *P. algirus*.
 -More than these lengths
L. bilineata, *L. schreiberi* and *T. lepidus*.

5.- Lacrimal

- Forked (Figure 5b) *A. erythrurus*.
 -Pointed end (Figure 5a) Remaining species.

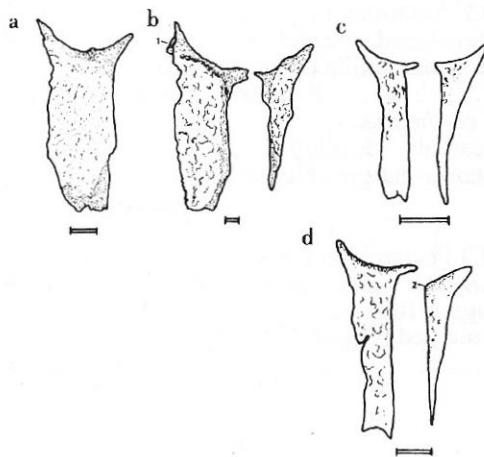


Figure 7.- Postfrontal and postorbital, dorsolateral views. a, *P. algirus* (UAM.R.Ps.11), post-orbitofrontal; b, subadult of *T. lepidus* (UAM.R.K.15), postfrontal + postorbital; c, *A. marchi* (UAM.R.Al. 2), postfrontal + postorbital; d, *L. bonnali* (UAM.R.Lb.28), postfrontal + postorbital; 1, anteromedial process of the postfrontal; 2, anteromedial process of the postorbital.

Figure 7.- Postfrontal y postorbital, vista dorsolateral. a, *P. algirus* (UAM.R.Ps.11), post-orbitofrontal; b, subadulto de *T. lepidus* (UAM.R.-K.15), postfrontal + postorbital; c, *A. marchi* (UAM.R Al. 2), postfrontal + postorbital; d, *L. bonnali* (UAM.R.-Lb.28), postfrontal + postorbital; 1, proceso anteromedial del postfrontal; 2, proceso anteromedial del postorbital.

6.- Jugal

6.1 Quadratojugal process.

- Absent (Figure 6a) *A. erythrurus*.
- Distinct in juveniles and subadults with loss of embayment in adults (Figure 6c)
P. algirus.
- Distinct (Figure 6e) ... Remaining species.

6.2 Medial process on the palatal shelf

- Present (Figure 6d)
..... *P. algirus* and *P. hispanicus*.
- Absent (Figure 6b,f) ... Remaining species.

6.3 Exposure of anterior part

- Large (Figure 6a) *A. erythrurus*.
- Small (Figure 6c,e) ... Remaining species.

7.- Postfrontal/ postorbital

7.1 Relation of postfrontal-postorbital

- Fused (Figure 7a)
..... *P. algirus*, *P. hispanicus* and *Z. vivipara*.
- Separate in juveniles and subadults and fused in adults (Figure 7a,b) *T. lepidus*.

-Separate (Figure 7b,c,d) Remaining species.

7.2 Morphology of the anteromedial process

- Expanded in adults (Figure 7b)
..... *L. bilineata*, *T. lepidus* and *L. schreiberi*.
- Not expanded (figs. 7a,c,d)
..... *P. algirus*, *P. hispanicus*, *P. muralis*, *P. bocagei*, *P. hispanica*, *A. marchi*, *L. cyreni*, *L. monticola* and *Z. vivipara*.

7.3 Anteromedial process of the postorbital

- Absent (Figure 7d) *L. bonnali*.
- Present (Figure 7b,c)
..... *A. erythrurus*, *A. marchi*, *L. monticola*, *L. cyreni*, *P. muralis*, *P. bocagei* and *P. hispanica*.

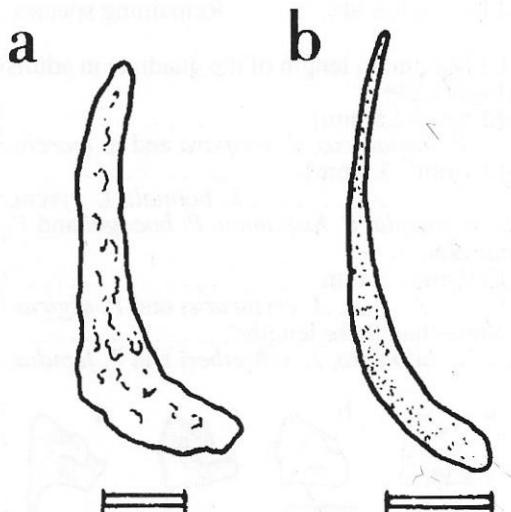


Figure 8.- Squamosal, dorsolateral views. a, *L. bilineata* (UAM.R.Q.20); b, *A. erythrurus* (UAM.R.Ac.1).

Figure 8.- Escamoso, vista dorsolateral. a, *L. bilineata* (UAM.R.Q.20); b, *A. erythrurus* (UAM.R.Ac.1).

8. Squamosal

- Expanded posteriorly (Figure 8a)
..... *P. algirus*, *P. hispanicus*, *L. bilineata*, *L. schreiberi* and *T. lepidus*.
- Slender (Figure 8b) ... Remaining species.

9.- Quadrate

9.1 Anterior outline in medial view

- Angular (Figure 9a) *A. erythrurus*.
- Rounded (Figure 9c) .. Remaining species.

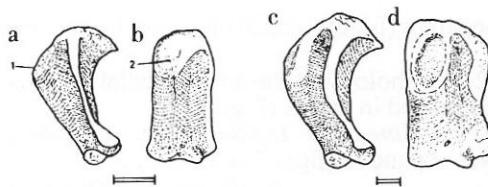


Figure 9.- Quadrato. a - b, *A. erythrurus* (UAM.R.Ac.1), a, medial and b, posterior; c - d, *T. lepidus* (UAM.R.K.15), c, medial and d, posterior; 1, anterior outline in medial view; 2, anterior platform.

Figure 9.- Cuadrado. a - b, *A. erythrurus* (UAM.R.Ac.1), a, medial y b, posterior; c - d, *T. lepidus* (UAM.R.K.15), c, medial and d, posterior; 1, borde anterior en vista medial; 2, plataforma anterior.

9.2 Anterior platform

-Flat in juveniles and concave in adults (Figure 9d) *T. lepidus*.
-Flat (Figure 9b) Remaining species.

9.3 Maximum length of the quadrate in adults (Figure 24e).

-[2 mm - 2.5 mm]
... *P. hispanicus*, *Z. vivipara* and *A. marchi*.
-[2.7mm - 3.4mm]
... *L. bonnali*, *L. cyreni*,
L. monticola, *P. hispanica*, *P. bocagei* and *P. muralis*.
-[3.9 mm - 4 mm]
... *A. erythrurus* and *P. algirus*.
-More than these lengths
... *L. bilineata*, *L. schreiberi* and *T. lepidus*.

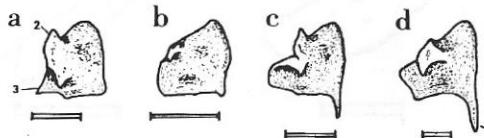


Figure 10.- Septomaxilla, vista dorsal. a, *A. erythrurus* (UAM.R.Ac.1); b, *A. marchi* (UAM.R.A1.2); c, *P. algirus* (UAM.R.Ps.11); d, *T. lepidus* (UAM.R.K.15); 1, proceso posteromedial; 2, proceso anterolateral; 3, margen posterolateral.

Figure 10.- Septomaxilar, vista dorsal. a, *A. erythrurus* (UAM.R.Ac.1); b, *A. marchi* (UAM.R.A1.2); c, *P. algirus* (UAM.R.Ps.11); d, *T. lepidus* (UAM.R.K.15); 1, proceso posteromedial; 2, proceso anterolateral 3, margen posterolateral.

10.- Septomaxilla

10.1 Posteromedial process

-Absent (Figure 10a) *A. erythrurus*.
-Scarcely developed (Figure 10b)
... *L. bonnali* and *A. marchi*.
-Long (Figure 10c,d) .. Remaining species.

10.2 Anterolateral process

-Developed, exceeds the anterior margin of the septomaxilla (Figure 10a,c)
... *P. algirus*, *P. hispanicus* and *A. erythrurus*.
-Scarcely developed, not exceeding the anterior margin (Figure 10b,d)
... Remaining species.

10.3 Posterolateral margin

-Angular and posterolaterally projected (Figure 10a) *A. erythrurus*.
-Rounded (Figure 10b,c,d)
... Remaining species.

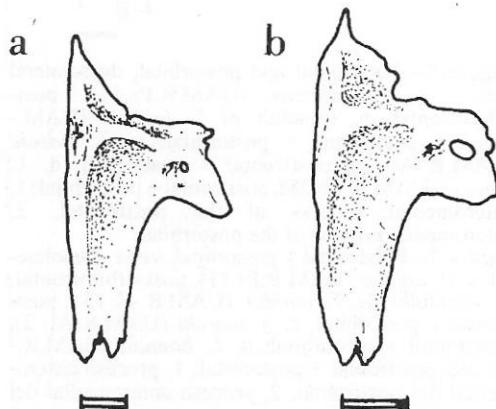


Figure 11.- Palatino, vista dorsal. a, *L. schreiberi* (UAM.R.S.2); b, *A. erythrurus* (UAM.R.A.1).

Figure 11.- Palatino, vista dorsal. a, *L. schreiberi* (UAM.R.S.2); b, *A. erythrurus* (UAM.R.A.1).

11.- Palatine

-Anterolateral process rounded (Figure 11b)
... *A. erythrurus*.
-Anterolateral process with anterior margin oblique (Figure 11a) ... Remaining species.

12.- Pterygoids

12.1 Pterygoid recess

-Not strong (Figure 12a)
... *A. erythrurus* and *T. lepidus*.
-Strong (Figure 12.b) .. Remaining species.

12.2 Pterygoid teeth

-Absent or present in a low number (1-3) in newborn, and present and numerous in adults (Figure 12a)
... *A. erythrurus*, *T. lepidus*,
L. bilineata, *L. schreiberi* and *P. algirus*.
-Absent (Figure 12b) .. Remaining species.

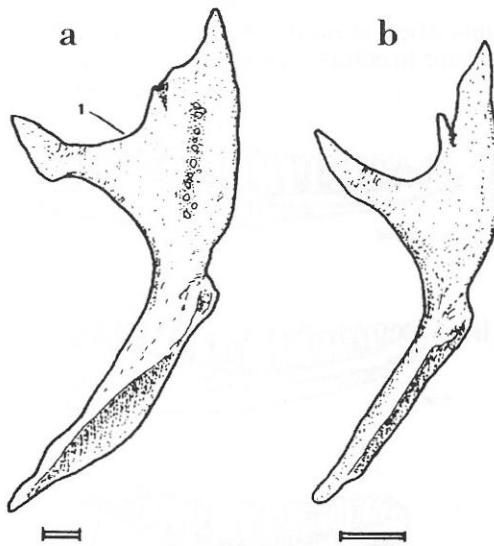


Figure 12.- Pterygoid, ventral view. a, *T. lepidus* (UAM.R.K.15); b, *P. hispanica* (UAM.R.H.30); 1, pterygoid recess.

Figure 12.- Pterigoides, vista ventral. a, *T. lepidus* (UAM.R.K.15); b, *P. hispanica* (UAM.R.H.30); 1, hueco del pterigoides.

12.3 Maximum length of the pterygoid (Figure 24f).

- [4.8 mm - 5.5 mm]
- ... *P. hispanicus*, *Z. vivipara* and *A. marchi*.
- [6.4 mm - 8.6 mm]
- ... *L. bonnali*, *L. cyreni*,
L. monticola, *P. bocagei*, *P. hispanica* and *P. muralis*.
- Up to 8.8 mm.
- ... *A. erythrurus* and *P. algirus*.
- More than these lengths
- ... *L. bilineata*, *L. schreiberi* and *T. lepidus*.

13.- Prootic

13.1 Alar process

- Scarcely developed (Figure 13a,b)
- ... *A. erythrurus* and *A. marchi*.
- Scarcely developed in newborn and very well developed in adults (Figure 13c)
- ... Remaining species.

13.2 Posterior process

- Scarcely distinct in juveniles and very distinct in medium and large individuals (Figure 13a,c)
- ... *P. algirus*, *A. erythrurus*, *P. muralis*, *L. m. monticola*, *L. bilineata*, *L. schreiberi* and *T. lepidus*.
- Scarcely distinct (Figure 13b)
- ... Remaining species.

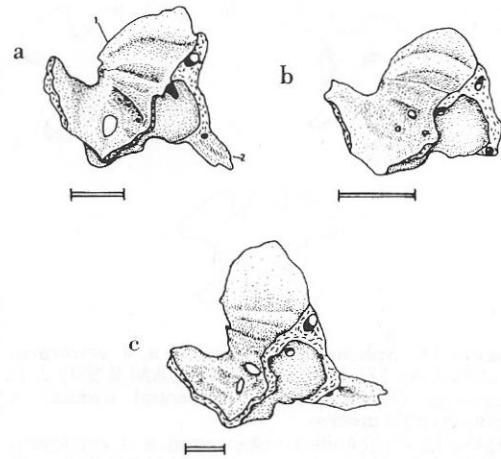


Figure 13.- Prootic, medial view. a, *A. erythrurus* (UAM.R.Ac.11); b, *A. marchi* (UAM.R.Al.1); c, *T. lepidus* (UAM.R.K.1); 1, alar process; 2, posterior process.

Figure 13.- Proótico, vista medial. a, *A. erythrurus* (UAM.R.Ac.11); b, *A. marchi* (UAM.R.Al.1); c, *T. lepidus* (UAM.R.K.1); 1, proceso alar; 2, proceso posterior.

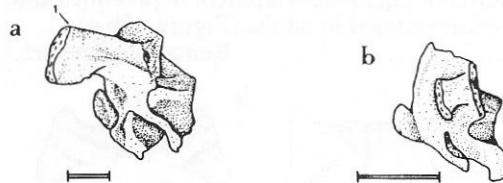


Figure 14.- Opisthotic, lateral view. a, *L. bilineata* (UAM.R.Q.20); b, *A. marchi* (UAM.R.Al.1); 1, paraoccipital process.

Figure 14.- Ópistótico, vista lateral. a, *L. bilineata* (UAM.R.Q.20); b, *A. marchi* (UAM.R.Al.1); 1, proceso paraoccipital.

14.- Otooccipital

- Paroccipital process short in juveniles and long in adults (Figure 14a)
- ... *P. algirus*, *A. erythrurus*, *L. m. monticola*, *L. bilineata*, *L. schreiberi* and *T. lepidus*.
- Paroccipital process short in adults (Figure 14b)
- ... Remaining species.

15.- Sphenoid

15.1 Ventral surface

- Not depressed in juveniles and depressed in adults (Figure 15a)
- ... *P. algirus*, *A. erythrurus* and *T. lepidus*.
- Not depressed (Figure 15b,c)
- ... Remaining species.

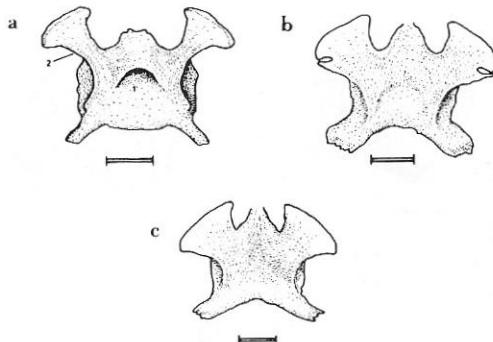


Figure 15.- Sphenoid, ventral view. a, *A. erythrurus* (UAM.R.Ac.11); b, *L. schreiberi* (UAM.R.S.9); c, *P. hispanica* (UAM.R.H.47); 1, ventral surface; 2, basipterygoid process.

Figure 15.- Esfenoides, vista ventral. a, *A. erythrurus* (UAM.R.Ac.11); b, *L. schreiberi* (UAM.R.S.9); c, *P. hispanica* (UAM.R.H.47); 1, superficie ventral; 2, procesos basipteroigoideos.

15.2 Basipterygoid process

- Without lateral development (Figure 15a) *A. erythrurus*
- Without lateral development in juveniles and well developed in adults (Figure 15b,c) Remaining species.

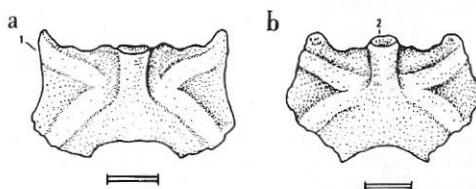


Figure 16.- Supraoccipital, dorsal view. a, *A. erythrurus* (UAM.R.Ac.11); b, *T. lepidus* (UAM.R.K.1); 1, anterolateral margin; 2, processus ascendens.

Figure 16.- Supraoccipital, vista dorsal. a, *A. erythrurus* (UAM.R.Ac.11); b, *T. lepidus* (UAM.R.K.1); 1, margen anterolateral; 2, proceso ascendente.

16.- Supraoccipital

16.1 Anterolateral margins

- In parallel (Figure 16a) *A. erythrurus*.
- Convergent (Figure 16b) Remaining species.

16.2 Processus ascendens

- Unossified in juveniles and largely ossified in adults (Figure 16b) *P. algirus*, *T. lepidus*, *L. bilineata* and *L. schreiberi*.

-Unossified in juveniles and ossified only at the base in adults (Figure 16a) Remaining species.

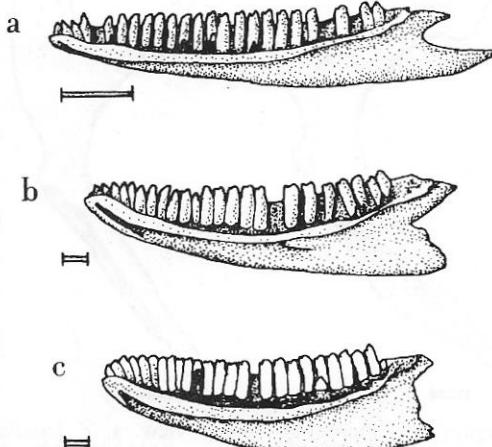


Figure 17.- Dentary, medial view. a, *L. monticola* (*monticola*) (UAM.R.Lm.76); b, *T. lepidus* (UAM.R.K.15); c, *A. erythrurus* (UAM.R.Ac.1).

Figure 17.- Dentario, vista medial. a, *L. monticola* (*monticola*) (UAM.R.Lm.76); b, *T. lepidus* (UAM.R.K.15); c, *A. erythrurus* (UAM.R.Ac.1).

17.- Dentary

17.1 Arrangement of the posterior projections

- Ventral longer than dorsal (Figure 17a) *P. hispanicus*, *A. marchi*, *L. cyreni*, *L. monticola* and *Z. vivipara*.
- Dorsal and ventral approximately the same size (Figure 17c) *A. erythrurus* and *T. lepidus*.
- Dorsal longer than ventral (Figure 17b) *L. bilineata*.
- Ventral longer than dorsal in juveniles and almost the same size in adults (Figure 17a,c) *P. algirus*, *P. bocagei*, *P. muralis*, *P. hispanica*, *L. bonnali* and *L. schreiberi*.

17.2 Length of the dental shelf (Figure 24g)

- [5.2 mm - 5.5 m] *P. hispanicus*, *A. marchi* and *Z. vivipara*.
- [5.7 mm - 6.9 mm] *L. bonnali*, *P. bocagei*, *P. hispanica* and *P. muralis*.
- [8 mm - 8.4 mm] *A. erythrurus*, *L. cyreni*, *L. monticola* and *P. algirus*.
- More than these lengths *L. bilineata*, *L. schreiberi* and *T. lepidus*.

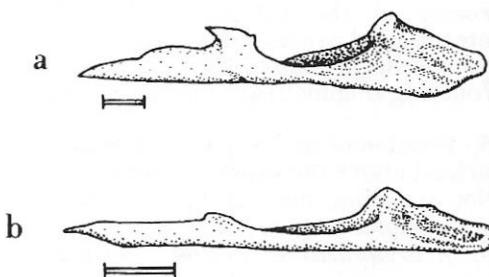


Figure 18.- Articular, medial view. a, *A. erythrurus* (UAM.R.Ac.1); b, *P. algirus* (UAM.R.Ps.9).

Figure 18.- Articular, vista medial. a, *A. erythrurus* (UAM.R.Ac.1); b, *P. algirus* (UAM.R.Ps.9).

18.- Articular

- Curved (Figure 18a) *A. erythrurus*.
- Straight (Figure 18b) .. Remaining species.

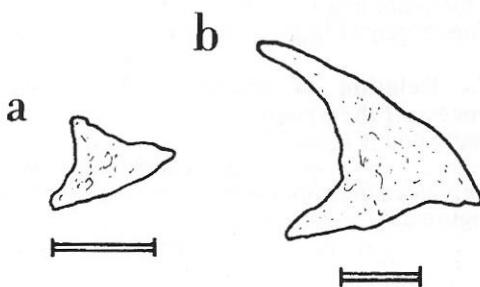


Figure 19.- Palpebral, lateral view. a, *P. algirus* (UAM.R.Ps.11); b, *A. erythrurus* (UAM.R.Ac.1).

Figure 19.- Palpebral, vista lateral. a, *P. algirus* (UAM.R.Ps.11); b, *A. erythrurus* (UAM.R.Ac.1).

19.- Palpebral

- With a dorsoposterolateral process and concave posterior margin (Figure 19a) *A. erythrurus*.
- *P. algirus*.
- Triangular (Figure 19b). Remaining species.

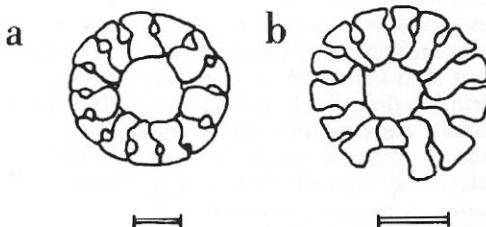


Figure 20.- Scleral ossicles. a, *A. erythrurus* (UAM.R.Ac.23); b, *P. algirus* (UAM.R.Ps.54).

Figure 20.- Osículos escleróticos. a, *A. erythrurus* (UAM.R.Ac.23); b, *P. algirus* (UAM.R.Ps.54).

20.- Teeth

20.1 Crown morphology in the dentary and maxilla (Figure 24h)^(In adults of all species there can be 2-3 tricuspid teeth)

- Majority of teeth monocuspid rather than bicuspid *L. bonnali*.
- Majority of teeth monocuspid rather than bicuspid in juveniles and almost the same numbers of both in adults
- *Z. vivipara*.
- Majority of teeth tricuspid rather than monocuspid in juveniles and majority of teeth bicuspid rather than monocuspid in adults
- *T. lepidus*, *L. schreiberi* and *L. bilineata*.
- Majority of teeth monocuspid rather than bicuspid in juveniles. In adults majority of teeth bicuspid rather than monocuspid
- Remaining species.

20.2 Dental hypertrophy in the maxilla

- Only in adults (Figure 23f)
- *T. lepidus*.
- Absent
- Remaining species.

20.3 Bicuspid teeth in the premaxilla

- Only in adults
- *T. lepidus*, *L. bilineata* and *L. schreiberi*.
- Absent
- Remaining species.

B) Articulated skulls

21.- Osteoderms

21.1 Degree of ossification of the supraocular osteoderms

- Not ossified in juveniles and partially ossified in adults (Figure 23a)
- *A. erythrurus*, *L. bonnali*, *L. m. monticola* and *L. cyreni*.
- Not ossified in juveniles and completely ossified in adults (Figure 23d)
- Remaining species.

21.2 Infratemporal osteoderms

- Absent in juveniles and present in subadults and adults
- *P. algirus*, *T. lepidus*, *L. bilineata* and *L. schreiberi*.
- Absent
- Remaining species.

22.- Scleral ossicles

- 13 plus one radial portion (Figure 20a) *A. erythrurus*.
- 14 (Figure 20b)
- Remaining species (Z. vivipara shows individual variation, with 13 or 14 scleral ossicles).

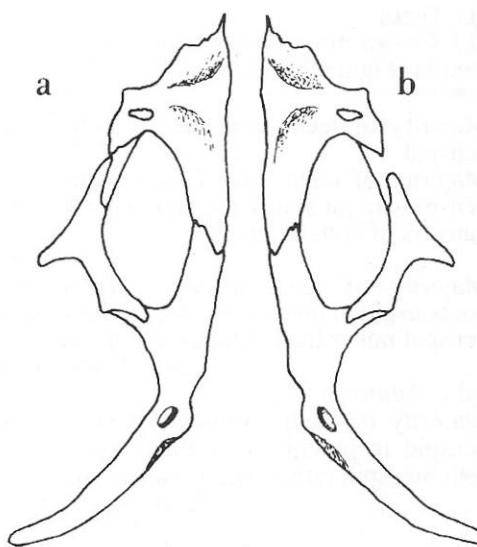


Figure 21.- Schematic illustrations showing the relation between the ectopterygoid and palatine. a, ectopterygoid and palatine not in contact; b, ectopterygoid and palatine in contact.

Figure 21.- Ilustración esquemática mostrando la relación entre el ectopterigoides y el palatino. a, ectopterigoides y palatino no en contacto; b, ectopterigoides y palatino en contacto.

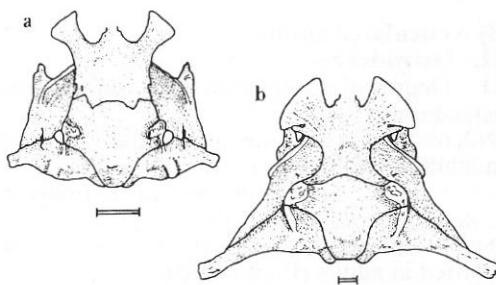


Figure 22.- Neurocráneo, vista ventral. a, *A. marchi* (UAM.R.Al.2); b, *T. lepidus* (UAM.R.K.12); 1, crestas ventrolaterales.

Figure 22.- Neurocráneo, vista ventral. a, *A. marchi* (UAM.R.Al.2); b, *T. lepidus* (UAM.R.K.12); 1, crestas ventrolaterales.

23.- Medial depression on snout

- Present (Figure 23c)
- *A. erythrurus* and *P. hispanicus*.
- Absent (Figure 23f)
- Remaining species.

24.- Relation between the anterolateral

process of the ectopterygoid and the anterolateral process of the palatine.

- Not touching (Figure 21b) *Z. vivipara*.
- Touching (Figure 21a) Remaining species.

25.- Position of the posterior margin of the parietal above the supraoccipital

- Not exceeding the anterior margin of the supraoccipital (Figure 23a)
- *A. erythrurus*, *L. bonnali*, *P. hispanicus*, *Z. vivipara* and *A. marchi*.
- Not exceeding the anterior margin of the supraoccipital in juveniles but extending over it in adults (Figure 23d) Remaining species.

26.- Arrangement of the anteromedial processes of the pterygoids

- Convergent in juveniles and in parallel in adults (Figure 23e)
- *P. algirus*, *T. lepidus*, *L. bilineata* and *L. schreiberi*.
- Convergent (Figure 23b) Remaining species.

27.- Relation of epapterygoids to alar process of the prootic

- Separated (Figure 23c)
- *A. marchi* and *A. erythrurus*.
- Separated in juveniles and touching in adults (Figure 23f)
- Remaining species.

28.- Participation of the ventrolateral crests of the sphenoid in the formation of the sphenoccipital tubercles

- Not participating (Figure 22a)
- *A. marchi*.
- Participating (Figure 22b)
- Remaining species.

DISCUSSION AND CONCLUSIONS

Even though a large number of interspecifically variable characters have been described, we want to emphasise that their use in identification of fossil or subfossil remains must also take into account the intraspecific variation described. As KLEMMER (1957) also stated, we consider the identification of a species using a single bone to be difficult unless the character present in the bone is exclusive to a single species.

Some characters that vary ontogenetically and individually in these species have been used in the diagnosis of fossils. Thus, BÖHME & ZAMMIT-MAEMPEL (1982) used the

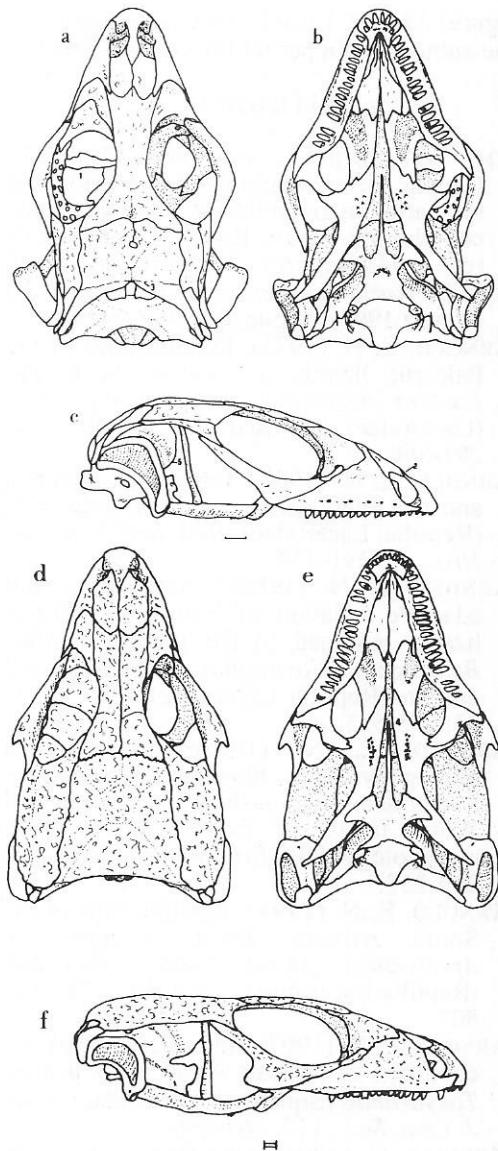


Figure 23.- Cráneo a-c, *A. erythrurus* (UAM.R.Ac.23), a, dorsal, b, ventral y c, lateral; d-f, *T. lepidus* (UAM.R.K.12), d, dorsal, e, ventral y f, lateral; 1, supraocular osteoderms; 2, medial depression on snout; 3, posterior margin of the parietal above the supraoccipital; 4, anteromedial process of the pterygoids; 5, alar process of the prootic.

Figure 23.- Cráneo a-c, *A. erythrurus* (UAM.R.Ac.23), a, dorsal, b, ventral y c, lateral; d-f, *T. lepidus* (UAM.R.K.12), d, dorsal, e, ventral y f, lateral; 1, osteodermos supraoculares; 2, depresión medial del morro; 3, margen posterior del parietal sobre el supraoccipital; 4, proceso anteromedial del pterigoides; 5, proceso alar del proótico.

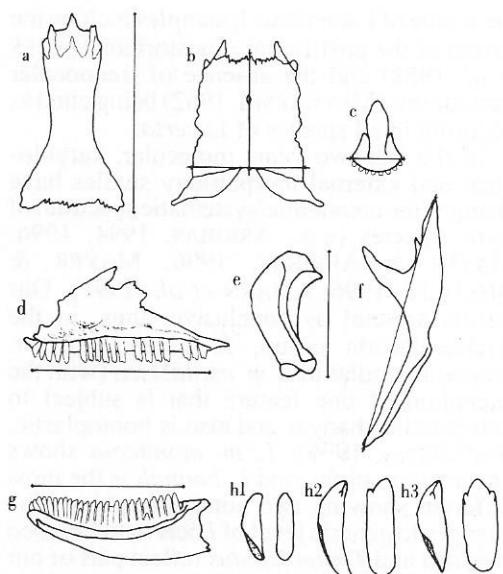


Figure 24.- a, máxima longitud del frontal/es en adultos; b, máxima longitud y anchura del cuerpo del parietal; c, máxima anchura de la plataforma del premaxilar; d, longitud de la plataforma del maxilar; e, máxima longitud del cuadrado; f, máxima longitud del pterigoídes; g, longitud de la plataforma dental, y h, morfología de la corona dental en el dentario y el maxilar: h1, monocúspide; h2, bicúspide; h3, tricúspide.

Figure 24.- a, longitud máxima del frontal/es en adultos; b, máxima longitud y anchura del cuerpo del parietal; c, máxima anchura de la plataforma del premaxilar; d, longitud de la plataforma del maxilar; e, máxima longitud del cuadrado; f, máxima longitud del pterigoídes; g, longitud de la plataforma dental, y h, morfología de la corona dental en el dentario y el maxilar: h1, monocúspide; h2, bicúspide; h3, tricúspide.

presence of a few much reduced dentary teeth as diagnostic of *Lacerta siculimelitensis*, while BRAVO (1953) and ESTES (1983) differentiated *Lacerta maxima* (=*Gallotia maxima*) from *Lacerta goliath* (=*Gallotia goliath*) in the basis of the closed/open parietal foramen. The first character is variable in all the species studied and also can be found in the maxilla as well, while the second shows individual variation in some species and may be closed in specimens that reach large size.

The lack of studies on a representative number of species within a genus has sometimes resulted in the osteological characteristics of a single species being generalized for all members of the genus and, in cases, to

the whole of Lacertidae. Examples include the fusion of the postfrontal + postorbital (ESTES *et al.*, 1988) and the absence of frenoocular osteoderms (MLYNARSKI, 1962) being cited as occurring in all species of *Lacerta*.

In the last two years molecular, karyological and external morphology studies have changed the taxonomic/systematic spectrum of some species (e.g., ARRIBAS, 1994; 1996; MAYER & ARRIBAS, 1996; MAYER & BISCHOFF, 1996; AMANN *et al.*, 1997). Our results are not as conclusive; thus, in the Archaeolacerta group, *L. cyreni* (=*L. m. cyreni*) is similar to *L. m. cantabrica* (with the exception of one feature that is subject to ontogenetic changes and also is homoplastic, BARAHONA, 1996), *L. m. monticola* shows one autapomorphy and *L. bonnali* is the most different showing two autapomorphies. The changes to generic level of *Lacerta* to *Zootoca vivipara* and *Timon lepidus* reflect part of our results; both species present two and three autapomorphies respectively (BARAHONA 1996, BARAHONA & BARBADILLO, 1998). Nevertheless other derived characters are shared with *L. bilineata* and *L. schreiberi*, so further studies are needed to confirm if these changes occur at a generic level.

Due to intra- and interspecific variation, characters should be used in combination where possible, while further detailed studies of this kind are important since they permit more accurate character definition in the determination of phylogenetic relationships.

Acknowledgements

This study formed part of a PhD Thesis (BARAHONA, 1996) completed at the Universidad Autónoma Madrid under the supervision of Luis Javier Barbadillo. We would like to thank the Department of Anatomy and Developmental Biology (UCL) and specially Susan Evans who provided facilities and assistance during the completion of the doctoral thesis and this paper. Valentín Pérez Mellado (Universidad de Salamanca), Aurora Castilla (University of Antwerp), Marcos Báez (Universidad de la Laguna), José Antonio Mateo (Estación Biológica de Doñana), María Jesús Sanchez (Museo de Ciencias Naturales) and Juan Malo (Universidad Autónoma de Madrid) contributed with examples from their collections. Aysha Raza (UCL) prepared

figures 13 - 18. Lizards were collected under the authority of a permit issued by ICONA.

REFERENCES

- AMANN, T., JOGER, U. AND VEITH, M. (1997): Genetic differentiation and speciation and speciation in green lizards (*Lacerta viridis* complex), p. 4. In: Roček, Z. & Hart, S (eds.), *Herpetology' 97. Abstracts of the Third World Congress of Herpetology*, 2-10 August 1997, Prague, Czech Republic.
- ARNOLD, E. N. (1973): Relationships of the Palearctic lizards assigned to the genera *Lacerta*, *Algyrodes* and *Psammodromus* (Lacertidae). *Bull. Brit. Mus. nat. Hist.*, 25: 291-366.
- ARNOLD, E. N. (1983): Osteology, genitalia and the relationships of *Acanthodactylus* (Reptilia: Lacertidae). *Bull. Brit. Mus. nat. Hist.*, 44: 291-339.
- ARNOLD, E. N. (1989a): Systematics and adaptive radiation of Equatorial African lizards assigned to the genera *Adolfus*, *Bedriagaia*, *Gastropholis*, *Holaspis* and *Lacerta* (Reptilia, Lacertidae). *J. nat. Hist.*, 23: 525-555.
- ARNOLD, E. N. (1989b): Towards a phylogeny and biogeography of the Lacertidae: relationships within an Old World family of lizards derived from morphology. *Bull. Brit. Mus. nat. Hist.*, 55: 209-257.
- ARNOLD, E. N. (1991): Relationships of the South African lizards assigned to *Aporosaura*, *Meroles* and *Pedioplanis* (Reptilia:Lacertidae). *J. nat. Hist.*, 25: 783-807.
- ARNOLD, E. N. (1997): Interrelationships and evolution of the east Asian grass lizards, *Takydromus* (Squamata: Lacertidae). *Zool. J. Linn. Soc.*, 119: 267-296.
- ARRIBAS, O. (1994): Una nueva especie de lagartija de los Pirineos Orientales: *Lacerta (Archaeolacerta) aurelioli* sp. nov. (Reptilia: Lacertidae). *Boll. Mus. reg. Sci. nat. Torino*. Vol. 12 (1): 327-351.
- ARRIBAS, O. J., (1996): Taxonomic revision of the Iberian *Archaeolacerta*: a new interpretation of the geographical variation of *Lacerta monticola* Boulenger, 1905 and *Lacerta cyreni* Muller & Hellmich, 1973 (Squamata: Sauria: Lacertidae). *Herpetozoa* 9(1-2): 31-56.
- BARAHONA, F. (1996): *Osteología craneal de*

- lacértidos de la Península Ibérica e Islas Canarias: análisis sistemático filogenético.* Tesis Doctoral. Marzo 1996. Universidad Autónoma de Madrid. España. 514 pp.
- BARAHONA, F. & BARBADILLO, L. J. (1991): *Estudio morfométrico del cuadrado en 14 especies actuales de lacértidos ibéricos y canarios (Reptilia, Lacertidae).* Resumen. Congreso de la Sociedad Española de Paleontología. 26 de Octubre. Oviedo, España.
- BARAHONA, F. & BARBADILLO, L. J. (1998): Inter - and intraspecific variation in the post-natal skull of some lacertid lizards. *Journal of Zoology* (in press.).
- BARBADILLO, L. J. (1989): Los Reptilia (Sauria y Amphisbaenia) de los yacimientos Plio-pleistocénicos de la cuenca Guadix-Baza (sudeste español), pp. 151-165. En: M.T. Alberdi y F.C. Bonadonna (eds.), *Geología y Paleontología de la Cuenca de Guadix-Baza. Trabajos sobre el Neogeno-Cuaternario.* Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC, Madrid. España.
- BELLAIRS, A. D'A. & BOYD, J. D. (1950): The lachrymal apparatus in lizards and snakes. 2. The anterior part of the lachrymal duct and its relationship with the palate and with the nasal and vomeronasal organs. *Proc. Zool. Soc. Lon.*, 120: 269-310.
- BÖHME, W. & ZAMMIT-MAEMPEL. (1982): *Lacerta siculimelitensis sp. n.* (Sauria: Lacertidae) a giant lizard from Late Pleistocene of Malta. *Amphibia-Reptilia*, 3: 257-268.
- BOJANUS, J. (1821): Abermals ein Wort zur Deutung der Kopfknochen; in: *Oken's Isis*, S. 1145.
- BOULENGER, A. G. (1887): *Catalogue of the lizards in the British Museum (Nat. Hist.).* British Museum Natural History, vol. 3, xii, 575 pp.
- BOULENGER, A. G. (1891): On Simony's lizard, *Lacerta simonyi*. *Proc. Zoo. Soc. Lond.*, 1891: 201-203.
- BOULENGER, A. G. (1920): *Monograph of the Lacertidae I.* British Museum Natural History, London. 352 pp.
- BOULENGER, A. G. (1921): *Monograph of the Lacertidae II.* British Museum Natural History, London. 451 pp.
- BRAVO, T. (1953): *Lacerta maxima* n. sp. de la fauna continental extinguida en el Plioceno de Las Islas Canarias. *Est. Geol. Lucas Mellada*, 9: 7-34.
- DEGEN, E. (1911): Notes on the little known lizard *Lacerta jacksoni* with special reference to its cranial characters. *Proc. Zoo. Soc. Lond.*, 1911: 19-36.
- DUVDEVANI, I. (1972): The anatomy and histology of the nasal cavities and the nasal salt gland in four species of fringe-toed lizards, *Acanthodactylus* (Lacertidae). *J. Morph.*, 137: 353-364.
- EL-TOUBI, M. R. & SOLIMAN, M. A. (1967): Studies on the osteology of the family Lacertidae in Egypt. 1, The skull. *Proc. Zoo. Soc. United Arab. Rep.*, 2: 219-257.
- ESTES, R. (1983): *Handbuch der Paleoherpetologie (Encyclopedia of Paleoherpetology).* Part. 10A. *Sauria Terrestria, Amphisbaenia.* Gustav Fischer Verlag, Stuttgart and New York. 245pp.
- ESTES, R., DE QUEIROZ, K. & GAUTHIER, J. (1988): Phylogenetic relationships within Squamata, pp: 119-281, in: Estes, R. and Pregill, G. (Eds.), *Phylogenetic Relationships of the Lizard Families - Essays commemorating Charles L. Camp.* Stanford University Press, Stanford.
- FRAZZETTA, T. H. (1962): A functional consideration of cranial kinesis in lizards. *J. Morph.*, 111 (3): 287-320.
- GAUPP, E. (1900): Das Chondrocranium von *Lacerta agilis*. Ein Beitrag zum Verständnis des Amniotenschadels. *Anat. Hefte*, 15: 433-595.
- GAUPP, E. (1906): Die Entwicklung des kopfskeletten Hertwigs Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre. *Jena, Z. Naturw.*, 3: 572-873.
- GOODRICH, E. S. (1930): *Studies on the Structure and Development of Vertebrates.* Macmillan, London. 837 pp.
- IORDANSKY, N. N. (1966): Cranial kinesis in lizards. Contribution to the problems of the adaptive significance of the skull kinetism. *Zool. Zh.*, 45: 1398-1410.
- KAMAL, A. M. & ABDEEN, A. M. (1972): The development of the chondrocranium of the lacertid lizard *Acanthodactylus boskiana*. *J. Morph.*, 137 (3): 289-333.
- KLEMMER, K. (1957): Untersuchungen zur Osteologie und Taxonomie der Europäischen Mauereidechsen. *Abh. Senck. Naturf. Ges.*, 496: 1-56.
- MAYER, W. & ARRIBAS, O.J., (1996): Allozyme differentiation and relationship among the Iberian-Pyrenean mountain

- lizards (Squamata: Sauria: Lacertidae). *Herpetozoa* 9(1-2): 57-61.
- MAYER, W. & BISCHOFF, W. (1996): Contributions to the taxonomic revision of the genus *Lacerta* (Reptilia: Lacertidae). Part I: *Zootoca*, *Omanosaura*, *Timon* and *Teira* as full genera. *Salamandra* 32(3): 163-170.
- MÉHELY, L. VON., (1910): Weitfrage zur Kenntnis der Archaeo -und Neolacerten. (Als Erwiderung an Herrn G. A. Boulenger). *Ann. hist. nat. Mus. nation. Hung.*, 8: 217-230, 1 Tafel.
- MLYNARSKI, M., (1962): Notes on the amphibians and reptilian fauna the Polish Pliocene and Early Pleistocene. *Acta Zool. Crac. Krakow.*, Tome VII, 11: 171-191.
- PARKER, W. K. (1879): On the structure and development of the skull in the Lacertilia. Part.I. On the skull of the common lizards (*Lacerta agilis*, *Lacerta viridis*, and *Zootoca vivipara*). *Phil. Trans. R. Soc.*, 170: 595-640.
- PÉREZ-MELLADO, V., BARBADILLO, L. J., BARAHONA, F., BROWN, R. P., CORTI, C., GUERRERO, F., LANZA, B. (1993): A systematic survey of the Iberian rock lizard *Lacerta monticola* Boulenger, 1905, pp. 85-105. In: Valakos, Böhme, Pérez-Mellado, Maragou (eds), *Lacertids of the Mediterranean region*. Hellenic Zoological Society. Athens.
- RIEPPEL, O. (1976): Die orbitotemporale Region in Schadel von *Chelydra serpentina* Linnaeus (Chelonia) und *Lacerta sicula* Rafinesque (Lacertilia). *Acta anat.* 96: 309-320.
- RIEPPEL, O. (1977): Über die Entwicklung des Basicranium bei *Chelydra serpentina* Linnaeus (Chelonia) und *Lacerta sicula* Rafinesque (Lacertilia). *Verh. naturf. Ges. Basel.*, 86: 153-170.
- RIEPPEL, O. (1984): The upper temporal arcade of lizards: an ontogenetic problem. *Revue suisse Zool.*, 91: 475-482.
- RIEPPEL, O. (1987): The development of the trigeminal jaw adductor musculature and associated skull elements in the lizard *Podarcis sicula* (Rafinesque). *J. Zool., Lond.*, 212: 131-150.
- RIEPPEL, O. (1992): Studies on skeleton formation in Reptiles. III. Patterns of ossification in the skeleton of *Lacerta vivipara* Jackin (Reptilia, Squamata). *Fieldiana zool.*, N. S., 68: 1-25.
- Rieppel, O. (1994): Studies on skeleton formation in Reptiles. Patterns of ossifications in the skeleton of *Lacerta agilis exigua* (Reptilia, Squamata). *J. Herpet.*, 28 (2): 145-153.
- SANCHIZ, F. B. (1987): Nota preliminar sobre Ictiofauna y Herpetofauna del Pleistoceno de Atapuerca (Burgos). En: Junta de Castilla y Leon. consejeria de Cultura y Bienestar Social, I (Eds). *El hombre fosil de Ibeas y el Pleistoceno de la Sierra de Atapuerca*. I.
- SANCHIZ, F. B. (1991): Algunas herpetofaunas de yacimientos del pleistoceno medio ibérico. *Rev. Esp. Herp.*, 5: 9-13.
- SANZ, J. L. & SANCHIZ, F. B. (1980): Nota preliminar sobre los Squamata (Reptilia) del Pleistoceno medio de Aridos-1 (Arganda, Madrid). En: Publ. Excm. Diputacion Madrid (eds), pp. 127-138, *Ocupaciones Achelenses en el Valle del Jarama*.
- SÄVE-SÖDERBERGH, G. (1946): On the fossa hypophyseos and the attachment of the retractor bulbi group in *Sphenodon*, *Varanus* and *Lacerta*. *Archiv. f. Zool. Stockholm*, 38 (11): 1-24.
- SCHREIBER, E. (1912): *Herpetologia Europaea*. 2nd Ed. Jena: G. Fischer. X + 960 pp.
- SIMONETTA, A. M. (1963): Cranial kinesis and the morphology of the middle ear: two possibly features. *Evolution*, 17 (4): 580-587.
- SIEBENROCK, F. (1894): Das Skelett der *Lacerta simonyi* Steind. und der Lacertidenfamilie überhaupt. *Sitzungsber. Akad. Wiss., math.-naturw. Kl. Wien.*, 103: 205-292.
- TAYLOR, W. R. (1967): An enzyme method of clearing and staining small vertebrates. *Proc. U.S. natn. Mus.*, 122 (3596): 1-17.
- ZUG, G. R. & CROMBIE, R. I. (1970): Modifications of the Taylor Method of Clearing and Staining for Amphibians and Reptiles. *Herpet. Rev.*, 2: 49-50.

Recibido: 05/06/97

Aceptado: 12/12/97

Actividad de *Natrix maura* en el Delta del Ebro, analizada mediante técnicas de telemetría

XAVIER SANTOS Y GUSTAVO A. LLORENTE

Dep. Biología Animal (Vertebrats), Facultat de Biología,
Universitat de Barcelona, Avd. Diagonal 645, 08028 Barcelona.

Resumen: Se han utilizado técnicas de telemetría con objeto de estudiar los desplazamientos diarios, diurnos y nocturnos, y calcular las áreas de campeo, en una población de *Natrix maura* del Delta del Ebro. Los emisores se implantaron subepitelialmente en 19 ejemplares y en dos épocas distintas: en mayo de 1993 (5 ejemplares) y en julio de 1995 (14 individuos). Ambos períodos son ecológicamente muy distintos: en mayo se inicia el ciclo del arrozal y la disponibilidad trófica y la cobertura vegetal son bajas; en julio el arroz ya está maduro y la disponibilidad trófica y la cobertura vegetal son mayores. El número de observaciones en que no hubo desplazamiento entre localizaciones consecutivas fue mayor en julio. En ambos meses los desplazamientos diurnos fueron más largos que los nocturnos. En los machos, los desplazamientos diurnos fueron mayores en mayo que en julio. El área de campeo y el área central de actividad fueron calculados mediante el método de la media armónica, usando el 95% y 50% de localizaciones respectivamente. No se hallaron diferencias sexuales, aunque si se hallaron diferencias estacionales en los machos, siendo las áreas de campeo mayores en mayo. Se discute la posible influencia de la actividad reproductora de las serpientes y la estacionalidad del ciclo del arrozal en los resultados obtenidos.

Palabras clave: Culebra viperina, área de campeo, actividad, Delta del Ebro, *Natrix maura*.

Abstract: *Natrix maura* activity patterns in the Ebro Delta using telemetry.- Radiotracking techniques were used to analyze daily, diurnal and nocturnal movements and to calculate home ranges, in a population of *Natrix maura* in the Ebro Delta Natural Park. Transmitters were subepitelially implanted in 19 specimens during two different periods: May 1993 (5 individuals) and July 1995 (14 individuals). Ecological condition in both months were different: in May, rice cycle starts and trophic availability and vegetational cover are low, whereas in July, rice is eared and the trophic availability and vegetational cover increased. In July, the frequency of snakes which had no moved on consecutive days was higher than in May. In both months, diurnal movements were longer than nocturnal movements. In males, diurnal movements were longer in May than in July. Areas were calculated by Harmonic Mean Method, using 95% (Home range) and 50% (Core area) of the localizations. No sexual but seasonal differences were found in males: home range was higher in May than in July. The influence of reproductive activity and seasonality of rice cycle on the results, is discussed.

Key words: Viperine Snake, home range, Ebro Delta, activity, *Natrix maura*.

INTRODUCCIÓN

El uso de técnicas de telemetría en poblaciones naturales de reptiles se ha convertido en una herramienta necesaria para el estudio de la actividad y uso del espacio en especies cuya localización y captura se ve dificultada por razones de baja densidad de población, hábitos ocultos y/o caracterizadas por realizar grandes desplazamientos (SEIGEL, 1993). En ofidios, la telemetría se ha empezado a aplicar en los últimos años, siendo los pioneros FITCH & SHIRER (1971). Su falta de extremidades y su carácter exclusivamente reptador, dificultan la colocación externa de los emisores, y por ello se suelen situar internamente, aunque CIOFI & CHELAZZI (1991) emplearon emisores externos ajustados a la base de la cola para estudiar una población de *Coluber viridiflavus*.

El Delta del Ebro es una amplia superficie ocupada por un ecosistema natural de marisma sustituido en parte por el cultivo del arroz. Esta actividad agrícola que ocupa más del

40% de la superficie deltaica, precisa de una densa red de canales y acequias. La combinación de ambos sistemas, natural y agrícola, permite el establecimiento de una importante población de culebra viperina *Natrix maura*, especie acuática y ampliamente distribuida en todo el Delta (LLORENTE *et al.*, 1991). La gran extensión de puntos de agua en el Delta permite un alto grado de movilidad de los individuos, por lo que el uso de técnicas de marcado y recaptura en una reducida parcela, utilizando marcas naturales (ver HAILEY & DAVIES, 1985) fue infructuoso y dio muy pobres resultados (SANTOS, datos no publicados).

El estudio tuvo como objetivos el cálculo de la frecuencia y longitud de los desplazamientos diarios, analizando las diferencias entre el período diurno y nocturno, así como el cálculo del área de campeo *sensu* GREGORY *et al.* (1987) en una muestra de culebras y en dos períodos distintos del año. Este último aspecto resultaba apropiado debido a que el arrozal es

un medio altamente dinámico (FASOLA & RUIZ, 1996) y muestra una elevada estacionalidad en la productividad y disponibilidad trófica (GONZÁLEZ-SOLÍS *et al.*, 1996). Del mismo modo que se ha observado la influencia del ciclo del arrozal en la ecología de un buen número de vertebrados del Delta del Ebro (FASOLA & RUIZ, 1996), este estudio también pretendió observar su posible influencia sobre la actividad de las culebras de agua.

MATERIAL Y MÉTODOS

El presente estudio se dividió en dos períodos distintos: 1) Mayo de 1993: se emplearon 5 culebras de agua (2 hembras y 3 machos), (2) Julio de 1995: se realizó un estudio equivalente con 14 individuos (7 machos y 7 hembras). Los individuos capturados eran todos adultos y en ningún caso el emisor superaba el 10% total del peso del animal (ver LUTTERSCHMIDT, 1994), siendo en muchos de ellos muy inferior a este porcentaje.

A pesar de que son dos períodos poco separados temporalmente, se justifica su elección debido a que las diferencias entre ambos son grandes: (1) durante el mes de mayo se inicia el crecimiento del arroz y las temperaturas son moderadas. Coincide con la época de apareamiento de las culebras (SANTOS, datos no publicados) y la disponibilidad trófica es baja (GONZÁLEZ-SOLÍS *et al.*, 1996); (2) durante el mes de julio, las temperaturas son altas y el arroz ya ha crecido mucho, proporcionando una buena cobertura vegetal. Las hembras están grávidas o ya han realizado la puesta (SANTOS, datos no publicados) y la disponibilidad trófica del arrozal ya es muy alta (GONZÁLEZ-SOLÍS *et al.*, 1996).

Los animales capturados fueron primariamente introducidos en una nevera a 6°C hasta alcanzar un estado de hipotermia y posteriormente se implantó un emisor en posición subepitelial. La posición del emisor fue siempre caudal en relación a la zona de incisión. Los animales operados fueron mantenidos en un terrario seco durante una semana, y posteriormente fueron liberados en el mismo lugar de captura. Acabado el estudio, fueron recapturados con objeto de extraer el emisor, tras lo cual fueron finalmente liberados.

Los emisores utilizados fueron de dos tipos: (1) SS-2 con una pila Hg312 de 1.5 gramos de peso y de medidas 17x9x5 mm. y una vida media de 6 semanas; (2) SS-2 con una pila

Hg13 de 2.2 gramos, tamaño de 17x9x6 mm. y una vida media de 8 semanas. La frecuencia de emisión oscilaba entre 150.500 y 152.000 Mhz. La localización de los animales se hizo con un receptor modelo CE-12, con una antena tipo Yaggi acoplada para las localizaciones a gran distancia (hasta 100 m en las mejores condiciones) y una antena tipo lazo para la localización exacta del animal.

El número de localizaciones por serpiente y día fue uniforme: en mayo, 4 ó 5 localizaciones diarias a las 7:00, 10:00, 13:00, 16:00 y 18:00 horas solares; en julio, dos localizaciones diarias, una entre las 7:00 y las 8:00 h. s., y otra entre las 19:30 y las 20:30 h. s. Cada localización fue situada sobre un mapa topográfico a escala 1:5.000.

Para cada ejemplar se calculó: la distancia total recorrida, el desplazamiento medio diario y los desplazamientos medios diurno y nocturno. También se calculó la razón de desplazamientos diurnos y nocturnos (distancia total recorrida de día / distancia total recorrida de noche) a lo largo de los días de seguimiento. En mayo se analizaron los desplazamientos realizados a lo largo del día. Para ello se calculó, para cada franja horaria, tanto la frecuencia con la que se había producido algún desplazamiento, como la velocidad media de desplazamiento puesto que las franjas horarias no mantenían el mismo periodo de tiempo (ver TIEBOUT & CARY, 1987). Los desplazamientos fueron medidos en metros y las velocidades en metros por hora.

Para el cálculo del área de campeo no se utilizó el modelo del Mínimo Polígono Convexo, ya que dicho método incluye áreas nunca usadas por los animales (NAULLEAU, 1966; FITCH & SHIRER, 1971; MADSEN 1984), especialmente cuando estos realizan grandes desplazamientos o presentan varios centros de actividad. Como método alternativo se utilizó la Media Armónica (DIXON & CHAPMAN, 1980) que permite calcular el área de campeo despreciando un porcentaje variable de las localizaciones más alejadas del centro de actividad, y por ello refleja con mayor fiabilidad el área real utilizada. El área de campeo se calculó como la superficie incluida en la isopleta del 95% y el área central de actividad como la superficie que incluía el 50% de localizaciones. En todos los cálculos se utilizó el programa Ranges IV (KENWARD, 1994). Las superficies se midieron en hectáreas.

Los datos climáticos fueron recogidos por

Tabla 1: Sexo, longitud cabeza-cloaca (LCC en mm) y principales datos del seguimiento de los ejemplares utilizados. Nº loc: número de veces en que fue localizado el ejemplar; Nº días: número total de días de seguimiento incluyendo el día que fue soltado y el día que fue recapturado. Área de campeo (H95) y área central de actividad (H50) para cada ejemplar (en hectáreas).

Table 1: Sex, snout-vent length (LCC in mm) and field data of each snake: Nº loc indicate the number of localizations; Nº días include from the release until the recapture day. Home range (H95) and core area (H50) are in ha.

| Código | Sexo | LCC | Mes | Nº loc. | Nºdías | Inicio | H95 | H50 |
|--------|------|-----|-------|---------|--------|----------|-------|------|
| M348 | ♀ | 658 | Mayo | 135 | 34 | 12-05-93 | 0.76 | 0.02 |
| M361 | ♂ | 589 | Mayo | 56 | 18 | 12-05-93 | 0.91 | 0.20 |
| M362 | ♂ | 527 | Mayo | 35 | 12 | 12-05-93 | 11.26 | 0.36 |
| M363 | ♂ | 558 | Mayo | 134 | 35 | 11-05-93 | 5.28 | 1.55 |
| M376 | ♂ | 410 | Julio | 37 | 20 | 12-07-95 | 0.30 | 0.10 |
| M377 | ♂ | 358 | Julio | 50 | 27 | 04-07-95 | 0.40 | 0.05 |
| M378 | ♂ | 360 | Julio | 47 | 27 | 04-07-95 | 0.35 | 0.01 |
| M379 | ♀ | 535 | Julio | 48 | 25 | 04-07-95 | 0.05 | 0.01 |
| M380 | ♂ | 375 | Julio | 51 | 27 | 04-07-95 | 0.42 | 0.07 |
| M381 | ♂ | 460 | Julio | 28 | 15 | 04-07-95 | 0.39 | 0.03 |
| M382 | ♂ | 411 | Julio | 40 | 21 | 04-07-95 | 0.30 | 0.01 |
| M383 | ♀ | 542 | Julio | 50 | 27 | 04-07-95 | 0.54 | 0.03 |
| M385 | ♀ | 429 | Julio | 46 | 25 | 04-07-95 | 0.13 | 0.01 |
| M386 | ♀ | 475 | Julio | 35 | 20 | 12-07-95 | 4.85 | 0.45 |
| M387 | ♀ | 470 | Julio | 39 | 20 | 12-07-95 | 0.85 | 0.05 |
| M388 | ♂ | 430 | Julio | 38 | 20 | 12-07-95 | 2.41 | 0.09 |
| M389 | ♀ | 473 | Julio | 12 | 7 | 11-07-95 | 0.93 | 0.03 |

la estación metereológica del Ecomuseu (Parc Natural del Delta de l'Ebre) situado en las proximidades de la zona de estudio.

Se utilizó el análisis de la varianza para observar las posibles diferencias en la velocidad de desplazamiento entre las diferentes franjas horarias de mayo. Se compararon las diferencias dos a dos mediante el test Scheffé a posteriori, siempre que el análisis de la varianza mostrara diferencias significativas. Los desplazamientos diurno y nocturno se compararon mediante el test t de datos apareados que analiza, para cada ejemplar, las diferencias entre dos muestras dependientes. Las diferencias sexuales y mensuales en los desplazamientos diarios, diurnos y nocturnos se analizaron mediante el test t de student. Las diferencias en el área de campeo y área central también se analizaron mediante el mismo test, previa transformación logarítmica de los resultados obtenidos. Dado que durante el mes de mayo se realizó el seguimiento de una sola hembra, las diferencias sexuales sólo se analizaron en julio, mientras que las diferencias mensuales sólo se analizaron utilizando la muestra de machos.

RESULTADOS

De las 19 culebras utilizadas, dos desaparecieron rápidamente, una en cada fase. En un caso el emisor debió estropearse rápidamente

y en el otro, el animal fue atropellado, sin que en ninguno de los dos casos, el número de localizaciones fuera suficiente como para incluirlos en los análisis. Se hallaron dos animales más muertos durante el estudio (uno de ellos por una acción humana), aunque en este caso, el número de datos obtenidos si fue suficiente para incluirlos en los cálculos. El ejemplar M361 realizó, durante su seguimiento, un desplazamiento de más de un kilómetro en un sólo día, arrastrado posiblemente por la corriente de agua de un canal. Por ello, sólo se utilizaron los resultados anteriores a dicho desplazamiento (18 días de un total de 33 y 56 localizaciones de un total de 85), lo que permitió unirlo al resto de la muestra.

La Tabla 1 muestra sexo y longitud cabeza-cloaca (LCC) de cada ejemplar así como las principales características del seguimiento individual. El número medio de días de seguimiento fue de 22.35 ± 1.75 ($n=17$ culebras) y fue superior en mayo (24.75 ± 5.76 , $n=4$) respecto a julio (21.62 ± 1.62 , $n=13$). El número medio de localizaciones por ejemplar fue de 51.82 ± 7.95 ($n=17$) siendo mayor en mayo (90.00 ± 26.05 , $n=4$) que en julio (40.08 ± 3.03 , $n=13$).

Actividad diaria

Para analizar la actividad diaria se tomaron los dos períodos de campo por separado.

Mayo: El desplazamiento medio diario fue de

Tabla 2: Desplazamientos diarios, diurnos, nocturnos, total y máximo para cada ejemplar. Los desplazamientos se midieron en metros y los valores medios incluyen el error standard. %No indica el % de días en que no hubo desplazamiento. N indica la muestra utilizada en el cálculo de los desplazamientos medios en cada ejemplar.

Table 2: Daily, diurnal, nocturnal, total and maximum movements for each snake. Movements were measured in meters and means included error standard. %No indicate the % of days without movement. N indicate the sample used to calculate the mean movements in each snake.

| Código | %No | N | D. diario | D. diurno | D. nocturno | D.max | D. total |
|--------|-----|----|-----------|-----------|-------------|-------|----------|
| M348 | 31% | 20 | 48.1±14.5 | 43.9±13.6 | 4.2±2.0 | 261 | 962.0 |
| M361 | 24% | 16 | 71.6±25.2 | 70.8±25.2 | 0.8±0.6 | 357 | 1145.0 |
| M362 | 25% | 6 | 36.9±19.0 | 21.9±12.3 | 15.0±15.0 | 110 | 221.5 |
| M363 | 7% | 25 | 66.3±14.7 | 49.3±10.9 | 14.4±8.4 | 250 | 1656.5 |
| M376 | 28% | 13 | 42.1±13.2 | 17.8±6.5 | 24.3±12.6 | 183 | 547.2 |
| M377 | 38% | 15 | 31.8±9.5 | 24.3±9.6 | 7.5±2.0 | 128 | 477.1 |
| M378 | 58% | 10 | 29.7±8.3 | 23.0±8.9 | 6.7±3.4 | 85 | 296.9 |
| M379 | 36% | 14 | 7.8±1.9 | 4.2±1.5 | 2.5±1.1 | 22 | 109.3 |
| M380 | 25% | 18 | 32.1±6.8 | 28.5±6.0 | 5.3±1.6 | 126 | 577.6 |
| M381 | 0% | 13 | 26.6±5.4 | 14.7±5.8 | 11.8±4.2 | 61 | 345.3 |
| M382 | 42% | 11 | 25.6±11.1 | 14.1±6.4 | 14.1±6.9 | 130 | 282.1 |
| M383 | 54% | 11 | 36.6±10.0 | 24.3±7.5 | 12.3±5.5 | 96 | 402.4 |
| M385 | 27% | 16 | 27.0±10.1 | 16.5±5.6 | 12.2±5.3 | 141 | 432.1 |
| M386 | 22% | 14 | 79.7±27.9 | 65.5±25.2 | 14.2±5.8 | 285 | 1115.7 |
| M387 | 56% | 8 | 65.5±15.8 | 60.0±14.9 | 5.5±3.0 | 124 | 524.3 |
| M388 | 28% | 13 | 67.8±26.7 | 41.8±23.0 | 26.0±11.2 | 358 | 881.7 |
| M389 | 29% | 5 | 54.6±44.3 | 53.6±44.6 | 1.0±0.8 | 230 | 272.8 |

55.70±8.03 metros por día ($n=4$ ejemplares) (Tabla 2). Los desplazamientos medios diurnos (7:00 a 18:00 h. s.) fueron más largos que los nocturnos (18:00 a 7:00 h. s.) (diurno: 46.48± 10.04 m.; nocturno: 8.60±3.60 m., $n=4$), aunque la escasa muestra impide valorar el resultado estadísticamente.

El período en que se observó una mayor frecuencia de desplazamiento entre localizaciones consecutivas se dio en la franja horaria de 16:00 a 18:00 h. s., siendo el período nocturno (18:00 a 7:00 h. s.) el que mostró el valor más bajo (Tabla 3). En cuanto a la velocidad, los períodos en que se alcanzó una velocidad media mayor fueron el primero de la mañana (7:00 a 10:00 h.s.) y el último de la tarde (16:00 a 18:00 h.s.). El análisis de la varianza mostró diferencias en la velocidad media alcanzada entre las cinco franjas horarias ($F(4,110)=4.61$, $p=0.0018$). Los tests Scheffé a posteriori mostraron diferencias entre el período nocturno y todos los intervalos diurnos excepto el primer intervalo de la mañana.

Julio: El desplazamiento medio diario fue de 40.53±5.69 m. ($n=13$ ejemplares). El valor más elevado lo presentó la hembra M386 (79.7 ± 27.9 m.) siendo también este ejemplar el que registró un mayor desplazamiento total (1115.7 m. en 20 días de seguimiento) (ver

Tabla 2).

La Tabla 2 también muestra los desplazamientos diario, diurno y nocturno de cada ejemplar. Los desplazamientos diurnos fueron significativamente más largos que los nocturnos (29.87 ± 5.34 m., $n=13$ en la actividad media diurna respecto a 11.03 ± 2.10 m., $n=13$ en la actividad media nocturna; $t=3.23$, 12 g.l., $p=0.007$).

No se observaron diferencias sexuales en el desplazamiento medio diario (machos: 36.5 ±5.6 m., hembras: 45.2±10.8 m., $t=0.74$, g.l.=11, $p=0.47$).

Con objeto de comparar los desplazamientos diarios, diurnos y nocturnos entre los dos meses, se utilizó la muestra de machos. Considerando la totalidad de la franja horaria, sólo se observaron diferencias significativas en los desplazamientos medios diurnos, siendo mayores en mayo (47.4 ± 14.2 m., $n=3$) que en julio (23.5 ± 3.7 m., $n=7$) ($t=2.34$, g.l.=8, $p=0.048$).

La razón de desplazamientos diurnos y nocturnos fue superior en mayo que en julio (mayo: 27.4 ± 22.4 m., $n=4$; julio: 7.0 ± 4.0 m., $n=13$), aunque la alta variabilidad individual no permite apreciar diferencias significativas entre ambos períodos ($U=15.0$, $p=0.21$). Dos ejemplares de julio (M376 y M382) realizaron mayores desplazamientos nocturnos, aunque

Tabla 3: Actividad individual y por franjas horarias durante el mes de mayo. Incluye el porcentaje de observaciones en que hubo desplazamiento (Frec.) y las velocidades totales e individuales en cada franja horaria En todos los casos se da el valor medio y error standard.

Table 3: Individual and interval time activity found in May. Data include the frequency of observed movement between two consecutive localizations (Frec.) and total and individual speeds in each inter-val time. Results include mean and standard error.

| | 7-10 h. (n=23) | 10-13 h. (n=29) | 13-16 h. (n=30) | 16-18 h. (n=20) | 18-7 h. (n=13) |
|-------|-------------------|--------------------|--------------------|--------------------|-------------------|
| Total | 14.30 ±5.47 | 9.77 ±1.45 | 11.80 ±2.08 | 13.79 ±2.88 | 3.36 ±1.24 |
| M348 | 6.00 ±1.75 | 6.86 ±2.12 | 9.08 ±2.94 | 14.85 ±5.58 | 1.26 ±0.41 |
| M361 | 71.67 ±23.65 | 9.93 ±3.30 | 11.29 ±4.32 | 7.50 ±2.60 | 0.69 ±2.44 |
| M362 | - | 3.33 | 23.33 | 10.63 ±1.88 | 6.92 |
| M363 | 5.50 ±1.49 | 11.89 ±2.11 | 13.42 ±3.85 | 14.07 ±2.60 | 4.97 ±2.44 |
| Frec. | 28.75% 28.75% | 31.39% 31.39% | 34.94% 34.94% | 35.71% 35.71% | 20.63% 20.63% |

en ningún caso las diferencias fueron significativas.

Actividad temporal

La mayoría de los ejemplares mostraron una alternancia entre días de grandes desplazamientos con otros de poca o nula movilidad. El porcentaje de observaciones en que no se detectó movimiento entre localizaciones consecutivas fue del 65.4%. De los 334 días totales de seguimiento, las culebras permanecieron inactivas durante un día entero en 107 ocasiones (32% de los días) aunque individualmente hubo grandes diferencias (ver Tabla 2). La proporción de días de inactividad fue superior en julio (90 sobre 251 días) que en mayo (17 sobre 83 días) ($\chi^2=6.77$, g.l.=1, $p=0.009$).

Se agruparon los desplazamientos de cada día para el total de individuos seguidos en julio (Figura 1). Se observó una correlación positiva entre el desplazamiento medio diario y la temperatura mínima diaria ($r=0.60$, $n=24$, $p=0.003$) pero no con la temperatura máxima diaria ($r=0.41$, $n=22$, $p=0.06$). Durante el período de estudio, solamente se produjeron precipitaciones apreciables los días 7 y 30 de julio (11 mm y 0.4 mm respectivamente).

Área de campeo

El número de días de seguimiento o el número de localizaciones por ejemplar no se correlaciona significativamente con el valor

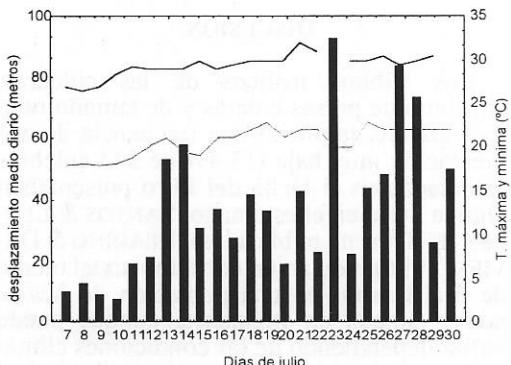


Figura 1.- Desplazamientos diarios medios de la muestra del mes de julio. En linea discontinua se observan las temperaturas máxima y mínima de cada día.

Figure 1.- Mean of the daily movement of snakes on the study conducted during July. In dots maximum and minimum daily temperatures.

del área de campeo calculada (nº días: $r=0.04$, $n=17$, $p=0.89$; nº localizaciones: $r=26$, $n=17$, $p=0.32$).

El área de campeo media calculada mediante el método de la media armónica (H95) fue de 1.77 ± 0.70 ha. ($n=17$). Utilizando los resultados obtenidos por los machos, se observó que H95 en mayo (5.82 ± 3.00 ha., $n=3$) fue significativamente mayor que en julio (0.65 ± 0.29 ha., $n=7$) ($t=3.17$, 8 g.l., $p=0.01$). En cuanto a las hembras, el único ejemplar de mayo presentó un área de campeo intermedio en relación a los seis de julio (Tabla 1). La insuficiente muestra de mayo impidió analizar las diferencias sexuales en este mes, aunque cabe destacar que la superficie observada en la hembra fue inferior a la de los tres machos.

No se observaron diferencias sexuales comparando solamente los individuos estudiados en julio, aunque las hembras mostraron superficies ligeramente superiores (1.22 ± 0.74 ha., $n=6$) a los machos (0.65 ± 0.29 ha., $n=7$) ($t=0.62$, 11 g.l., $p=0.55$).

El área central de actividad (H50) observada fue de 0.18 ± 0.09 ha. ($n=17$). La comparación de los valores de H50 entre las submuestras arrojó similares resultados que los observados para H95. Los machos seguidos en mayo (0.70 ± 0.43 ha., $n=3$) presentaron un área central de actividad mayor que la de los seguidos en julio (0.05 ± 0.01 ha., $n=7$) ($t=3.03$, 8 g.l., $p=0.02$). No se observaron diferencias sexuales en los valores de H50 en las culebras seguidas en julio ($\sigma^2: 0.05 \pm 0.01$ ha., $n=7$; $\sigma^2: 0.09 \pm 0.07$ ha., $n=6$; $t=0.58$, 11 g.l., $p=0.58$).

DISCUSIÓN

Los hábitos tróficos de las culebras, consumo de presas enteras y de tamaño relativo grande, implican una frecuencia de alimentación muy baja (13.4% de 343 culebras estudiadas en el Delta del Ebro presentaban alguna presa en el estómago, SANTOS & LLORENTE, datos no publicados). READING & DAVIES (1996) indican un consumo anual medio de 5 a 8 sapos en una población de *Natrix natrix* situada en Inglaterra, aunque puede variar dependiendo de las condiciones climáticas y existir grandes diferencias individuales, sexuales y según la situación reproductora. Entre dos tomas de alimento, las culebras pueden mantenerse prácticamente inactivas, hecho que podría explicar como se alternan días de largos y cortos o nulos desplazamientos, tal y como se ha comprobado en este estudio. En otros casos, los períodos de inactividad pueden ser aún mayores (por ejemplo el 72.5% de las localizaciones en *Nerodia sipedon*, TIEBOUT & CARY, 1987).

En mayo, no se observaron diferencias en los desplazamientos a lo largo de todo el período de luz, y solamente se redujeron significativamente en el período nocturno. Ello indicaría una actividad constante durante el día, resultado que coincide con las observaciones hechas por JAÉN & PÉREZ-MELLADO (1989), aunque en este último caso se observaron desplazamientos a lo largo del día entre los medios acuático y terrestre.

Los desplazamientos diurnos fueron siempre superiores a los nocturnos, tanto en mayo (temperatura media: 18.2°C) como en julio (temperatura media: 24.8°C), y no se encontraron diferencias significativas en la longitud de los desplazamientos nocturnos de los dos períodos, esto es, en esta población no se encuentran evidencias significativas de un incremento en la actividad nocturna en el período más caluroso, a diferencia de lo encontrado en otras poblaciones (GALÁN, 1988).

Los desplazamientos diurnos fueron mayores en mayo que en julio. Una reducción en la actividad durante los meses más calurosos del año ha sido puesta de manifiesto en otra población mediterránea de *Natrix maura* (HAILEY & DAVIES 1987b) pero no en otras poblaciones de culebras ibéricas (GALÁN, 1988; JAÉN & PÉREZ-MELLADO, 1989). El descenso en la actividad estival también ha sido observado en otras especies (MADSEN,

1984; LUISELLI & AGRIMI, 1991) y tales diferencias podrían deberse a las altas temperaturas alcanzadas durante el día en el período estival o bien explicarse por: (1) búsqueda de pareja en relación a la reproducción durante el mes de mayo (ver discusión de áreas de campeo), y (2) realización de menores desplazamientos para buscar alimento en julio, debido a que la disponibilidad trófica del arrozal se incrementa progresivamente desde que los campos son inundados (15 de abril aproximadamente) y alcanza los mayores valores de biomasa disponible a finales del verano (GONZÁLEZ-SOLÍS *et al.*, 1996). Algo parecido ocurre en la población de *Natrix maura* del río Jalón (Alicante), donde HAILEY & DAVIES (1987a) observan que los desplazamientos en primavera son mayores que en verano en ambos sexos. Estos autores señalan que la reducción del volumen de agua en verano y, como consecuencia el aumento en la concentración de las presas en pequeñas charcas, impide precisar si el aumento en la longitud de los desplazamientos en primavera (época reproductora) en los machos puede explicarse por la búsqueda de pareja. Para DUGUY & SAINT GIRONS (1966) los grandes desplazamientos realizados por los machos de *Natrix maura* en primavera se deben a la actividad reproductora ya que en este período estos mismos autores han observado que los machos no se alimentan.

Por todo ello, y aceptando que los resultados de este estudio deben tomarse con prudencia debido a la baja muestra utilizada, las diferencias observadas sugieren que tanto la actividad reproductora como la disponibilidad trófica y la estructura del hábitat son factores muy importantes que pueden explicar los desplazamientos en las serpientes, como señalan GREGORY *et al.* (1987).

La correlación existente entre los desplazamientos medios diarios y la temperatura mínima diaria permiten sugerir que existe una influencia de los factores climatológicos sobre la actividad. Con todo, la falta de datos climáticos más precisos y la comparación en períodos más largos de tiempo y por tanto con un rango de variación de temperaturas mayor, impide extraer mayores conclusiones.

No existen diferencias sexuales en el área de campeo en *Natrix maura* en concordancia con lo observado en otras especies (BLÁZQUEZ, 1993; CIOFI & CHELAZZI, 1995; DURNER & GATES, 1993; SECOR, 1994). Al

contrario, si existen diferencias significativas en las áreas de campeo de los machos entre mayo y julio. Idénticos resultados se observan si se comparan las áreas centrales de actividad entre ambos períodos. Los valores significativamente superiores en mayo coinciden con la época de cópulas tal y como se ha comprobado con la presencia de espermatozoídes en frotis cloacales de hembras de este período (SANTOS, datos no publicados). El período de cópulas en la población del Delta del Ebro, coincide a grandes rasgos con las observaciones de DU-GUY & SAINT GIROS (1966) en Francia y de HAILEY & DAVIES (1987c) en Alicante. Un aumento en las áreas de campeo de los machos en el período de cópulas ya ha sido puesta de manifiesto por diversos investigadores (GIB-BONS & SEMLITSCH, 1987; GREGORY *et al.*, 1987; MADSEN, 1984; SECOR, 1994) y refleja los desplazamientos que éstos realizan buscando hembras.

También la actividad en las hembras parece influida por el estado reproductor en que se hallan, puesto que se ha observado una reducción en el área de campeo y los desplazamientos en hembras grávidas de diversas especies ovíparas (SEIGEL *et al.*, 1987; SHINE, 1987, BLÁZQUEZ, 1995). En el presente estudio, de las seis hembras de julio, se observó por palpación abdominal que el ejemplar M379 presentaba huevos oviductales al final del período. Dicha hembra mostró los valores más bajos de julio tanto en el área de campeo ($H_95=0.05$ ha.) como en el desplazamiento medio diario (7.8 metros/día) (ver Tablas 1 y 2), resultados que parecen coincidir con lo arriba señalado. A pesar de ello, en ninguno de los dos casos estos valores se apartan de la distribución normal observada en la muestra de hembras de julio (test t que compara un dato con una muestra, SOKAL & ROHLF, 1995): área de campeo, $t=0.67$, g.l.=4, $p=0.5$; desplazamiento diario, $t=1.64$, g.l.=4, $p=0.2$. Estos resultados coinciden con los aportados por WHITING *et al.* (1997) que observan que las hembras gravidas de *Nerodia harteri paucimaculata* realizan desplazamientos diarios más cortos que los machos y las hembras no grávidas, aunque no existen diferencias significativas entre ambos grupos.

Agradecimientos

El trabajo de campo ha gozado de la inestimable ayuda de Marta Pascual, Miguel A. Carretero, Lluís Llauradó, Albert Martínez-

Silvestre, Fermín Martí (guarda del Parque), Teresa Masqué y Marta Pascual participaron en diversas fases de la implantación quirúrgica a las culebras. La dirección del Parque Natural del Delta del Ebro facilitó la realización de esta investigación y nos permitió pernoctar en sus instalaciones de la Casa Verda. Tres revisores anónimos aportaron comentarios que permitieron mejorar la calidad del trabajo. El presente estudio gozó de financiación económica parcial mediante un Proyecto de Recerca d'Abast Comarcal ACOM93 concedido por la CIRIT, Generalitat de Catalunya.

Para la captura y manipulación de los animales en los dos períodos de estudio se obtuvieron las autorizaciones especiales nº 6764 (6/8/93) y nº 11516 (8/11/94) concedidas por la Direcció General del Medi Natural del Departament d'Agricultura, Ramaderia i Pesca de la Generalitat de Catalunya.

REFERENCIAS

- BLÁZQUEZ, M.C. (1993): *Ecología de dos especies de Colubridos Malpolon monspessulanus y Elaphe scalaris en Doñana (Huelva)*. Tesis Doctoral. Universidad de Sevilla.
- BLÁZQUEZ, M. C. (1995): Body temperature, activity patterns and movements by gravid and non-gravid females of *Malpolon monspessulanus*. *J. Herpetol.*, 29: 264-266.
- CIOFI, C. & CHELAZZI, G. (1991): Radiotrack-ing of *Coluber viridiflavus* using external transmitters. *J. Herpetology*, 25(1): 37-40.
- DIXON, K. R. & CHAPMAN, J. A. (1980): Harmonic mean measure of animal activity areas. *Ecology*, 61:1040-1044.
- DUGUY, R. & SAINT GIROS, H. (1966): Cycle annuel d'activité et reproduction de la couleuvre vipérine *Natrix maura* (L.), d'après les notes manuscrites de Rollinat et des observations personnelles. *Rev. Ecol. Terre et Vie*, 113:423-457.
- DURNER, G. M. & GATES, J. E. (1993): Spatial ecology of black rat snakes on Remington Farms, Maryland. *J. Wildl. Manage.*, 57(4): 812-826.
- FASOLA M. & RUIZ, X. (1996): The value of rice fields as substitutes for natural wetlands for Waterbirds in the mediterranean region. *Colonial Waterbirds*, 19 (Special Publication 1): 122-128.
- FITCH, H.S. & SHIRER, H.W. (1971): A radio-telemetric study of spatial relationships in some common snakes. *Copeia*, 1971:118-

- 128.
- GALÁN, P. (1988): Segregación ecológica en una comunidad de ofidios. *Doñana, Acta Vertebrata*, 15:59-78.
- GIBBONS, J. W. & SEMLITSCH, R. D. (1987). Activity patterns. pp. 396-421, in: R.A. Seigel, J.T. Collins & S.S. Novak (eds.) . *Snakes. Ecology and Evolutionary Biology*. McGraw-Hill, New York.
- GONZÁLEZ-SOLÍS, J.; BERNARDÍ, X. & RUIZ, X. (1996): Seasonal variation on Waterbird Prey in the Ebro Delta Rice Fields. in: Ecology, conservation and management of colonial waterbirds in the Mediterranean region. A.J. CRIVELLI, H. HAFNER, M. FASOLA, R.M. ERWIN & D.A. MCCRIMMON, JR. Eds. *Colonial Waterbirds*, 19 (Special Publication 1):135-142.
- GREGORY, P. T.; MACARTNEY, J. M. & LARSEN, K. W. (1987): Spatial patterns and Movements. pp. 366-395, in: R.A. Seigel, J.T. Collins & S.S. Novak (eds.). *Snakes. Ecology and Evolutionary Biology*. McGraw-Hill, New York.
- HAILEY, A. & DAVIES, P. M. C. (1985): 'Fingerprinting' snakes: a digital system applied to a population of *Natrix maura*. *J. Zoology, London* 207:191-199.
- HAILEY, A. & DAVIES, P. M. C. (1987a): Growth, movement and population dynamics of *Natrix maura* in a drying river. *Herpetol. Journal*, 1:185-194.
- HAILEY, A. & DAVIES, P. M. C. (1987b): Activity and thermoregulation of the snake *Natrix maura* I. R and K thermoregulation. *J. Zool., London* 213:71-80.
- HAILEY, A. & DAVIES, P. M. C. (1987c): Maturity, mating and age-specific reproductive effort of the snake *Natrix maura*. *J. Zool., London* 211:573-587.
- JAÉN, M. J. & PÉREZ-MELLADO, V. (1989): Temperaturas corporales y ritmos de actividad en una población de *Natrix maura* (L.) del Sistema Central. *Doñana, Acta Vertebrata*, 16(2):203-217.
- KENWARD, R. (1994): *Wildlife Radio Tagging*. Academic Press, London.
- LLORENTE, G.A.; FONTANET, X.; MONTORI, A.; SANTOS, X. & CARRETERO, M.A. (1991): Herpetofauna del Delta de l'Ebre: distribució i conservació de les espècies. *Bull. Parc Natural Delta del Ebre*, 6:14-21.
- LUISELLI, L. & AGRIMI, U. (1991): Composition and variation of the diet of *Vipera aspis francisciredi* in relation to age and reproductive stage. *Amphibia-Reptilia*, 12: 137-144.
- LUTTERSCHMIDT, W. I. (1994): The effect of surgically implanted transmitters upon the locomotory performance of the Checkered Garter Snake, *Thamnophis m. marcianus*. *Herpetol. J.*, 4: 11-14.
- MADSEN, T. (1984): Movements, Home Range Size and Habitat Use of Radio-tracked Grass Snake (*Natrix natrix*) in Southern Sweden. *Copeia*, 1984(3):707-713.
- NAULLEAU, G. (1966): Étude complémentaire de l'activité de *Vipera aspis* dans la nature. *Vie Milieu*, 17:461-509.
- READING, C. J. & DAVIES, J. L. (1996): Predation by grass snakes (*Natrix natrix*) at a site in southern England. *J. Zool. Lond.*, 239:73-82.
- SECOR, S. M. (1994): Ecological significance of movements and activity range for the Sidewinder, *Crotalus cerastes*. *Copeia*, 1994(3): 631-645.
- SEIGEL, R. A. (1993): Summary: Future research on snakes, or how to combat "lizard envy". In *Snakes: Ecology and Behavior*, 87-115. R. A. Seigel and J. T. Collin (Eds.). Mc. Graw Hills, New York.
- SEIGEL, R. A.; HUGGINS, M. M. & FORD, N. B. (1987): Reduction of locomotor ability as a cost of reproduction in gravid females. *Oecologia*, 22: 323-330.
- SHINE, R. (1987): Intraspecific variation in thermoregulation, movements and habitat use by Australian blacksnares *Pseudochis porphyriacus* (Elapidae). *J. Herpetol.*, 21:165-177.
- SOKAL, R. R. & ROHLF, F. J. (1995): *Biometry*. 3^a ed. W. H. Freeman & Co., New York.
- TIEBOUT III, H. M. & CARY, J. R. (1987): Dynamic spatial ecology of the water snake, *Nerodia sipedon*. *Copeia*, 1987(1): 1-18.
- WHITING, M. J.; DIXON, J. R. & GREENE, B. D. (1997): Spatial ecology of the Concho Water Snake (*Nerodia harteri paucimaculata*) in a large lake system. *J. Herpetol.*, 31(1):327-335

Recibido: 11/07/97

Aceptado: 18/12/97

Redescription, variation, biology, and distribution of *Eleutherodactylus platydactylus* (Boulenger, 1903) (Amphibia: Anura: Leptodactylidae), the taxonomic status of *E. bockermannii* Donoso-Barros, 1970, and comments on polymorphism in anurans

IGNACIO DE LA RIVA

*Departamento de Biodiversidad y Biología Evolutiva,
 Museo Nacional de Ciencias Naturales,
 C/ José Gutiérrez Abascal 2, 28006 Madrid, Spain.
 e-mail: mcnir3a@fresno.csic.es*

Abstract: *Eleutherodactylus platydactylus* is redescribed on the basis of recent material. The species presents a striking polymorphism; ten basic color patterns are recognized. Three groups of problematic specimens are described. Data on biology, ecology and distribution of *E. platydactylus* are provided. The species occurs in Andean cloud forests from Ayacucho, Peru, to Santa Cruz, Bolivia. It is an abundant, primarily nocturnal species. *Eleutherodactylus bockermannii* Donoso-Barros is herein placed in the synonymy of *E. platydactylus*. A redefinition of the concepts of parallel polymorphism and tautomorphy based on the mostly unknown role of homology is given, together with some comments on polymorphism in anurans. Alternative hypotheses for the maintenance of balanced polymorphism in frogs are discussed. In nocturnal species, polymorphism in color is probably due to pleiotropic effects of the genes involved, rather than to predation on particular phenotypes, but polymorphism in pattern might have adaptive value against predators.

Keywords: *Eleutherodactylus platydactylus*, biology, distribution, polymorphism, Bolivia, Peru

Resumen: Redescripción, variación, biología y distribución de *Eleutherodactylus platydactylus* (Boulenger, 1903) (Amphibia: Anura: Leptodactylidae), estatus taxonómico de *E. bockermannii* Donoso Barros, 1970, y comentarios sobre el polimorfismo en anuros.- Se redescribe *Eleutherodactylus platydactylus* basándose en material reciente. Esta especie presenta un notable polimorfismo, y en el presente trabajo se reconocen diez patrones de coloración básicos, se describen tres grupos de especímenes problemáticos y se proporcionan datos sobre la biología, ecología y distribución de *E. platydactylus*. La especie es nocturna y abundante, y se halla en los bosques nublados andinos desde Ayacucho (Perú) hasta el Departamento de Santa Cruz (Bolivia). No se sabe casi nada sobre su reproducción. *Eleutherodactylus bockermannii* es aquí considerado un sinónimo de *E. platydactylus*. Se redefinen los conceptos de polimorfismo paralelo y tautomorfía basándose en el papel casi desconocido de la homología. Se discuten hipótesis alternativas para explicar el mantenimiento del polimorfismo equilibrado en anuros. En especies nocturnas, el polimorfismo en el color se debe probablemente a efectos pleiotrópicos de los genes involucrados, más que a depredación sobre determinados fenotipos, pero el polimorfismo en el diseño podría tener valor adaptativo contra la depredación.

Palabras clave: *Eleutherodactylus platydactylus*, biología, distribución, polimorfismo, Bolivia, Perú

INTRODUCTION

BOULENGER (1903) described *Hylodes platydactylus* from "Santo Domingo, Carabaya, S. E. Peru, 6000 feet," a locality on the Amazonian slopes of the Andes in the Department of Puno, Peru. Since then, little additional information has been published on this species. DE LA RIVA (1990) presumed its presence in Bolivia. HENLE (1992) stated that the type locality of the species is in present-day Bolivia, which is incorrect. RODRIGUEZ *et al.* (1993) described the distribution of *E. platydactylus* as the Department of Puno, Peru, between 600-3500 m. DE LA RIVA (1993) confirmed the widespread occurrence of *E. platydactylus* in Bolivia, published the first color photograph of the species, and commented on its remarkable polymorphism.

KÖHLER *et al.* (1995) emphasized again the striking polymorphism of the species, and provided some data on its ecology and biology, as well as a valuable set of color photographs of specimens from a Bolivian cloud forest locality. MÁRQUEZ *et al.* (1995) described the advertisement call of the species, from recordings obtained in Bolivia.

LYNCH (1976) placed *E. platydactylus* in the *unistrigatus* group, but HEDGES & SCHLÜTER (1992) created the *diadematus* group to accommodate seven species of the *unistrigatus* group, *E. platydactylus* among them. LYNCH & DUELLMAN (1997) did not recognize the *diadematus* group, and maintained *E. platydactylus* in the huge *unistrigatus* group, which is defined as a group consisting of those members of the genus having the mandibular ramus of the

trigeminal nerve passing lateral to the *m. adductor mandibulae externus superficialis* ["S" condition of LYNCH (1986)], and Toe V extending to the distal margin of the distal subarticular tubercle of Toe IV (LYNCH & DUELLMAN, 1995).

DONOSO-BARROS (1970) described *Eleutherodactylus bockermannii* from Runerrabaque (= Rurrenabaque), Department of Beni, Bolivia, which was placed in the *unistrigatus* group by LYNCH (1976), who made an unjustified emendation of the name *E. bockermannii*. This change was followed by DE LA RIVA (1990), who later (DE LA RIVA, 1993), stated that the taxonomic status of this species needed revision and that it could be a synonym of some peri-Andean or Peruvian species.

After several years of field work conducted in the Andean slopes of Bolivia, much data and many specimens of *E. platydactylus* were accumulated. Although Boulenger's description of the species is fairly good, it is the purpose of this paper to: 1) redescribe the species on the basis of fresh material; 2) comment on the remarkable variation observed throughout its range; 3) provide information on its biology, ecology and distribution; 4) elucidate the taxonomic status of *E. bockermannii*; and 5) make some comments on polymorphism in anurans.

MATERIAL AND METHODS

Specimens were fixed in 10% formalin and preserved in 70% ethanol. Measurements were taken with dial callipers to the nearest 0.1 mm. Color description of specimens is based both on field notes and color transparencies. The diagnosis of morphotypes follow LYNCH & MCDIARMID (1987), with slight modifications. Acronyms for museums follow LEVITON *et al.* (1985). Other institutions not cited therein are the Colección Boliviana de Fauna, La Paz, Bolivia (CBF); Museo de Historia Natural "Noel Kempff Mercado," Santa Cruz, Bolivia (MNK; NKA is the acronym for the collection of amphibians); and the Centro de Estudios Tropicales, Sevilla, Spain (CET).

In addition to many Bolivian individuals of *E. platydactylus* observed in the field, a sample of 112 preserved specimens were used to study the color pattern. Within this sample, measurements were taken on 82 adult specimens; 72 of them were sexed. Additionally, 60 more specimens held in the

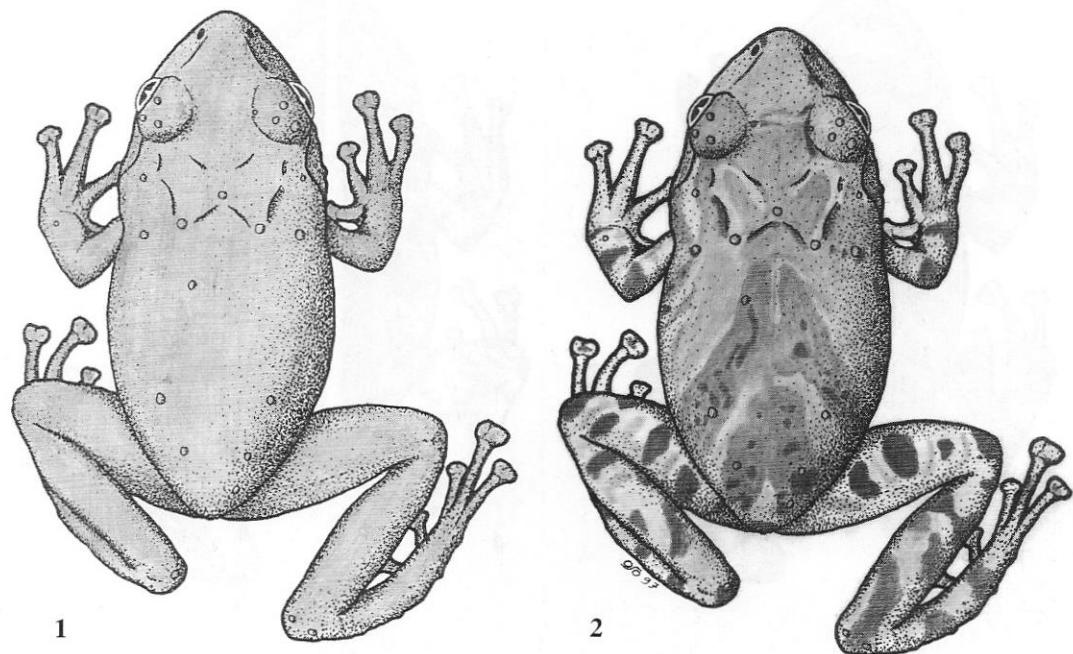
UTA collection (collection numbers not yet assigned) from two Bolivian localities (La Siberia and La Yunga) were examined. Likewise, 21 specimens were examined in the CBF, which have not been included in the analysis. No remarkable differences or new color patterns were found in these samples nor in the living specimens observed in the field but not collected.

RESULTS

Redescription of *Eleutherodactylus platydactylus*.

Eleutherodactylus platydactylus is an extremely polymorphic species (Figs. 1-10). The following diagnosis and description are based on CET A1001, an adult female, which has been selected as a standard specimen (Fig. 2): A member of the *unistrigatus* group presenting the following combination of characters: (1) Skin of dorsum shagreened, with small, scattered warts; skin of venter granular; dorsolateral folds absent; (2) tympanum oval, upper half of the tympanic annulus indistinct; (3) snout subacuminate in dorsal view, rounded in lateral profile; canthus rostralis well marked; (4) interorbital distance larger than width of upper eyelid; cranial crests absent; (5) vomerine teeth present, partially embedded in the bucal mucosa; (6) first finger shorter than second; fingers moderately long, tips truncate, pads moderately large; (7) lateral fringes on fingers moderately marked; (8) small ulnar tubercles on outer edge of the forearm; (9) tarsal fold low, short, not connected with inner metatarsal tubercle; small, scattered tarsal tubercles on outer edge of tarsus; (10) two metatarsal tubercles, inner large, oval, about three times the size of low, round outer; (11) toes with moderately marked lateral fringes; (12) dorsum beige with dark, irregular blotches; a W-shaped mark on the scapular region; throat and venter cream with grayish-brown spots; limbs with dark blotches forming a barred pattern.

Head more or less as wide as body, wider than long; nostrils protuberant, directed frontolaterally; snout sloping abruptly anterior to nostrils, slightly protruding beyond lower jaw; canthus rostralis well marked, concave; loreal region concave; lips not flared; small tubercles on upper eyelid; supratympanic fold low, touching the tympanum; tympanum oval, separated from eye by a distance about tympanum width; choanae



Figures 1-2.- The two most common patterns of *Eleutherodactylus platydactylus*. Numbering corresponds to the patterns given in the text. 1: Uniform; 2: Intermediate. These two patterns and those of the subsequent figures have been superimposed on the outline of Specimen 2 (CET A1001, adult female, SVL 29.6 mm).

Figuras 1-2.- Los dos diseños más comunes en *Eleutherodactylus platydactylus*. Los números corresponden a los diseños dados en el texto. 1: Uniforme; 2: Intermedio. Estos dos diseños y los de las figuras siguientes han sido superpuestos sobre el contorno del ejemplar 2 (CET A1001, hembra adulta, longitud hocico-ano, 29.6 mm).

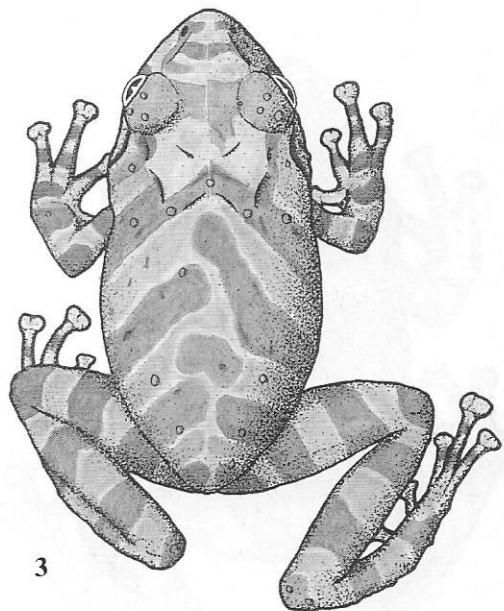
ovoid, moderate-sized; vomerine odontophores oval, medial and posterior to choanae; tongue longer than wide, oval, posterior third free from the floor of the mouth. Skin of dorsum shagreened with scattered low tubercles, notably on the sides of the scapular region; ventral discoidal fold present; skin of venter and ventral surfaces of thighs granular; inner metacarpal tubercle oval, smaller than sub-oval outer; subarticular tubercles of hand round, subconical; lateral fringes of fingers moderately marked; tips of fingers II, III, and IV expanded, truncate; finger tip of III about 3/4 of tympanum diameter; finger lengths, from shortest to longest, I, II, IV, III. Outer metatarsal tubercle oval, twice the size of inner; subarticular tubercles of foot round, subconical; fringes of toes moderately marked; webbing absent; heels overlapping when flexed hind legs held at right angles to sagittal plane.

Color in preservative: Dorsum brown with irregular, diffuse dark spots; diagonal bands on dorsum, directing downwards to the flanks, darker than background but paler than dorsal spots; irregular dark spots on upper lip and loreal region; a dark supratympanic short band; upper surfaces of limbs with diffuse, transverse bars; throat, belly, and ventral surfaces of limbs cream with diffuse gray spots.

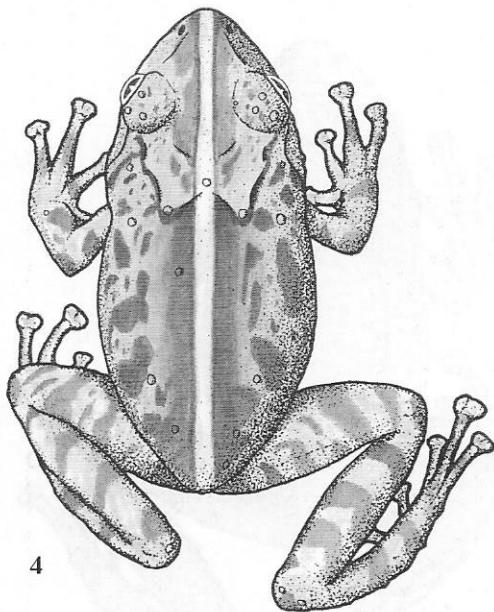
Measurements (in mm): snout-vent length (SVL) 29.6; tibia length (TL) 14.5; head width (HW) 10.3; head length 10.2; upper eyelid width 2.2; interorbital distance 3.0; tympanum diameter 2.0; eye length 3.1; eye-nostril distance 2.7.

Variation in *Eleutherodactylus platydactylus*.

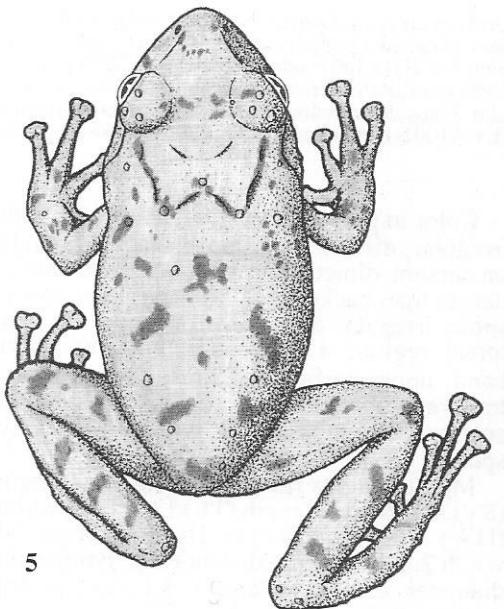
The remarkable variation in color pattern in *E. platydactylus* has been pointed out by DE



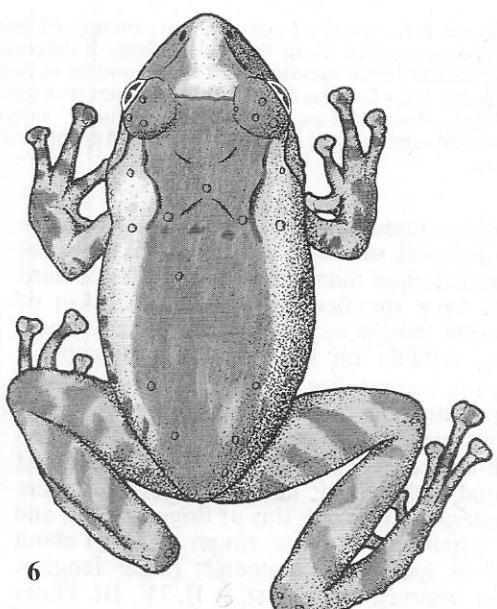
3



4

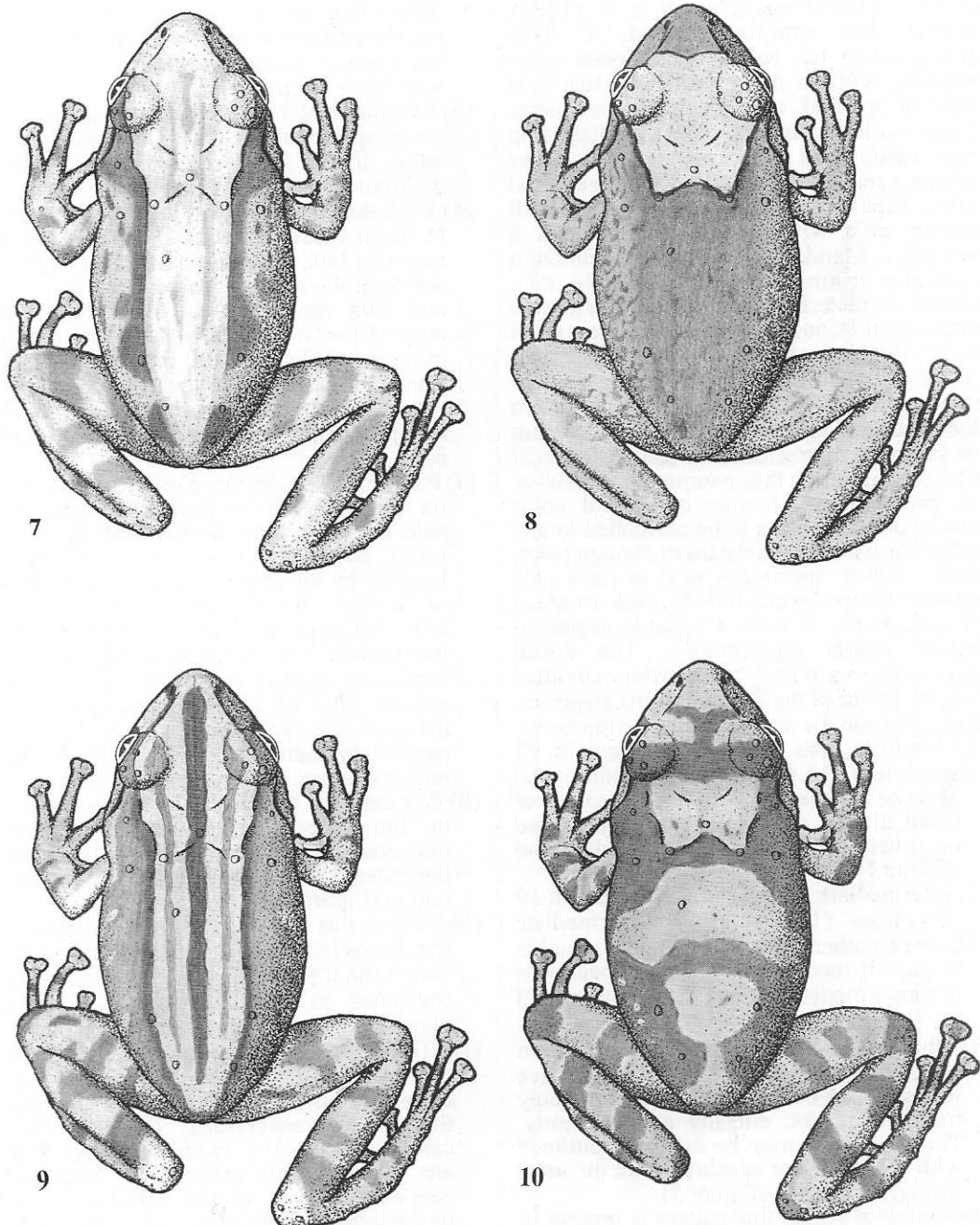


5



6

Figures 3-6.- 3: Oblique blotches; 4: Vertebral stripe; 5: Irregular blotches; 6: Dark dorsal region.
Figuras 3-6.- 3: Manchas oblicuas; 4: Línea vertebral; 5: Manchas irregulares; 6: Dorso oscuro.



Figures 7-10.- 7: Pale dorsal region; 8: Pale cephalic blotch; 9: Striped; 10: Transverse blotches.
Figuras 7-10.- 7: Dorso pálido; 8: Mancha céfálica pálida; 9: Rayado; 10: Manchas transversales.

LA RIVA (1993) and KÖHLER *et al.* (1995). Within the sample studied, I have distinguished ten basic, main dorsal color patterns, with so many variations that it is difficult to find two identical specimens. These ten basic patterns were established, in each case, upon the presence of a rather unique remarkable feature (i. e., vertebral stripe, cephalic blotch, etc.). However, each pattern as a whole does not represent a heritable Mendelian character (although particular features might do so). In fact, several characters are involved in color pattern determination, and though some of them seem to be linked and always appear together, others can be found in different, random combinations. The variation in color pattern does not seem to be related to sex or age, but the sample size precludes the use of statistical analyses to support this assumption. Likewise, the presence or absence of ventral color pattern does not seem to be correlated to any particular kind of dorsal pattern, though paler, more uniform specimens tend to have pale uniform venters more often. In a subsample of 79 specimens, 39 have a variable degree of brown ventral pigmentation. The dorsal pattern (head and body) of a given individual may fall in one of the following ten categories, arranged from the most abundant to the rarest:

- (1) Uniform; this pattern is present in 43 specimens (38.4%). It varies from a total absence of markings to the presence of small, diffuse, dark blotches poorly marked on a beige or grayish-brown background (Figure 1).
- (2) Intermediate; this pattern is present in 19 specimens (16.9%). It is intermediate between other patterns, and not assignable to any of them. Two of these specimens present a moderately broad pale interorbital bar (Figure 2).
- (3) Oblique blotches; this pattern is present in thirteen specimens (11.6%). They have series of dark blotches extending obliquely from the flanks, dorsally and anteriorly. These blotches may be diffusely outlined with cream. These specimens are the most strongly patterned (Figure 3).
- (4) Vertebral stripe; this pattern is present in nine specimens (8.0%). In three of them, the stripe is broad (about the same width as the upper eyelid), whereas the other six have a narrow line. The stripe is always pale and may be outlined against an area

darker than the rest of the dorsum, which may be uniform or patterned. One specimen has a narrow, pale interorbital bar, outlined with black (Figure 4).

- (5) Irregular blotches; this pattern is present in seven specimens (6.2%). They have dark, large, diffuse irregular blotches unevenly distributed on the dorsum (Figure 5).
- (6) Dark dorsal region; this pattern is present in seven specimens (6.2%). The vertebral region is dark, whereas dorsolateral regions are pale; the boundaries between the pale and dark areas are not sharp, and the anterior part of the dorsolateral pale bands may be outlined with dark. The dark vertebral region ends at the anterior level of the eyelids, and the dorsal part of the snout is as pale as the dorsolateral regions (Figure 6).
- (7) Pale dorsal region; this pattern is present in six specimens (5.3%). In these specimens a pale, mostly uniform area extends between snout and vent; it is sharply defined laterally by the cantus rostralis, the margin of the upper eyelid, and a thin dorsolateral fold that may be continuous or evenly interrupted. The dorsolateral regions are dark, and dorsolateral folds are usually present. They are slightly convergent from the eyelids to the scapular region, then run parallel to each other towards the sacral region (Figure 7).
- (8) Pale cephalic blotch; this pattern is present in four specimens (3.6%). A large, trapezoidal pale blotch outlined by a dark line extends from the eyelids to the scapular region (Figure 8).
- (9) Striped; this pattern is present in only two specimens (1.8%). It consists of alternating longitudinal pale and dark stripes. This is combined in one specimen with pale blotches on the elbows and heels (Figure 9).
- (10) Transversal blotches; only two specimens (1.8%) have this pattern, that consists of large, irregular, diffuse blotches crossing the dorsum transversally. These blotches can be unbroken or interrupted, and they are placed, from anterior to posterior, between the eyes, on the scapular region, on the middle of the body, and on the sacral region (Figure 10).

The pattern on limbs varies as well, from uniform to heavily barred. In general, the more patterned the dorsum, the more marked the bars on limbs. Bars on the upper lip follows

the same rule. In life, the dorsal color varies from gray to tan, cream, beige, reddish-brown, greenish-beige, or almost black. Three specimens have white, small dots on dorsum, head, or flanks. The venter can be translucent. An interesting feature in some specimens is the presence of orange or yellow blotches on the groin and thighs, which may be present both in patterned and unpatterned specimens. Although, in general, the variation observed does not seem to be correlated to geographical distribution (and the scarcity of some of the patterns in the sample does not allow determination of whether they occur throughout the range of the species or only at particular localities), the presence of orange blotches appears to be more common in the area of La Siberia. The iris color may vary slightly, but it is usually brown or reddish-brown. The tympanum, when visible, may be golden. The following field notes were taken on living specimens from Sehuencas [where a high diversity of patterns occurs (KÖHLER *et al.*, 1995)]:

CET A958, male. Dorsum beige with some black irregular blotches; with dots on legs, flanks and ventral surfaces; upper surface of thighs reddish-brown; iris greenish-gray, with a reddish bar crossing the pupil.

CET A996, female. Dorsal surfaces beige, with three dark broad transverse bands on eyelids, scapular and sacral regions; greenish-gray blotches on forelimb, tibia, and tarsus; upper surface of thighs reddish-brown; flanks with small white dots; venter reddish-brown; iris greenish-gray, with a reddish bar crossing the pupil; two thin dorsolateral folds and a vertebral fold.

CET A1000, female. Dorsal surfaces greenish-gray, with small blotches reddish-brown; venter beige, translucent; dorsal surface of thighs beige; iris dark brown.

CET A1007, female. Dorsum reddish-brown, with longitudinal darker reddish-brown stripes; black blotch under the tympanum; dark bars on upper lip; reddish-brown transverse bars on limbs, including thighs; throat pale cream; iris greenish-beige, darker in its lower half.

CET A993, male. Dorsum reddish-brown, with an orange tone; darker, reddish-brown transverse blotches on eyelids and scapular region; rest of dorsum and upper surface of legs orange colored; throat pale yellow; iris greenish-gray, lower third darker; a

reddish-brown bar crossing the pupil.
CET A 1017, juvenile. Dorsum mostly green; legs yellowish-green, with transverse green bars; upper lip barred; iris greenish-gray, with a reddish-brown bar crossing the pupil.

CET A 1031, female. Dorsum and legs yellowish-beige, with greenish-brown bars; black supratympanic bar; upper lip barred; iris greenish-gray, with a reddish-brown bar crossing the pupil.

Variation also exists in the presence of tubercles on the eyelid and the presence of dorsolateral folds and a thin vertebral fold. Many specimens have one or two small tubercles on the upper eyelid, but others lack these tubercles. The dorsal blotches are often outlined by a low rim of skin, giving the impression that the blotches have some relief in relation to the rest of the dorsum.

The presence of vomerine teeth is also variable. In *E. platydactylus*, vomerine teeth are small and often concealed amidst the mucosa of the roof of the mouth and, unless close attention is paid, they can go unnoticed. However, specimens do exist in which vomerine teeth are completely absent. Among 72 specimens examined, in 38 vomerine teeth were detected upon superficial examination, whereas 42 lacked them or they were tiny or deeply embedded in the bucal mucosa. Apparently, there is no relationship between age, sex, and presence or absence of vomerine teeth in *E. platydactylus*.

In the sample of 82 adults measured (males and females combined), SVL is 20.0-36.9 ($\bar{x}=26.50$; SD= 3.76); HW 7.80-13.20 ($\bar{x}=10.00$; SD= 1.17); TL 9.70-21.40 ($\bar{x}=13.33$; SD= 2.16); HW/SVL 0.33-0.50 ($\bar{x}=0.83$; SD= 0.03); TL/SVL 0.41-0.60 ($\bar{x}=0.50$; SD= 0.04). There is noticeable sexual dimorphism in size. The largest male is 26.6 mm in SVL, whereas the largest female is 36.9 mm.

Problematic specimens.

Given the striking polymorphism of *E. platydactylus*, it is plausible that more than one species is involved. The study of vocalizations seems to indicate that at least two cryptic species could occur at Sehuencas (Köhler, pers. comm.). Seven specimens have not been included in the sample analyzed above. They might represent three different, undescribed species, but until more material and conclusive evidence are available, I prefer



Figure 11.- *Eleutherodactylus* cf. *platydactylus* male CET A1454 from near Tablasmontes, Cochabamba, Bolivia (SVL 20.6 mm).

Figura 11.- *Eleutherodactylus* cf. *platydactylus* macho CET A1454 de cerca de Tablasmontes, Cochabamba, Bolivia (longitud hocico-ano, 20.6 mm).

to consider them tentatively as *E. cf. platydactylus*. A brief diagnosis follows.

Morphotype A. CET A1454, an adult male from near Tablasmontes, ca. 2400 m, Provincia Chapare, Departamento Cochabamba, Bolivia ($17^{\circ}07' S$, $65^{\circ}56' W$) (Figure 11). This morphotype can be distinguished from other specimens by the following combination of characters: (1) skin of dorsum and venter smooth; an almost indistinct vertebral fold; dorsolateral folds absent; (2) tympanum indistinct; (3) snout subacuminate in dorsal view, round in lateral profile; canthus rostralis well marked; (4) interorbital distance larger than width of upper eyelid; cranial crests absent; (5) vomerine teeth absent; (6) first finger shorter than second; fingers long, tips truncate, pads large; (7) lateral fringes on fingers absent; (8) forearm with small ulnar tubercles; (9) tarsal fold absent; tarsus bearing small tarsal tubercles; (10) two metatarsal tubercles, inner large, oval, about two times of

the low outer tubercle; no supernumerary plantar tubercles; (11) lateral fringes on toes absent; (12) dorsum reddish-brown, with symmetrical greenish-brown blotches; throat gray with cream spots; posterior surface of thighs reddish-brown with irregular cream transverse bars; (13) adults small, a male 20.6 mm SVL.

A small vocal sac, thin and long digits, and almost smooth venter distinguish this morphotype from other specimens, but the most striking feature is its neat, symmetrical color pattern, which deserves a more detailed description. In preservative, the color pattern of CET A1454 is as follows: brown above with a symmetrical pattern of sharp, dark blotches consisting of a stripe from eye to snout throughout the canthus rostralis, a labial blotch below the anterior corner of the eye, a oblique stripe in the tympanic region, an interorbital bar, and three long, large blotches becoming oblique from the flank upwards and



Figure 12.- *Eleutherodactylus* cf. *platydactylus* male CET A1459 from El Cañadón, Cochabamba, Bolivia (SVL 21.2 mm).

Figura 12.- *Eleutherodactylus* cf. *platydactylus* macho CET A1459 de El Cañadón, Cochabamba, Bolivia (longitud hocico-ano, 21.2 mm).

frontwards, the most anterior reaching the scapular region, the second reaching the central portion of dorsum, and the third being on the sacral region; between them there are diffuse, smaller, paler blotches. The blotches on the side of the body do not touch the symmetrical set of the other side. Irregular dark transverse bars and some pale bars and spots on fore limbs and hind limbs. Flanks and groins cream, forming an alternating pattern with the oblique dark blotches. Venter and ventral surface of fore limb grayish-brown with small, yellowish-cream dots; ventral surface of hind limb brown with large cream blotches. In life, CET A1454 was as follows: vertebral region reddish-brown; large greenish-brown blotches on dorsum and head, delimited by a diffuse cream line; between these blotches there are other diffuse, paler, greenish-brown blotches; transverse bars on limbs irregular, of the same color as the largest

dorsal blotches, also delimited by a creamy line; white blotches on flanks, venter and ventral surface of limbs. Measurements are as follows: SVL 20.6; HW 7.5; TL 10.6; HW/SVL 0.36; TL/SVL 0.52.

Another smaller specimen with a pattern identical to the one described above was observed at the same locality, but not collected. The two specimens were perching on fern leaves over a small rivulet in a patch of cloud forest surrounded by cleared areas on the left bank of the Corani river. Extensive cloud forest loss has taken place in this area, putting in jeopardy the survival of undescribed or little known frog species or populations.

Morphotype B. CET A1455 and 1459, adult males, and 1458, adult female, from El Cañadón, Río Apaza, 2900 m, Provincia Chapare, Departamento Cochabamba, Bolivia ($17^{\circ} 30' S$, $61^{\circ} 56' W$) (Figure 12). This morphotype can be distinguished from other



Figure 13.- *Eleutherodactylus* cf. *platydactylus* female CET A1460 from El Cañadón, Cochabamba, Bolivia (SVL, 31.9 mm).

Figura 13.- *Eleutherodactylus* cf. *platydactylus* hembra CET A1460 de El Cañadón, Cochabamba, Bolivia (longitud hocico-ano, 31.9 mm).

specimens by the following combination of characters: (1) skin of dorsum shagreened, skin of venter finely granular; dorsolateral folds absent; (2) tympanum small, almost indistinct; (3) snout subacuminata in dorsal view, slightly truncate in lateral profile; canthus rostralis sharp; (4) interorbital distance larger than width of upper eyelid; cranial crests absent; (5) vomerine teeth present or absent; (6) first finger shorter than second; fingers short, tips slightly truncate, pads moderately large; (7) lateral fringes on fingers moderately marked; (8) small ulnar tubercles present; (9) tarsal fold absent; small tarsal tubercles on outer edge of tarsus; (10) two metatarsal tubercles, inner large, oval, about twice the size of the lower outer tubercle; (11) toes with lateral fringes; (12) dorsum beige with dark, irregular blotches; throat and venter cream with grayish-brown spots; posterior surfaces of thighs brown with large yellow blotches; (13) adults small, males

21.2 and 22.7 mm, female 27.6 mm.

Overall, this morphotype differs from "normal" *E. platydactylus* mainly by the shape of the snout and the short, thin digits with small discs. In life, the two males had a beige dorsum with irregular reddish-brown blotches, a short, black supraorbital bar and yellow flash blotches on flanks, groin, and inner surfaces of thighs. The female had a symmetrical dorsal pattern with a broad reddish-brown vertebral stripe containing a narrower, darker stripe. Measurements are as follows: SVL 21.2-26.7 ($\bar{x}=24.00$; SD= 2.75); HW 7.7-9.4 ($\bar{x}=8.76$; SD= 0.93); TL 10.1-12.6 ($\bar{x}=11.20$; SD= 1.26); HW/SVL 0.34-0.39 ($\bar{x}=0.36$; SD= 0.02); TL/SVL 0.46-0.47 ($\bar{x}=0.46$; SD= 0.00).

The three specimens were found by day under stones on the roadside. They were heavily parasitized by larvae of Acari under the skin, forming big pustules. The small male CET A1455 had 15 of these pustules on the

legs, dorsum, and venter.

Morphotype C. CET A1456 and 1460, adult females from the same locality as Morphotype B (Figure 13). This morphotype can be distinguished from other specimens by the following combination of characters: (1) skin of dorsum shagreened, skin of venter finely granular; dorsolateral folds absent; (2) tympanum almost indistinct, 1/3 of eye length; (3) snout subacuminate in dorsal view, round in lateral profile; canthus rostralis moderately marked; (4) interorbital distance larger than width of upper eyelid; cranial crests absent; (5) vomerine teeth absent; (6) first finger slightly shorter than second; fingers short, wide; tips truncate, pads oval, large; (7) lateral fringes on fingers moderately marked; (8) ulnar tubercles absent; (9) tarsal tubercles and tarsal fold absent; (10) two metatarsal tubercles, inner large, oval, about four times the size of the lower outer tubercle; (11) toes with narrow lateral fringes; (12) dorsum uniformly grayish-beige; throat and venter cream with small gray flecks; posterior surface of thighs grayish-beige with yellowish or golden blotches; (13) adults medium-sized, two females 27.8 and 31.9 mm SVL.

Overall, this morphotype differs from other specimens by being quite robust, and having smooth dorsal skin, short, broad digits, and small outer metatarsal tubercle. In life, the dorsum is tan or greenish-beige. CET A1460 has white dots outlined with black in the scapular region, thighs, flanks, and groin (Fig. 13), translucent ventral skin, and inferior surfaces of legs pale pink. In life, CET A1456 was uniformly beige with groin and anterior surface of thighs orange-colored, and flanks with a copper-brown reticulated pattern; the upper third of the iris was greenish-gray and the two lower thirds reddish-brown. Measurements are as follows: SVL 26.8-32.0 ($\bar{x} = 29.40$; SD = 3.67); HW 10.0-11.5 ($\bar{x} = 10.75$; SD = 1.06); TL 11.9-13.4 ($\bar{x} = 12.65$; SD = 1.06); HW/SVL 0.36-0.38 ($\bar{x} = 0.37$; SD = 0.01); TL/SVL 0.42-0.44 ($\bar{x} = 0.43$; SD = 0.01).

Some of these specimens emitted a low distress call when handled, and one of them performed a sort of "unken reflex". They were collected under stones besides the road.

Ecology and biology of *E. platydactylus*.

Eleutherodactylus platydactylus is an extremely common species in some areas.

During the day it is often found under fallen logs and stones. At night, it perches on low vegetation along roads and river banks and within the forest. Males emit low calls in a sequence of up to six identical short notes (mean duration 3.7 ms), with a mean dominant frequency of 2642.7 Hz (MÁRQUEZ *et al.*, 1995). Some nights many males call simultaneously and they are the dominant calling species. Other times, only a few isolated males call, or none. Often, the calls can be heard during the day. KÖHLER *et al.* (1995) found calling males perched on vegetation at 0.8-1.5 m, and spaced at a distance around 1.5 m from each other; during the day, single males were found in bromeliads. Males have fully developed vocal sacs when they reach 20.1 mm SVL. Females reach sexual maturity at a SVL of 23.8 mm. Among the 49 females examined, only five (ranging from 20.5 to 26.4 mm) were reproductively inactive, with no ovarian or oviductal eggs. Nine females (23.8-30.5 mm) had small ovarian eggs, but did not have enlarged oviducts. The remaining 35 females (23.8-36.4 mm) had large oviducts and many large, unpigmented ovarian and/or oviductal eggs. These gravid females were collected from January through July. Nothing is known about reproductive activity during the other months of the year, but probably reproduction stops at the peak of the dry season, at least in some places. No nests or froglets have been found. The species might use bromeliads as a place for oviposition, but this needs confirmation.

Eleutherodactylus platydactylus is an abundant species. Females are much more common than males. In a sub-sample of 72 sexed specimens, 23 are males and 49 are females. Thus, because collecting was not biased by call activity, sex ratio seems to be approximately 1:2. Given its abundance, at least in Bolivian cloud forests, *E. platydactylus* must play an important role in the vertebrate communities of these forests, predating upon small invertebrates and being an important prey item for other predators. Likewise, *E. platydactylus* suffers from frequent parasite infestation. Nine specimens out of 72 were heavily parasitized by larvae of Acari Trombidioidea, bearing from 1 to 14 parasites under the skin.

Distribution.

Eleutherodactylus platydactylus is primarily

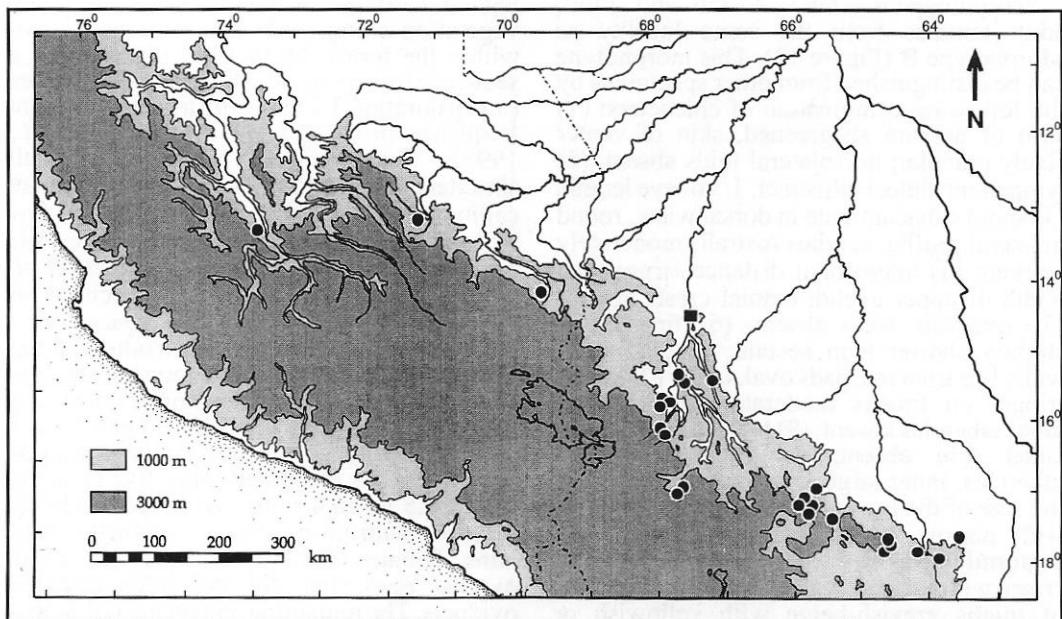


Figure 14.- Distribution of *Eleutherodactylus platydactylus* in SW Peru and Bolivia. The square represents the type locality of *E. bockermanni*.

Figura 14.- Distribución de *Eleutherodactylus platydactylus* en el SO de Perú y Bolivia. El cuadrado representa la localidad tipo de *E. bockermanni*.

a cloud forest inhabitant. It can be found where the rainforest and cloud forest merge, around 1000 m altitude. The species lives from here to elfin forest in the "Ceja de Monte," where the forest is gradually replaced by sub-paramo.

The altitudinal range of the species is 1000–3470 m. It occurs from the Department of Ayacucho in southern Peru to the Department of Santa Cruz in central Bolivia, covering an area approximately 1200 km in length (airline) (Figure 14). Several other anuran species have a similar distribution, for example *Atelopus tricolor*, *Bufo veraguensis*, *Hyalinobatrachium bergeri*, *Hyla armata*, *H. balzani*, *Eleutherodactylus mendax*, and *E. rhabdolaemus* (although *A. tricolor*, *H. balzani*, and *E. mendax* have not been found east of the Yungas de Cochabamba region) (FROST, 1985; DE LA RIVA, 1990; DUELLMAN *et al.* 1997). However, the altitudinal range of *E. platydactylus* is broader than that of most species. Some Bolivian localities provided by DE LA RIVA (1993: 101) are in error. The

correct locality numbers are 5, 10, 11, 12, 13, 18, 22, 25, 30 and 34.

The taxonomic status of *Eleutherodactylus bockermanni* Donoso-Barros, 1970.

The description and measurements of *E. bockermanni* provided by DONOSO-BARROS (1970) match those of *E. platydactylus*, and further examination of the holotype (IZUC 8601) confirms this first impression. Although the poor-quality illustration of the holotype (DONOSO-BARROS, 1970: 20) shows a specimen with remarkably short fingers and toes, it actually has normal ones. The color pattern fits category 2 explained above. DONOSO-BARROS (1970) stressed the absence of vomerine teeth in the holotype and considered those species lacking vomerine teeth as "neighbor species." He compared *E. bockermanni* with some species of *Eleutherodactylus* lacking vomerine teeth in northern South America, but failed to compare *E. bockermanni* with the species geographically closer to it, i. e., those from SW Peru, which

likely would have led him to realize that *E. platydactylus* and *E. bockermannii* represent a single taxon. The type locality of *E. bockermannii*, "Runerrabaque" (a misspelling for Rurrenabaque), lies on the right bank of the river Beni, at 227 m altitude. However, as Donoso-Barros himself stated, the specimen was collected "in the region of Runerrabaque," so it might have come from an area at higher elevation, supporting montane forest. Another species described by DONOSO-BARROS (1969) from the same area, and also collected by Guillermo Mann, *Atelopus willimani* (see LÖTTERS & DE LA RIVA, 1998) is also primarily a montane forest dweller and probably was collected with the holotype of *E. bockermannii*. Given the considerations herein, I place *E. bockermannii* Donoso-Barros in the synonymy of *E. platydactylus* (Boulenger).

DISCUSSION

Polymorphism in anurans.

As defined by MAYR (1963), polymorphism is the occurrence of discontinuous phenotypes within an interbreeding population of a species. This view leaves subspecies out of the definition; it also excludes variants of the phenotype due to ontogenetic or seasonal changes, castes, and phenotypes resulting from allometric growth. For these other forms of discontinuous variation, which do not imply differences in the genotype, MAYR (1963) proposed the term "polyphenism." The variants contributing to "real" polymorphism are called "morphs" (HUXLEY, 1955). MAYR (1963) pointed out that the suffix "morphism" should not be taken as strictly referring to morphology, but also to any other feature expressed in the phenotype, such as color, behavior, physiology, etc.

The polymorphism of *E. platydactylus* is perplexing. Upon finding many specimens in the field looking so different, one wonders why there are so many patterns, and why other species of frogs in the area do not show the same degree of variation. Some of the patterns correspond to real morphs, but there is variation in the way certain features are combined (for example, the vertebral stripe can appear together with a uniform dorsum or with a patterned one).

The striking polymorphism of *E. platydactylus* is not unique among frogs. Many other species in different families have species

with noticeable inter-individual differences in color and pattern. For example, among the Arthroleptidae, *Arthroleptis variabilis* presents an amazing variation (DE LA RIVA, 1994) and, among the Ranidae, the same is true for *Phrynobatrachus auritus* [SANDERSON, 1936 (as *P. plicatus*); DE LA RIVA, 1994] and other species in this genus (STEWART, 1974). In the family Hylidae, pattern polymorphism has been documented in *Acris* spp. (NEVO, 1973), *Gastrotheca aureomaculata* (DUELLMAN, 1983), *G. marsupiata* (DE LA RIVA, 1991), *Hyla lancasteri* (TRUEB, 1968), *H. regilla* (RESNICK & JAMESON, 1963; JAMESON & PEQUEGNAT, 1971), *H. triangulum* (DUELLMAN, 1974), *H. leucophyllata* (TITUS et al., 1989), *Phrynohyas venulosa* (DUELLMAN, 1971), and many others. In the Rhacophoridae, polymorphism has been described, for example, for *Rhacophorus leucomystax* (CHURCH, 1963). There are abundant examples in other anuran families. Among the Leptodactylidae, polymorphism is common in many species of *Eleutherodactylus*. It has been reported in members of the *gossei* and *nubicola* groups (GOIN, 1950; 1954), *E. variabilis* (LYNCH, 1968), *E. mexicanus*, *E. pygmaeus*, and *E. rhodopis* (DUELLMAN, 1961; LYNCH, 1966), *E. bransfordii* (SAVAGE & EMERSON, 1970), *E. taeniatus* (LYNCH, 1980), *E. uranobates* (LYNCH, 1991), *E. erythroleura* and *E. molybrignus* (LYNCH, 1992), *E. bicumulus* (LYNCH & LA MARCA, 1993), *E. nicefori* (LYNCH, 1994), *E. permixtus* (LYNCH et al., 1994), and others.

Homologous polymorphism, parallel polymorphism, and tautomorphy.

A striking phenomenon of polymorphism is that the same general morphs are sometimes repeated in different polymorphic species. For MAYR (1963: 157) "the wide distribution of a single type of polymorphism in entire families and orders suggests that it not only has an important selective significance, but also is of considerable phylogenetic antiquity". SAVAGE & EMERSON (1970) considered that polymorphism in anurans has evolved more than once, independently in different phyletic lines. As in any other features, similarity in color pattern polymorphism can be due either to homology or convergence. LYNCH (1966) observed that the more closely related the species, the higher the similarity between the

patterns. This fact strongly supports the hypothesis of a phylogenetic basis for that similarity. However, the same might not be true when the phenomenon is observed in lineages which are not closely related (DUBOIS, 1980). There is a vast array of similar morphs between different species of anurans and an ever increasing degree of certainty about homology can be assumed as we move from family level to population level.

The big problem lies in the controversial concept of homology. In spite of the fact that there is no single definition of homology, a general agreement exists about its role as the basis on which phylogenetic hypotheses must be constructed. The definitions and nature of homology at different levels have been the target of considerable recent attention, and an overwhelming amount of literature has been published on this issue (see for example, PATTERSON, 1982; 1987; 1988; ROTH, 1984; 1991; WAGNER, 1989a,b; DE PINNA, 1991; DONOGHUE, 1992; PANCHEN, 1992; MINELLI, 1993; HALL, 1994; SHUBIN, 1994; MORITZ & HILLIS, 1996). From the intense discussion during the last few years on the concept and role of homology, it has become clear that the era in which molecular biology was seen as the definitive tool to distinguish homology from convergence is over. Nowadays, it is accepted that molecular characters are subject to homoplasy to a similar degree as morphological ones (HILLIS, 1994). As a result, there is a growing trend to assume that homology can only be inferred in the framework of phylogenetic hypotheses. The only way to construct sound phylogenetic hypotheses is by identifying shared derived characters (synapomorphies), which are considered a priori to be homologous. Thus, in the cladistic approach, synapomorphy is equated with homology (see NELSON, 1994). However, despite homology remaining a hypothesis, there are obvious instances of "true" homology (i. e., a frog leg and another frog leg). At the molecular level, at least in theory, we could find perfect correspondence across taxa in positional homology (nucleotide site), sequence alignment, gene location and function of the genes involved in a given character, like, for example, the color patterns of frogs. If such were the case, then we could affirm that these characters are homologous. But at the molecular level, the main problem in identifying homologous characters is posed

by paralogous sequences (originated by sequence duplication). Unless a high degree of concerted evolution has taken place, these sequences can lead to erroneous phylogenetic hypotheses, reflecting gene relationships rather than taxa relationships (HILLIS, 1994). Disconnections between homoplasy at the two organizational levels (molecules and morphology or, in other words, genotype and phenotype) can obscure our knowledge about homology of the characters under study (DOYLE, 1997). It is beyond the scope of this paper to discuss all of these topics. The important point is that if it is possible to discover homology by direct observation, then the appropriate research must be carried out. It is unlikely that nuclear genes involved in color pattern will be discovered and investigated at a broad scale in anurans of different families. Thus, the homology of these characters will remain speculative and, for the moment, the lack of appropriate phylogenetic information even precludes hypothesizing about the homology (or non-homology) of the observed similarities.

The occurrence of similar morphs in different species has been generally referred to as "parallel polymorphism" or "homologous polymorphism." LYNCH (1966) coined another term, "tautomorphy," which he defined as "the phenomenon wherein similar species, more or less closely related, exhibit polymorphs among their variants which closely resemble and parallel each other in superficial appearance." He stated that parallel polymorphism can be used as an approximate synonym of tautomorphy. SAVAGE & EMERSON (1970) criticized Lynch's term, arguing that it is the same as parallel polymorphism or homologous polymorphism. It is noteworthy that they considered both terms as synonyms after having stated that polymorphism in anurans probably evolved more than once. Because of the unknown underlying nature of polymorphism, the proper definition of the above-mentioned terms is difficult. In my opinion, the term homologous polymorphism is misleading because the homology of characters is only assumed, but not tested. I propose that the term homologous polymorphism be used only when homology has been demonstrated. Due to these considerations, the two remaining terms can be redefined as follows:

-Parallel polymorphism: the phenomenon

wherein two or more species which are not closely related exhibit one or more similar morphs (parallelomorphs) that resemble and parallel each other, presumably as a result of convergence.

-Tautomorphy: the phenomenon wherein congeneric species exhibit one or more morphs (tautomorphs) which closely resembles each other, presumably as a result of phylogenetic relationship.

The boundary separating the two concepts would be the genus, as a way to establish a subjective but clear limit from which to assume a higher likelihood of homology. Homologous polymorphism would be a more restrictive case of tautomorphy in which homology had been confirmed. In parallel polymorphism, the adaptive value of, and the selective pressure on the observed patterns should be more or less obvious. There are many cases of non-polymorphic anuran species belonging to different families that show a remarkable convergence in general morphology, color pattern, and ecology, but relationship cannot be proposed as an obvious explanation of this phenomenon. Instead, similar environmental constraints seem to account for it. In this context, parallel polymorphism is nothing but a more refined case of convergence in species living under the same general conditions. The phylogenetic basis of tautomorphy is strongly suggested by the fact that, the closer the species involved, the better the "fit" between tautomorphs (LYNCH, 1966). Tautomorphy does not imply that natural selection is not at work, but that the response of different species to a given selective pressure is the same as a result of phylogenetic constraints. Likewise, in other cases, perhaps no selection operates against tautomorphs and they are just a result of phylogenetic proximity. Parallel polymorphism and tautomorphy may occur in the same general group at the same time. A good example are cricket frogs [sensu MILSTEAD (1972)]. The similar morphs observed in *Acrida* spp. (Hylidae, North America), *Phrynobatrachus* spp. (Ranidae, Africa), *Limnonectes limnocharis* (Ranidae, SE Asia), *Crinia signifera* (Myobatrachidae, Australia), and *Pseudopaludicola* spp. (Leptodactylidae, South America) are parallelomorphs resulting mostly from adaptive convergence as a response to a particular kind of environment, whereas the similar morphs of *Acrida crepitans*

and *A. gryllus*, or *Phrynobatrachus natalensis* and *P. ukingensis* must be considered as tautomorphs whose similarity is primarily determined by phylogenetic closeness.

As pointed out by LYNCH (1966), tautomorphy is a common phenomenon in *Eleutherodactylus*. Sometimes, a remarkable "fit" is found between morphs of species belonging to different species groups and broadly separated geographically (i. e., *E. platydactylus* and *E. uranobates*; see LYNCH, 1991). Another good example of tautomorphy is that of *Hyla leucophyllata* and *H. triangulum*, two closely related species in the *H. leucophyllata* group. *Hyla leucophyllata* presents two extreme morphs and an intermediate one (TITUS *et al.*, 1989) which is very similar to one of the morphs of *H. triangulum*.

Adaptive value and maintenance of polymorphism in anurans.

MAYR (1963) pointed out that primitive species within a given group tend to be more polymorphic than derived ones. For SAVAGE & EMERSON (1970), polymorphism would be subsequently lost in derived species, as exemplified by GOIN (1950) in the *Eleutherodactylus gossei* group. Following this criterion, *E. platydactylus* should be considered a primitive species in the *unistrigatus* group. Nonetheless, if polymorphism represented a high favorable adaptive trait, then it should be expected to be developed in derived species as well, provided that the species has had enough time to evolve. In this respect, the uniformity of derived species might be due to the fact that they are recent species, rather than to loss of polymorphism.

Several polymorphic characters are widespread among different species, genera, and families of anurans. One of the most frequently occurring feature is the presence of a vertebral stripe, whose variation and distribution has been studied in several species of frogs. As demonstrated, for example, in cricket frogs, this character has high adaptive value by disrupting the pattern and shape of the frog, making it cryptic in places with emergent vegetation (MILSTEAD, 1972; NEVO, 1973). The frequency of the different morphs even varies seasonally, those frogs having a green stripe being more common in spring time (when vegetation is abundant and green), whereas the red-striped morph is more frequent in autumn. Thus, it is clear that the

vertebral stripe is not a neutral character, and it is the target of high selective pressure, mostly due to diurnal predators (MILSTEAD, 1972; NEVO, 1973; MILSTEAD *et al.*, 1974). The fluctuating occurrence of a vertebral stripe is so widespread in anurans that it has been suggested that there is an old phylogenetic basis for it (NEVO, 1973). However, because this character is so subject to selection, it is also plausible that it has evolved several times in different phyletic lines. The same might have happened with other common features, such as dorsolateral stripes and barred legs.

Polymorphism is a discontinuous response to an otherwise continuous variation in the environment; this discontinuity is difficult to explain. Furthermore, if one of the morphs had a clear adaptive advantage over the others, it should eventually be fixed and the other morphs should be eliminated. It is not clear how polymorphism like that of *E. platydactylus* can evolve and be maintained. Explanations can be either adaptationist or neutralist. One proposed mechanism is the overdominance of the heterozygotes by having a higher fitness than that of the homozygotes, leading to a balanced polymorphism (FORD, 1940; 1945). For SAVAGE & EMERSON (1970), the polymorphism of *E. biansfordii* is a way to match the many features of the changing microhabitat of the forest litter throughout the year and its different light conditions, but no particular morph has a clear advantage over the others. This is not always the case. As stated above, it has been demonstrated in *Acris* that different morphs are favored under particular environmental conditions. MILSTEAD *et al.* (1974) suggested apostatic selection as the force that maintains this balanced polymorphism. Such selection would be carried out by diurnal, visual predators that prey upon the most abundant morph of an abundant, harmless (not aposematic), cryptic species. Polymorphism of the prey species would make it more difficult for a predator to get an accurate search image of the species (RAND, 1967; MILSTEAD *et al.*, 1974). The most common morph would suffer the highest predation rate until its abundance decreased and the predator switched to another morph; the more polymorphic a species, the more difficult for the predator to keep developing new search images. This hypothesis has good explanatory power for why polymorphism is

maintained in diurnal frogs, but not as much in nocturnal ones, for which visual, diurnal predators do not represent an important selective pressure. STEWART (1974) found that the least variable species of *Phrynobatrachus* in her study, *P. natalensis*, was also the most nocturnal. However, *E. platydactylus* and many other species of *Eleutherodactylus*, are mostly nocturnal but they still present a perplexing degree of polymorphism. LYNCH (1992) said that no adaptive value can be found in any of the morphs of *Eleutherodactylus erythropleura* (a remarkably colorful species) and, because it is nocturnal, no cryptic function can be assumed. The apostatic selection hypothesis, as stated by MILSTEAD *et al.* (1974), would not be valid in this scenario. In my opinion, it should be taken into account that pattern, rather than color, must be the character undergoing selection. Color might not be important during the night, but pattern may be. Indeed, vision is an important sense for many nocturnal animals which, by means of a high number of rods in the retina, have accurate sight under poor light conditions. Thus, disruptive patterns would have adaptive value not only in diurnal frogs, but in nocturnal species as well.

MAYR (1963) stated that balanced polymorphism is not necessarily maintained by selection acting on the visible phenotype; it can be a by-product of an underlying physiological mechanism favored by selection, with the resulting phenotype not selected against. Thus, polymorphism would be due to penetrance of an allelic series into the visible phenotype, and there could be hundreds or thousands of other allelic series that are cryptic. NEVO (1973) suggested pleiotropic effects to explain the dominance of certain morphs in *Acris* via higher resistance to desiccation and, perhaps, infectious diseases. Finally, there are neutral characters, both visible and invisible, but too often we tend to put too much weight on those features that we can see when looking for an adaptive explanation. For every case of polymorphism in anurans, different potential causes can interact to give a single result (DUBOIS, 1980). As stated by DOBZHANSKY (1956), a given genotype is the result of selection on all aspects of the phenotype, not only the visible ones. Furthermore, if polymorphism were so adaptive, why are not all similar species living in a given area under the same conditions

polymorphic? In *Eleutherodactylus*, tautomorphs do not usually occur in sympatry, so local conditions cannot be responsible for the observed patterns. To what extent selective pressures act upon different morphs in polymorphic, nocturnal frogs, is a matter to be investigated in order to ascertain the evolutionary significance of polymorphism, parallel polymorphism, and tautomorphy in anurans.

Acknowledgements

For providing space and/or loan of specimens or data, I am indebted to J. Aparicio (CBF), J. Campbell and M. Harvey (UTA), W. Duellman (KU), W. R. Heyer and R. Reynolds (USNM), C. Myers (AMNH), J. C. Ortiz and V. Jerez (IZUC), and P. Rebolledo (MNK). The specimens of *E. platydactylus* from LSUMZ were examined while they were on loan to KU. J. Köhler provided information on *E. platydactylus* from Sehuencas and J. Lynch's insights on Bolivian samples of *Eleutherodactylus* were invaluable to understand the variation in these frogs. I am indebted to A. García-Valdecasas for the identification of the parasites. H. da Silva, W. Duellman, J. Mendelson and J. Simmons read critically some parts of previous drafts of the manuscript; however, I remain responsible for any errors of omission, comission, and interpretation. The picture shown in Fig. 11 was taken by the late Toñín Mújica. I dedicate this paper to Toñín and Olatz as a tribute to their friendship and the great trips we made together.

REFERENCES

- BOULENGER, G. A. (1903): Descriptions of new batrachians in the British Museum. *Ann. Mag. Nat. Hist.* 7: 552-557.
- CHURCH, G. (1963): The variations of dorsal pattern in *Rhacophorus leucomystax*. *Copeia* 1963 (2): 400-405.
- DE LA RIVA, I. (1990): Lista preliminar comentada de los anfibios de Bolivia, con datos sobre su distribución. *Boll. Mus. reg. Sci. nat. - Torino* 8 (1): 261-319.
- DE LA RIVA, I. (1991): Comentarios sobre el género *Gastrotheca* (Anura: Hylidae) en Bolivia y descripción de una especie nueva. *Rev. Esp. Herp.* 6: 15-22.
- DE LA RIVA, I. (1993): Sinopsis del género *Eleutherodactylus* (Amphibia, Anura, Leptodactylidae) en Bolivia y adición de tres especies nuevas para el país. *Rev. Esp. Herp.* 7: 97-105.
- DE LA RIVA, I. (1994): Anfibios anuros del Parque Nacional de Monte Alén, Río Muni, Guinea Ecuatorial. *Rev. Esp. Herp.* 8: 123-139.
- DE PINNA, M. C. C. (1991): Concepts and tests of homology in the cladistic paradigm. *Cladistics* 7: 367-394.
- DOBZHANSKY, T. (1956): What is an adaptive trait? *Am. Nat.* 90: 337-347.
- DONOGHUE, M. J. (1992): Homology, pp. 170-179, in: Keller, E. F. & Lloyd, E. A. (eds.), *Keywords in evolutionary biology*. Harvard University Press, Cambridge.
- DONOSO-BARROS, R. (1969): Una nueva especie de Atelopodidae de Bolivia (Anura). *Physis* 27 (77): 327-330.
- DONOSO-BARROS, R. (1970): Nueva rana del género *Eleutherodactylus* de la Amazonía Boliviana. *Bol. Soc. Biol. Concepción* 42: 17-21.
- DOYLE, J. J. (1997): Trees within trees: genes and species, molecules and morphology. *Syst. Biol.* 46 (3): 537-553.
- DUBOIS, A. (1980): Populations, polymorphisme et adaptation: quelques exemples chez les amphibiens anoures, pp. 141-158, in: Barbault, R., Blandin, P. & Meyer, J. A. (eds.), *Recherches d'écologie théori-que*. Maloine S. A. Editeur, Paris.
- DUELLMAN, W. E. (1961): The amphibians and reptiles of Michoacán, México. *Univ. Kansas Publ. Mus. Nat. Hist.* 15: 1-148.
- DUELLMAN, W. E. (1971): A taxonomic review of South American hylid frogs, genus *Phrynohyas*. *Occas. Pap. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas* 4: 1-21.
- DUELLMAN, W. E. (1974): A reassessment of the taxonomic status of some neotropical hylid frogs. *Occas. Pap. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas* 27: 1-27.
- DUELLMAN, W. E. (1983): *Gastrotheca aureomaculata*: systematic resolution of a case of intrapopulational polychromatism in a hylid frog. *Herpetologica* 39 (2): 105-110.
- DUELLMAN, W.E.; DE LA RIVA, I. & WILD, E.R. (1997): Frogs of the *Hyla armata* and *Hyla pulchella* groups in the Andes of South America, with definitions and analyses of phylogenetic relationships of Andean groups of *Hyla*. *Sci. Pap. Nat. Hist. Mus.*

- Univ. Kansas*, 3:1-41.
- FORD, E. B. (1940): Polymorphism and taxonomy, pp. 493-513, in: Huxley, J. S. (ed.), *The new systematics*. Clarendon Press, Oxford.
- FORD, E. B. (1945): Polymorphism. *Biol. Rev.* 20: 73-88.
- FROST, D. R. ed. (1985): *Amphibian species of the world. A taxonomic and geographical reference*. Allen Press, Inc. & ASC, Lawrence. 732 pp.
- GOIN, C. J. (1950): Color pattern inheritance in some frogs of the genus *Eleutherodactylus*. *Bull. Chicago Acad. Sci.* 9 (1): 1-15.
- GOIN, C. J. (1954): Remarks on evolution of color pattern in the *gossei* group of the frog genus *Eleutherodactylus*. *Ann. Carnegie Mus.* 33 (10): 185-195.
- HALL, B. K. ed. (1994): *Homology. The hierarchical basis of comparative biology*. Academic Press, New York. 483 pp.
- HEDGES S. B. & SCHLÜTER, A. (1992): *Eleutherodactylus eurydactylus*, a new species of frog from central Amazonian Perú (Anura: Leptodactylidae). *Copeia* 1992 (4): 1002-1006.
- HENLE, K. (1992): Zur Amphibienfauna Perus nebst Beschreibung eines neuen *Eleutherodactylus* (Leptodactylidae). *Bonn. zool. Beitr.* 43 (1): 79-129.
- HILLIS, D. M. (1994): Homology in molecular biology, pp. 339-368, in: Hall, B. K. (ed.): *Homology: the hierarchical basis of comparative biology*. Academic Press, New York.
- HUXLEY, J. S. (1955): Morphism and evolution. *Heredity* 9: 1-52.
- JAMESON, D. L. & PEQUEGNAT, S. (1971): Estimation of relative viability and fecundity of color polymorphisms in anurans. *Evolution* 25: 180-194.
- KÖHLER, J., DIRKSEN, L., IBISCH, P., RAUER, G., RUDOLPH, D. & BÖHME, W. (1995): Zur Herpetofauna des Sehuencas-Bergregenwaldes in Carrasco-Nationalpark, Bolivien. *Herpetofauna* 17 (96): 12-25.
- LEVITON, A. E., GIBBS, R. H., HEAL, E. & DAWSON, C. E. (1985): Standards in herpetology and ichthyology: Part I: Standard symbolic codes for institutional resource collections in herpetology and ichthyology. *Copeia* 1985 (3): 802-832.
- LÖTTERS, S. & DE LA RIVA, I. (1998): Redescription of *Atelopus tricolor* Boulenger from southeastern Peru and adjacent Bolivia, with comments on related forms. *J. Herpetol.* 32 (in press).
- LYNCH, J. D. (1966): Multiple morphotypy and parallel polymorphism in some neotropical frogs. *Syst. Zool.* 15 (1): 18-23.
- LYNCH, J. D. (1968): Two new frogs of the genus *Eleutherodactylus* from eastern Ecuador (Amphibia: Leptodactylidae). *J. Herpetol.* 2 (3/4): 129-135.
- LYNCH, J. D. (1976): The species groups of the South American frogs of the genus *Eleutherodactylus* (Leptodactylidae). *Occ. Pap. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas* 61: 1-24.
- LYNCH, J. D. (1980): Systematic status and distribution of some poorly known frogs of the genus *Eleutherodactylus* from Chocoan lowlands of South America. *Herpetologica* 36 (2): 175-189.
- LYNCH, J. D. (1986): The definition of the Middle American clade of *Eleutherodactylus* based on jaw musculature (Amphibia: Leptodactylidae). *Herpetologica* 42 (2): 248-258.
- LYNCH, J. D. (1991): New diminutive *Eleutherodactylus* from the Cordillera Central of Colombia (Amphibia: Leptodactylidae). *J. Herpetol.* 25 (3): 244-352.
- LYNCH, J. D. (1992): Distribution and variation in a Colombian frog, *Eleutherodactylus erythropleura* (Amphibia: Leptodactylidae). *Stud. Neotrop. Fauna Environ.* 27 (4): 211-226.
- LYNCH, J. D. (1994): A new species of high-altitude frog (*Eleutherodactylus*: Leptodactylidae) from the Cordillera Oriental of Colombia. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.* 19 (72): 195-203.
- LYNCH, J. D. & DUELLMAN, W. E. (1995): A new fat little frog (Leptodactylidae: *Eleutherodactylus*) from lofty Andean grasslands of southern Ecuador. *Occ. Pap. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas* 173: 1-7.
- LYNCH, J. D. & DUELLMAN, W. E. (1997): Frogs of the genus *Eleutherodactylus* in western Ecuador: systematics, ecology, and biogeography. *Univ. Kansas Nat. Hist. Mus. Spec. Publ.* 23: 1-236.
- LYNCH, J. D. & LA MARCA E. (1993): Synonymy and variation in *Eleutherodactylus bicumulus* (Peters) from northern Venezuela, with a description of a new species (Amphibia: Leptodactylidae).

- Caribb. J. Sci.* 29 (3/4):133-146.
- LYNCH, J. D. & McDIARMID R. W. (1987): Two new species of *Eleutherodactylus* (Amphibia, Anura, Leptodactylidae) from Bolivia. *Proc. Biol. Soc. Washington* 100 (2): 337-346.
- LYNCH, J. D., RUIZ-CARRANZA P. M. & ARDILA-ROBAYO, M. C. (1994): The identities of the Colombian frogs confused with *Eleutherodactylus lati-discus* (Boulenger) (Amphibia: Anura: Leptodactylidae). *Occ. Pap. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas* 170: 1-42.
- MÁRQUEZ, R., DE LA RIVA I. & BOSCH, J. (1995): Advertisement calls of Bolivian Leptodactylidae (Amphibia, Anura). *J. Zool., London* 237: 313-336.
- MAYR, E. (1963): *Animal species and evolution*. Harvard University Press, Cambridge. 797 pp.
- MILSTEAD, W. W. (1972): Toward a quantification of the ecological niche. *Am. Midl. Nat.* 87 (2): 346-354.
- MILSTEAD, W. W., RAND, A. S. & STEWART, M. M. (1974): Polymorphism in Cricket frogs: an hypothesis. *Evolution* 28: 489-491.
- MINELLI, A. (1993): *Biological systematics. The state of the art*. Chapman & Hall, London. 387 pp.
- MORITZ, C. & HILLIS, D. M. (1996): Molecular systematics: context and controversies, pp. 1-13, in: Hillis, D. M., Moritz, C. & Mable, B. K. (eds.): *Molecular systematics*. Sinauer Associates, Inc., Sunderland.
- NELSON, G. (1994): Homology and systematics, pp. 101-149, in: Hall, B. K. (ed.): *Homology: the hierarchical basis of comparative biology*. Academic Press, New York.
- NEVO, E. (1973): Adaptive color polymorphism in Cricket frogs. *Evolution* 27: 353-367.
- PANCHEN, A. L. (1992): *Classification, evolution, and the nature of biology*. Cambridge University Press, Cambridge. 403 pp.
- PATTERSON, C. (1982): Morphological characters and homology, pp. 21-74, in: Joysey, K. A. & Friday, A. E. (eds.), *Problems of phylogenetic reconstruction*. Academic Press, London.
- PATTERSON, C. (1987): Introduction, pp. 1-22, in: Patterson, C. (ed.), *Molecules and morphology in evolution: conflict or compromise?* Cambridge University Press, Cambridge.
- PATTERSON, C. (1988): Homology in classical and molecular biology. *Mol. Biol. Evol.* 5: 603-625.
- RAND, A. S. (1967): Predatory-prey interactions and the evolution of aspect diversity. *Atas do Simposio sobre a Biota Amazonica 5 (Zoologia)*: 73-83.
- RESNICK, L. E. & JAMESON, D. L. (1963): Color polymorphism in Pacific treefrogs. *Science* 142: 1081-1083.
- RODRIGUEZ, L. O., CORDOVA, J. H. & ICOCHEA, J. (1993): Lista preliminar de los anfibios del Perú. *Publ. Mus. Hist. Nat. UNMSM (A)* 45: 1-22.
- ROTH, V. L. (1984): On homology. *Biol. J. Linn. Soc.* 22: 13-29.
- ROTH, V. L. (1991): Homology and hierarchies: problems solved and unresolved. *J. evol. Biol.* 4: 167-194.
- SANDERSON, I. T. (1936): The amphibians of the Mamfe Division, Cameroons. II. Ecology of the frogs. *Proc. Zool. Soc. London* 1936: 165-208.
- SAVAGE, J. M. & EMERSON, S. B. (1970): Central American frogs allied to *Eleutherodactylus bransfordii* (Cope): a problem of polymorphism. *Copeia* 1970 (4): 623-644.
- SHUBIN, N. H. (1994): The phylogeny of development and the origin of homology, pp. 201-225, in: Grande, L. & Rieppel, O. (eds.): *Interpreting the hierarchy of nature: from systematic patterns to evolutionary process theories*. Academic Press, New York.
- STEWART, M. M. (1974): Parallel pattern polymorphism in the genus *Phrynobatrachus* (Amphibia: Ranidae). *Copeia* 1974 (4): 823-832.
- TITUS, T. A., HILLIS, D. M. & DUELLMAN, W. E. (1989): Color polymorphism in neotropical treefrogs: an allozymatic investigation of the taxonomic status of *Hyla favosa* Cope. *Herpetologica* 45 (1): 17-23.
- TRUEB, L. (1968): Variation in the tree frog *Hyla lancasteri*. *Copeia* 1968: 285-299.
- WAGNER, G. P. (1989a): The origin of morphological characters and the biological basis of homology. *Evolution* 43: 1157-1171.
- WAGNER, G. P. (1989b): The biological

homology concept. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 20: 51-69.

Recibido: 25/09/97

Aceptado: 24/11/97

Appendix

Specimens Examined

Eleutherodactylus platydactylus: BOLIVIA: Beni: Rurrenabaque, IZUC 8601 (Holotype of *E. bockermannii*); Cochabamba: ca. 150 km from Cochabamba on Cochabamba-Villa Tunari road, 1200 m, CET A992, 1027, 1030; km 144 on Cochabamba-Villa Tunari road, 1800 m, USNM 146576; 10 Km N Limbo, USNM 146579-86; Río Apaza, 2900 m, CET A972, 975, 1002, 1020, 1025, 1028-9; NKA 961, 962; Río Chua Khocha, 2000 m, CET A961, 965, 968, 987, 999, 1006, 1008, 1013, 1016; Sehuencas, 2300 m, CET A958, 962-3, 969, 980-2, 984, 993, 996, 998, 1000, 1003, 1007, 1011, 1017, 1031; La Siberia, 2500 m, CET A955-7, 959-60, 964, 966-7, 970-1, 973, 976-9, 983, 986, 988-9, 991, 994-5, 1001, 1004-5, 1009, 1012, 1014-5, 1019, 1021-4, 1026, 1032-3; NKA 943, 944, 945; La Paz:

Choquetanga Chico, 3470 m, CBF 1919-23; Cerro Uchumachi, Coroico, CBF 1340; Coroico, CBF 2808-10; Cotapata, 3200 m, CBF 1577-9, 1683; Estancia San Antonio, 1865 m, CBF 494; Pilón-Lajas, 1430 m, CBF 2489, 2493; Río Quemarola, ca. 1000 m, CBF 1181; Road to Coroico, CBF 679; Serranía de Bellavista, 1450 m, CET A990; Serranía de Bellavista, 1800 m, CBF 2788; Unduavi, ca. 3000 m, CET A1010; Valle de Zongo, 2750 m, CBF 540, 2706; Santa Cruz: 15 Km N San Juan del Potrero, 2000 m, CET A1018; La Yunga, 2000 m, CET A974, 985, 997. PERU: Ayacucho: Huanhuachayocc, on Tambo-Valle del Apurímac trail, KU 175091-4; LSUMZ 26175-9; Cuzco: 4 km Sta. Isabel, 1700 m, KU 162306; Puno: Juliaca,* AMNH 6074-82.

* Many other cloud forest amphibians collected by H. H. Keays supposedly came from this locality, which is actually located on the dry puna; the species were probably shipped from there, but collected in the cloud forests of the Andean Amazonian slopes nearby. Zimmer (*in Vaurie*, 1972: *Am. Mus. Novit.* 2491: 1-36) stated that the actual locality for Keays' specimens is Inca Mine, a place near Santo Domingo (1689 m), the type locality of *E. platydactylus*.

Relación entre las poblaciones de la tortuga boba (*Caretta caretta* Linnaeus 1758) procedentes del Atlántico y del Mediterráneo en la región del Estrecho de Gibraltar y áreas adyacentes

JUAN A. CAMIÑAS

Centro Oceanográfico de Málaga. Instituto Español de Oceanografía (I.E.O.)
Apdo. 285; 29640 Fuengirola. España.

Resumen: La región del Estrecho de Gibraltar y Mar de Alborán presenta un gran interés desde el punto de vista de la observación de especies migratorias. Es la conexión natural para las poblaciones marinas atlánticas y mediterráneas, aunque el conocimiento sobre el intercambio de *Caretta caretta* a través del Estrecho de Gibraltar es un aspecto biológico poco conocido. En este documento se analiza la presencia y distribución de *Caretta caretta* en el norte del Mar de Alborán y aguas atlánticas contiguas a partir de datos de capturas incidentales obtenidos en la pesquería de enmallaje a la deriva en la región del Estrecho de Gibraltar. De acuerdo con datos previos y nuevos, la migración desde el Atlántico al Mediterráneo tiene lugar en el inicio de la primavera, mientras que la salida se produce en verano y otoño. Se confirma el bajo número de ejemplares adultos en el área del Mar de Alborán y se complementa el modelo migratorio de la especie entre el Mediterráneo occidental y el Atlántico oriental.

Palabras clave: migraciones, Estrecho de Gibraltar, tortugas marinas, *Caretta caretta*, pesquerías, capturas incidentales

Abstract: Atlantic and Mediterranean loggerhead (*Caretta caretta* Linnaeus 1758) populations relationship at the Gibraltar Strait and contiguous region.- The Alboran Sea and the Gibraltar Strait region presents a great interest from the migratory species point of view. The region is the natural connection to Atlantic and Mediterranean marine populations although the knowledge of *Caretta caretta* interchange through the Strait is an unknown biological aspect. This paper analyses the loggerhead, *Caretta caretta*, presence and distribution in the north Alboran Sea and the Atlantic contiguous water from incidental captures data obtained in the surface drift gillnet fisheries from the Mediterranean and Atlantic waters of the Gibraltar region. According to previous and new data, migration from the Atlantic to the Mediterranean occurs during the beginning of Spring and from the Mediterranean to the Atlantic during Summer and Autumn. The low number of adults specimen in the area of Alboran Sea is confirmed. The migratory model in western Mediterranean and eastern Atlantic is amplified.

Key words: migrations, Gibraltar Strait, Marine turtle, *Caretta caretta*, fisheries, incidental captures.

INTRODUCCIÓN

El Mar de Alborán es el área mediterránea más próxima al Océano Atlántico y por lo tanto es una zona de gran interés para el conocimiento de los procesos migratorios a través del Estrecho de Gibraltar. La tortuga boba *Caretta caretta* (Linnaeus 1758), es una especie distribuida ampliamente en áreas costeras de los mares tropicales y subtropicales (MÁRQUEZ, 1990), aunque es poco frecuente en torno a las islas oceánicas y en el océano Pacífico (KING & BURKE, 1989). Los datos actuales permiten asegurar su amplia distribución en todos los mares y océanos de tipo subtropical y tropical y la amplia distribución en el Mediterráneo, donde es la tortuga más común (FISHER, BAUCHOT & SCHENEIDER, 1987).

En el Atlántico occidental, las principales áreas de puesta se sitúan en la península de Florida en los Estados Unidos (BJORNDAL *et al.* 1983), aunque también existen áreas de puesta en las regiones próximas del norte, como ocurre en los dos estados de Carolina.

Algunas puestas tienen lugar en el Caribe, principalmente en Cuba y la península de Yucatán, así como en el Caribe colombiano (especialmente en la península de Santa Marta). Estas áreas de puesta serían el origen de los ejemplares juveniles y subadultos que penetran en el Mediterráneo a través del Estrecho de Gibraltar (ARGANO *et al.* 1992; BOLTON, SANTANA & BJORNDAL, 1992; BRONGERSMA, 1972; CAMIÑAS, 1995, 1996; CARR, 1987; LAURENT 1990) y pasan a través del Mar de Alborán a incrementar el número de individuos en el Mediterráneo y a mezclarse con las tortugas que proceden del Mediterráneo oriental. Las únicas reseñas de la entrada de jóvenes tortuga boba se refieren a un ejemplar marcado en Texas y recogido en el Adriático (MANZELLA, FONTAINE & SCHROEDER, 1988) y otras pocas observaciones en ese mismo sentido (ARGANO & BALDARI, 1983; BJORNDAL *et al.* 1994; BOLTON *et al.* 1992). Además se han elaborado hipótesis (GROOMBRIDGE, 1988; BOLTON, BJORNDAL & MARTINS, 1994) debido a las posibilidades ofrecidas por la

corriente general del Atlántico y a la entrada de una rama de esta corriente en el Mediterráneo a través del Estrecho de Gibraltar, aunque esta entrada de individuos procedentes del Atlántico no parece que sea capaz de modificar suficientemente la estructura genética de la población del Mediterráneo (BOWEN *et al.*, 1993; LAURENT *et al.*, 1993).

Los ejemplares de origen mediterráneo proceden de playas de puesta de esta especie localizadas en Grecia (MARGARITOULIS, 1982, 1983), Turquía (BARAN, 1988 citado por ERK'AKAN, 1993) y en la isla de Chipre (TILLEY & KECO, 1990). Recientemente se ha descubierto que las playas de Libia tienen una importancia excepcional como zonas de puesta en el Mediterráneo (LAURENT *et al.*, 1995). Durante la fase pelágica y subadulta migrarían ambos grupos (el mediterráneo y el atlántico) hacia el Mediterráneo occidental, donde se localizan importantes zonas de alimentación. La procedencia oriental de la tortuga boba que encontramos en el Mediterráneo occidental, se señala en ARGANO *et al.*, (1992); CAMIÑAS & SERNA, (1994); LAURENT *et al.*, (1993) entre otros autores.

El I.E.O. (Instituto Español de Oceanografía), puso en marcha en 1986 una red de información y muestreo en el Mediterráneo occidental para el control de las capturas de pesquerías, incluyéndose en las encuestas las capturas incidentales de especies no objetivo (CAMIÑAS, 1986, 1988), aunque MAYOL (1983) había estudiado la incidencia en la tortuga boba de la flota palangrera que descargaba en el puerto de Palma de Mallorca. De acuerdo con los datos más recientes (CAMIÑAS & SERNA, 1994), a partir del mes de Septiembre se produce un desplazamiento de *Caretta caretta* en dirección hacia el Mar de Alborán desde las áreas de verano situadas en un amplio sector situado entre las islas Baleares y la Península Ibérica, ocupando a principio del otoño el centro del Mar de Alborán. Durante los meses de primavera y otoño, la presencia de ejemplares varados y observados en el norte del Mar de Alborán es también importante (CAMIÑAS 1996).

La pesca con redes de enmallaje a la deriva, cuya especie objetivo era el pez espada (*Xyphias gladius*), se ha practicado durante un corto periodo (unos cinco años) en la zona del estrecho de Gibraltar. Según SERNA & ALOT (1990a), la pesca se iniciaba en el mes de Mayo y las principales capturas de pez espada se extendían hasta principios del mes de Julio, enmallándose los peces siempre en el sentido

W-E. La flota comenzaba a capturar de nuevo individuos en el período comprendido entre Agosto y Noviembre, enmallándose en el sentido E-W. El pez espada por tanto se desplaza de Mayo a Junio hacia el Mediterráneo y en el período Agosto-Noviembre hacia el Atlántico desde el Mediterráneo.

Esta flota capturaba accidentalmente tortuga boba (CAMIÑAS, 1995) y mas raramente tortuga laud (*Dermochelys coriacea*). Este trabajo recoge las observaciones y capturas incidentales de tortuga boba por la flota de enmalle mencionada durante embarques de observadores del I.E.O. y de la Universidad de Barcelona.

MATERIAL Y MÉTODOS

La zona de la que proceden nuestros datos se trata de los alrededores del Estrecho de Gibraltar y a una pesquería española ya extinguida, como es la pesca con redes de enmalle a la deriva dirigida a la pesca del pez espada (CAMIÑAS, 1995; CAMIÑAS & SERNA, 1994). El período de observación abarca los años 1989-1993, período en el que flotas españolas, calaron redes de deriva en el Estrecho de Gibraltar.

La principal zona de observación de enmalle en redes de deriva se sitúa a ambos lados, atlántico y mediterráneo del Estrecho de Gibraltar. En el año 1995 se ha iniciado la recuperación de información sobre los varamientos de la tortuga boba en las costas situadas al oeste del Estrecho de Gibraltar, con la colaboración del Centro de Estudios Marítimos Universitarios (CEMU) de la Facultad de Ciencias del Mar de Cádiz, lo que nos permitirá completar la información referida a las migraciones en el área atlántica.

La actividad pesquera española con el arte de deriva (SERNA & ALOT, 1990b) se inicia en el área del Atlántico limitada al sur del paralelo 35° N y al oeste del meridiano 07° W. En posteriores años esta pesquería se extendió al Mar de Alborán, siendo prohibida por la Administración pesquera española en 1990. Durante el período 1989-1990, el I.E.O. realizó un seguimiento de la actividad pesquera sobre el pez espada (*Xyphias gladius* L.) desarrollada por barcos que faenaban en áreas Atlánticas y Mediterráneas del Estrecho de Gibraltar con artes de superficie a la deriva (SERNA & ALOT, 1990a; SERNA, ALOT & MEJUTO, 1992) que tienen su base en puertos del sur, principalmente en Algeciras y Tarifa. Además de encuestas diarias en los lugares de

Tabla 1.- Número de ejemplares de tortuga boba (*Caretta caretta*) en barcos con observadores a bordo.
Table 1.- Loggerhead (*Caretta caretta*) observed on board.

| Observaciones | Atl. | Med. | Enmalle |
|--------------------|-----------|-----------|-----------|
| MAYO 90 | 8 | 0 | W-E |
| JUNIO 89 | 1 | 0 | W-E |
| JULIO 93 | 0 | 2 | E-W |
| AGOSTO 89 | 1 | 0 | W-E |
| AGOSTO 90 | 6 | 14 | E-W |
| AGOSTO 93 | 0 | 6 | E-W |
| Total 89-93 | 16 | 22 | 38 |

desembarco, se realizaron embarques de observadores durante el periodo de estudio. Los embarques se efectuaron en las embarcaciones comerciales, anotándose todas las especies capturadas, comerciales o no y midiendo todas las tortugas marinas que fue posible. Una parte de los embarques proceden de observadores del proyecto de la Universidad de Barcelona financiado por la UE, para el estudio de la incidencia de las pesquerías en los mamíferos marinos en aguas del SW de la Unión Europea (Proyecto SUROESTE).

RESULTADOS

Un total de 38 ejemplares de tortuga boba (*Caretta caretta*) fueron directamente observadas tras su captura por redes de enmalle de superficie; 16 fueron capturadas en el lado Atlántico del Estrecho y 22 en el lado Mediterráneo. Todas las tortugas fueron liberadas vivas. Las observaciones correspondieron a los meses y años que se indican en la Tabla 1.

Durante los meses de Mayo y Junio sólo se observaron capturas en el lado atlántico y el sentido de los enmallados fue en la dirección W-E. Durante estos meses un total de 9 tortugas bobas fueron capturadas por los barcos con observador. En el mes de Julio sólo se capturaron 2 tortugas, ambas en aguas mediterráneas próximas al Estrecho, pero con constancia de los observadores de que estaban enmalladas en dirección E-W, es decir, saliendo del Mediterráneo. En el mes de Agosto se observaron capturas en el lado mediterráneo y en el atlántico pero la dirección de las tortugas fue de E a W, saliendo del Mediterráneo. En este mes se produjeron las mayores observaciones, 7 en el Atlántico y 20 en el Mediterráneo.

La situación de las capturas en dirección Mediterráneo, hacia el E., aparecen en la

Tabla 2. Esta Tabla relaciona las observaciones, localización, temperatura superficial del agua y periodo diario de pesca. Recopila las capturas ocurridas en el periodo de migración hacia el este, teniendo en cuenta la situación de las redes, el periodo de pesca y las observaciones sobre el lado en el que se enmallaban las tortugas. Se agrupa toda la información sobre tortugas enmalladas en el Atlántico en dirección W-E y que suponemos se encontraban en migración hacia el Mediterráneo.

Las capturas en dirección Atlántico, hacia el W, se presentan en la Tabla 3. Tres capturas se produjeron en el mes de Agosto en el Mediterráneo, pero en las proximidades de Gibraltar; otras seis en el Atlántico, las situadas más al oeste de todas, en el mismo mes. Alrededor del meridiano 3° W se sitúan 11 capturas; dos capturas se produjeron durante los últimos días de Julio de 1993 y las cuatro ultimas durante los últimos días de Agosto de 1993.

La mayoría de los ejemplares fueron liberados vivos, oscilando su tamaño entre 27.2 y 87 cm de LRC. Esta Tabla agrupa toda la información de las tortugas enmalladas en dirección E-W y que suponemos en periodo de migración hacia el Atlántico.

De acuerdo con información precedente (CAMIÑAS 1992; CAMIÑAS *et al.*, 1992), proveniente de la pesquería de palangre de superficie, de Mayo a Julio se produciría en el Mediterráneo occidental una migración hacia el Este. En Otoño, Septiembre y Octubre principalmente pero quizás también en Agosto, tiene lugar la migración de un grupo hacia el Oeste a través del Mar de Alborán. Esta migración hacia el Atlántico, estaría confirmada por las capturas ocurridas en el Estrecho de Gibraltar por medio del arte de enmalle a la deriva y comentadas en la Tabla 3.

Estimación del paso a través del Estrecho de Gibraltar.

En base a los datos de esfuerzo ejercido por la flota española de enmalle a la deriva en el área (SERNA, com. pers.), el esfuerzo real observado en los embarques y el número de tortugas capturadas en los periodos de observadores a bordo, se ha realizado la Tabla 4.

Recoge las estimaciones de tortugas que, manteniéndose para todo el mes los niveles de capturabilidad que se han producido durante la fase de observación a bordo, habrían sido capturadas en la fase de entrada desde el

Tabla 2.- Número de tortugas boba (*Caretta caretta*) capturadas en periodo de migración hacia el Mediterráneo en la región del Estrecho de Gibraltar.

Table 2.- Loggerhead (*Caretta caretta*) captures in eastward migratory period at the Gibraltar Strait area.

| Fecha de calado | Situación del arte | nº captur. | Tempera Superfic. | Hora calado | Observaciones |
|-----------------|--------------------|------------|-------------------|-------------|---------------|
| 01/06/89 | 35° 51'N; 6° 12'W | 1 | 20.6 °C | 21.30-5.30 | Viva |
| 23/05/90 | 35° 49'N; 6° 21'W | 1 | 19.6 °C | 21.38-2.27 | Viva |
| 24/05/90 | 35° 50'N, 6° 21'W | 1 | 19.8 °C | 21.38-3.26 | Viva |
| 26/05/90 | 35° 50'N; 6° 21'W | 2 | 19.3-20 °C | 21.19-3.26 | Vivas |
| 27/05/90 | 35° 51'N; 6° 21'W | 4 | 19.7 °C | 21.33-3.20 | Vivas |
| 08/08/89 | 35° 58'N; 5° 45'W | 1 | 25.3 °C | 21.30-2.00 | Viva |

Tabla 3.- Tortugas boba (*Caretta caretta*) capturadas en periodo de migración hacia el Atlántico en el área del Estrecho de Gibraltar.

Table 3.- Loggerhead (*Caretta caretta*) captures in westward migratory period at the Gibraltar Strait area.

| Fecha de calado | Situación del arte | nº captur. | Tempera Superfic. | Hora calado | Observaciones |
|-----------------|--------------------|------------|-------------------|-------------|---------------|
| 02/08/90 | 36° 05'N; 5° 18'W | 3 | | 22.00-4.50 | Vivas |
| 06/08/90 | 35° 50'N; 6° 33'W | 1 | 23.7 °C | 21.40-3.20 | Viva |
| 21/08/90 | 35° 51'N; 6° 35'W | 1 | 23.8 °C | 22.00-4.03 | Viva |
| 24/08/90 | 35° 50'N; 6° 35'W | 1 | 24.7 °C | 21.18-3.21 | Muerta |
| 25/08/90 | 35° 51'N; 6° 34'W | 1 | 25.3 °C | 21.21-3.26 | |
| 26/08/90 | 35° 51'N; 6° 34'W | 2 | 25 °C | 21.32-3.25 | |
| 13/08/90 | 35° 48'N; 2° 59'W | 2 | 25.7 °C | 21.25-4.33 | Vivas |
| 14/08/90 | 35° 49'N; 3° 02'W | 2 | 25.2 °C | 21.45-4.00 | Vivas |
| 15/08/90 | 35° 52'N; 2° 59'W | 4 | 25.2 °C | 21.43-3.25 | Vivas |
| 16/08/90 | 35° 52'N; 2° 59'W | 3 | 26.9 °C | 21.45-4.14 | Vivas |
| 30/07/93 | 36° 13'N; 5° 15'W | 1 | | | Viva |
| 30/07/93 | 36° 14'N; 5° 16'W | 1 | | | Viva |
| 02/08/93 | 36° 8'N; 5° 17'W | 1 | | | Viva |
| 05/08/93 | 36° 11'N; 5° 8'W | 1 | | | Viva |
| 11/08/93 | 36° 5'N; 5° 13'W | 1 | | | Viva |
| 14/08/93 | 35° 58'N; 5° 42'W | 1 | | | Viva |

Tabla 4.- Número de tortugas boba (*Caretta caretta*) estimadas. (Los números **en negrita** corresponden a teóricas entradas de individuos. Los números *en cursiva* indicarían teóricas salidas del Mediterráneo).

Table 4.- Loggerhead (*Caretta caretta*) estimations (numbers in **boldface** letter represent theoretical loggerhead going to the Mediterranean Sea. Numbers in *cursive* letter represent theoretical loggerhead going out from the Mediterranean Sea).

| ATLÁNTICO | JUNIO 89 | AGOSTO 89 | MAYO 90 | AGOSTO 90 | JULIO 93 | AGOSTO 93 |
|---------------|------------|------------|------------|------------|-----------|------------|
| DÍAS DE PESCA | 636 | 457 | 564 | 249 | 37 | 136 |
| DÍAS OBSERVA. | 4 | 3 | 17 | 7 | 0 | 0 |
| CAPTU. REALES | 1 | 1 | 8 | 6 | 0 | 0 |
| CAP. ESTIMADA | 159 | 152 | 265 | 213 | 0 | 0 |
| MEDITER. | | | | | | |
| DÍAS DE PESCA | 79 | 129 | 15 | 208 | 48 | 141 |
| DÍAS OBSERVA. | 0 | 0 | 0 | 7 | 2 | 4 |
| CAPTU. REALES | 0 | 0 | 0 | 14 | 2 | 6 |
| CAP. ESTIMAD. | 0 | 0 | 0 | 416 | 48 | 212 |

Tabla 5.- Tamaño (Longitud Recta del Caparazón) de las tortugas boba (*Caretta caretta*) capturadas durante los embarques en la flota de enmalle a la deriva en el Estrecho de Gibraltar. (Silvani, U.B.).

Table 5.- Length (SCL) in loggerhead (*Caretta caretta*) captures during driftnets operations with on board observers.

| FECHA | SITUACIÓN | LRC |
|----------|------------------|------|
| 30/07/93 | 36 13 N; 05 15 W | 43.9 |
| 30/07/93 | 36 14 N; 05 16 W | 87 |
| 02/08/93 | 36 14 N; 05 17 W | 61.5 |
| 05/08/93 | 36 11 N; 05 08 W | 53.7 |
| 11/08/93 | 36 05 N; 05 13 W | 27.2 |
| 14/08/93 | 35 58N; 05 42 W | 29.2 |

Atlántico y en la fase de salida del Mediterráneo.

La aparición de la tortuga boba en una u otra época del año a uno u otro lado del Estrecho, permite completar la hipótesis migratoria de esta especie en el Mediterráneo occidental (CAMIÑAS, 1992, 1995; CAMIÑAS *et al.* 1992; CAMIÑAS & SERNA 1994), pero además permite relacionar esa migración con el paso a través del Estrecho de Gibraltar de las poblaciones de origen atlántico y mediterráneo.

Datos biométricos.

Los datos biométricos de tortugas capturadas por las redes de enmalle a la deriva se refieren a longitudes tomadas sobre el caparazón (LCC: longitud curva del caparazón) o en línea recta (LRC: longitud recta del caparazón). Las tallas de los ejemplares medidos durante los embarques de observación en la flota de enmalle a la deriva se presentan en la Tabla 5, trasformando las LCC en LRC según la conversión de FRAZER & EHRHART (1983) para ejemplares de Florida.

Observando los datos referentes a la longitud recta del caparazón de la Tabla 5 casi todos los ejemplares se encuentran por debajo de los 74 cm, LRC considerada por MÁRQUEZ (1990), la menor talla de primera madurez para la hembras reproductoras en las playas del Atlántico oeste, con excepción de un ejemplar de 87 cm. de LRC, capturado el 30 de Julio de 1993 con red de enmalle y que estaría en ruta migratoria de salida del Mediterráneo hacia el Atlántico. Del mismo modo tampoco se alcanzan los valores indicados por MARGARITOULIS (1982) para hembras reproductoras de la isla griega de Zakynthos, (quien por otra parte, indica la menor talla de las hembras reproductoras de la

especie en el Mediterráneo con respecto a otras partes del mundo), ni los indicados para la Bahía de Kiparissia (MARGARITOULIS, 1983).

DISCUSIÓN

En los meses de Diciembre Enero y Febrero encontramos ejemplares de tortuga boba en el Mar de Alborán (CAMIÑAS 1996). Los datos con que contamos de varamientos del Atlántico (región sur ibérica), indican la presencia de tortuga boba en esos mismos meses. La información suministrada por Bompar (com. pers.) referente a un numeroso grupo de tortugas observadas entre el Estrecho de Gibraltar y las Islas Canarias en el mes de Noviembre, es un claro exponente de la posibilidad de que algunos ejemplares del Atlántico penetren en el Mediterráneo, donde las temperaturas son más cálidas y semejantes a las atlánticas de latitudes más bajas.

Los ejemplares varados en la costa de Málaga (CAMIÑAS, 1996), presentan una LRC comprendida entre 27 y 70 cm. Los ejemplares capturados con redes de enmalle a la deriva en el Estrecho presentan tallas comprendidas entre 27.2 y 87 cm de LRC, ambos valores extremos pertenecientes a ejemplares de tortuga boba en la fase que denominamos migración hacia el Atlántico. Si consideramos tallas de muestras del Atlántico y del Mediterráneo occidental previas (AGUILAR *et al.*; 1992; CARR, 1987; MAS & GARCÍA, 1990; LAURENT 1990, 1991, 1993; LAURENT *et al.* 1993; MAYOL 1983; MAYOL *et al.*, 1988; PASCUAL 1989), y las comparamos con nuestras observaciones, las tallas del Mar de Alborán y Estrecho de Gibraltar no solamente coinciden con las señaladas para el Mediterráneo occidental, sino también con las indicadas para Azores y aún menores, como las correspondientes a Cabo Cañaveral en las proximidades de zonas de puesta del Atlántico occidental.

Los datos evidencian una entrada de tortugas desde el Atlántico al Mediterráneo y una salida en dirección opuesta. La entrada se produce en el período anterior al mes de Julio, es decir durante el primer semestre del año. Según los datos procedentes de la pesquería de palangre de superficie en el Mediterráneo occidental (CAMIÑAS *et al.*, 1992 y CAMIÑAS, 1995) en los meses de verano tiene lugar una migración desde los alrededores de las islas Baleares hacia el este, de parte de la población del Mediterráneo occidental, a lo largo de la costa argelina principalmente. Durante los

meses de Julio y Agosto se produciría una salida de tortugas hacia el Atlántico muy importante en cuanto al número de ejemplares a juzgar por las capturas producidas por las redes de enmallé y las estimaciones realizadas para ese arte en el área del Estrecho de Gibraltar. Los actuales datos corroboran no sólo esa dirección migratoria y la hipótesis migratoria de esta especie, sino también la salida a través del Estrecho de Gibraltar de un numeroso grupo de ejemplares de tortuga boba que estaría formado principalmente por juveniles pero que incluye también algunos ejemplares adultos.

Estos resultados vienen a confirmar los presentados por LAURENT *et al.* (1993) basados en la distribución geográfica de caracteres genéticos de la población Atlántica y Mediterránea, y otras observaciones (ARGANO & BALDARI, 1983; ARGANO *et al.*, 1992; BOLTON *et al.* 1992; CAMIÑAS *et al.*, 1992; CAMIÑAS 1995; CARR, 1987; LAURENT, 1990) que incluyen datos de captura y recaptura de ejemplares marcados tanto en el Atlántico como en el Mediterráneo.

CONCLUSIONES

De acuerdo con los datos de la región Norte del Mar de Alborán y región atlántica del Estrecho de Gibraltar, obtenidos a partir de observaciones en el mar, datos de las pesquerías de palangre de superficie y enmallé a la deriva y de los varamientos de ejemplares de *Caretta caretta*, en esta región se produce el hecho migratorio que pone en relación las poblaciones con origen en el Atlántico centro occidental y en el Mediterráneo oriental.

Los movimientos migratorios de la tortuga boba *Caretta caretta* a través del Estrecho de Gibraltar, incluye el paso en ambas direcciones.

La entrada en el Mediterráneo de ejemplares de *Caretta caretta* procedentes del Atlántico, se produce en el primer semestre del año y preferentemente en el periodo comprendido entre Mayo y Julio.

La migración desde el Mediterráneo hacia el Atlántico se produce en la época estival, teniendo lugar en número importante en los meses de Julio y Agosto.

De acuerdo con las medidas de caparazón tomadas durante los embarques en la flota de enmallé que faenaba en la parte Mediterránea del Estrecho de Gibraltar, la migración del Mediterráneo al Atlántico incluiría ejemplares juveniles y adultos.

REFERENCIAS

- AGUILAR, R.; MAS, J. & PASTOR, X (1992): Impacts of spanish swordfish longline fishery on the loggerhead sea turtle *Caretta caretta* population in the western Mediterranean. *12th Ann. Work. on Sea Turtl. Biol. and Conservation. Jekyll Island, GA (USA).* February, : 25-29.
- ARGANO, R., & BALDARI, F. (1983): Status of western Mediterranean turtles. *Rapp. Comm. int. Mer Médit.* 28(5).
- ARGANO, R.; BASSO, R.; COCCO, M. & GEROSA, G. (1992): New data on Loggerhead (*Caretta caretta*) movements within Mediterranean. *Bullettino dei Musei e degli Istituti Biologici dell'Università di Genova.* Vol 56-57, pp:153-163.
- BARAN, I. (1988): *Marine turtles in Turkey. Status survey 1988 and recomendations for conservation and management.* W.W.F. for Nature. Gland.
- BJORNDAL, K.A.; MEYLAN, A.B. & TURNER, B.J. (1983): Sea turtle nesting at Melbourne beach, Florida. I. Size, growth and reproductive biology. *Biol. Cons.* 26: 65-77.
- BJORNDAL, K.A.; BOLTON B.; GORDON, J. & CAMIÑAS, J.A. (1994): *Caretta caretta* (Loggerhead) growth and pelagic movements. *Herpetological Review* 25: 23-24.
- BOLTON, A.; MARTINS, H.; BJORNDAL, K.A.; COCCO, M. & GEROSA, G. (1992): *Caretta caretta* (Loggerhead) pelagic movement and growth. *Herpeto. Review* 23(4).
- BOLTON, A.; J.C. SANTANA & BJORNDAL, K.A. (1992): Transatlantic crossing by a loggerhead turtle. *Mar. Turtle Newsletter* 59: 7-8.
- BOLTON, A.; BJORNDAL, K.A. & MARTINS, H. (1994): Biology of pelagic-stage loggerheads in the Atlantic. In *Proceeding of Fourteenth Annual Symposium on Sea Turtle Biology and Conservation.* NOAA Tech. Mem. NMFS-SEFSC-351: 19-20.
- BOWEN B.; AVISE J.C.; RICHARDSON J.I.; MEYLAN A.B.; MARGARITOULIS D. & HOPKINS-MURPHY, S.R. (1993): Population structure of Loggerhead Turtles (*Caretta caretta*) in the Northwestern Atlantic Ocean and Mediterranean Sea. *Cons. Biol.* 7(4): 834-844.
- BRONGERSMA, L.D., (1972): European Atlantic Turtles. *Zoologische Verhandelingen*, 121: 318 p.
- CAMIÑAS, J.A. (1986): *Informe provisional*

- sobre la captura accidental de tortugas bobas (*Caretta caretta*) por la flota palangrera española. Informe interno I.E.O.. (no publicado)
- CAMIÑAS, J.A. (1988): Incidental captures of *Caretta caretta* with surface long-lines in the western Mediterranean. *Rapp. Comm. int. Mer Medit.*, 31(2): 285-285
- CAMIÑAS, J.A. (1992): Hipótesis migratoria de la tortuga boba (*Caretta caretta*) en el Mediterráneo occidental a partir de datos procedentes de pesquerías de superficie. *Actas del Primer Congreso Nacional de Reptiles Marinos. Begur (Gerona)*. 22-23 Octubre de 1992.
- CAMIÑAS, J.A. (1995): The loggerhead *Caretta caretta* (Linnaeus, 1758) pelagic movements through the Gibraltar Strait. *Rapp. Comm. int. Mer Medit.* 34:238
- CAMIÑAS, J.A. (1996): Avistamientos y varamientos de tortuga boba *Caretta caretta* (Linnaeus, 1758) en el Mar de Alborán y áreas adyacentes durante el periodo 1979-1994. *Rev. Esp. Herp.* Vol. 10: 109-116
- CAMIÑAS, J.A. & DE LA SERNA, J.M. (1995): The loggerhead distribution in the western Mediterranean Sea as deduced by the Spanish longline fishery, pp. 316-323. In "LLORENTE, G.A.; MONTORI, A.; SANTOS X. & CARRETERO, M.A. Eds. *Scientia Herpetologica*. Barcelona.
- CAMIÑAS, J.A., J.M. SERNA & ALOT, E. (1992): Loggerhead (*Caretta caretta*) observed in the spanish surface lon-line fishery in the western Mediterranean Sea during 1989. *Rapp. Comm. int. Mer Medit.* 33: 286
- CARR A. (1987): New perspectives on the pelagic stages of sea turtle development. *Cons. Biol.* 1(2): 103-121.
- ERK'ARKAN F. (1993): Nesting biology of loggerhead turtles *Caretta caretta* L. on Dalyan Beach, Mugla-Turkey. *Biol. Conserv.* 66 (1): 1-14
- FISHER , W.; AUCHO, T.M.L. & SCHNEIDER (rédacteurs) (1987): *Fiches FAO d'identification des espèces pour les besoins de la pêche. (Révision 1). Méditerranée et mer Noir. Zone de pêche 37. Volume II. Vertébrés*. Publication préparée par la FAO, résultat d'un accord entre la FAO et la Commission des Communautés Européennes (Project GCP/INT/422/EEC) financée conjointement par ces deux organisations. Rome, FAO, Vol. 2: 761-1530.
- FRAZER N.B. & EHRHART, L.B. (1983): Relating straight-line to over-the-curve measurements for loggerheads. *Mar. Turtle Newsletter* 24: 4-5.
- KING, F. W., & BURKE, R. L. eds. (1989): *Crocodilian, Tuatara, and Turtles species of the World. A taxonomic and geographic reference*. Library of Congress Cataloging in Publication Data. Association of Systematic Collections. Washinton U.S.A.
- LAURENT, L. (1990): L'origine des tortues Caouannes *Caretta caretta* de Méditerranée occidentale. *Rapp. Comm. int. Mer Médit.* 32(1):240-240
- LAURENT, L. (1991): *Les tortues marines des côtes françaises méditerranéennes continentales. Faune de Provence (CEEP)* 1991, 12:76-90.
- LAURENT, L. (1993): *Une approche de Biologie de la Conservation appliquée à la Population de Tortue Marine *Caretta caretta* de Méditerranée*. These de Doctorat. Université Paris VI.
- LAURENT, L.; LESCURE, J.; EXCOFFIER, L.; BOWEN, B.; DOMINGO, M.; HADJICHRISTOPHOROU, M.; KORNARAKI, L. & TRABUCHET, G. (1993): Étude génétique des relations entre les populations méditerranéenne et atlantique d'une tortue marine (*Caretta caretta*) à l'aide d'un marqueur mitochondrial. *C.R. Acad. Sci. Paris, Sciences de la vie*, 1993; 316: 1233-9.
- LAURENT, L.; BRADAI, M.N.; HADOUD, D.A. & GOMATI, H.E. (1995): Marine turtle nesting activity assesment on Libyan coast. Phase 1: Survey of the coasts between the Egypcian border and Sirte. Joint project of (in alphabetical order): Marine Biology Research Centre (Tajura, Lybia), MEDASSET, RAC/SPA (MAP-UNED), Technical Centre for Environment Protection (TCEP, Tripoli), WWF International Programme. (mimeo).
- MANZELLA, S.A., FONTAINE, C.E. & SCHROEDER, B.A. (1988): Loggerhead sea turtle travels from Padre Island, Texas to the mouth of the Adriatic Sea. *Marine Turtles Newsletter* 42:7-7.
- MARGARITOULIS, D. (1982): Observations on loggerhead sea turtles *Caretta caretta* activity during three nesting seasons (1977-1979) in Zakynthos, Greece. *Biol. Cons.* 24: 193-204
- MARGARITOULIS, D. (1983): *The inter-nesting interval of Zakynthos loggerheads*, pages 135-144, in: *Adaptations to terrestrial*

- environments.* Edited by Margaris, N:S.; Arianoutsou-Faragitaki, M. and Reiter, R.J: Plenum Press, New York.
- MÁRQUEZ, M. R. (1990): Sea turtles of the world. An annotated and illustrated catalogue of sea turtles species know to date. *FAO Fisheries Synopsis* Nº 125, Vol. 11. Rome, FAO. 81 p.
- MAS, J. & GARCÍA, P. (1990): Tortues marines dans la zone levantine de la Peninsule ibérique. *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, 32(1): 240-240
- MAYOL J. (1983): *Contribución al conocimiento de la tortuga boba en las Baleares.* MAPA. Servicio Pov. ICONA en Baleares. Unidad de Vida Silvestre. (mimeo).
- MAYOL J.; MUNTANER, J. & AGUILAR, R (1988): Incidencia de la pesca accidental sobre las tortugas marinas en el Mediterráneo español. *Boll. Soc. Hist. Nat. Balears*, 32: 19-31
- PASCUAL, X. (1989): Contribución al estudio de las tortugas marinas en las costas españolas. II: Morfometría y marcaje de *Caretta caretta* (L.) en el litoral peninsular mediterráneo. *Tre. Soc. Cat. Ictio. Herp.*, 2: 224-231
- SERNA, J.M. & ALOT, E. (1990a): *Pesquerías de pez espada con artes de superficie y enmalle a la deriva* (mimeo) I.E.O.. Mayo 1990.
- SERNA, J.M. & ALOT, E. (1990b): Consideraciones relativas a los desplazamientos efectuados por el pez espada (*Xyphias gladius*) en el área del Estrecho de Gibraltar y otras observaciones relacionadas con la biología de la reproducción. *ICCAT. Col. Doc. Cient.* Vol. XXXII (2).
- SERNA, J.M.; ALOT, E. & MEJUTO, J. (1992): Análisis preliminar del sex-ratio por clases de talla del pez espada (*Xyphias gladius*) en el área atlántica próxima al Estrecho de Gibraltar. *ICCAT. Col. Doc. Cient.* Vol. XXXIX (2).
- TILLEY, A.R. & KECO, K. (1990): In Cypress the sea turtles come back. *Sea Front*, 36(2): 54-55

Recibido: 01/10/97

Aceptado: 24/11/97

RESÚMENES DE TESIS

TÍTULO: Comparative ecological study of the sympatric endemic lizard species of Peloponnisos *Lacerta graeca* Bedriaga, 1886 and *Podarcis peloponnesiaca* (Bibron & Bori, 1833)

AUTORA: Panagiota Maragou

AÑO: 1997

Departament of Biology, Section: Ecology & Taxonomy, University of Atenas, Greece.

The present study intends to compare the ecology of the endemic lizard species of Peloponnisos *Lacerta graeca* and *Podarcis peloponnesiaca* (Sauria: Lacertidae). Both species were examined in regard to their habitat selection, their thermal ecology, daily and seasonal activity patterns and their trophic and reproductive niche.

This study was mainly carried out in a biotope of Stimfalia Lake, Korinthia, where the two species are found in sympatry. Data were collected seasonally from other selected areas of Peloponnisos as well. In order to sacrifice the least possible individuals of these two endemic species, preserved material from the herpetological collections of the Alexander Koenig Museum und Forschungsinstitut in Bonn and the Naturhistorisches Museum in Wien was also used. A total of 300 specimens of *L. graeca* and 374 specimens of *P. peloponnesiaca* were examined.

Data on the habitat selection were gathered along with the ones used for the thermal ecology. We used the method of the random transects made during the whole period of daily activity of both species. For the animals that were observed active the following data were recorded: substrate type, nearest refuge and their distance from the ground surface.

Both species are differentiated according to their microhabitat distribution. *L. graeca* is observed more frequently on rock faces and stones and less on the ground and among vegetation than *P. peloponnesiaca*. There is also a statistically significant difference regarding the refuges of the two species since *L. graeca* mainly uses crevices and dry-stone walls, whereas *P. peloponnesiaca* runs usually under stones. The two species are also observed at different heights above ground. *P. peloponnesiaca* is usually recorded below 50cm, while the majority of *L. graeca* individuals was recorded between 50 and 100cm.

The observed differences between the two species are clearly related to their anatomical adaptations. Their choices, regarding habitat selection; do not seem to be due to interspecific competition but rather to their different phylogenetic origin. It seems that *P. peloponnesiaca* was originally differentiated in the patchy Mediterranean type ecosystems, while *L. graeca* is a more northern species.

For the study of the two species' thermal ecology data were collected from both the field and the laboratory. In the field the standard approach was followed for the active animals that were captured. The effectiveness of thermoregulation and the selected body temperatures were tested in an experimental thermogradient. Activity patterns were estimated according to the data collected throughout this study. The mean annual body temperature of the species *L. graeca* is 31.76 °C and of *P. peloponnesiaca* 31.15 °C. There is no statistically significant difference in the body temperature of the two species. Also no statistically significant differences were recorded in the body temperature of males and females in both species. *L. graeca* has a shorter daily and annual activity period compared to *P. peloponnesiaca*. Also in this species there are no differences among the mean monthly body temperatures of its activity period. In the case of *P. peloponnesiaca* the mean monthly body temperatures of the activity period differ from each other and are grouped in four seasons. The selected body temperatures of *L. graeca* do not differ from the mean body temperatures that were recorded in the field. On the other hand, *P. peloponnesiaca* is active, in the field, in body temperatures different than the selected ones. In both species body temperature is positively correlated to air temperature.

From the aforementioned and from the regression equation of the body temperature vs air temperature correlation, *L. graeca* is characterized as an effective and accurate thermoregulator. On the other hand, *P. peloponnesiaca* is a thermally more flexible species and is characterized as a partial thermoregulator. The differences in the thermal strategy and the activity patterns of the two examined species are attributed to their evolutionary history.

For the study of the reproduction ecology of the two species we used animals that were collected in the field as well as museum specimens. Sex ratio in both examined species is 1:1. Moreover, in both species sexual dimorphism in body size occurs, with males being larger than females. In the species *P. peloponnesiaca* colours and pattern of two sexes also differ. The two species do not differ significantly in snout-vent length but *L. graeca* has longer, more narrow and lower (flattened) head than *P. peloponnesiaca*.

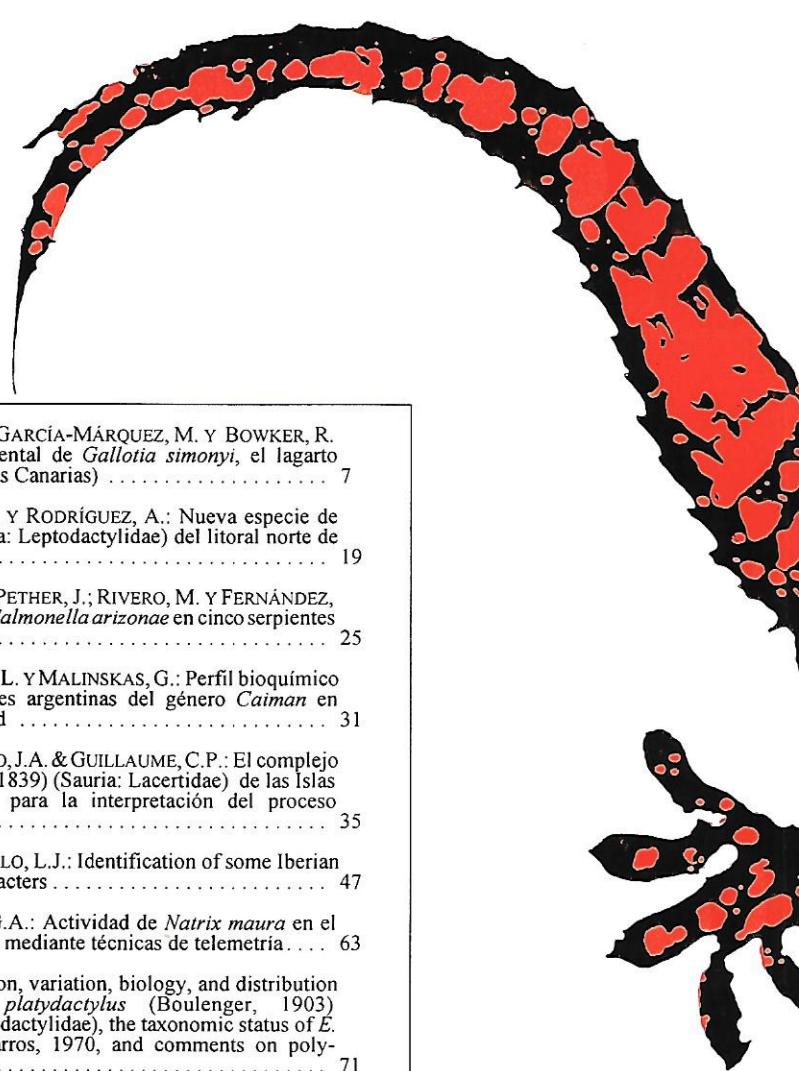
Both species present seasonal, rhythmically repeated reproductive cycles. Males mature when they reach snout-vent length values of 55mm in *L. graeca* and 52mm in *P. peloponnesiaca*. Females mature in snout-vent length of 60mm and 55mm respectively. *L. graeca* produces one and *P. peloponnesiaca* two clutches per year. Mean clutch size measured on the basis of oviductal eggs, is 3.44 in both species.

In *L. graeca* female snout-vent length is positively correlated to the total clutch volume, that is larger females produce a larger volume of eggs and not a larger egg number. Habitat constraints and morphology adapted to the use of crevices seem to be of major importance for the evolution of the species reproductive characteristics. In *P. peloponnesiaca* snout-vent length is positively correlated to clutch size. Larger produce more rather than larger eggs. This species' reproductive characteristics are related to its phylogenetic history.

The study of the dietary parameters of the two species was based on the digestive tract content of the examined specimens. Pit-fall traps were used for the study of food availability. Diet of both species consists mainly of arthropods. In both species no difference was observed in the percentages of prey groups and their frequency of occurrence between the two sexes. *L. graeca* feeds mainly on Hemiptera, spiders, Coleoptera, Diptera and Orthoptera. Niche breadth is $H'=0.61$. The diet composition of this species is correlated to its climbing abilities. In the diet of *P. peloponnesiaca* the main prey groups are Hymenoptera, Coleoptera, insect larvae, Dipera and Hemiptera. In this species niche breadth is $H'=0.59$. The niche overlap of the two species is quite high ($Q=0.73$). The main prey groups remain constant in the diet of both species throughout the year, according to the theory of diet optimisation. The taxonomic composition of the diet and the relationship between snout-vent length and length of prey items characterise both examined species as widely foraging predators.

If we consider that the relative abundance of arthropods in the pit-fall traps reflects their availability in the biotope, our results demonstrate that the diet of the two species is not a simple reflection of the arthropods' availability in the field.

Finally, regarding the size of the consumed prey, *P. peloponnesiaca* preys upon a wider size range and on larger prey items than *L. graeca*.



| | |
|---|-----|
| CEJUDO, D., MÁRQUEZ, R., GARCÍA-MÁRQUEZ, M. Y BOWKER, R. G: Catálogo comportamental de <i>Gallotia simonyi</i> , el lagarto gigante de El Hierro (Islas Canarias) | 7 |
| ESTRADA, A.R.; DÍAZ L.M. Y RODRÍGUEZ, A.: Nueva especie de <i>Eleutherodactylus</i> (Anura: Leptodactylidae) del litoral norte de La Habana, Cuba. | 19 |
| ORÓS, J.; RODRÍGUEZ, J.R.; PETHER, J.; RIVERO, M. Y FERNÁNDEZ, A.: Gastritis causada por <i>Salmonella arizonaee</i> en cinco serpientes sin afectación intestinal | 25 |
| TROIANO, J.C.; ALTHAUS, R.L. Y MALINSKAS, G.: Perfil bioquímico sanguíneo de las especies argentinas del género <i>Caiman</i> en condiciones de cautividad | 31 |
| LÓPEZ-JURADO, L.F.; MATEO, J.A. & GUILLAUME, C.P.: El complejo <i>Gallotia galloti</i> (Oudart, 1839) (Sauria: Lacertidae) de las Islas Canarias: nuevos datos para la interpretación del proceso evolutivo del grupo. | 35 |
| BARAHONA, F. & BARBADILLO, L.J.: Identification of some Iberian lacertids using skull characters | 47 |
| SANTOS, X. Y LLORENTE, G.A.: Actividad de <i>Natrix maura</i> en el Delta del Ebro, analizada mediante técnicas de telemetría | 63 |
| DE LA RIVA, I.: Redescription, variation, biology, and distribution of <i>Eleutherodactylus platydactylus</i> (Boulenger, 1903) (Amphibia: Anura: Leptodactylidae), the taxonomic status of <i>E. bockermannii</i> Donoso-Barros, 1970, and comments on polymorphism in anurans | 71 |
| CAMIÑAS, J.A.: Relación entre las poblaciones de la tortuga boba (<i>Caretta caretta</i> Linnaeus 1758) procedentes del Atlántico y del Mediterráneo en la región del Estrecho de Gibraltar y áreas adyacentes. | 91 |
| Resúmenes de tesis | 99 |
| Normas de publicación de la Revista Española de Herpetología . | 101 |
| Instructions to authors for publication in the Revista Española de Herpetología | 102 |