

MUNIBE (Ciencias Naturales)	38	121-128	SAN SEBASTIAN	1986	ISSN 0027 - 3414
-----------------------------	----	---------	---------------	------	------------------

Recibido: 25 - 6 - 85

# La distribución de los diferentes fenotipos de *Vipera seoanei* Lataste, 1879, en la región de los Picos de Europa (Norte de la Península Ibérica)

H. SAINT GIRONS\*  
A. BEA\*\*  
F. BRAÑA\*\*\*

## RESUME

La répartition des différents phénotypes de *Vipera seoanei* Lataste, 1879, dans la région des Picos de Europa (Nord de la Péninsule Ibérique).

Ce travail précise, dans la région des Picos de Europa (de la côte atlantique au flanc sud de Peña Prieta), la répartition respective de *V. s. cantabrica* et de *V. s. seoanei* et, pour celle-ci, des phénotypes «*bilineata*», «uniforme» et «classique». Le type «*bilineata*» est seul représenté ou largement dominant dans Le Massif de Covadonga et le long de la cote, tandis que le type «uniforme» est particulièrement fréquent dans la contrée de la Liébana. La proportion de ces deux phénotypes diminue rapidement ailleurs, bien qu'ils subsistent encore en très petit nombre dans la majeure partie de l'aire de répartition de l'espece, de la Galicie au Guipúzcoa. L' évolution de ces populations morphologiquement différenciées est discutée.

## RESUMEN

Este trabajo precisa, en la región de los Picos de Europa (desde las costa hasta el flanco sur de Peña Prieta) y otras zonas próximas incluidas en el área delimitada por Oviedo, Santander, Reinosa, Cervera de Pisuerga y La Vecilla, la distribución de *V. s. cantabrica* y *V. s. seoanei* y en el seno de esta última subespecie, la de los fenotipos «*bilineata*», «uniforme» y «clásico». El tipo «*bilineata*» es el único representado o el que predomina ampliamente en el Macizo de Covadonga y en la región costera inmediata (Llanes), mientras el tipo «uniforme» es particularmente frecuente en la comarca de la Liébana. Las proporciones de estos dos fenotipos disminuyen bruscamente fuera de las zonas señaladas, aunque ambos siguen estando presentes en muy pequeño número en la mayor parte del área de distribución de la especie, desde Galicia hasta Guipúzcoa. Se discute la evolución de estas poblaciones morfológicamente diferenciadas.

## LABURPENA

Lan honek, Picos de Europa herrialdean (kostaldetik Peña Prietako hego izuriaraino) eta Oviedo, Santander, Reinosa, Cervera de Pisuerga eta La Vecillaz osatutako arean sarturik dauden inguruko beste aldetan, *V. s. cantabrica* eta *V. s. seoanei* subespezien eta, azken subespezie honen barruan, «*bilineata*», «uniforme» eta «klasiko» fenotipoen banakera zehazten du. «*Bilineata*» tipoa Covadonga mendimultzoan eta aldameneko kostaldeko herrialdean (Llanes) bakarrenetakoa edo nabarmen nagusitzen dena da; «uniforme» tipoa Liebanako eskualdean bereziki ugaria da, ordea. Aipatutako lurraldeetatik kanpo, bi fenotipo hauen proportzioak bat batean jeisten dira, nahiz eta bi tipoak espeziearen banakera-aren, Galiziatik Gipuzkoaraino, kopuru txikietan agertu. Morfologikoki bereizturik dauden populazio hauen eboluzioa eztabaidatzen da.

## INTRODUCCION

La víbora de Seoane es una especie muy polimorfa cuya sistemática plantea numerosos problemas. Se distinguen actualmente dos subespecies,

separadas por una larga zona de intergradación secundaria (BEA et al., 1984): *Vipera seoanei cantabrica* BRAÑA y BAS, 1983, caracterizada por un número elevado de vértebras, placas cefálicas frecuentemente divididas, un patrón característico de las marcas dorsales, una fuerte tendencia al melanismo en las zonas de montaña y un veneno entre dos y tres veces más tóxico que el de la forma nominal, ocupa fundamentalmente la parte interna y continental del arco formado por la Sierra de la Cabrera y la Cordillera Cantábrica, extendiéndose al este hasta Peña Labra. *V. s. seoanei* constituye un

\* Laboratoire d'Evolution des Etres organisés.  
Université Pierre et Marie Curie. Lab n.º 258 du CNRS,  
105 boulevard Raspail, 75006. Paris-Francia.

\*\* Departamento de Vertebrados. Sociedad de Ciencias Aranzadi. Plaza I. Zuloaga (Museo). 20003-San Sebastián.

\*\*\* Departamento de Zoología y Ecología. Facultad de Biología.  
Universidad de Oviedo. Oviedo. España.

conjunto más heterogéneo; si bien todas las poblaciones presentan un número reducido de vértebras precaudales, número que coincide aproximadamente con el de placas ventrales, los ejemplares de Galicia se caracterizan por la tendencia a una mayor fragmentación de las placas cefálicas, aunque en menor grado que *V. s. cantabrica*. En cuanto a coloración y diseño, el modelo que hemos denominado «clásico» (BEA et al., op. cit.) se encuentra ampliamente extendido en toda el área de distribución de *V. s. seoanei*, desde el País Vasco hasta Galicia, pero en la región de los Picos de Europa existen poblaciones en las que los patrones «*bilineata*» y «uniforme» son los únicos representados, decreciendo bruscamente sus proporciones fuera de dicha región.

Dado que la escasez de ejemplares en colección nos había impedido precisar suficientemente las características fenotípicas de las poblaciones de víboras en la zona ahora estudiada, hemos intentado cubrir este hueco realizando una campaña específica de recolección que ha permitido, por otra parte, completar nuestras muestras de veneno.

## MATERIAL Y LOCALIDADES

Este trabajo está basado en el examen de 144 individuos de más de dos años, colectados en el área comprendida entre Oviedo, Santander, Reinosa y la Vecilla (figura 1). Dada la relativa dispersión de las localidades de procedencia de los ejemplares estudiados, éstas se han agrupado en 11 zonas geográficas de acuerdo con su proximidad y la homogeneidad fenotípica de las víboras examinadas. Las zonas delimitadas, enumeradas de oeste a este y de sur a norte, y con la designación que se refleja en las tablas y mapa, son las siguientes: 1— La Vecilla (entre Vegas y La Vecilla); 2— Cervera de Pisuerga (alrededores de esta localidad y Villaverde de la Peña); 3— Campo de Caso (entre esta localidad y el puerto de Tarna); 4— Sajambre (entre Pío y Soto de Sajambre); 5— Liébana (Fuente Dé y tramos comprendidos entre Potes y los puertos de San Glorio y Piedras Luengas); 6— Saja-Reinosa (desde 10Kms. al norte de Reinosa hasta Suano e Izara al oeste y cuenca alta del Río Saja); 7— Villaviciosa (comprende fundamentalmente los alrededores de esta villa, pero también otras localidades entre Villaviciosa y Oviedo); 8— Covadonga (principalmente entre Covadonga y el lago de la Ercina); 9— Llanes (entre Posada y Villadiego); 10— Panes (Cavandi); 11— Santander (zona comprendida fundamentalmente entre esta ciudad y Comillas).

El número de ejemplares examinados de cada uno de estos conjuntos y las proporciones de los tipos básicos de coloración figuran en el tabla 1.

Queremos señalar que, si bien las víboras de Seoane son aún abundantes en muchas zonas de los Picos de Europa, se trata con frecuencia de pequeñas poblaciones localizadas, frágiles por tanto, que sería conveniente proteger, dada la singularidad de los fenotipos peculiares de esta región. Por nuestra parte, debemos hacer constar que, con la excepción de 5 individuos destinados a observaciones en terrario, todos los ejemplares capturados vivos para completar este trabajo han sido liberados en el lugar exacto de su captura.

## RESULTADOS

### Coloración

Existen cuatro tipos básicos y bien diferenciados de coloración en *Vipera seoanei*. Puesto que ya han sido descritos, incluso gráficamente (BRAÑA y BAS, 1983; BILLING, 1983; BEA et al., 1984), nos limitaremos a resumir brevemente sus características esenciales:

El tipo cantabrica se caracteriza por presentar marcas dorsales muy netas que forman, según las manchas paravertebrales alternen o se opongan, un zig-zag fuertemente indentado o barras transversales. Existe una fuerte tendencia al oscurecimiento de la coloración, hasta llegar con frecuencia al melanismo, en las zonas de montaña, mientras que, por el contrario, los ejemplares de la planicie de León presentan a menudo coloraciones particularmente claras.

El tipo clásico se caracteriza por un zig-zag dorsal ancho y continuo, que en ocasiones forma simplemente una banda sinuosa. Existe una línea vertebral más clara y, como en el modelo descrito anteriormente, manchas oscuras en los flancos alternando con los ángulos salientes del zig-zag dorsal.

En el tipo *bilineata* la coloración de fondo es uniformemente parduzca, generalmente con una tonalidad bastante oscura, interrumpida únicamente por dos finas líneas longitudinales muy claras situadas en la unión del dorso y los flancos; estas comienzan detrás de la cabeza y se prolongan hasta la cola, en donde se vuelven más difusas.

En el tipo uniforme, por último, faltan las líneas longitudinales claras y la coloración dorsal de los animales es homogénea, variando desde una tonalidad

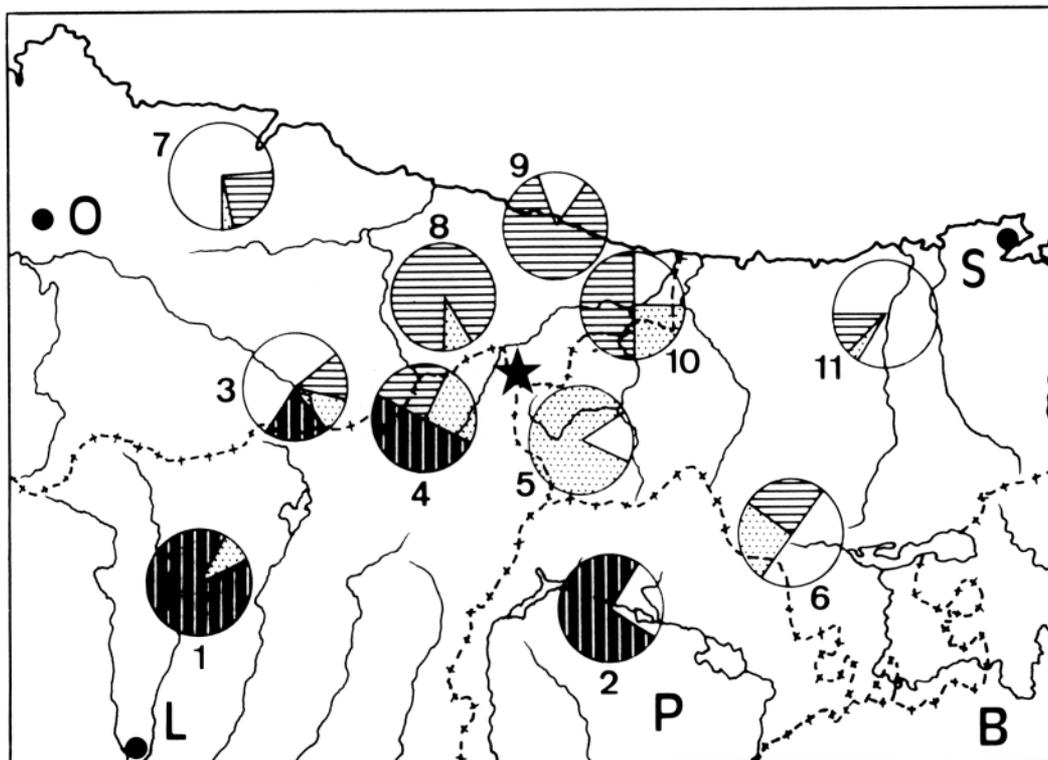


Figura 1. Proporciones de los cuatro tipos fundamentales de coloración de *Vipera seoanei* en los diferentes agrupamientos considerados en la región de los Picos de Europa y su entorno: Rayado vertical: Tipo cantabrica. Rayado horizontal: tipo *bilineata*. Punteado: Tipo uniforme. En Blanco: Tipo clásico. Los números corresponden a las localidades de la tabla 1 y la estrella señala la zona de máxima altitud, en el Macizo Central de los Picos de Europa.

beige oscura a pardo oscura y presentando como máximo una fina línea vertebral negra en la mitad o los dos tercios anteriores del cuerpo. Los ejemplares de la región de los Picos de Europa presentan tonalidades particularmente oscuras y en la población de Fuente Dé parece ser constante la existencia de la línea vertebral antes mencionada (figura 2).

La coloración ventral no difiere sistemáticamente entre los distintos tipos señalados.

Existen evidentemente individuos que presentan modelos de coloración intermedios entre algunos de los descritos. Esta situación es particularmente frecuente en las regiones de Villaviciosa y Santander, en donde un cierto número de ejemplares que hemos asignado al tipo clásico manifiestan un ligera aproximación al tipo *bilineata*, con tendencia al ensanchamiento del zig-zag dorsal y al oscurecimiento de los flancos, llegando a hacerse casi indistinguibles las manchas laterales. De igual modo, en algunos ejemplares casi uniformes de tonalidad clara se puede intuir, aunque difuminado, el patrón clásico. Estos ejemplares intermedios no son, sin embargo, tan numerosos como podría esperarse y son fundamentalmente las proporciones de los modelos básicos las que varían en las diferentes poblaciones.

En el área de distribución de *V. s. seoanei*, excluida la zona de intergradación, el melanismo es excepcional (1.5% de los ejemplares estudiados) y siempre total; no parece tratarse, por tanto, de una tendencia al oscurecimiento, como ocurre en *V. s. cantabrica* en las áreas de montaña, sino de una mutación que afecta indistintamente a individuos de cualquier tipo de coloración.

En la tabla 1 y la figura 1, se muestran las proporciones de estos fenotipos en las zonas previamente delimitadas. Evidentemente, el modelo cantabrica, está vinculado a la distribución geográfica de la subespecie de igual denominación y, en los límites de la región abarcada en este estudio, apenas sobrepasan hacia el norte la línea de crestas de la Cordillera Cantábrica, excepto en la cuenca alta del río Nalón; este modelo de coloración se encuentra también en otras áreas más occidentales de la montaña asturiana e, incluso, en proporciones superiores, como ya hemos señalado en un trabajo anterior (BEA et al., 1985).

El tipo clásico, ampliamente dominante en el País Vasco (91%) y en Galicia (80% se hace progresivamente más escaso en las proximidades del Macizo de los Picos de Europa. El tipo *bilineata* domina en

Localidades	Tipos de coloración				
	Clásica	Bilineata	Uniforme	Cantabrica	N
1.-La Vecilla	0	0	10	90	10
2.- Cervera de Pisuerga	25	0	0	75	8
3.- Caso	55	15	10	20*	20*
4.-Sajambre	0	25	25	50*	8
5.- Liébana	17	0	83	0	6
6.- Saja-Reinosa	50	25	25	0	20
7.-Villaviciosa	71	25	4	0	24
8.-Covadonga	0	90	10	0	10
9.- Llanes	17	83	0	0	6
10.-Panés	25	50	25	0	4
11.-Santander	82	14	4	0	28
País Vasco	91	3	5	1	81
Noroeste de Asturias y Galicia	80	17	0	3	36
<u>Vipera seoanei cantabrica</u>	9	0	2	89*	44

Tabla I. Porcentajes de los cuatro tipos básicos de coloración en las diferentes zonas geográficas, cuyos límites se señalan en el texto.

\* Incluidos los individuos con tendencia al melanismo, cuya proporción alcanza el 10% en Caso, el 12.5% en Sajambre y el 27% en el área de *V. s. cantabrica*, en donde este carácter se da únicamente en montaña. Por el contrario, no hemos considerado en esta tabla 5 individuos totalmente melánicos de Villaviciosa, Llanes, Santander, Covadonga y el País Vasco, por las razones que se exponen en el texto.

el flanco norte del Macizo de Covadonga (90%) y a lo largo de la costa inmediata hasta el curso inferior del río Deva (83% en Llanes y 50% en Panes), pero es ya más raro en otras áreas próximas (25% en Sajambre, Saja-Reinosa y Villaviciosa) y no aparece representado entre los ejemplares colectados en la Liébana. El tipo uniforme, por el contrario, es el único que hemos detectado en Fuente Dé, aunque solamente se han capturado tres individuos en esta localidad, y aparece como modelo dominante en el conjunto de localidades prospectadas de la Liébana (83%), estando aún bien representado en Sajambre, Saja-Reinosa y Panes (25% en todos los casos).

Como es lógico, dado el reducido número de ejemplares de que disponemos en algunas de las zonas estudiadas, los porcentajes de los diferentes tipos de coloración no aportan sino una idea aproximada de sus proporciones reales en las distintas poblaciones. Es evidente, sin embargo, la tendencia general a una rápida rarefacción de los tipos *bilineata* y uniforme a partir de sus áreas de mayor predominio, situadas respectivamente en los flancos noroeste y sudeste de los Picos de Europa. A este respecto, un test de correlación de rangos de Spearman demuestra la existencia de una reducción significativa de las proporciones de los citados tipos de coloración en función de la distancia a las zonas en que se encuentran en proporciones más elevadas:

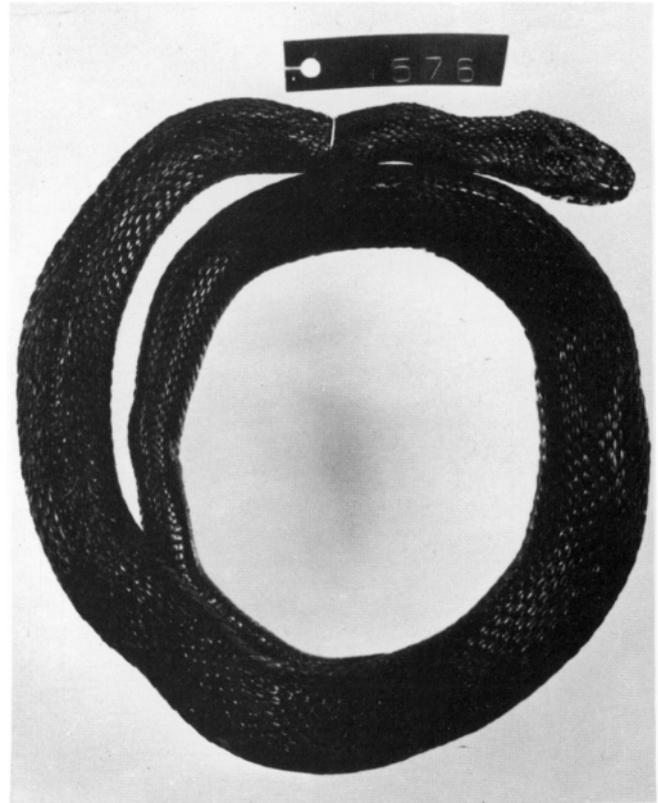


Figura 2. Ejemplar de *V. s. seoanei* del tipo uniforme procedente de Fuente Dé. Su peculiar diseño no había sido señalado hasta la fecha para la especie.

$r_1=0.685$  ( $p < 0.05$ ) para *bilineata* y  $r_2=0.625$  ( $p < 0.05$ ) para uniforme.

Por lo que respecta al modo de transmisión de estos caracteres de coloración, podemos describir únicamente la descendencia de una hembra uniforme de Covadonga (teniendo, por tanto, casi con seguridad algunos caracteres ancestros *bilineata*) fecundada por un macho de tipo clásico de Guipúzcoa; la camada constaba de 8 viboreznos de apariencia y vigor normales y cuyo patrón de coloración se aproxima al del padre, aunque presentaban un zigzag dorsal algo más ancho y una tendencia más o menos acentuada al oscurecimiento de los flancos entre las marcas laterales. Este diseño coincide de forma precisa con el que presentan los ejemplares intermedios de Santander y Villaviciosa a los que hemos aludido anteriormente.

### Lepidosis

En términos generales, en Asturias y León, las poblaciones que presentan el modelo de lepidosis de *V. s. seoanei*, es decir, un número reducido de placas ventrales y de escamas cefálicas, ocupan una

franja más o menos amplia a lo largo de la costa y los valles medios asturianos, mientras que las poblaciones con lepidosis del tipo *V. s. cantabrica* se extienden fundamentalmente al sur de la línea de crestas de la Cordillera Cantábrica. Entre ambos tipos, sobre la vertiente norte de la Cordillera y hasta Reinosa, en la zona de intergradación secundaria, se encuentran poblaciones de víboras muy polimorfas que pasan progresivamente de un tipo a otro (BEA et al., 1985).

Los nuevos datos aportados en este trabajo muestran que el esquema esbozado sigue siendo válido para la región de los Picos de Europa, aunque admite algunas precisiones y matizaciones (ver tabla II). En efecto, a nivel de este macizo alcanzan la costa poblaciones muy próximas al tipo *V. s. seoanei*, pero aún intermedias. Por otra parte, en Palencia, límite oriental del área de distribución de *V. s. cantabrica*, la zona de intergradación comienza muy al sur de la línea de cumbres y ya desde Cervera del Pisuerga se encuentran caracteres del tipo *V. s. seoanei*, procedentes probablemente del este y no del norte.

A efectos del análisis estadístico de la variabilidad de caracteres de lepidosis, hemos reagrupado nuestras muestras, individualmente demasiado reducidas, en grandes áreas geográficas, tal como se muestra en la tabla II. Los agrupamientos vecinos que resultan de esta nueva ordenación no difieren significativamente entre sí o se diferencian, como máximo, en un sólo carácter. A lo largo de la costa, las poblaciones de Villaviciosa y Santander son prácticamente idénticas entre sí y tampoco difieren de la muestra del País Vasco. Las víboras del conjunto

Covadonga-Llanes-Panes no presentan diferencias estadísticamente significativas con respecto a los agrupamientos anteriores, pero manifiestan ya una evidente proximidad al grupo meridional inmediato, del que tampoco difieren significativamente en los caracteres de lepidosis considerados. Este último conjunto (Caso-Sajambre-Liébana-Reinosa-Cervera) presenta una fuerte semejanza con *V. s. cantabrica*, diferenciándose únicamente en el número de placas ventrales de las hembras (test t,  $p < 0.01$ ), mientras que difiere significativamente de las poblaciones de Villaviciosa, Santander y País Vasco en todos los caracteres ( $p < 0.5$  a  $0.001$ ).

### Relaciones entre lepidosis y coloración

Habíamos señalado en un trabajo anterior (BEA et al., 1985) que en la zona de intergradación secundaria los ejemplares estudiados presentan con frecuencia caracteres disjuntos, sin que existan correlaciones consistentes entre el tipo de coloración, el número de placas ventrales y el de escamas cefálicas. El análisis del nuevo material confirma estas conclusiones, particularmente en lo que respecta a los tipos *bilineata* y uniforme.

Tanto el conjunto de ejemplares procedentes de las áreas de mayor predominio de los tipos uniforme y *bilineata*, como los animales con estos modelos de coloración capturados en toda la zona incluida en este trabajo, presentan valores intermedios en los caracteres de lepidosis considerados, con coeficientes de variación algo más elevados globalmente que los correspondientes a otros conjuntos, lo que

Áreas geográficas	Ventrales			Cefálicas				
	♂			♀				
	$\bar{x}$	$\sigma$	N	$\bar{x}$	$\sigma$	N		
<i>Vipera seoanei</i> cantabrica, incluyendo La Vecilla (1)	141.7±2.92		20	144.0±3.38		21	24.50±6.65	52
Caso, Sajambre, Liébana, Reinosa y Cervera de Pisuerga (2 a 6)	140.0±4.29		11	140.5±2.94		18	21.82±6.73	28
Covadonga, Llanes y Panes (8 a 10)	135.8±4.35		4	139.7±2.55		9	18.45±4.34	11
Villaviciosa (7)	135.8±3.49		10	137.6±3.83		11	15.86±3.48	21
Santander (11)	133.8±2.80		10	137.0±1.58		5	16.71±2.58	15
País Vasco	134.6±2.64		37	137.4±3.43		43	16.75±4.35	71

Tabla II. Número de placas ventrales y de escamas cefálicas (intercantaes + intersupraoculares) en las diferentes zonas señaladas.

sugiere que estos tipos de coloración consituyen grupos heterogéneos en lo que respecta a la lepidosis. Esta hipótesis está de acuerdo con lo que cabe esperar de la distribución geográfica de ambos tipos de coloración, que incluye básicamente la zona de intergradación de las dos subespecies: Algo más próxima a la costa, en conjunto, el tipo *bilineata* cuyo patrón de lepidosis concuerda con el característico de *V. s. seoanei*, que el tipo uniforme, que es realmente intermedio.

Conviene señalar, finalmente, que los caracteres de lepidosis del tipo *V. s. cantabrica*, se extienden en la zona de intergradación algo más que el modelo de coloración correspondiente. Este hecho se manifiesta con especial claridad en los ejemplares de Saja-Reinosa, con caracteres de folidosis intermedios e, incluso, algo más próximos al tipo *V. s. cantabrica*, pero que no presentan en ningún caso el patrón de coloración correspondiente a esta subespecie.

## DISCUSION

Es evidente que los tipos de coloración *bilineata* y uniforme no están estrictamente vinculados a ningún carácter de lepidosis, como tampoco lo están, en la medida de nuestros conocimientos actuales, a otros caracteres morfológicos o eco-etológicos. En lo que respecta a los venenos (DETRAIT et al., 1982 y en preparación) la dosis letal al 50% en ratones de 20 gramos de las víboras de Covadonga, Panes y la Liébana (13 a 16  $\mu$ g.), es intermedia entre las que presentan las poblaciones de Santandery el País Vasco (23 a 24  $\mu$ g) y *V. s. cantabrica* (7 a 8  $\mu$ g).

Hacia el sur del área de estudio, los modelos uniforme y bilineata vuelven a encontrarse en la zona de intergradación secundaria con *V. s. cantabrica* mientras que, hacia el este y el oeste, sus proporciones disminuyen rápidamente en favor del tipo clásico. Existen, como ya hemos señalado, formas intermedias, pero las proporciones de los tipos de diseño básicos varían sensiblemente en las distintas zonas del área estudiada, independientemente de que existan en muchas de ellas uno o más modelos comunes.

Buena parte de estas constataciones habían sido ya avanzadas anteriormente (BEA et al., 1985), pero en la suposición de que los tipos *bilineata* y uniforme tenían la misma distribución geográfica y estaban, en consecuencia, relacionados. Sin embargo, como acabamos de ver, esto no es exacto, puesto que el primero de los modelos citados se encuentra principalmente en la zona noroeste y norte de los Picos de Europa (Macizo de Covadonga y costa de

Llanes), mientras que el segundo se localiza preferentemente en su extremo oriental (Liébana). La hipótesis más verosímil para explicar esta distribución consiste en admitir que ambos modelos se hayan diferenciado durante un período de alopatria. Como ha ocurrido en muchas otras especies, las poblaciones de *Vipera seoanei*, más o menos panmícticas en la actualidad, han estado fragmentadas en pequeños núcleos aislados durante las fases frías del Pleistoceno (DUGUY et al., 1979). No es improbable, por tanto, que algunas de tales poblaciones hayan experimentado una deriva genética incidente sobre caracteres menores, es decir, sobre caracteres que no sufren una presión de selección directa y no implican modificación sustancial de un genotipo equilibrado. Aparentemente, según nuestra amplia experiencia en la observación y captura de víboras, los tipos de coloración *bilineata* y uniforme no son más fácilmente detectables en la naturaleza que el diseño clásico, y tampoco lo son probablemente para las aves de presa diurnas, cazadores visuales que son, junto con el hombre, los principales enemigos de las víboras.

Durante las fases álgidas de la glaciación Würm, el Macizo de los Picos de Europa presentaba condiciones climáticas incompatibles con la supervivencia de los Reptiles (ver NUSSBAUM y CIGAX, 1953; CLARK, 1981), pero existían en la región costera actual y en las amplias zonas emergidas como consecuencia del descenso en unos 120 metros del nivel del mar (LEGIGAN, 1979) enclaves de clima más moderado, que permitieron la persistencia de víboras y otros Reptiles en litoral y valles bajos de las regiones próximas a los Picos de Europa; STRAUS et al., (1983) señalan expresamente la existencia de tales refugios en la comarca de Llanes. En el período postglaciar, las poblaciones de tipo *bilineata* habrían colonizado progresivamente, sin competencia, el Macizo de Covadonga, en tanto que a lo largo de la costa habrán entrado en contacto, hacia el oeste y hacia el este, con las víboras del tipo clásico, igualmente en expansión.

El caso de las poblaciones de tipo uniforme presenta mayores dificultades de interpretación, puesto que las áreas en que actualmente predominan resultaban inhabitables por las víboras hace solamente 10.000 a 12.000 años. Podemos suponer que la zona de refugio en que se han diferenciado ha sido contaminada posteriormente por otros fenotipos, los cuales no han alcanzado aún las zonas altas de la Liébana en donde predomina actualmente el tipo uniforme, que habría colonizado dichas áreas desde el inicio del Holoceno. La ubicación de dicha zona de refugio podría corresponder a las tierras bajas y

orientadas al sur de la propia comarca de la Liébana, enclave xerotérmico que cuenta con una flora (ESCRIBANO et al., 1978; RIVAS MARTINEZ et al., 1984) y una fauna de clara tendencia mediterránea (entre los Reptiles, podemos citar la presencia en esta región de *Lacerta lepida*, *Podarcis hispanica* y *Psammodromus algirus*; MEIJIDE, 1973 y observaciones propias).

Tanto hacia el este como hacia el oeste de los Picos de Europa, la Cordillera Cantábrica disminuye en altitud y se aleja de la costa. En consecuencia, las poblaciones orientales y occidentales de víboras, menos fragmentadas y con períodos de aislamiento más breves, han permanecido más o menos panmícticas, de tal modo que no han experimentado diferenciaciones importantes y únicamente existe una ligera tendencia a una mayor fragmentación de las placas cefálicas en las víboras de Galicia.

Con los datos actualmente disponibles, no hay lugar para suponer que exista ningún obstáculo a un flujo de genes entre los diferentes fenotipos de *V. s. seoanei*. La proporción de los tipos *bilineata* y uniforme disminuye regularmente a partir de las reducidas zonas en que éstos son los únicos fenotipos representados, pero el área ocupada por poblaciones mixtas es, proporcionalmente, muy amplia. A juzgar por la única camada híbrida que hemos obtenido, el carácter uniforme y, probablemente también, el *bilineata*, parece ser globalmente recesivo, estando sin embargo modulada por genes modificadores la dominancia del tipo clásico. Se trata de una situación que ha sido ya descrita en otros ofidios (ZWEIFEL, 1981; BETCHEL Y WHITECAR, 1983), siendo, por el contrario, dominante la fase más rara en los dos casos estudiados por estos autores.

La situación de *V. s. cantabrica* es totalmente diferente: Las poblaciones originarias han permanecido totalmente aisladas, en el interior del arco de la Cordillera Cantábrica, durante períodos mucho más prolongados y en unas condiciones de clima conti-

ental muy distintas a las que experimentaron las poblaciones de *V. s. seoanei*, produciéndose por ello una diferenciación mucho más acusada. El contacto entre ambas subespecies se ha restablecido sobre la línea de cumbres tardíamente, dando lugar a una zona de intergradación secundaria muy extensa, pero relativamente estrecha, en la cual los híbridos podrían estar ligeramente contraseleccionados, a juzgar por el conjunto de datos morfológicos de que disponemos (BEA et al., 1985).

El hecho de que en *V. s. seoanei* en la región de los Picos de Europa los caracteres de lepidosis propios de *V. s. cantabrica* tiendan a extenderse más que el tipo de coloración correspondiente (marcas dorsales transversales y tendencia al melanismo en montaña, fundamentalmente) no tiene una explicación sencilla. Podría aducirse la posibilidad de que este modelo de coloración fuera contraseleccionado en dicha región, pero no existen pruebas concretas en este sentido. Una hipótesis más verosímil consistiría en admitir que las poblaciones *bilineata* y uniforme, en especial estas últimas, hayan adquirido o conservado, al tiempo que su patrón de coloración característico, un número de vértebras y escamas cefálicas más elevado que el de las poblaciones de *V. s. seoanei* del tipo clásico. Existe, por fin, la posibilidad de que la situación actual derive simplemente de un contacto anterior con *V. s. cantabrica*. Es necesario recordar, a este respecto, que el estado actual es el resultado de una sucesión de expansiones y regresiones, repetidas en diversas oportunidades a lo largo de todo el Cuaternario e, incluso, en el transcurso de cada episodio glacial importante.

## AGRADECIMIENTOS

Queremos expresar nuestro agradecimiento al Sr. I. Mendiola por la revisión crítica del manuscrito y la traducción al euskera del resumen.

## BIBLIOGRAFIA

- BEA, A., BAS, S., BRAÑA, F. y SAINT GIRONS, H.  
1985. Morphologie comparée et répartition de *Vipera seoanei* Lataste, 1879, en Espagne. *Amphibia-Reptilia*, 5 (en prensa).
- BETCHEL, E.R. y WHITECAR, T.  
1983. Genetics of striping in the gopher snake, *Pituophis melanoleucus*. *J. Herpetol.*, 17: 362-370
- BILLING, H.  
1983. Polymorphismus bei *Vipera berus seoanei*. *Herpetofauna*, 1983: 31-33
- BRAÑA, F. y BAS, S.  
1983. *Vipera seoanei cantabrica* ssp. n. *Munibe*, 35: 87-88.
- CLARK, R.  
1981. Cold climate features of the Cordillera Cantábrica, northern Spain. *Biuletyn Peryglacjalny*, 28: 5-13

DETRAIT, J., BEA, A. y SAINT GIRONS, H.

1982. Etude du venim de *Vipera seoanei* Lataste, 1879 (Reptiha, Viperidae). *C. R. Acad. Sc. Paris*, 295: 113-116.

DUGUY, R., MARTINEZ RICA, J.P. y SAINT GIRONS, H.

1979. La répartition des Vipères dans les Pyrénées et les régions voisines du nord de l'Espagne. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, 115: 358-377.

ESCRIBANO, R., MANTILLA, P. y SAIZ de OMEÑACA, G.

1978. Estudios de planificación física. El valle de Liébana. *Publ. E. T. S. I. M., Madrid*, vol. I. 417 pp.

LEGIGAN, Ph.

1979. L'élaboration de la formation du sable des Landes. Dépôt résiduel de l'environnement Pliocène-Pleistocene centre aquitain. *Mem. Inst. Geol. Bassin d'Aquitaine*, n.º 9. 429 pp.

MEIJIDE, M.

1973. Nuevas citas herpetológicas de la provincia de Santander. *Bol. R. Soc. Española. Hist. Nat. (Biol.)*, 71: 271-275.

NUSSBAUM, F. y GIGAX, F.

1953. La glaciación cuaternaria en la Cordillera Cantábrica. *Est. Geogr.*, 51: 261-270.

RIVAS MARTINEZ, S., DIAZ, T.E., PRIETO, J.A.F., LOIDI, J y PENAS, A.

1984. La vegetación de la alta montaña cantábrica. Las Picos de Europa. Ed. Leonesas. León. 295 pp.

STRAUS, L.G., CLARK, G.A., ALTUNA, J., GONZALEZ MORALES, M., LAVILLE, H., LEROI-GOURHAN, A., MENENDEZ de LA HOZ, M y ORTEA, J.

1983. Excavaciones en la cueva de La Riera (1976-1979): Un estudio inicial. *Trabajos de Prehistoria*, 40: 9-58.

ZWEIFEL, R.G.

1981. Genetics of color patterns polymorphism in the California Kingsnake. *J. Hered.* 72: 238-244.