

Los reptiles del Rif (Norte de Marruecos), II: anfisbenios y ofidios. Comentarios sobre la biogeografía del grupo

SOUMIA FAHD¹ Y JUAN M. PLEGUEZUELOS²

¹*Département de Biologie, Faculté des Sciences, Université Abdelmalek Essaâdi, Tetuán, Marruecos.*

²*Departamento de Biología Animal y Ecología, Facultad de Ciencias, Universidad de Granada, 18071 Granada, España.*

Resumen: En 1989 comenzamos a estudiar la comunidad de reptiles de esta región, entonces la menos conocida de Marruecos bajo el punto de vista herpetológico. Los muestreos se realizaron en la proximidad de localidades con información meteorológica (precipitación, temperatura media de las mínimas del mes más frío, temperatura media de las máximas del mes más cálido); además, se consideraron diversas variables geográficas y estructurales (altitud, pendiente del terreno, cobertura de piedras, tipo de sustrato, altura de la vegetación, cobertura del estrato matorral y estrato arbóreo, biotopo). Aquí se presentan los resultados sobre la distribución y ecología de trece especies de anfisbenios y ofidios (*Blanus tingitanus*, *Trogonophis wiegmanni*, *Eryx jaculus*, *Coluber hippocrepis*, *Coronella gironnica*, *Macroprotodon cucullatus*, *Malpolon monspessulanus*, *Natrix maura*, *Natrix natrix*, *Spalerosophis dolichospilus*, *Psammophis schokari*, *Vipera latasti*, *Macrovipera mauritanica*). Zoogeográficamente, la fauna rifeña de reptiles muestra una alta diversidad específica; las 43 especies presentes constituyen el 47.2% de la fauna de reptiles de Marruecos, y ello es 12 veces superior a la proporción de terreno que representa el área de estudio con respecto a Marruecos. Cuatro factores son los que mejor explican la presencia en el Rif de una proporción tan grande de la fauna de reptiles de Marruecos y del Mediterráneo: i) su proximidad al continente europeo (y la existencia de puentes terrestres durante el Mioceno), ii) el aislamiento paleogeográfico de la región, que favoreció el funcionamiento de mecanismos de aislamiento (endemismos), iii) la penetración de algunas especies saharianas por el valle del Ued Muluya, y iv) la fachada a la costa Atlántica, lo cual favorece la penetración de algunas especies magrebíes occidentales.

Palabras clave: anfisbenios, ofidios, Marruecos, distribución, biogeografía.

Summary: The reptiles of the Rif (northern Morocco), II: amphisbaenians, snakes. Some biogeographical remarks.- In 1989 we began to study the entire reptile community of this region, the least known region of Morocco from the standpoint of herpetofauna. Sampling plots were near localities with available climatic data (precipitation, average temperature of the minimums for the coldest month, average temperature of the maximums of the hottest month); in addition, various geographical and structural variables were considered (altitude, slope of the sample plot, rock cover, soil type, vegetation height, shrubby and tree-canopy cover, biotope). In this second paper, we shall present the results on the distribution and ecology of 13 species of amphisbaenians and snakes (*Blanus tingitanus*, *Trogonophis wiegmanni*, *Eryx jaculus*, *Coluber hippocrepis*, *Coronella gironnica*, *Macroprotodon cucullatus*, *Malpolon monspessulanus*, *Natrix maura*, *Natrix natrix*, *Spalerosophis dolichospilus*, *Psammophis schokari*, *Vipera latasti*, *Macrovipera mauritanica*). Zoogeographically, the Rifain fauna of reptiles showed high species diversity; the 43 species constituted 47.2% of the species in Morocco, and this was 12 times as many as the proportion of land area involved (Rif *versus* Morocco). Four factors are most important in giving that region such a large proportion of the Moroccan and Mediterranean reptile fauna: i) its proximity to the European continent (and the land-bridges existing during the Miocene), ii) the paleogeographic isolation of the region, which favoured the operation of isolation mechanisms (endemisms), iii) the intrusion of some Saharan species by the Muluya Valley, and iv) the region overlooking the Atlantic sea shore, which favoured the upward intrusion of some western Maghrebian species.

Key words: amphisbaenians, snakes, Morocco, distribution, biogeography.

INTRODUCCIÓN

El presente artículo constituye la segunda parte de otro en el que se expuso la distribución y ecología de los quelonios y saurios que habitan el Rif (Fahd y Pleguezuelos, 1996). En el tiempo transcurrido desde entonces han aparecido dos importantes obras compiladores sobre la herpetofauna del noroeste de África que incluyen el área de estudio (Bons y Geniez, 1996; Schleich *et al.*, 1996), se han descrito cambios taxonómicos en la herpetofauna del área (Mateo *et al.*, 1996; Schleich, 1996), y nosotros hemos participado en el estudio de los modelos de distribución de los Reptiles del Rif (Real *et al.*, 1997). A pesar de esta importante producción científica sobre la herpetofauna del área, creemos justificado la aparición de la segunda parte sobre los reptiles del Rif en base a i) la alta diversidad específica e importancia biogeográfica de la región, ii) la detallada descripción que se aporta sobre los hábitats utilizados por las especies (se indican los rangos de tolerancia de las especies para once variables medioambientales), y iii) la mayor precisión de los mapas de distribución aquí publicados.

Se puede obtener información sobre el estado previo del conocimiento en el área de estudio, descripción del área, nomenclatura y metodología, en Fahd y Pleguezuelos (1996). Los mapas de distribución de las especies se pueden encontrar en el Anexo 1. Los acrónimos de los museos que aparecen en el texto corresponden a: BMNH, British Museum of Natural History, Londres; EBD, Estación Biológica de Doñana, Sevilla; MNCN, Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid; MNHN, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.

RESULTADOS

Anfisbenios

F. Amphisbaenidae

Blanus tingitanus Busack, 1988

Culebrilla ciega de Tánger, الطنجطانية الحية ألعورة Al-hayat al-aura attangitania.

Las poblaciones de *Blanus* presentes en Marruecos pertenecen a dos especies endémicas y alopátricas. Están separadas por la cuenca del Ued Sebou, que viene a coincidir con la antigua transgresión marina sur-rifeña (Maldonado, 1989). Al sur se encuentra *B. mettetali* Bons 1963, y al norte *B. tingitanus*, siendo esta última una especie casi endémica del Rif, pues sólo se encuentra en la Península Tingitana y al norte de la línea Rabat-Meknès-Yebel Tazekka (Bons y Geniez, 1996).

En el Rif presenta una distribución típicamente occidental, comprendida entre el Océano Atlántico y una línea que une Tetúan (TE84), Bab Berret (UD27) y Ourtzagh (UD13), en la cuenca del Ued Ouergha, por lo que prácticamente no penetra en el Rif Central. Su área en la región de estudio se extiende por aproximadamente 8800 km². Excepto una cita aislada en el Yebel Magot (UE00; Galán, 1931), no se conocía en las montañas del Rif (ver Bons, 1963; Bons y Saint-Girons, 1963; Busack, 1988), y los presentes resultados indican que sólo está bien distribuida en el occidente del área de estudio, mismo patrón de distribución occidental que aparece en el resto de Marruecos.

En el Rif se extiende por un amplio segmento altitudinal, con ombroclima subhúmedo y húmedo (Tabla 1). Ocupa medios forestales, con árboles de buen porte, donde habita claros de bosques, en zonas con cobertura arbórea media y baja, suelos silíceos y abundantes piedras (Tabla 2). Muy escaso en el piso bioclimático (a partir de ahora p.b.) termomediterráneo, y el máximo número de contactos se obtiene en el p.b. mesomediterráneo, en alcornocales y robledales húmedos bien conservados, con suelos profundos situados en los contrafuertes occidentales del Macizo Central del Rif (Tabla 3).

No se ha descrito polimorfismo en la especie.

F. Trogonophidae

Trogonophis wiegmanni Kaup, 1830

Culebrilla mora, الحية ألعورة المغربية Al-hayat al-aura al-magrebía

Endemismo del Magreb que incluye dos subespecies, *T.w. elegans* (Gervais, 1835), la Culebrilla mora malva, que se distribuye por la mitad oeste de Marruecos, y *T.w. wiegmanni*, la Culebrilla mora amarilla, distribuida por el Marruecos Oriental, Argelia y borde occidental de Túnez. Hasta ahora se creía que el área de estas dos subespecies estaba separada por una banda orientada en el sentido nort-sur, formada por relieves (Rif, Atlas Medio, Gran Atlas), y con pluviometría superior a 900 mm (Bons y Saint-Girons, 1963).

En el Rif, *T.w. wiegmanni* ocupa la porción oriental, siempre a baja altitud y con precipitación inferior a 450 mm: Sebkhá de Bou Areg (WE10, 10 msm), Hassi Ouenzgha (UD74, 550 msm), Melilla (WE00, 100 msm; Mateo, 1991). *Trogonophis w. elegans* ocupa la porción occidental: Tánger (TE46) y Ouezzane (TD65; Bons y Saint-Girons, 1963), Ceuta (TE87; Mateo, 1991), Tetúan (TE84), y Ourtzagh (UD13), siendo esta última localidad la más occidental conocida con seguridad para la Culebrilla mora malva. Pero también hemos obtenido dos ejemplares procedentes de Keta-ma (UD45), en el Macizo Central del Rif, a más de 1500 msm de altitud, donde la precipitación media sobrepasa los 1600 mm, por tanto, en el centro de la supuesta banda geográfica que actuaría de separación para las dos subespecies. Los ejemplares perdieron el color antes de que se pudieran estudiar, pero el número de anillos alrededor del cuerpo es de 149 y 151 respectivamente, luego probablemente correspondan a la ssp. *T.w. elegans* (Bons, 1963). Por tanto alcanza en el Rif una altitud muy superior a la que normalmente se encuentra en el Atlas Medio y Gran Atlas (Bons, 1967; obs. pers.). Aún existe una banda de 120 km entre esta localidad y la más próxima hacia el este donde aparece *T.w. wiegmanni*, por lo que se mantiene la alopatría entre las dos formas. Deducimos que comarcas con alta precipitación y altitud no separan las dos formas como se había pensado hasta ahora, sino que *T.w. elegans* se distribuye en el Marruecos Occidental y húmedo,

y la ssp. nominal queda restringida al más árido Marruecos Oriental, con precipitación inferior a 600 mm (Bons y Saint-Girons, 1963; Bons, 1967; Bons y Geniez, 1996).

Se ha encontrado la Culebrilla mora amarilla sólo en dos ocasiones, una en zona de vegetación halófila de borde de mar, y otra en una estepa semiárida con matorral muy disperso de *Ziziphus lotus*, esta última en el p.b. mesomediterráneo. Se ha encontrado a la Culebrilla mora malva desde los pastizales costeros (p.b. termomediterráneo), hasta los bosques de cedros (p.b. supramediterráneo), y sobre suelos arenosos y silíceos, con pocas piedras, y escasa cobertura de matorral (Tablas 1,2,3).

Ofidios

F. Boidae

Eryx jaculus (Linnaeus, 1758)

Boa jabalina, أحية الدفانة Al-Hayat ad-daffana

En Marruecos es el único representante de la familia y uno de los reptiles más escasos, pues sólo se conocen cinco citas en la región más oriental del país (Bons y Geniez, 1996). En el Rif Oriental se encontró en 1952 en Zaio (WD27, colectado por Ruíz-Tapiador y depositado en el EBD; Mellado y Mateo, 1992), y recientemente se ha vuelto a encontrar en la misma localidad (Ph. Geniez, com. pers.). Y. Lakhdor (com. per.) nos la ha descrito perfectamente y comentado que la ha observado en varias ocasiones en los alrededores de Monte Arrui (VD98), aunque reconoce que no es común. Entre Monte Arrui y la localidad próxima a Guercif, donde Geniez *et al.* (1991) localizaron también a esta especie, se extiende la gran llanura del Gareb. En ella, por condiciones climáticas y presencia de suelos disgregados, incluso arenosos, es muy probable que también se encuentre la Boa jabalina, por lo que debería ser buscada activamente. La especie permanece la mayor parte del tiempo enterrada (Tokar y Obst, 1993), por lo que debe pasar frecuentemente desapercibida. La región oriental de Marruecos ha sido intensamente

muestreada en la última década, a pesar de lo cual apenas ha sido hallada, por lo que sin duda, se ha de tratar de una especie rara.

Zaio y Monte Arrui se encuentran a 200 msm, en el p.b. termomediterráneo, con ombroclima semiárido, inviernos suaves y veranos calurosos (Tabla 1). La Boa jabalina recuenta medios con suelos blandos (Bons y Geniez, 1996), y en el área de estudio se ha encontrado en una zona estepárica.

La ssp. presente en Marruecos es la nominal (Tokar y Obst, 1993).

F. Colubridae

Coluber hippocrepis Linnaeus 1758

Culebra de herradura, حية الصفيحة Hayat asaafija

Gracias a las numerosas observaciones obtenidas en el campo (n = 170) y los registros a partir de la bibliografía y los museos (n = 40), su área de distribución está ahora bien precisada para el Rif, donde se encuentra de manera casi continua y homogénea. Las concentraciones de localidades que se observan en su distribución (Anexo 1) corresponden a zonas jalonadas por la red de carreteras de la región, donde aparecen numerosos individuos atropellados, especialmente machos durante la época de celo (ver Bonnet *et al.*, 1999). Una red de carreteras poco desarrollada o poco transitada en las zonas de Aknoul, Rhafsay y la parte meridional de la Península Tingitana, explicaría las lagunas observadas en su distribución. Es uno de los colúbridos más abundante en el Rif y el conjunto de Marruecos (Bons y Geniez, 1996). Algunos factores antropogénicos pueden explicar también la amplia distribución de la especie, ya que ésta y otras del mismo género han sido descritas como “seguidoras de las zonas agrícolas” y de habitaciones humanas (Disi, 1987; Pleguezuelos, 1997a).

A la amplia distribución corológica, se añade una amplia distribución altitudinal, pues se distribuye desde el p.b. termo al supramediterráneo. A pesar de su carácter termófilo, frecuenta en el Rif zonas donde los inviernos son

fríos y las precipitaciones elevadas (Ketama, Rif Central; Tabla 1).

Utiliza prácticamente todos los biotopos que hemos definido para el área de estudio (ver Fahd y Pleguezuelos, 1996), pero se muestra especialmente ligada a los ambientes antropizados, como cultivos cerealistas y construcciones (Tabla 3), siempre que encuentre substratos tendentes a la verticalidad (Tabla 2). Debido a esta marcada antropofilia, muchos ejemplares son eliminados por los lugareños, lo cual a su vez nos ha permitido disponer de un importante tamaño de muestra.

La ssp. presente en el área de estudio es la nominal, aunque la variabilidad de esta especie y sus relaciones con *C. algirus* (Jan 1863), aún no están definitivamente establecidas (Bons, 1962; Feriche, 1989; Schätti, 1993; Bons y Geniez, 1996).

Coronella girondica (Daudin 1803)

Culebra lisa meridional, حية بوردو Hayat bordó

En el Rif ocupa principalmente la parte central de este macizo, pues su distribución dibuja perfectamente el arco de la cadena montañosa, repitiéndose el patrón de distribución que la especie muestra en el Norte de África (Dusej, 1993; Bons y Geniez, 1996). También se han encontrado escasos ejemplares en comarcas del litoral mediterráneo y atlántico, y en el Rif Oriental la única localidad donde se ha detectado su presencia se sitúa en Ain Zora (VD43), donde las precipitaciones sobrepasan los 800 mm. Por eso la especie muestra una distribución altitudinal media muy elevada (Fahd, 1993). La cota máxima a la que se ha encontrado, aún siendo elevada (Tabla 1), probablemente no refleja el límite altitudinal que la especie puede alcanzar.

La distribución de esta especie en el Rif y en general en el Magreb, es la típica que muestran las especies de origen normediterráneo, y ha de ser fruto de la suavización climática postglaciar. En el Rif, y paralelo a su distribución eminentemente montana, se encuen-

tra en las estaciones con mayor pluviometría e inviernos fríos. En la porción occidental, próximo a la costa atlántica, son más frecuentes las localidades en cotas bajas y por tanto con inviernos más suaves (Tabla 1).

Los biotopos que ocupa reflejan el carácter montano de la especie en el Rif. Frecuenta zonas forestales, como encinares del p.b. termomediterráneo, quejigares del p.b. mesomediterráneo, e incluso cedrales del p.b. supramediterráneo (Tabla 3), sin penetrar en el interior de bosques cerrados (Tabla 2).

Macroprotodon cucullatus (Geoffroy Saint-Hilaire, 1827)

Culebra de cogulla, الحية ألمقبعة Al-Hayat almoukabbâ

Aunque es una especie escasa y difícil de detectar, parece distribuirse por la mayor parte del Rif, desde la costa atlántica hasta Melilla, en el Rif Oriental.

Al igual que sucede en las poblaciones alopátricas de la Península Ibérica, el mayor número de contactos se produce en las zonas húmedas occidentales del área de estudio (Península Tingitana y Rif Central), incluso con ombroclima perhúmedo (Tieta de Ketama, UD45). No encontramos que se cumpla la sustitución de esta especie por *Coronella girondica* a la que aluden Bons y Geniez (1996) para los ombroclimas subhúmedo y húmedo. Los escasos ejemplares detectados en el Rif Oriental (VD67, UD78) se encontraban en localidades con precipitación apenas superior a los 300 mm (Tabla 1). Termoclimáticamente las zonas que ocupan muestran inviernos desde templados a fríos, evitando la Depresión del Muluya donde los veranos son muy calurosos (Tabla 1). No se ha encontrado a la especie en el litoral mediterráneo, y las dos únicas citas que aportamos para esta zona proceden de ejemplares depositados en museos (Alhucemas, VE10; BMNH 1974.4159-4162; Melilla, WE00, MNCN 1793, 1795-6). Por ello creemos que sigue existiendo la duda de si estas citas aluden a regiones más o menos

amplias, con localidades del interior, más que a las localidades costeras.

Las poblaciones del Rif Occidental y Central se han encontrado principalmente en matorrales de *Cistus*, aunque también habitan medios arbolados como los alcornoques atlánticos del p.b. termomediterráneo, y encinares y robledales del p.b. supramediterráneo. En este último biotopo se ha encontrado de manera relativamente frecuente. La población del Rif Oriental ocupaba formaciones de *Ziziphus lotus* a 200 msm.

Poseen un número de series de dorsales en mitad del cuerpo comprendido entre 21-23 ($n = 34$), en todos los ejemplares existe contacto entre escamas supralabial-parietal (100 %, $n = 34$), y la melanocefalia se manifiesta en el 17.6 % de los casos ($n = 34$). Estos caracteres los sitúan dentro de la ssp. *M.c. brevis* (Günther, 1862), propia del norte de Marruecos (Wade, 1988; Busack y McCoy, 1990). También se ha observado cierto grado de similitud morfológica entre algunos ejemplares rifeños y los del sur de la Península Ibérica, pertenecientes a la ssp. *M.c. ibericus* (melanocefalia y número de placas infralabiales; datos inéd. de los autores). Los ejemplares de la orilla derecha del Ued Muluya corresponden a *M.c. mauritanicus* Guichenot 1850 (Bons y Geniez, 1996), por lo que también este río actúa de límite biogeográfico para las subespecies de este ofidio, al igual que sucede con muchos taxones de herpetos (Caputo, 1993; Buckley *et al.*, 1996; Mateo *et al.*, 1996; García-París y Jockush, 1999). Ello deja de manifiesto la importancia que esta barrera debió haber jugado en los procesos de especiación en el noroeste de África.

Malpolon monspessulanus (Hermann, 1804)

Culebra bastarda, حية مونبيليي Hayat montpelier

Al sur del Mediterráneo, el límite entre las subespecies se sitúa en la cuenca del Ued Muluya, en el Marruecos Oriental: al oeste la ssp. nominal, y al este *M.m. insignitus* (Geoffroy Saint-Hilaire, 1827).

Aunque anteriormente fue observada en numerosas ocasiones en el área de estudio, todas las citas correspondían a los extremos oriental y occidental de la región (Boettger, 1883; Maluquer, 1917; Stemmler, 1972; Mateo, 1990; BMNH 48.2.16.11). Hemos comprobado que su distribución es continua desde la costa atlántica hasta el Ued Muluya, incluyendo la mayoría de las cuadrículas del Rif Central. Las lagunas en el mapa han de corresponder más a defectos de muestreo que a una ausencia real de la especie. Paralelamente a su amplia distribución horizontal, ocupa un amplio margen altitudinal, desde el nivel del mar hasta zonas medias del Macizo Central del Rif, un amplio rango ombroclimático, desde medios áridos a perhúmedos, y un amplio rango termoclimático, penetrando incluso en zonas de montaña con inviernos muy fríos (Tabla 1).

Habita desde pastizales a medios forestales, con cobertura media del estrato matorral y baja del estrato arbóreo, en terrenos principalmente llanos, con poca cobertura de piedras, y principalmente arcillosos (Tabla 2). Se ha observado en la mayoría de los biotopos de los p.b. termo y mesomediterráneo, y tan solo en el robledal del p.b. superior (Tabla 3).

Todos los ejemplares estudiados ($n = 52$) procedentes del área de estudio mostraban 19 series de escamas dorsales en el centro del cuerpo y la “mancha en silla de montar” en los machos adultos, dos caracteres que definen bien a la ssp. nominal (Pleguezuelos, 1997b). Los ejemplares al este del Ued Muluya suelen mostrar 17 series de escamas dorsales y el diseño dorsal de los machos adultos es uniforme (De Haan, 1997; com. pers.). Por tanto, confirmamos que el Ued Muluya establece la separación entre las dos formas de esta especie en el sur del Mediterráneo.

Natrix maura (Linnaeus 1758)

Culebra viperina, حية ألما Hayat el-má

En el Rif está ampliamente distribuida; el vacío en su distribución en la Llanura del Ga-

reb debe ser real, aunque es probable que la especie reaparezca en el extremo oriental del área de estudio, marcado por el Ued Muluya, como sugiere la cita en Guercif (VC69; Pellegrín, 1926). Otras lagunas en su distribución en el Prerif han de ser fruto de la baja detectabilidad de la especie cuando escasean los puntos de agua, lo que conduce a una imagen de distribución más discontinua y dispersa.

Habita en los p.b. termo a supramediterráneo, incluso en comarcas con elevada precipitación e inviernos fríos (Tabla 1, 3). En altitud va siendo paulatinamente sustituida por su congénere *Natrix natrix*. La categorización del paisaje que hemos realizado (Tabla 3) no es válida para esta especie, pues su presencia siempre está condicionada por la existencia de puntos de agua, independientemente de la pendiente, litología y vegetación. Ninguno de los contactos con la especie ha sucedido a más de 50 metros de algún punto de agua.

Natrix natrix (Linnaeus 1758)

Culebra de collar, حية ألما السوداء Hayat el-má sauda

En Marruecos su distribución muestra una tipología de relicto del periodo glacial (Bons y Geniez, 1996), pues está limitada a enclaves-refugio con peculiares características ecológicas (zonas altas de las dos cadenas montañosas más septentrionales, el Atlas Medio y el Rif). En el Rif, hasta fechas muy recientes (Fahd y Pleguezuelos, 1992), sólo se conocía de una localidad (Tamorot, Béni Halet, UD36; Galán, 1931). Ahora sabemos que se distribuye por todas las zonas altas de esta cadena, desde la Península Tingitana hasta Jem A Allah (UD77, próximo a Targuist, en el Rif Central). El hallazgo reciente de varios ejemplares en la Península Tingitana (Souk Khémis des Anjra, TE75; Jbel Tazaot UE 00; J.A. Mateo, com. pers.), hace suponer que también ha de ocupar las zonas más elevadas de la Yebala, hasta dibujar un arco que, desde el Rif Central, acabaría en las proximidades del Estrecho de Gibraltar.

Siempre se había localizado en las zonas más elevadas, frías y húmedas del área de estudio (Tabla 1; Fahd y Pleguezuelos, 1992), en pastizales o claros de bosque (Tabla 3), siendo la especie que mayor altitud media presenta en la región (Fahd, 1993; Tabla 3). Sin embargo recientemente se ha localizado en el p.b. termomediterráneo (Béni Ider, 350 msm), aunque en ambiente también muy húmedo.

A pesar de ser una especie conspicua por su tamaño y ciclo diario de actividad, se han observado muy pocos ejemplares. El mismo patrón de abundancia se desprende para el Atlas Medio (Bons y Geniez, 1996; obs. pers. de los autores). Todo ello, y el estrecho rango geográfico de su área de distribución, la convierten en una de las especies de reptiles más escasa de Marruecos. Su presencia siempre ocurre en medios típicamente Paleárticos, húmedos, relictos en el Norte de África, por lo que actúa como una excelente especie bioindicadora que puede ser empleada para delimitar áreas relictas a proteger.

Las poblaciones norteafricanas pertenecen a la ssp. *N.n.helvetica* (Thorpe, 1979).

Spalerosophis dolichospilus (Werner, 1923)

Culebra diademada del Magreb, حية ألتاج
Hayat altaj

Hasta fechas relativamente recientes era desconocida en Marruecos (Marx, 1959; Pasteur, 1967), y en particular al norte del país, donde la cita más septentrional se situaba en Oulat el Haj, en el Valle del Ued Muluya (Geniez *et al.*, 1991). En el presente estudio se ha encontrado en cuatro localidades del Rif Oriental: Oulad Drís (VD56), Dar Driouch (VD67), sur de Saka (VD42), y embalse de Mohamed V (WD05). Su área de distribución se extiende, por tanto, 120 km hacia el norte, hasta situarse a una escasa veintena de kilómetros de la costa del Mediterráneo (Fahd y Pleguezuelos, 1992).

En el área de estudio ocupa un intervalo altitudinal restringido, pues está limitada a los ambientes áridos y semiáridos de la Depre-

sión del Muluya, donde las precipitaciones apenas sobrepasan los 400 mm, los inviernos son fríos, y los veranos muy calurosos (Tabla 1). Es un típico caso perteneciente al corotipo oriental en el área de estudio (Real *et al.*, 1997).

Especie con afinidades francamente saharianas, se ha expandido desde el sur a lo largo del corredor que representa el Ued Muluya. Considerando este origen biogeográfico y las localidades septentrionales donde se ha encontrado (Dar Driouch), es de suponer que su presencia ha de ser más amplia de lo que indica el mapa de distribución, ocupando toda la Llanura del Gareb. Pero como indican Bons y Geniez (1996), es una especie difícil de encontrar debido a sus hábitos discretos. Por ejemplo, tres de los cuatro ejemplares encontrados en el área de estudio habían sido atropellados en carreteras o matados por lugareños.

Se ha localizado en los p.b. termo y mesomediterráneo, en biotopos sin vegetación arbustiva o arbórea, bien en ambientes naturales (Llanura del Gareb), bien en bordes de cultivos cerealistas abandonados, y siempre en terrenos llanos con suelo disgregado o incluso arenoso del borde de los ueds (Tablas 2,3).

Psammophis schokari (Forsk., 1775)

Bucerrig, أبو صريخ Abu zorreig

Hasta época muy reciente no se había observado en el norte de Marruecos y por lo tanto en el Rif. Recientemente ha sido citada en una localidad tan próxima al Estrecho de Gibraltar como Bou Hamed (UE21; Geniez *et al.*, 1991), y nosotros la hemos encontrado en Bou Hanine (UD59), también sobre la costa Mediterránea. Estas localidades constituyen las más septentrionales para la especie en Marruecos y amplían significativamente hacia el norte el área previamente conocida (Pasteur, 1959). La mayor parte de los contactos se sitúan en los ambientes áridos de la Depresión del Muluya, por lo que se puede establecer que la especie muestra un corotipo principal-

mente oriental en el área de estudio. Al sur del Rif Central, en Arguioène (UD45), encontramos un ejemplar en el interior del tubo digestivo de una Culebra bastarda; esta localidad del sur del Rif pertenece a la vertiente atlántica, y está en el p.b. mesomediterráneo; muestra un ombroclima subhúmedo (Tabla 1), y nos indica que la especie puede estar más distribuida geográfica y bioclimáticamente de lo que hasta ahora se había pensado. En las llanuras del Zemmur, próximas a Rabat, hay una importante población de esta especie (Bons y Geniez, 1996), alejada 200 km de Arguioène. Esto nos hace suponer que la especie debería buscarse en el valle del Ued Ouergha, a lo largo de estos 200 km, vía lógica de penetración de la especie hacia el sur del Rif. De distribución fundamentalmente sahariana en África (Branstätter, 1995), el amplio rango ecológico en el que últimamente se está descubriendo podría ser debido al amplio rango de temperaturas corporales que selecciona (Al-Johany y Al-Sadoon, 1996).

En el Rif, el Bucerrig se distribuye en zonas de baja altitud. Las poblaciones de la Depresión del Muluya ocupan ambientes de ombroclima árido y semiárido. Las localidades de Bou Hamed y Bou Hanine, aunque próximas al Estrecho de Gibraltar, continúan perteneciendo al ombroclima semiárido. Evita comarcas con inviernos fríos y ocupa aquellas con veranos calurosos (Depresión del Muluya y comarcas costeras del Mediterráneo; Tabla 1).

Habita campos cerealistas abandonados en las dos últimas décadas debido a la sequía, con vegetación en los bordes de *Olea*, *Pistacia lentiscus* y *Tetraclinis articulata* (Tabla 3). Es frecuente en los alrededores de los morabitos, donde subsisten restos de vegetación natural en comarcas con intensa explotación agrícola.

Todos los ejemplares que hemos encontrados en el Rif ($n = 7$), pertenecen a la forma rayada, la predominante en el norte de Marruecos (Bons y Geniez, 1996). En Próximo Orien-

te también se ha encontrado que las formas rayadas de esta especie quedan relegadas a los climas más mésicos, mientras que las formas con diseño liso quedan relegadas a los ambientes más áridos (Kark *et al.*, 1997). La distribución diferencial de los dos morfotipos de esta especie ha sido interpretada bajo el punto de vista de una adaptación a la crisis (formas rayadas en ambientes mediterráneos, y formas unicolor en ambientes desérticos; Wolf y Werner, 1994; Kark *et al.*, 1997), y bajo el punto de vista de una respuesta fisiológica (las formas unicolor demostraron presentan mucha menor pérdida de agua a través de la piel; Lahav y Dmi'el, 1996). Pero también es cierto que en ofidios las formas rayadas han evolucionado para confundir a los depredadores (en dirección y velocidad) en el momento de escape (Brodie, 1992; Wolf y Werner, 1994). La distribución de la forma rayada del Bucerrig en Marruecos podría ser una respuesta a distintas presiones de depredación, ya que sus principales depredadores, *Malpolon monspesulanus* y el Aguila Culebrera (*Circaetus gallicus*) (dat. inéd. de los autores), están muy bien distribuidos en el norte de este país, mientras que escasean o faltan en el sur, donde predomina el morfo unicolor en el Bucerrig. Esta hipótesis no tiene porqué ser alternativa a las otras dos, sino complementaria.

Fam. Viperidae

Vipera latasti Boscá 1878

Víbora hocicuda, أفعة لسطط Afaet la-taste

Ocupa todo el área de estudio, pues se ha citado desde la Península Tingitana (Tánger, TE46, Boettger, 1883, BMNH 94.3.22.5; Melloussa, TE65; Bons, 1967), hasta su extremo oriental (Ras el-má y Desembocadura del Ued Muluya, WD59; Bons, 1967; V. Pérez-Mellado, com. per.), así como en diversas localidades a lo largo de la cadena del Rif. El vacío de 140 km entre las localidades del Rif Occidental (Bab Taza) y la localidad de Ain Arhbel (VD53), puede corresponder a un defecto en

el muestreo en la dorsal de la cadena del Rif, motivado por las bajas densidades de sus poblaciones en todo el área de estudio y la dificultad de prospectar la especie. Pero parte de este vacío también puede ser real, pues por su tendencia a ocupar medios altimontanos y zonas despobladas, muestra una distribución muy discontinua (Saint Girons, 1980).

En altitud muestra el mismo patrón de distribución que en el norte del Mediterráneo, con escasas localidades en zonas arenosas a nivel del mar y el grueso de las citas en localidades montanas, incluso cacuminales, en ambientes saxícolas (Pleguezuelos y Santos, 1997). Aunque la localidad más elevada donde se encuentra está situada a 1500 msm (UD19; Yebel Talassemtane), J.A. Mateo (com. pers.) la encontró a casi 2000 msm en el Yebel Bouhalla (UD09). No es extraño que ascienda hacia las cotas más altas, pues sus principales presas (*Psammodromus algirus*, *Podarcis hispanica*) son muy frecuentes en el p.b. oromediterráneo y porción superior del supramediterráneo (Fahd y Pleguezuelos, 1996). La antigua cita de Boettger (1883) para Tánger (TE46; ver también Welch, 1982) no ha sido confirmada posteriormente, aunque la comarca ha sido intensamente prospectada, por lo que cabe la posibilidad de que esté desapareciendo de zonas bajas y antrópicas (ver Taiqui y Martín-Cantarino, 1997).

Paralelo al amplio rango altitudinal de la especie, también son amplios los valores de las variables climáticas en las localidades donde ha sido encontrada (Tabla 1), lo cual complica la interpretación biogeográfica de su distribución actual, y de nuevo hace pensar que está sujeta a factores de índole antropogénicos. Se ha encontrado en formaciones de quercíneas de los p.b. termo a supramediterráneo, y en cedrales de este último piso (Tabla 3), siempre en claros de bosques bien conservados y estructurados, en ambientes con mucho litosuelo, independientemente que fuera calizo o silíceo (Tabla 2). Parece haber desaparecido de las zonas más antropizadas.

Los ejemplares del Rif aquí estudiados (n = 5) muestran un número de escamas dorsales comprendido entre 21 y 23, y de ventrales entre 131-134, caracteres que se ajustan a la ssp. *Vl.gaditana* (Saint Girons 1977).

Macrovipera mauritanica (Gray 1849)

Víbora del Magreb, أفعى المغرب Afaet al-magreb

En el Rif se distribuye por la costa Mediterránea, costa Atlántica, y contrafuertes meridionales de la cadena del Rif, por lo que parece ausente del Rif Central y de la depresión árida por donde discurre el Ued Muluya. La localidad más al interior de la cadena montañosa está representada por Ghzalet Ikaouène (Ketama, UD46), donde fue encontrada a 920 msm. La localidad más próxima a los ambientes áridos de la Llanura del Gareb se sitúa en las cercanías de Aknoul (VD14), ya con ombroclima semiárido. Dentro de estos límites geográficos la especie parece bien distribuida, pues aunque se ha encontrado en pocas ocasiones, los lugareños nos han indicado frecuentemente su presencia en diversas localidades (es un ofidio característico que ellos no confunden). Previamente a los actuales estudios sobre el Rif (Fahd, 1993), se conocía su presencia en la región en base a una sola cita, en la región de la Yebala (Dar Chauí; Valverde, 1956). En Bou Hanine (UD69) pudimos observar dos ejemplares en un período de muestreo de 30 minutos, y sin duda, ha de ser más abundante que *Vipera latasti* en el área de estudio. Por su amplia distribución en zonas bajas con fuerte carácter agrícola, y por su tamaño, en el área de estudio se considera el ofidio más peligroso para la población humana, al igual que para el conjunto del Magreb (Bons y Geniez, 1996).

Todas las observaciones han sido en zonas de altitud inferior a los 1200 msm, mostrándose más abundante en el sector altitudinal de 200-600 msm (Fahd, 1993), en ambientes con ombroclima semiárido y subhúmedo, veranos calurosos e inviernos suaves o frescos (Tabla 1). Se ha encontrado en terrenos con bastante pendiente,

principalmente de litología silíceas, con cierta cobertura de matorral o arbolado (Tabla 2), principalmente en el p.b. termomediterráneo.

Las dos especies de víboras presentes en el área aparentemente no se encuentran en simpatría, cumpliendo una norma general entre los ofidios venenosos en cualquier tipo de hábitat (Joger, 1984).

Todos los ejemplares estudiados ($n = 10$), poseen el diseño dorsal típico (manchas más o menos circulares en disposición arrosariada) y 26 ($n = 1$), 27 ($n = 4$), y 28 ($n = 3$) series de escamas dorsales en mitad del cuerpo en número (ver Brodmann, 1987; Nilson y Andrén, 1988; Herrmann *et al.*, 1992).

SOBRE LA BIOGEOGRAFÍA DEL GRUPO

En el área de estudio se encuentran representados cuatro grandes grupos de reptiles: quelonios (3 familias), saurios (5 familias), anfisbenios (2 familias), y ofidios (3 familias). El número de especies de cada grupo y el porcentaje que esta riqueza representa en marcos geográficos de tamaño creciente aparecen en la Tabla 4, la cual es bastante ilustrativa de la diversidad específica en reptiles del área de estudio. En el Rif se encuentra el 100 % de las especies de quelonios terrestres, 66.6 % de anfisbenios, y algo menos de la mitad de las especies de saurios y ofidios presentes en Marruecos. En conjunto, el Rif cubre sólo el 3.9 % de la superficie de Marruecos, mientras que posee el 47.2 % de sus especies de reptiles. Por tanto, la proporción de diversidad específica es algo más de 12 veces mayor que la proporción de área aquí estudiada, siendo esta relación muy superior si se compara con otros ámbitos geográficos mayores (Magreb, Mediterráneo; Tabla 4).

Cuatro factores podrían explicar la alta diversidad específica en el Rif. El primero es su situación geográfica, en el extremo del continente africano más próximo al continente europeo. Las tierras situadas al norte de los ueds Muluya y Ouergha estuvieron parcialmente

unidas a Europa durante el Mioceno (López-Martínez, 1989; Benson *et al.*, 1992), y las situadas al sur de estos ríos a partir de finales del Mioceno (6.0 Ma; Krijgsman *et al.*, 1999), permitiendo la migración de fauna europea hacia el sur, especialmente hacia el norte de Marruecos (*Emys orbicularis*, *Podarcis hispanica*, *Coronella girondica*, *Natrix natrix*, *Vipera latasti*). El número de especies centro-europeas que migraron hacia Marruecos pudo incluso ser superior al que se aprecia entre las formas actuales pues, por ejemplo, es probable que el género *Anguis* estuviera presente en el Plioceno de Marruecos (S. Bailón, com. per.). La crisis del Mesiniense (Hsü, 1983) debió favorecer estos intercambios, más aún cuando el límite biogeográfico entre las regiones Etiópica y Paleártica fluctuó fuertemente a lo largo del Neógeno (Pickford y Morales, 1994; Barbadillo *et al.*, 1997). De todo el Magreb, estos elementos europeos han quedado bien representados tan sólo en los tres macizos montañosos más septentrionales y con mayor precipitación, como son el Atlas Medio, la Kabilia argelina y el Rif, mientras que han desaparecido del resto de las regiones más bajas y áridas (Bons y Geniez, 1996). Algunas de estas especies están restringidas a hábitats que son ecológicamente similares a otros que previamente estaban más ampliamente extendidos (en los periodos glaciales y postglaciares), y actualmente plantean urgentes medidas de conservación.

La paleogeografía de la región también explica el segundo factor que aporta riqueza al área de estudio. Antes de la formación del Estrecho de Gibraltar, el actual macizo rifeño estuvo unido a las Sierras Béticas, desde la primera parte del Cenozoico hasta el Mioceno, y a su vez aislado de Europa y África por las transgresiones marinas norbéticas y surrifeña, respectivamente (López-Martínez, 1989; Benson *et al.*, 1992). Este aislamiento favoreció algunos procesos de especiación, que cuando se formó el Estrecho de Gibraltar (5.3 Ma), dieron lugar a especies vicariantes a ambos la-

dos del Estrecho (Busack, 1986; Mateo *et al.*, 1996). Para el Rif, estas especies fueron *Lacerta tangitana*, *Chalcides colosii*, *Ch. ebneri*, y *Ch. pseudostriatulus*.

El tercero es la existencia del Ued Muluya en el extremo oriental del área de estudio. En su porción media, el valle ligado a este río es muy llano y forma una continuidad geográfica con las llanuras del Tafilalt, siendo colonizado por numerosas especies saharianas. Algunas de ellas han continuado su expansión hacia el norte a través del bajo valle el Ued Muluya, hasta llegar a pocos kilómetros de la costa Mediterránea, enriqueciendo la herpetofauna del área con al menos cinco especies (*Stenodactylus sthenodactylus*, *Uromastyx acanthinura*, *Acanthodactylus boskianus*, *A. maculatus*, *Spalerosophis dolichospilus*; Fahd y Pleguezuelos, 1992; Fahd, 1993). Todo ello se ha visto favorecido por la localización geográfica del Bajo Muluya, situado a la sombra de la cadena montañosa del Rif, donde un marcado efecto Fohen condiciona la existencia de un clima muy árido (Maurer, 1968). La distribución de estas formas saharianas se podría haber beneficiado de la especial sequía a la que ha estado sometida la comarca en los últimos 18 años (Real *et al.*, 1997), y por el sobrepastoreo (Taiqui, 1997; Taiqui y Martín-Cantarino, 1997; Puigdefábregas y Mendizábal, 1998). Aunque también podría ser un proceso más antiguo, pues estudiando una secuencia continúa de polen correspondiente al Holoceno, Cheddadi *et al.* (1998) encuentran que en el periodo comprendido entre los 10.000 y los 6.500 años antes de nuestros días, el clima en Marruecos fué más seco y cálido que durante el periodo transcurrido desde hace 6.500 años hasta ahora. Analizando el polimorfismo en caracteres morfológicos de *Agama bibroni* en Marruecos, Brown y Znari (1998) proponen que el noroeste de Marruecos pudo actuar como refugio de algunas especies de reptiles durante la última glaciación, lo que por último también puede explicar la elevada riqueza específica en la comarca.

El cuarto factor que explica la elevada riqueza de la región es la presencia de la fachada Atlántica, una zona aislada entre los relieves montañosos y el océano, que ha favorecido la diferenciación de especies endémicas. Por ella ascienden hasta el Estrecho de Gibraltar algunos endemismos y especies de distribución occidental en el Magreb (*Psammotromus microdactylus*, *Chalcides mionecton*, *Ch. polylepis*, y *Acanthodactylus lineomaculatus*).

Según la clasificación propuesta por Bons y Geniez (1996), los reptiles del Rif quedarían encuadrados en tres grupos faunísticos: Centroeuropeo (*E. orbicularis*, *N. natrix*), Sahariano (*S. sthenodactylus*, *U. acanthinura*, *A. boskianus*, *S. dolichospilus*), y Mediterráneo (el resto de las 37 especies autóctonas presentes en la región; ver Fahd y Pleguezuelos, 1996 y presente artículo). La forma alargada de oeste a este que muestra el área de estudio, junto con el gradiente climático de aridez creciente que existe desde la costa Atlántica hasta el Ued Muluya, invitan a realizar un análisis longitudinal de la evolución de la riqueza específica y de los grupos faunísticos. El grupo faunístico que comprende las especies centroeuropeas, de lógica presencia occidental en el área, se detiene a la altura de Jem A Allah (Targuist, 4° 24' W). El grupo faunístico de las especies saharianas, de lógica distribución oriental, se detiene a la altura de la localidad de Midar (3° 31' W). Y el grupo faunístico de las especies mediterráneas está muy bien representado en todo el área, pero no se sustrae a la fuerte influencia que ejerce la Depresión del Muluya, disminuyendo su número de especies hacia el este (Fig. 1). Este carácter progresivo en el reemplazamiento de las especies mediterráneas a lo ancho del área de estudio, debe ser el factor que nos impidió localizar la existencia de corotipos bien definidos para los reptiles de la región (Real *et al.*, 1997). Todo ello a su vez fue interpretado por el carácter dinámico de la distribución de los reptiles en el área de estudio (Real *et al.*, 1997), especial-

mente del grupo de especies saharianas o con afinidades saharianas, que muy probablemente esté en progresión permanente hacia el norte a causa de la aridez creciente en el área (Fahd y Pleguezuelos, 1992).

En cualquier caso, estos análisis de diversidad específica son muy útiles para definir las comarcas de máxima diversidad (una al nivel de la Yebala y otra en el borde oriental de la cadena montañosa del Rif; Fig. 1), la endemidad (algunas especies del género *Chalcides*), o el carácter relictivo de algunas poblaciones que precisan acciones urgentes (las correspondientes al grupo faunístico centroeuropeo), realizando la biogeografía una importante contribución a la conservación (Altaba, 1998). En esta línea de la conservación de la riqueza de reptiles en la región del Rif nos proponemos trabajar en el futuro.

Agradecimientos

A A. Badih, A. Al Bakkali, A. Cerro, M. Ferliche, S. Honrubia, D. Pleguezuelos y N. Vichera, por la ayuda en los muestreos de campo. A J.A. Mateo por los datos y sugerencias aportadas en las numerosas conversaciones con él mantenidas sobre esta región. A J. Cabot (EBD), J.E. González (MNCN), I. Ineich (MNHN), C. McCarthy (BMNH), X. Pascual (MZB), M. Poggesi (MZF), y E. Wade (BMNH), por la información y material aportado de las colecciones que dirigen. Al Doyen de la Fac. des Sci. de Tétouan, por las facilidades prestadas para los muestreos en Marruecos. Especialmente a todo el personal del servicio Eaux et Forêts de Marruecos, por la ayuda aportada. Este trabajo ha sido parcialmente financiado por la Dirección General de Universidades e Investigación de la Junta de Andalucía (Grupo de Investigación RNM 254), el Acuerdo Marco de Cooperación entre la CMA (Junta de Andalucía) y el CSIC en el que estuvo incluido uno de los autores (JMP), y por el Plan Propio de la Universidad de Granada.

REFERENCIAS

- AL-JOHANY, A.M. & AL-SADOON, M.K. (1996): Selected body temperature and metabolic rate-temperature curves of three species of desert snakes. *J. Arid Envir.* 34:363-370.
- ALTABA, C.R. (1998): Testing vicariance: Melanopsid snails and Neogene tectonics in the Western Mediterranean. *J. Biogeog.*, 25: 541-551.
- BARBADILLO, L.J., GARCÍA-PARÍS, M. & SANCHÍZ, B. (1997): Orígenes y relaciones evolutivas de la herpetofauna ibérica in: J.M. Pleguezuelos y J.P. Martínez-Rica (eds.), *Distribución y Biogeografía de los anfibios y reptiles de España y Portugal. Monogr. Rev. Esp. Herp.*, 3: 47-100.
- BENSON, R.H., RAKIC-EL BEID, K. & BONADUCE, G. (1992): An important current reversal (influx) in the Rifian Corridor (Morocco) at the Tortonian-Messinian boundary: the end of the Tethys Ocean. *Not. Mem. Serv. Géol. Maroc*, 366: 115-146.
- BOETTGER, O. (1883): Die Reptilien und Amphibien von Marocco. *Abhandl. Senckenb. Naturf. Ges.*, 13:153-199.
- BONNET, X., GUY, N. & SHINE, R. (1999): The Dangers of Leaving Home. Dispersal and mortality in Snakes. *Biol. Conserv.*, 89: 39-50.
- BONS, J. (1962): Notes sur trois Couleuvres africaines: *Coluber algirus*, *Coluber flourentus* et *Coluber hippocropis*. Description de *Coluber algirus villiersi* subsp. nov. *Bull. Soc. Sci. nat. phys. Maroc*, 42(1-2): 61-86
- BONS, J. (1963): Note sur *Blanus cinereus* (Vandelli). Description d'une sous-espèce marocaine: *Blanus cinereus mettetalii* ssp. nov. *Bull. Soc. Sci. nat. phys. Maroc*, 43 (1-2): 95-107.
- BONS, J. (1967): *Recherches sur la biogéographie et la Biologie des amphibiens et des reptiles du Maroc*. Thèse Doct. Sci. Nat., Montpellier, CNRS AO 2345, 321 pp.
- BONS, J. & GENIEZ, PH. (1996): *Amphibiens et Reptiles du Maroc (Sahara Occidental*

- compris*). *Atlas biogéographique*. AHE, Barcelona. 320 pp.
- BONS, J. & SAINT GIRONS, H. (1963): Ecologie et cycle sexuel des Amphisbénien du Maroc. *Bull. Soc. Sci. nat. phys. Maroc*, 43: 117-170.
- BRANDSTÄTTER, F. (1995): Eine Revision der Gattung *Psammophis* mit Berücksichtigung der Schwesterngattungen innerhalb des Tribus Psamophiini (Colubridae: Lycondontidae). Teil I:1-334; Teil II:335-480. Diss. Dokt. Naturw., Univ. d. Saarlandes, Saarbrücken.
- BRODIE, E.D., III (1992): Correlational selection for color pattern and antipredator behavior in the garter snake *Tamnophis ordinoides*. *Evolution*, 46: 1284-1298.
- BRODMANN, P. (1987): *Die Giftschlangen Europas und die Gattung Vipera in Afrika und Asien*. Kümmerly und Frey, Berna. 148 pp.
- BROWN, R.P. & ZNARI, M. (1998): Geographic variation in *Agama impalearis* from Morocco: evidence for historical population vicariance and current climatic effects. *Ecography*, 21: 605-612.
- BUCKLEY, D., ARANO, B., HERRERO, P. & LLORENTE, G. (1996): Population Structure of Moroccan Water Frogs. Genetic Cohesion Despite a Fragmented Distribution. *J. Zool. Syst. Evol. Res.*, 34: 173-179.
- BUSACK, S.D. (1986): Biogeographic analysis of the herpetofauna separated by the formation of the Strait of Gibraltar. *Natl. Geogr. Res.*, 2: 17-36.
- BUSACK, S.D. (1988): Biochemical and morphological differentiation in Spanish and Moroccan populations of *Blanus* and the description of a new species from Northern Morocco (Reptilia, Amphisbaenia, Amphisbaenidae). *Copeia*, 1988: 101-109.
- BUSACK, S.D. & MCCOY, C.J. (1990): Distribution, variation and biology of *Macroprotodon cucullatus* (Reptilia, Colubridae, Boidae). *Ann. Car. Mus.*, 59: 261-286.
- CAPUTO, V. (1993): Taxonomy and evolution of the *Chalcides chalcides* complex (Reptilia, Scincidae) with description of two new species. *Boll. Mus. Reg. Sc. Nat. Torino*, 11(1): 47-120.
- CHEDDADI, R., LAMB, H.F., GUIOT, J. & VANDERKAARS, S. (1998): Holocene climatic change in Morocco. A quantitative reconstruction from pollen data. *Clim. Dyn.*, 14: 883-890.
- CHEYLAN, M. (1992): Biodiversité des Reptiles et des Batraciens en Région Méditerranéenne. *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, 33: 1.
- DE HAAN, C. 1997. *Malpolon monspessulanus* (Hermann, 1804). in (J.P. Gasc, Ed.), *Atlas of Amphibians and Reptiles in Europe*:366-367. SEH. Paris.
- DISI, A.M. (1987): Environmental factors affecting snake distribution in Jordan in: F. Krupp, W. Schneider y R. Kinzelbach (Eds.). *Proc. Symp. Fauna and Zoogeography of the Middle East*. Beihefte zum TAVO Atlas, 28: 296-310.
- DUSEJ, G. (1993): *Coronella girondica* (Daudin, 1803) - Girondische Glatt- oder Schlingnatter in: *Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas*. Band 3/I. *Schlangen (Serpentes) I (Typhlopidae, Boidae, Colubridae 1: Colubrinae)*. Böhme, W. (Ed.). Aula, Wiesbaden: 247-264.
- EMBERGER, L., GAUSSEN, H. & DE PHILIPPIS, A. (1963): Carte bioclimatique de la région méditerranéenne. UNESCO-FAO, Paris.
- FAHD, S. (1993): *Atlas préliminaire des reptiles du Rif*. Thès. trois. c. Univ. Abdelmalek Essaâdi, Tetuan. 190 pp.
- FAHD, S. & PLEGUEZUELOS, J.M. (1992): L'Atlas des reptiles du Rif (Maroc): Résultats préliminaires. *Bull. Soc. Fr. Herpet.*, 63: 15-29.
- FAHD, S. & PLEGUEZUELOS, J.M. (1996). Los reptiles del Rif, I: Quelonios y Saurios. *Rev. Esp. Herpet.*, 10: 55-89.
- FERICHE, M. (1989): *Biometria, foliosis y diseño de Coluber hippocrepis Linnaeus, 1758 y Elaphe scalaris (Schinz, 1822) (Ophidia, Colubridae) en el sureste de la Península Ibérica*. Tes. Lic., Univ. de Granada, Granada. 124 pp.

- GALÁN, F. (1931): Batracios y reptiles del Marruecos Español. *Bol. Soc. Esp. Hist. Nat.*, 31(5): 361-67.
- GARCÍA-PARÍS, M. & JOCKUSH, E.L. (1999): A mitochondrial DNA perspective on the evolution of Iberian *Discoglossus* (Amphibia: Anura). *J. Zool. Lond.* 248: 209-218.
- GENIEZ, PH., GENIEZ M., BOISSINOT S., BEAUBRUN P.C. & BONS, J. (1991): Nouvelles observations sur l'herpétofaune marocaine, 2. *Bull. Soc. Herp. Fr.*, 59: 19-27.
- HERRMANN, H.W., JOGER, U. & NILSON, G. (1992): Phylogeny and systematics of viperine snakes. III. resurrection of the genus *Macrovipera* Reuss, 1927 as suggested by biochemical evidence. *Amph.-Rept.*, 13: 375-392.
- HSÜ, K.J. (1983): *The Mediterranean was a desert*. Princeton Univ. Press. 197 pp.
- JOGER, U. (1984): *The venomous snakes of the Near and Middle East*. Beifefte zum TAVO, 12A. Reichert, Wiesbaden.
- KARK, S., WARBURG, I. & WERNER, Y. (1997): Polymorphism in the snake *Psammophis schokari* on both sides of the desert edge in Israel and Sinai. *J. Ar. Env.*, 37: 513-527.
- KRIJGSMAN, W., LANGEREIS, C.G., ZACHARIASEE, W.J., BOCCALETTI, M., MORATTI, G., IACCARINO, S., PAPANI, G. & VILLA, G. (1999): Late Neogene evolution of the Taza-Guercif Basin (Rifian Corridor, Morocco) and implications for the Messinian salinity Crisis. *Mar. Geol.*, 153: 147-160.
- LAHAV, S. & DMI'EL, R. (1996): Skin resistance to water loss in colubrid snakes: ecological and taxonomical correlations. *Ecoscience*, 3: 135-139.
- LÓPEZ MARTÍNEZ, N. (1989): Tendencias en Paleobiogeografía. El futuro de la biogeografía del pasado. pp: 271-296, en: Aguirre, E. (ed.), *Paleontología, nuevas tendencias*. Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Madrid.
- MALDONADO, A. (1989): Evolución de las cuencas mediterráneas y reconstrucción de-
tallada de la Paleooceanografía Cenozoica. pp. 18-61, in: Margalef, R. (ed.), *El Mediterráneo Occidental*. Omega, Barcelona.
- MALUQUER, J. (1917): Sobre algunos reptiles de los alrededores de Melilla (Marruecos): *Bol. real Soc. Esp. Hist. nat.*, 17: 428-432.
- MARX, H. (1959): Review of the Colubrid Snake Genus *Spalerosophis*. *Field. Zool.* 39: 347-361.
- MATEO, J.A. (1990a): Aspectos biogeográficos de la fauna reptiliana en las islas Españolas. *Rev. Esp. Herp.*, 4: 31-44.
- MATEO, J.A. (1991): Los anfibios y reptiles de Ceuta, Melilla, Chafarinas, Peñón de Vélez de la Gomera, Peñón de Alhucemas e Islotes. *Rev. Esp. Herp.*, 5: 37-41.
- MATEO, J.A., LÓPEZ-JURADO, L.F. & GUILLAUME, C.P. (1996): Variabilité électrophorétique des lézards ocellés (Lacertidae): un complexe d'espèces de part et d'autre du détroit de Gibraltar. *C.R. Acad. Sci. París. Sc. Vie.*, 319: 737-746.
- MAURER, G. (1968): Les montagnes du Rif Central. Etude géomorphologique. *trav. I.S.C. géol. et géogr.* n° 14.
- MELLADO, J. & MATEO, J.A. (1992): New records of Moroccan herpetofauna. *Herpetol. J.*, 2(2): 58-61.
- NAULLEAU, G. & SCHÄTTI, B. 1997. *Natrix maura* (Linnaeus, 1758). in: J.P. Gasc (Ed.), *Atlas of Amphibians and Reptiles in Europe*:368-369. Societas Europaeae Herpetologica, París.
- NILSON, G. & ANDREN, C. (1988): *Vipera lebetina transmediterranea*, a new subspecies of viper from North Africa, with remarks on the taxonomy of *Vipera lebetina* and *Vipera mauritanica* (Reptilia : Viperidae). *Bonn. zool. Beitr.*, 39(4): 371-379
- PASTEUR, G. (1959): La faune reptilienne récente du Maroc. *Bull. Soc. Sci. nat. phys. Maroc*, 39: 129-139.
- PASTEUR, G. (1967): Un Serpent endémique du Maghreb : *Sphalerosophis dolichospilus* (Werner), Colubridés. *Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris*, 39: 44-51.

- PELLEGRÍN, J. (1926): Reptiles, Batraciens et Poissons du Maroc oriental recueillis par M. P. Pallary. *Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris*, 32:159-161.
- PICKFORD, M. & MORALES, J. (1994): Biostatigraphy and palaeobiogeography of East Africa and the Iberian peninsula. *Palaeog., Palaeocl., Palaeoec.*, 112: 297-322.
- PLEGUEZUELOS, J.M. (1997a): *Coluber hippocrepis* (Linnaeus, 1758), in: M.A. Ramos et al. (Eds.), *Fauna Ibérica*, vol. 10. Mus. Nal. Cien. Nat., C.S.I.C., Madrid: 347-358.
- PLEGUEZUELOS, J.M. (1997b): *Malpolon monspessulanus* (Hermann, 1804), in: M.A. Ramos et al. (Eds.), *Fauna Ibérica*, vol. 10. Mus. Nal. Cien. Nat., C.S.I.C., Madrid: 408-427.
- PLEGUEZUELOS, J.M. & SANTOS, X. (1997): La Víbora hocicuda in: J.M. Pleguezuelos (ed.), *Distribución y Biogeografía de los anfibios y reptiles de España y Portugal*. *Monogr. Rev. Esp. Herp.*, 3: 288-290.
- PUIGDEFÁBREGAS, J. & MENDIZÁBAL, T. (1998): Perspectives on desertification: Western Mediterranean. *J. Ar. Env.*, 39: 209-224.
- REAL, R., PLEGUEZUELOS, J.M. & FAHD, S. (1997): Distribution Patterns of Reptiles in the Riff Region (Northern Morocco). *Afr. J. Ecol.*, 35: 312-325.
- SAINT-GIRONS, H. (1980): Biogéographie et évolution des vipères européennes. *Compt. Rend. Soc. Biogéog.*, 496: 146-172.
- SCHÄTTI, B. (1993): *Coluber hippocrepis* (Linnaeus, 1758), Hufeisennattern. in: Böhme, W. (Ed.), *Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas*. Band 3/I. *Schlangen (Serpentes) I (Typhlopidae, Boidae, Colubridae I: Colubrinae)*. Aula, Wiesbaden: 115-130.
- SCHLEICH, H.H. (1996): Beitrag zur Systematik des Formenkreises von *Mauremys leprosa* (Schweigger) in Marokko. Teil I. *Spiixiana*, 22: 29-59.
- SCHLEICH, H.H., KÄSTLE, W. & KABISCH, K. (1996): *Amphibians and Reptiles of North Africa*. Koeltz Scientific Books, Koenigsstein. 630 pp.
- STEMMLER, O. (1972): Bericht über eine zweite herpetologische Sammelreise nach Marokko im Juli und August 1970. *Monit. Zool. Ital.*, 4(6): 123-158
- TAIQUI, L. (1997): La dégradation écologique au Rif marocain: nécessités d'une nouvelle approche. *Mediterranea* (1997): 5-17.
- TAIQUI, L. & MARTÍN-CANTARINO, C. (1997): Eléments historiques d'analyse écologique des paysages montagneux du Rif Occidental (Maroc). *Mediterranea* (1997): 23-35.
- THORPE, R.S. (1979): Multivariate analysis of the population systematics of the ringed snake, *Natrix natrix* (L.). *Proc. R. Soc. Edinb.*, 78B: 1-62.
- TOKAR, A & OBST, F.J. (1993): *Eryx jaculus* (Linnaeus, 1758) - Westliche Sandboa, in: W. Böhme (Ed.), *Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas, Schlangen (Serpentes)*. 3/I: 35-53. Aula, Wiesbaden.
- VALVERDE, J.A. (1956): Aves del Sáhara Español. *Archivo del Instituto de Estudios Africanos*, 36: 67-82.
- WADE, E. (1988): Intraspecific variation in the colubrid snake genus *Macroprotodon*. *Herpetol. J.*, 12: 237-245.
- WELCH, K.R.G. (1982 b): *Herpetology of Africa: a checklist and bibliography of the orders Amphisbaenia, Sauria and Serpentes*. Krieger Pub. Co., Malabar, Florida: 293 pp.
- WOLF, M. & WERNER, Y.L. (1994): The striped colour pattern and striped/non-striped polymorphism in snakes (Reptilia: Ophidia). *Biol. Rev.*, 69: 599-610.

Recibido: 11/11/99

Aceptado: 13/07/00

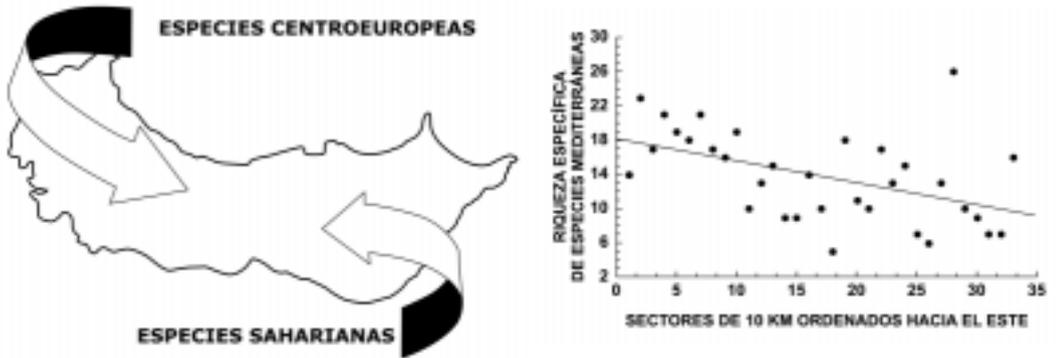
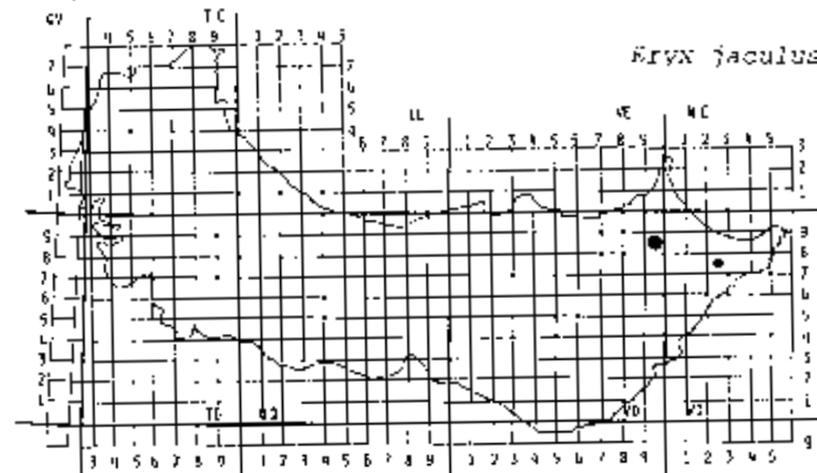
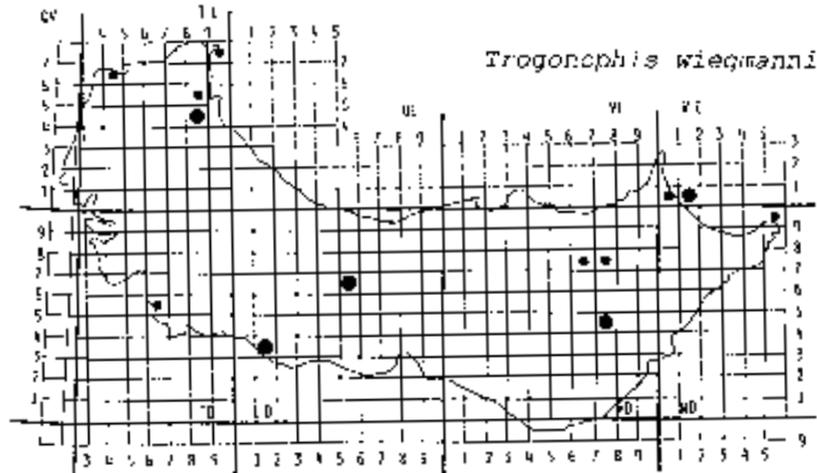
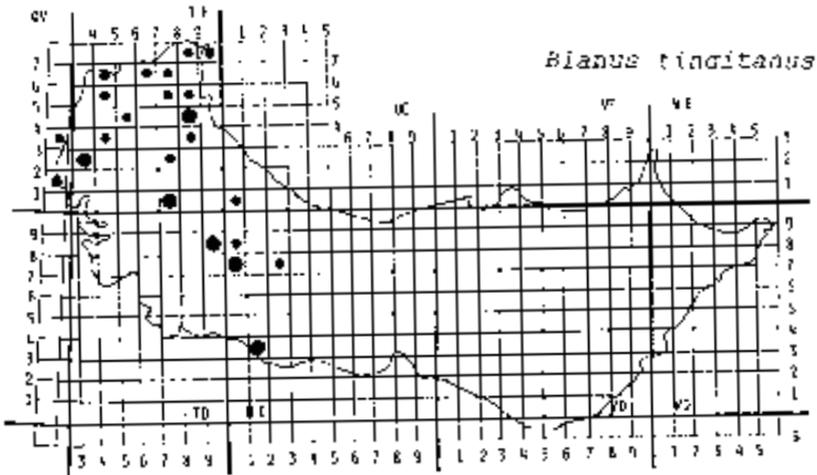


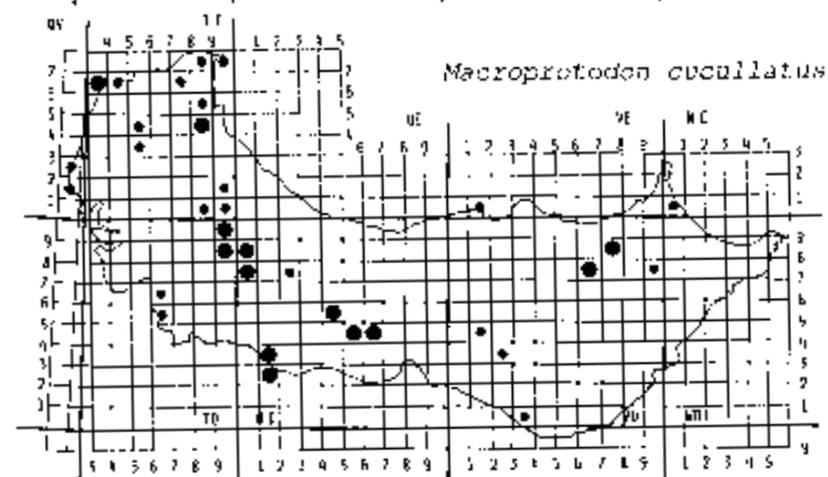
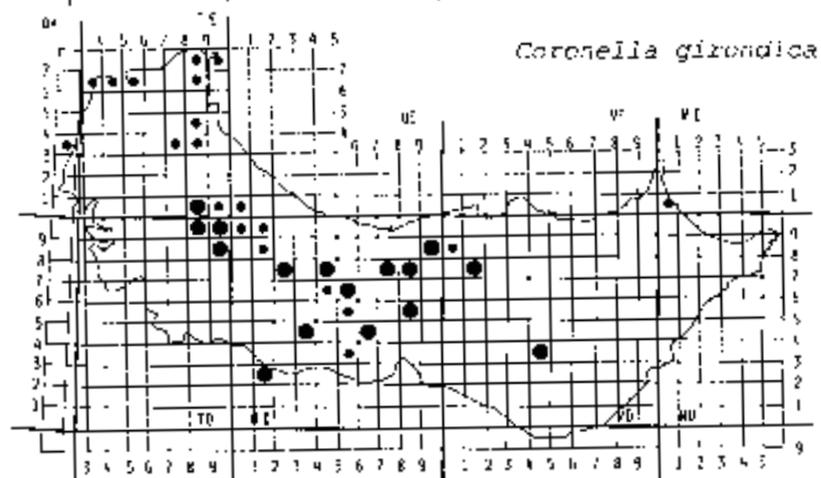
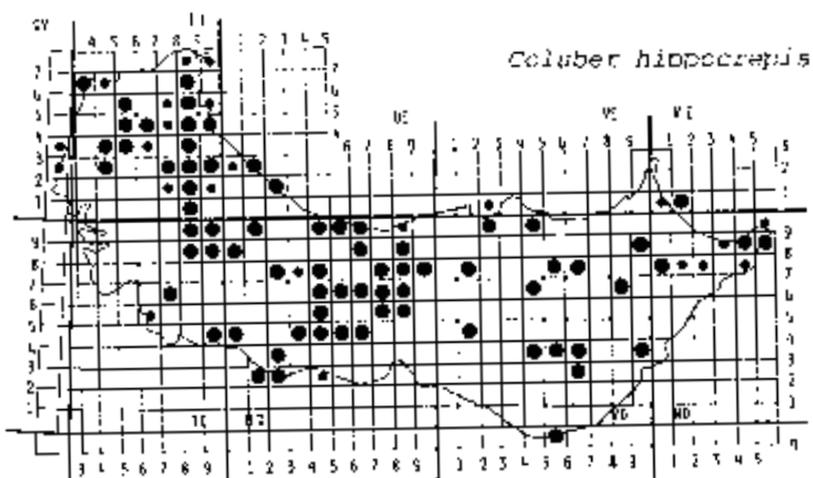
Figura 1.- Vías de penetración de las especies Centroeuropeas y Saharianas de reptiles en el área de estudio, y tendencia de la diversidad específica de las especies Mediterráneas a través del Rif (número de especies = $18.16 - 0.26 * \text{número de orden de cuadrícula}$; $r = -0.474$, $n = 33$, $p < 0.005$). El extremo de las flechas marca los límites (longitud geográfica) que alcanzan los grupos faunísticos en el Rif.

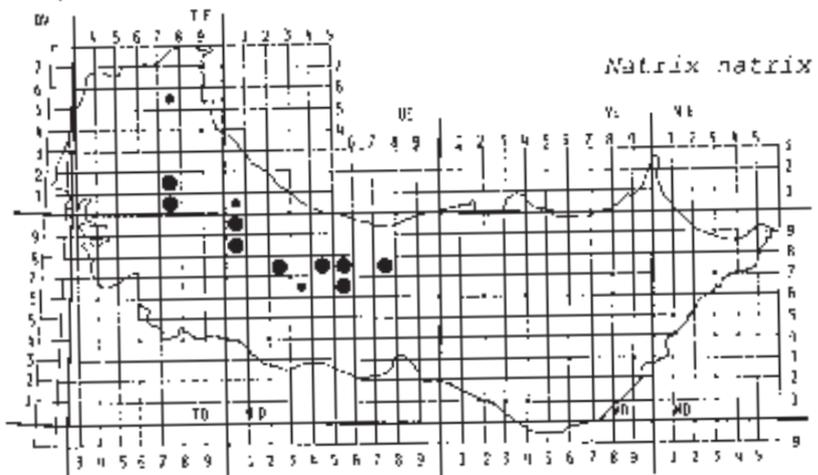
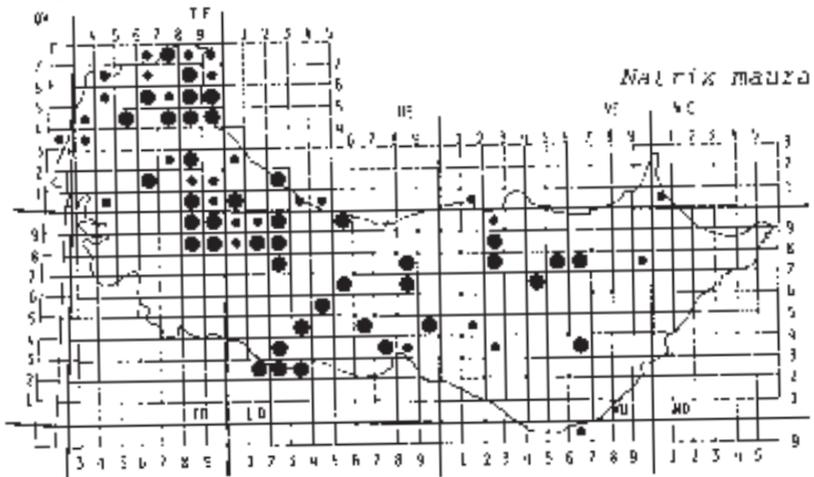
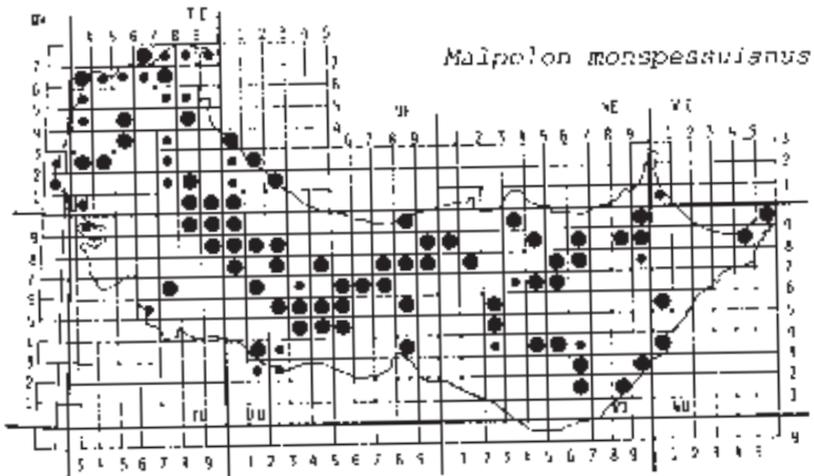
Figure 1.- Penetration routes of the European and Saharan reptile species in the study area, and specific diversity trend of the Mediterranean species through the Rif (species richness = $18.16 - 0.26 * \text{square position number}$; $r = -0.474$, $n = 33$, $p < 0.005$). Arrowheads indicate the limits (geographical longitude) of the two faunistic groups in the Rif.

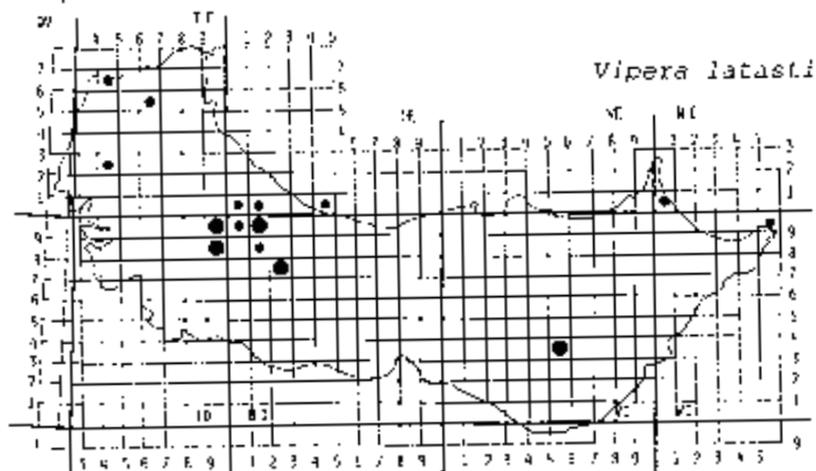
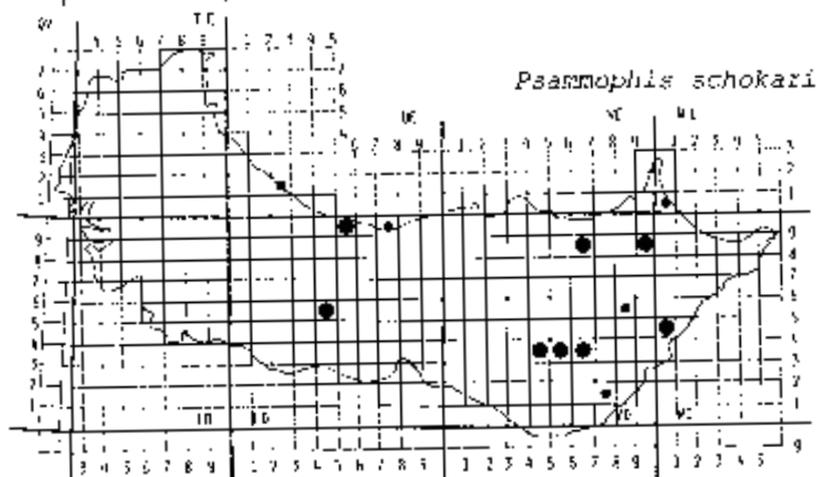
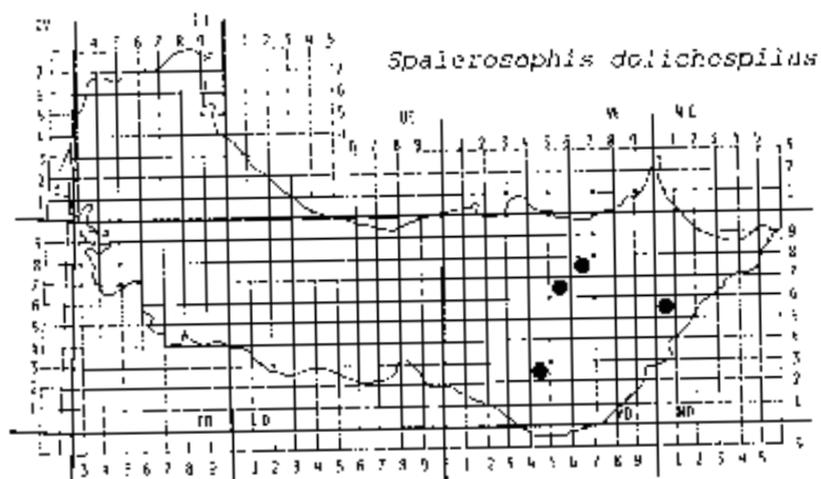
Anexo 1: Mapas de distribución (páginas siguientes) de los reptiles del Rif: anfisbenios y ofidios. Los círculos grandes corresponden a datos obtenidos a partir de los muestreos de campo; los círculos pequeños corresponden a ejemplares de museos, bibliografía, y comunicaciones.

Anexe 1: Distribution maps (following pages) of the Riff reptiles: amphisbaenians and snakes. Big dots corresponding to data from field sampling; small dots to data from museum specimens, bibliography, and personal communications.









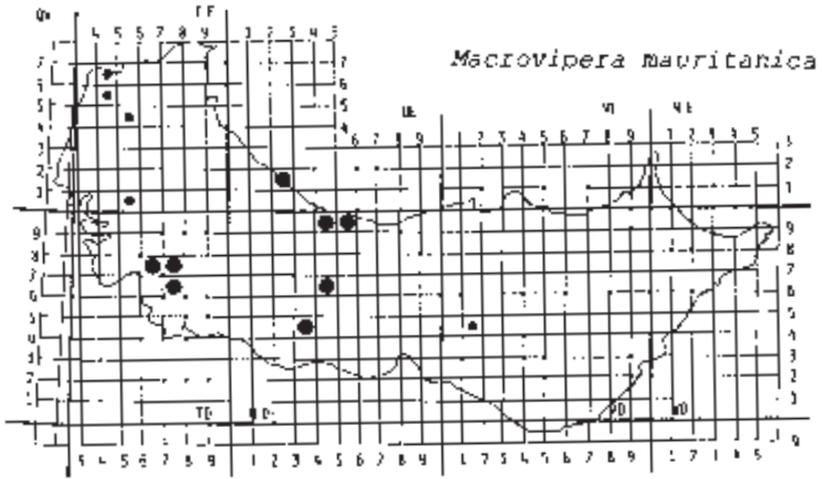


Tabla 1: Variables geográficas y climáticas de las localidades donde habitan los anfisbenios y ofidios del Rif: N, número de localidades consideradas (independientemente del número de individuos aparecidos para cada especie); alt - ALT, altitud mínima y máxima; pre - PRE, precipitación mínima y máxima; minM - maxM, rango de la media de las máximas del mes más cálido; minm - maxm, rango de la media de las mínimas del mes más frío.

Table 1: Geographical and climatic variables for the localities of the rifain amphisbenians and snakes: N, number of localities considered (the number of individuals in each locality not taken into account); alt - ALT, minimum - maximum altitude; pre - PRE, minimum - maximum precipitation; minM - maxM, average maximum temperature range in the hottest month; minm - maxm, average minimum temperature range in the coldest month.

Especie	N	alt	ALT	prec	PREC	minM	maxM	minm	maxm
<i>B. tingi.</i>	11	50	1520	740	1482	30.9	39.0	2.5	7.9
<i>T. wiegm.</i>	5	13	1500	290	1616	27.9	39.0	0.0	3.8
<i>E. jacul.</i>	2	180	200	285	390	30.7		6.2	
<i>C. hippo.</i>	105	1	1780	259	1758	27.2	36.5	0.0	10.3
<i>S. dolic.</i>	4	250	800	281	294	31.6	36.5	1.9	4.6
<i>C. giron</i>	22	50	1785	455	1758	27.9	34.8	0.0	5.5
<i>M. cucul.</i>	23	40	1310	285	1616	27.9	36.5	0.0	9.9
<i>N. maura</i>	44	1	1500	259	1616	27.9	34.5	0.0	10.0
<i>N. natri.</i>	10	350	1785	869	2168	27.9	32.5	2.0	2.5
<i>M. monsp.</i>	68	1	1545	259	1758	27.9	36.5	0.0	10.3
<i>P. schok.</i>	8	199	80	281	1071	28.5	36.5	1.6	10.0
<i>V. latas.</i>	4	90	1700	700	1482	31.1	36.4	1.9	5.9
<i>M. mauri.</i>	10	180	1200	361	1758	27.9	36.4	0.0	10.0

Tabla 2: Variables físicas y de la estructura de la vegetación en las localidades donde habitan los anfisbenios y ofidios del Rif: N, número de localidades consideradas; % pen, pendiente del terreno; Sind, sustrato indeterminado; Arc, arcilloso; Aren, arenoso; Calz, calizo; Silc, silíceo; % pie, porcentaje del suelo cubierto por piedras; ARB - arb, arbolado alto y bajo; MAT - mat, matorral alto y bajo; pas, pastizal; tom, tomillar; % mat - % arb, superficie del terreno cubierta por matorral y por arbolado.

Table 2: Structural variables for the localities of the rifain amphisbaenians and snakes: N, number of localities considered; % pend, slope of the plot; Sind, undetermined soil type; Arc, clayed soil; Aren, sandy soil; Calz, calcareous soil; Silc, siliceous soil; % pied, percentage of the stone cover; ARB-arb, high and low trees, respectively; MAT-mat, high and low shrubs; pas, grassland ground; tom, thyme shrubs; % mat, % arb, canopy cover of the shrubby layer and tree layer, respectively.

Especie	N	sustrato							estructura de la vegetación							
		% pen	Sind	Arc	Aren	Calz	Silc	% pie	ARB	arb	MAT	mat	past	tom	% mat	% arb
<i>B. tingi.</i>	11	0-20	2	2	1	1	5	20-50	4	2	0	0	2	0	30-70	20-40
<i>T. wiegm.</i>	5	0-5	0	3	1	0	1	0-30	1	1	0	2	1	0	10-20	5-40
<i>C. hippo.</i>	104	0-100	9	36	14	11	34	0-60	13	22	11	9	38	0	0-80	0-50
<i>S. dolic.</i>	4	0-0	0	3	1	0	0	5-80	0	0	0	2	1	1	0-20	0-0
<i>C. giron.</i>	22	0-35	3	0	0	10	9	3-55	13	1	2	2	4	0	10-60	10-70
<i>M. cucul.</i>	23	0-45	12	4	0	3	4	0-30	6	4	1	6	2	1	0-30	0-40
<i>N. maura</i>	44	0-50	9	9	10	4	2	10-90	5	8	9	10	9	0	0-70	0-50
<i>N. natrix</i>	10	2-30	0	1	0	1	8	2-30	5	2	0	1	1	0	0-20	0-60
<i>M. monsp.</i>	68	0-70	12	32	8	2	14	0-30	14	9	4	7	31	0	0-70	0-80
<i>P. schok.</i>	7	0-10	2	2	3	0	0	10-40	0	0	2	1	4	0	0-20	0-0
<i>V. latas.</i>	4	5-20	0	0	0	2	2	30-80	2	1	1	0	0	0	30	30-60
<i>M. mauri.</i>	10	10-40	2	3	0	0	5	20-70	2	3	3	2	0	0	5-40	10-40

Tabla 3: Frecuencia de aparición de anfisbenios y ofidios en los biotopos establecidos para el área de estudio. N, número de localidades consideradas; para el resto de las abreviaciones, ver anexo 1 en Fahd y Pleguezuelos (1996).

Table 3: Frequency of amphisbaenians and snakes in the biotops considered for the study area. N, sample size (number of localities); for other abbreviations, see Annexe 1 in Fahd and Pleguezuelos (1996).

Especie	N	tpy	tes	tmz	tmh	tmt	tmc	ten	tal	tue	trp	tcc	tca	tr	tch	mmc	men	mal	mro	mrp
<i>B. tingi.</i>	11	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	3	0	0	1	3	0
<i>T. wiegm.</i>	5	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>C. hippo.</i>	105	1	3	2	2	3	6	1	10	5	7	22	2	5	11	1	2	7	2	3
<i>S. dolic.</i>	4	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	2	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>C. giron.</i>	22	0	0	0	0	0	4	3	0	0	0	0	0	0	0	1	2	1	3	0
<i>M. cucul.</i>	23	0	0	0	0	0	6	2	2	0	1	0	1	1	3	1	3	0	2	0
<i>N. maura</i>	44	0	0	0	0	1	4	5	2	14	1	0	0	7	3	2	0	0	1	3
<i>N. natrix</i>	9	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>M. monsp.</i>	68	0	3	0	4	2	6	6	5	2	3	14	2	4	3	0	0	0	3	3
<i>P. schok.</i>	7	0	0	0	1	2	0	0	0	0	0	2	2	0	0	0	0	0	0	0
<i>V. latas.</i>	4	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>M. mauri.</i>	10	0	0	0	1	0	4	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0

Especie	N	mcc	spa	smc	sen	sro	spi	sce	gmt	gpi	gce	omt
<i>B. tingi.</i>	11	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0
<i>T. wiegm.</i>	5	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>C. hippo.</i>	105	5	0	0	3	0	0	2	0	0	0	0
<i>S. dolic.</i>	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>C. giron.</i>	22	0	1	0	0	1	1	5	0	0	0	0
<i>M. cucul.</i>	23	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>N. maura</i>	44	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>N. natrix</i>	9	1	0	0	1	1	0	2	0	0	1	0
<i>M. monsp.</i>	68	5	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0
<i>P. schok.</i>	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>V. latas.</i>	4	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0
<i>M. Mauri</i>	10	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0

Tabla 4: Riqueza específica de reptiles continentales en el Rif (Norte de Marruecos) y en diferentes marcos geográficos donde se encuentra el área de estudio. Procedencia de los datos: Rif, Fahd y Pleguezuelos (1996), presente estudio; Marruecos, Bons y Geniez (1996); Magreb, Schleich et al. (1996); región Mediterránea en el sentido de Emberger et al. (1963), Cheylan (1992). % representa el porcentaje de especies de cada región que están presentes en el Rif.

Table 4: Specific diversity of continental reptiles in the Riff (Northern Morocco) and in other geographic frameworks in which the Riff is included. Source of data: Riff (Fahd y Pleguezuelos, 1996; this article); Morocco (Bons y Geniez, 1996); Maghreb (Schleich et al., 1996); Mediterranean region, according to Emberger et al. (1963), (Cheylan, 1992). % represent the percentage of species in each region inhabiting in the Riff.

	Rif	Marruecos	Magreb	Región Mediterránea
	n.º sp.	n.º sp. (%)	n.º sp. (%)	n.º sp. (%)
Quelonios	3	3 (100)	3 (100)	8 (37.5)
Saurios	27	63 (42.8)	70 (38.6)	107 (25.2)
Anfisbenios	2	3 (66.6)	3 (66.6)	3 (66.6)
Ofidios	11	24 (45.8)	26 (42.3)	61 (18.0)
Reptiles	43	91 (47.2)	101 (42.6)	179 (24.0)
Superficie (km ²)	27.700	710.850 (3.9)	1.100.000 (2.5)	2.000.000 (1.4)