

CONTRIBUCIÓN A LA SISTEMÁTICA DE VIPERA SEOANEI LATASTE, 1879 (REPTILIA, VIPERIDAE) I. ULTRAESTRUCTURA DE LA CUTÍCULA DE LAS ESCAMAS

Antonio Bea *

Rebut: agost 1978
Acceptat: octubre 1978

SUMMARY

Contribution to the systematics of *Vipera seoanei* Lataste, 1879 (Reptilia, Viperidae). I. Ultrastructure of the scales' cuticle

In this paper the results of a research work on the ultrastructural morphology of the scales' cuticle of four species of European Viperidae (*Vipera b. berus*, *V. seoanei*, *V. aspis* and *V. latastei*) are presented. The motivation of the study has been the enquiry about the transformation of the subspecies *V. berus seoanei* in to the species *V. Seoanei* (LATASTE, 1879).

Scanning microscopical techniques have been used (see HEYWOOD, 1971; COLE & VAN DEVENDER, 1976; GANS & BAIC, 1977). For each species, facial, labial, ventral and dorsal scales from several specimens, caught in different localities, have been studied.

From the different observations, it has been possible to define the kind of cuticle growth, mainly the dorsal one. The cuticle base (which is the imbrication zone between two scales) presents several dented strias, more or less parallel. A differential process takes place, and dented series with anterior sharp points are originated. These points are driven in to the base of the anterior ones that originate long cords. Between each two points some other fibres are born which, on its turn, form nets or arcs. For each one of the four studied species the growth results are different.

V. b. berus presents a uniform structure, formed by parallel fibres. In *V. seoanei*, the fibres form transversal arcs in a regular way. In *V. aspis*, fibres form thick fascicles, with transversal arcs between them. In *V. latastei*, the structure is more complex than that of *V. aspis* because there are several arcs between the fibrilar cords. All these structures are specific and there are not variations among the different studied populations of each species.

For each species the cuticular ultrastructure at the end of the growth period is the same for all the scales. The only exception are the ventral scales, that are very similar in all the species: It seems that they are stopped in a intermediate growth phase.

As one can see, the cuticle ultrastructure of *V. seoanei* is intermediate between these of *V. b. berus* and *V. aspis*. It is possible to think that *V. seoanei* was originated by a hybrid of *V. b. berus* and *V. aspis* when the interspecific crossing was still possible. Anyway, the results agree with the conclusions of SAINT GIRONS & DUGUY (1976).

The structure sequence would be: *Vipera b. berus*, *V. seoanei*, *V. aspis* and *V. latastei*. From *V. b. berus* to *V. latastei* the cuticle increases in thickness. The more meridional the species distribution, the thicker is the cuticle, and also more complex. I think

* Departament de Zoologia (Vertebrats). Facultat de Biologia. Universitat de Barcelona. Gran Vía, 585. Barcelona-7.

this would be an adaptation to the evaporation. Although **V. aspis** can be found at the same latitude as **V. seoanei**, the former lives in higher places than the latter and its termopreferendum is lower.

RESUM

Contribució a la sistemàtica de *Vipera seoanei* Lataste, 1879 (Reptilia, Viperidae). I. Ultraestructura de la cutícula de les escates

L'objectiu del present treball és aportar noves dades sobre el coneixement de la morfologia ultraestructural de la cutícula de les escates de quatre vipèrids europeus, i contribuir a aclarir l'estat sistemàtic de *Vipera seoanei*. Recentment, la fins ara subespècie **V. b. berus** ha estat elevada a la categoria d'espècie després dels estudis realitzats per SAINT GIRONS & DUGUY (1976).

Aquest primer estudi és basat en la descripció de la ultraestructura de la cutícula de **V. b. berus**, **V. seoanei**, **V. aspis** i **V. latastei**.

La metodologia de treball s'ha basat en la utilització d'un microscopi d'escombratge, tècnica no utilitzada fins fa poc temps en l'estudi dels rèptils (HEYWOOD, 1971) i encara subutilitzada en aquest camp atesa la seva aparició recent com a mitjà per a establir el valor sistemàtic de determinades estructures (COLE & VAN DEVENDER, 1976; GANS & BAIC, 1977).

S'han estudiat diversos exemplars de cada espècie, de diferents localitats, i ha estat presa la cutícula de les escates rostral, labials, dorsals i ventrals. Gràcies a les successives observacions realitzades, hom arriba a determinar el tipus de creixement de la cutícula, sobretot de la cutícula de les dorsals.

La base de la cutícula, zona d'imbricació de dues escates, mostra unes estriacions dentades més o menys paral·leles. Aquestes estriacions es diferencien i donen lloc a unes sèries dentades molt pronunciades amb uns pics d'avenç que tendeixen a introduir-se a la base dels pics de la sèrie anterior. D'aquesta forma s'originen llargs cordons. Dels arcs situats enmig de dos pics sorgeixen altres fibres que, segons les espècies, s'agrupen en arcs o bé es continuen tot formant una xarxa uniforme. El resultat final del creixement té valor específic dins de les quatre espècies estudiades.

V. b. berus mostra una estructura uniforme de fibres paral·leles. **V. seoanei** mostra les fibres agrupades en arcs transversals, disposats regularment. **V. aspis** mostra les fibres agrupades en feixos gruixuts, amb arcs transversals disposats enmig d'elles. **V. latastei** presenta un grau de complexitat més gran al trobat en **V. aspis**, en mostrar diversos arcs enmig dels cordons fibril·lars. Aquest tipus d'estructura té un caràcter específic i no varia en les diferents poblacions de cada espècie.

Totes les escates del cos, excepte les ventrals, l'estructura de les quals correspon a una fase inicial del creixement i que s'assembla en totes les espècies, mostren el mateix tipus d'ultraestructura cuticular.

L'examen de la ultraestructura de la cutícula de les escates de **V. seoanei** confirma les conclusions de SAINT GIRONS & DUGUY (1976) sobre la categoria específica d'aquesta forma. Dita ultraestructura mostra un caràcter intermedi entre **V. b. berus** i **V. aspis**. Cal pensar en el possible origen de **V. seoanei** a partir de formes híbrides de **V. b. berus** i **V. aspis**, quan les dues espècies encara no eren gaire diferenciades i el seu encreuament era viable.

Es posa de manifest el gradient de la ultraestructura de la cutícula de les escates, amb casos extrems de complexitat en **V. b. berus** i **V. latastei**, i formes intermèdies en **V. seoanei** i **V. aspis**. La cutícula es va fent cada vegada més gruixuda. Aquest fet pot ésser explicat com una adaptació, no a la temperatura, sinó a l'evaporació. Com més meridional és l'espècie, més gruixuda és la seva cutícula i, per tant, més complexa.

Cal dir que, si bé **V. seoanei** i **V. aspis** poden conviure dins una mateixa latitud, la complexitat trobada en **V. aspis** pot ésser explicada tenint en compte els requeriments altimontans i de termopreferèndum baix d'aquesta espècie (SAINT GIRONS, 1975).

INTRODUCCIÓN

El motivo del presente trabajo es aportar nuevos datos al conocimiento de la morfología ultraestructural de la cutícula de las escamas de cuatro vipéridos europeos, y contribuir a esclarecer el *status* sistemático de *Vipera seoanei* en la península Ibérica.

El estudio ha sido realizado con la ayuda de un microscopio electrónico de barrido y se ha trabajado con las cutículas de numerosas escamas de cada uno de los ejemplares analizados, tomando individuos de diferentes localidades para cada especie.

Dentro de la fauna ibérica, la subespecie *Vipera berus seoanei* ha sido elevada recientemente a la categoría de especie, bajo la denominación de *Vipera seoanei* LATASTE, 1879, a raíz de las conclusiones obtenidas tras un estudio descriptivo de su morfología, etología y del análisis de su cariotipo (SAINT GIRONS & DUGUY, 1976).

Hasta hace muy poco tiempo la microscopía de barrido no se había aplicado al estudio de la estructura cuticular de los reptiles (HEYWOOD, 1971), por lo que la bibliografía referente a esta nueva etapa de estudio de los ejemplares es reciente (COLE & VAN DEVENDER, 1976; GANS & BAIC, 1977), no habiendo uniformidad de criterio respecto a la utilidad e interpretación de los resultados obtenidos (BURSTEIN, LARSEN & SMITH, 1974, citado por COLE & VAN DEVENDER, 1976: 510).

El presente estudio se basa en la descripción de la cutícula de las escamas, fundamentalmente de las dorsales, y en la comparación de sus diferentes tipos de estructura en las especies estudiadas.

MATERIAL

Se ha trabajado con material procedente de las colecciones del Departamento de Zoología (Vertebrados) de Barcelona, del Centro Pirenaico de Biología Experimental (C.P.B.E.) de Jaca (Huesca), del Museo de Zoología, sección de Herpetología, de Barcelona, de la Sociedad de Ciencias Naturales Aranzadi, de San Sebastián, y con material propio.

Los ejemplares pertenecen a cuatro especies: *Vipera berus berus* L. 1758, *Vipera*

seoanei LATASTE 1879, *Vipera aspis* L. 1758, y *Vipera latastei* BOSCA 1878.

De cada uno de ellos se han estudiado cuatro tipos de escamas: rostrales, labiales, ventrales y dorsales. Como norma se han estudiado las tablas 4.^a y 5.^a superior, las dorsales del centro del cuerpo del animal y de las partes superior y lateral del dorso, y las ventrales de la zona media. De estas últimas sólo se ha tomado una parte de la cutícula de la escama, debido a que su considerable tamaño impide la colocación de una de ellas completa en el portaobjetos especial (Stub) utilizado en el tipo de microscopio empleado.

RELACIÓN DE MATERIAL

Vipera berus berus: n.º 2860-E, ♂, Suiza: rostral, labial y dorsales. N.º 3875-E, ♂, Suiza: rostral, labial, ventrales y dorsales. Depositados en la colección del C.P.B.E.

Vipera seoanei: n.º B-1, ♀, Zaldivia (Guipúzcoa): rostral, labial y dorsales. N.ºs B-11 y B-8, ♂♂, Zaldivia: dorsales. Pertenecientes a la colección del autor. Número 77090401, ♀, San Sebastián: rostral, labial, ventrales y dorsales. Depositado en la colección de Aranzadi. N.º R-2, ♂, La Maragatería (León): rostral, labial, ventrales y dorsales. N.º B-4, joven, San Sebastián (Guipúzcoa): dorsales. Depositados en la colección del Departamento de Zoología (Vertebrados) de Barcelona.

Vipera aspis: N.º 449-VA 760800142, Baraguas (Huesca): rostral, labial y dorsales. Depositado en la colección del Museo de Zoología de Barcelona. N.º R-3, Sant Segimon (Barcelona): rostral, labial, ventrales y dorsales. Depositado en la colección del Departamento de Zoología (Vertebrados) de Barcelona. N.º 77040701, Salinas de Oro (Navarra): rostral, labial, ventrales y dorsales. Depositado en la colección de Aranzadi. N.º 77051501, joven, Vidrà (Girona): dorsales. Perteneciente a la colección del autor.

Vipera latastei: N.º 1616, Puértolas (Huesca): rostral, labial y dorsales. Depositado en la colección del C.P.B.E. N.º R-8, Candelario (Salamanca): dorsales. Depositado en la colección del Departamento de Zoología (Vertebrados) de Barcelona. Número 235-45. Huesca: rostral, labial, ventrales y dorsales. Perteneciente a la colección del Museo de Zoología de Barcelona.

METODOLOGÍA

Para realizar el presente estudio se ha extraído la cutícula superficial que recubre las escamas epidérmicas (la extracción de las cutículas no presenta problemas, pues, debido al tiempo que llevan en el líquido conservante, se desprenden con suma facilidad). Las cutículas se guardan sumergidas en líquido fijador, debidamente orientadas y aisladas, en tubos numerados.

La preparación de las cutículas se ha realizado mediante dos métodos diferentes. Unas han sido preparadas por el proceso de desecación simple al aire, y otras por deshidratación mediante una serie alcohólica convencional y secadas por el método de punto crítico (Critical Point Drying Apparatus, Polaron E-3000), utilizando acetato de amilo como líquido intermedio y CO₂ como fluido de transición (COHEN, 1974.)

En algunos casos las cutículas de las escamas han sido limpiadas mediante ultrasonidos para eliminar las partículas que dificultan la visión de su ultraestructura.

La cutícula de las escamas ha sido colocada, en cada caso, sobre discos de cobre de 11 mm de diámetro y 0,2 mm de espesor, debidamente numerados y orientados. Las cutículas de las escamas dorsales y ventrales han sido adheridas a los discos mediante una fina capa de pegamento especial (cinta adhesiva disuelta en éter) y las cutículas de las labiales y rostral mediante un pegamento a base de plata coloidal.

Los discos con las muestras van colocados sobre los stubs numerados, pegados con plata coloidal. En cada caso las muestras fueron recubiertas con una capa de carbón de unos 50 Å, y posteriormente con otra de oro de 200 Å de espesor, utilizando un evaporador Edwards 12 EG.

Las muestras se conservan al vacío hasta el momento de la observación. Las observaciones se han llevado a cabo con un microscopio de Scanning Stereoscan S-4 (Cambridge Scientific Instruments Ltd.), trabajando a tensiones de aceleración entre 10 y 20 Kv, dependiendo del aumento requerido en cada momento.¹

1. Este estudio ha sido realizado en el Departamento de Microscopía de la Facultad de Biología de la Universidad de Barcelona, con la ayuda especial del Dr. R. Fontarnau.

Las muestras estudiadas pertenecen a la colección del autor.

RESULTADOS REFERENTES AL CRECIMIENTO DE LA ESCAMA

Estructura general de las escamas dorsales

La cutícula de la escama presenta una morfología especial, ya que una parte de ella, la basal, se halla recubierta por el extremo posterior de la escama anterior. Toda ella se halla recorrida en su zona media por una quilla de unas 40 micras de altura. La cutícula se halla surcada por unas fibras que van en haces más o menos compactos con puentes que los conectan, a lo largo de toda la superficie de la cutícula. Dependiendo de la zona estudiada en cada momento hay variaciones en la morfología de las fibras y los haces, como se verá seguidamente. Este modelo general de las cutículas se repite en las cuatro especies estudiadas (fig. 1).

Tipo de crecimiento

La formación de la cutícula de la escama presenta un patrón de crecimiento que se repite en todas las escamas del cuerpo. Este tipo de crecimiento es el mismo para todas las especies, si bien la diferenciación final de la estructura es específica.

Para dar una idea de la diferenciación que sigue la cutícula en su crecimiento se da a continuación la descripción de las fases que se pueden encontrar, las cuales se pueden denominar fases de crecimiento.

Según el grado de complejidad de la estructura final se encuentra que hay fases que no se forman. En primer lugar se va a describir el modelo más general de estructura complicada que corresponde a las especies *V. aspis* y *V. latastei*. Posteriormente se señalarán las fases que no se presentan en las otras dos especies, *V. b. berus* y *V. seoanei*.

La base de la cutícula presenta una serie de estrías dispuestas en haces más o menos paralelos con los bordes anteriores dentados. Asimismo, se observa en toda la región una fina trama reticular, formada por unos hoyos o poros de disposición irregular (fig. 2). Posteriormente se comprobará que dichos poros correspon-

den al espacio interfibrilar de fases de crecimiento superiores.

A medida que se prospera en el desarrollo de la cutícula, los dientes se alargan formando unos picos de avance. A la vez, los valles situados entre dos picos se hacen más profundos. Toda la región está perforada por pequeños poros bien visibles.

En la siguiente fase de crecimiento se observa que los picos de avance crecen y se introducen ligeramente en la base de los picos de la banda siguiente.

A continuación se ve que el contacto entre los picos de avance de las bandas de crecimiento ya se ha realizado. Así-

mismo, queda patente que los poros iniciales corresponden al espacio interfibrilar. También se insinúa lo que será la estructura definitiva de la cutícula, al observar las fibras o filamentos y las uniones o puentes establecidos entre ellos (fig. 3).

Una fase más avanzada muestra la tendencia a la desaparición de las bandas, patentizándose una estructura continuada. Por último se alcanza la fase final del crecimiento, en la que se observa cómo los picos de avance, al ir soldándose gradualmente, originan largos cordones fibrilares, y que de los valles surgen las fibras que, o bien se continúan unas con otras, o bien

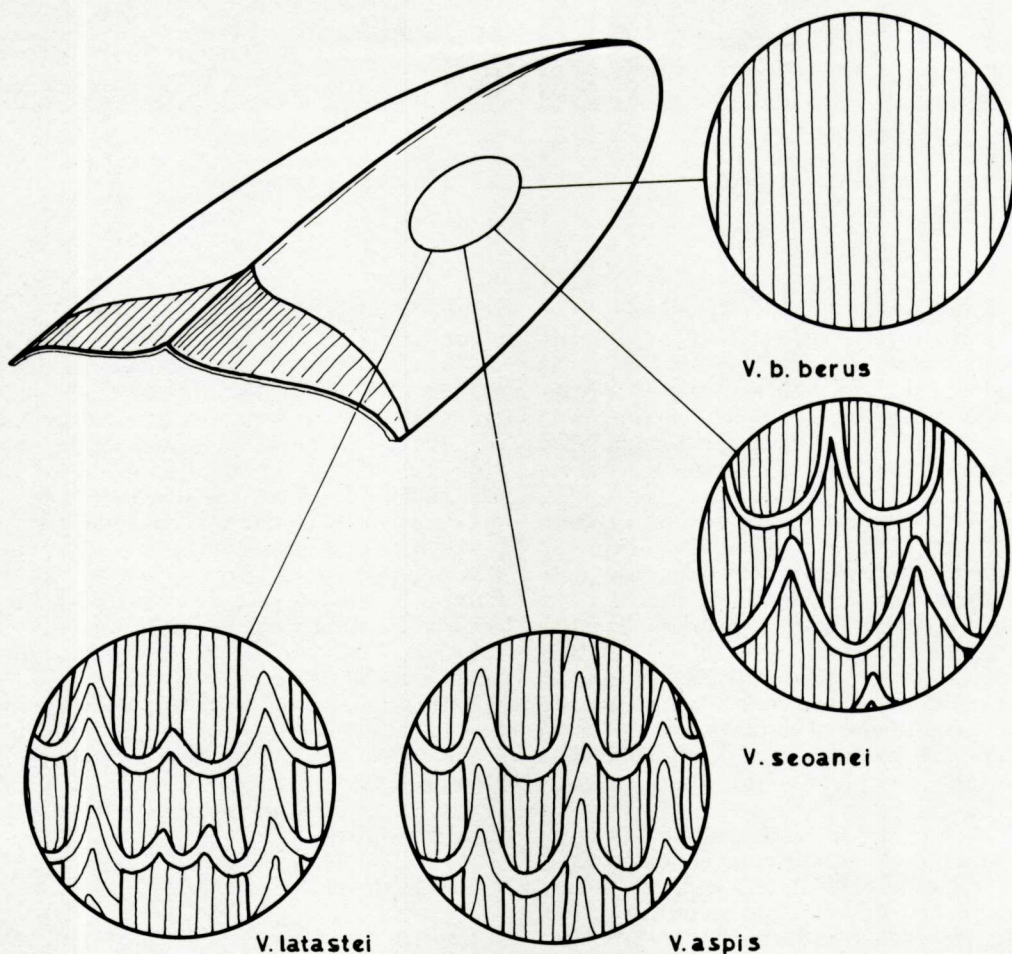


FIG. 1. Diferentes modelos ultraestructurales de la cutícula de las escamas dorsales en las cuatro especies de vipéridos estudiadas. La zona rayada es la de imbricación con la escama anterior. (Dibujo de Miguel Alonso.)

Different ultrastructural patterns of the cuticle of dorsal scales in the four species studied. The hatched area means the zone of overlapping with the anterior scale. (Drawing by Miguel Alonso.)

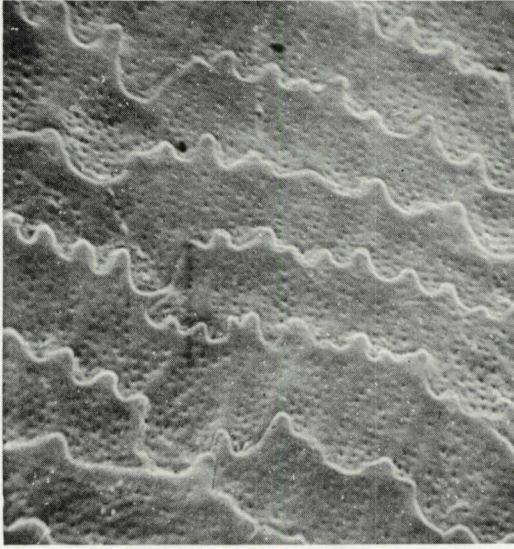


FIG. 2. Detalle de la cutícula de una escama dorsal de *Vipera seoanei* (B-1), que muestra las bandas de crecimiento. x 5.400.
Dented grooves of cuticle growth in the facial scale of *Vipera seoanei* (B-1). x 5.400.

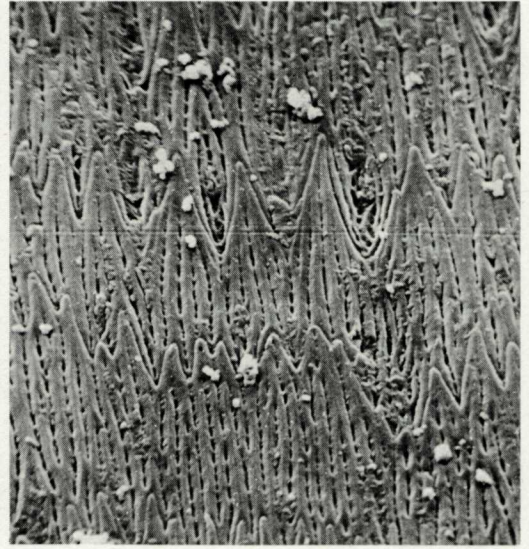


FIG. 3. Detalle de la cutícula de una escama dorsal de *Vipera b. berus* (3875-E), que muestra una fase avanzada de su crecimiento. x 5.700.
Another phase in the cuticle growth: dorsal scale of *Vipera b. berus* (3875-E). x 5.700.

se diferencian en arcos transversales, configurando diferentes estructuras definitivas según las especies (fig. 4). Aunque la transición de una fase a otra no es brusca sino paulatina, se puede encontrar la escama muy avanzada en su formación y únicamente con una transición brusca entre ambas.

En *V. b. berus* se pasa de una primera fase a una segunda muy avanzada que ya se puede interpretar como la fase definitiva o el primer estadio de ésta.

En *V. seoanei* de la primera fase se pasa a una segunda que es ya prácticamente la estructura definitiva (fig. 6).

Se pueden encontrar, en las cuatro especies estudiadas, células situadas en la base de la escama y entre dos de ellas, que no están completamente queratinizadas (fig. 5).

La diferencia de fases encontrada en el crecimiento de la cutícula en estas especies se puede explicar al observar la fase final de la formación de la cutícula. Así, se ve que son necesarias todas las fases en *V. aspis* y *V. latastei*, pero que no lo son en *V. b. berus* y *V. seoanei*, al carecer estas dos últimas de cordones de fibras, gruesos y longitudinales.

Al observar la estructura de la cutícula

se puede apreciar que, en algún caso, ésta es uniforme en toda su superficie, pero en otros se presentan en la misma cutícula los estadios de las distintas fases de desarrollo antes mencionados. Esto último se observa en la parte proximal de la cutícula. En el caso de la cutícula de las escamas dorsales la estructura definitiva es prácticamente constante en toda su superficie, si bien hay que hacer constar que no todas las cutículas presentan, en el tiempo, la misma fase de desarrollo. Este tema será objeto de un posterior estudio sobre la variación de la estructura cuticular a lo largo de un ciclo de muda.

Esto implica que para una correcta interpretación de los resultados se ha de tener en cuenta la fase de crecimiento. A efectos de comparación sólo pueden utilizarse cutículas que presenten la estructura definitiva.

Características del crecimiento

La estructura general de la cutícula sufre modificaciones morfológicas en las zonas que corresponden a la quilla y a los bordes de aquélla. La quilla se forma por agrupación progresiva de las fibras de la zona media, llegando a constituir una

estructura uniforme y compacta en la que se pierde la configuración típica de la cutícula.

En los bordes, la trama fibrilar sufre un proceso parecido, lo que da como resultado un límite de la cutícula compacto y liso. En general, se observa un crecimiento direccional de la cutícula que es-

quemáticamente queda representado en la figura 7.

Otro proceso que se deriva de este tipo de crecimiento es la paulatina transformación de los poros en espacios interfibrilares, como ya se ha descrito anteriormente.

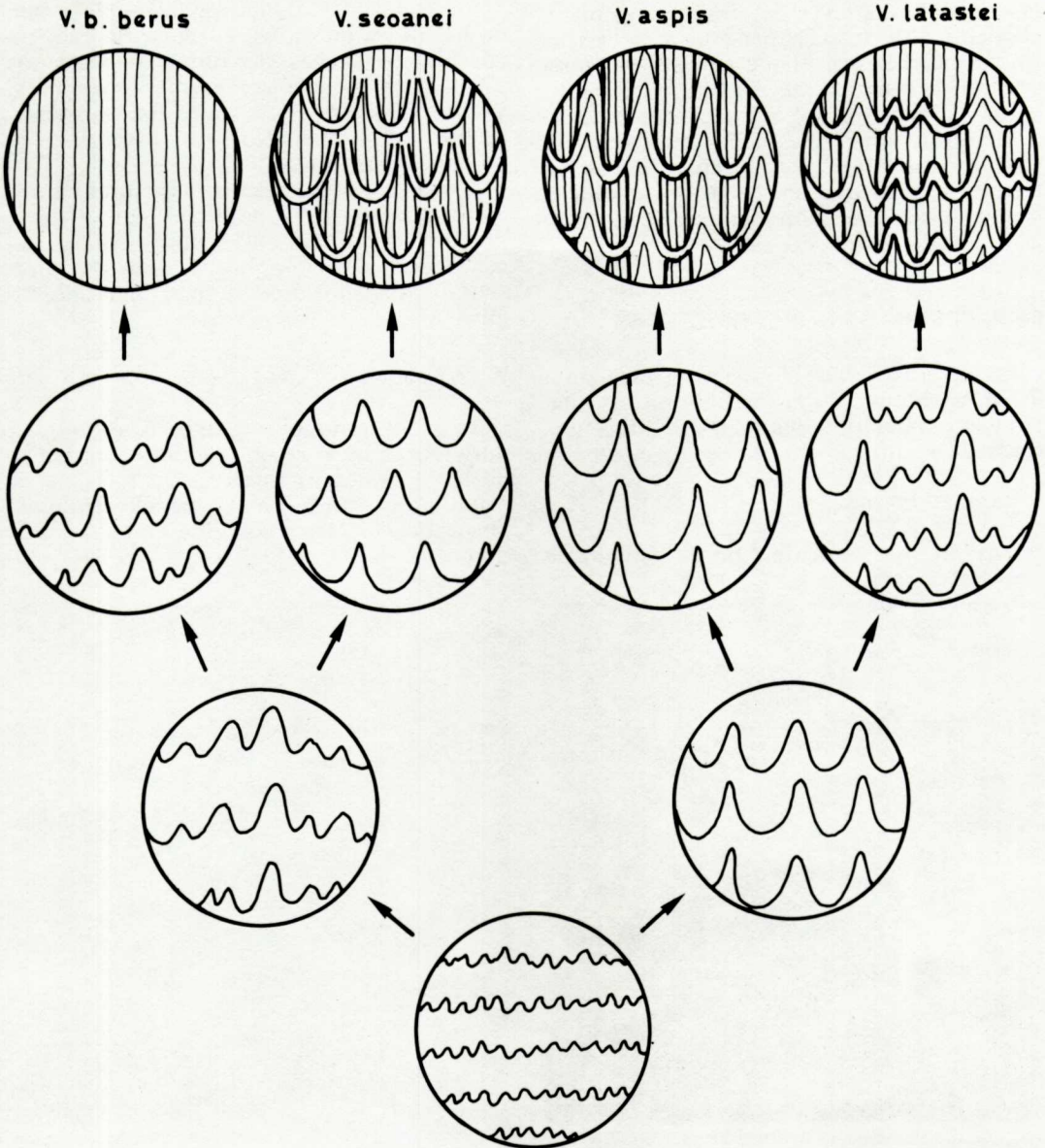


FIG. 4. Esquema del crecimiento de la cutícula en las cuatro especies estudiadas. (Dibujo de Miguel Alonso.)

Scheme of the pattern of cuticle growth in the four species studied. (Drawing by Miguel Alonso.)

VARIABILIDAD DE LA CUTÍCULA DENTRO DE UN MISMO EJEMPLAR

En las diferentes escamas estudiadas se observa lo siguiente con respecto a la variabilidad dentro de un mismo individuo:

Labiales y ventrales: no hay diferencias entre las cutículas en un mismo ejemplar.

Dorsales: aunque se encuentran cutículas en distintas fases de crecimiento no se observan diferencias respecto a la estructura final. Esto se puede comprobar comparando cutículas de escamas alejadas, como pueden ser las del centro del dorso y las que contactan con las ventrales. No obstante, se observa que, cuanto más laterales son las escamas, más se atenúa la quilla, hasta llegar a ser prácticamente inexistente.

DESCRIPCIÓN DE LAS ESTRUCTURAS

A continuación se describe la fase final de la estructura de la cutícula en las cuatro especies estudiadas y en los diferentes tipos de escamas.

Vipera b. berus

Rostral: presenta un fino reticulado de



FIG. 5. Celulas no queratinizadas, situadas en la base y entre dos escamas dorsales, del ejemplar 449-VA770800142 de *Vipera aspis*. x 2.100.
Unkeratinized cells at the base and between two dorsal scales in the specimen 449-VA770800142 of *Vipera aspis*. x 2.100.

pequeños hoyos, pero no se ha podido observar la fase definitiva de formación de la cutícula.

Labiales: la estructura se asemeja a la de las dorsales, observándose que está formada por haces paralelos de fibras. Las zonas en contacto con otras escamas responden al modelo de la primera fase de formación.

Ventrales: la estructura responde a una de las primeras fases. La cutícula está recorrida por haces de fibras y pequeños picos y valles que son paralelos entre sí y que van en el sentido del desplazamiento del animal. No se ha observado la presencia de hoyos.

Dorsales: su estructura responde a un conjunto de fibras paralelas con escasos puentes de unión entre ellas. No se observa que vayan en haces, sino que presentan una continuidad muy marcada (figura 8).

Viperi seoanei

Rostral: aunque la estructura no está muy marcada se ve que la similitud con la de las dorsales es total.

Labiales: están más o menos gastadas, pero su estructura coincide con la de las dorsales.

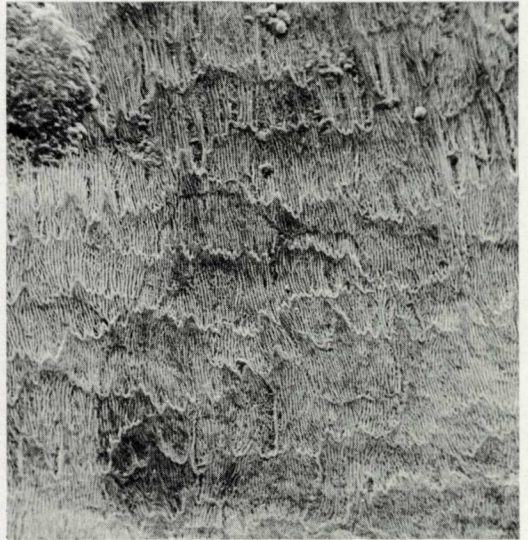


FIG. 6. Detalle de una fase del crecimiento de la escama dorsal, próxima a la definitiva, de *Vipera seoanei* (B-11). x 1.000.
Another phase in the cuticle growth: dorsal cuticle scale of *Vipera seoanei* (B-11). x 1.000.

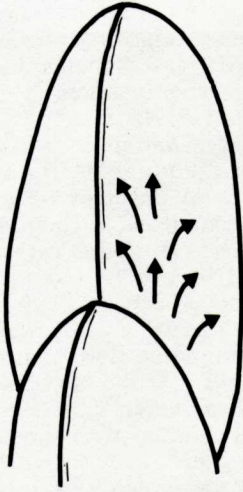


FIG. 7. Esquema que muestra el crecimiento direccional de la cutícula de las escamas dorsales. (Dibujo de Miguel Alonso.)
Pattern of directional growth of the dorsal cuticle scales. (Drawing by Miguel Alonso.)

Ventrales: se repite el modelo que se observa en *Vipera b. berus*.

Dorsales: se observa con gran regularidad la presencia de unos arcos transversales simétricos en los que se instalan las fibras que, a su vez, contactan entre sí por numerosos puentes (figs. 9 y 10). En un

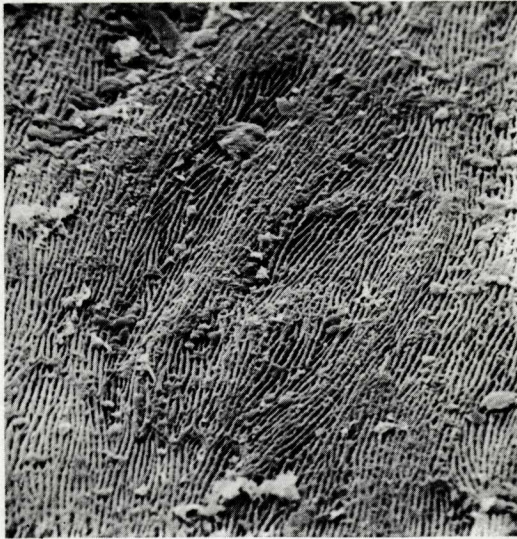


FIG. 8. Detalle de la estructura final de la cutícula de *Vipera b. berus* (3875-E). x 2.200.
Definitive ultrastructure of cuticle scales of *Vipera b. berus* (3875-E). x 2.200.

ejemplar (n.º B-4) la estructura difiere de la simetría hallada en los otros ejemplares estudiados, ya que se agrupan varios arcos en formaciones irregulares. Además, en este ejemplar se observa la presencia de fibras más gruesas (fig. 11).

Vipera aspis

Rostral: no se ha observado la fase definitiva de formación de la cutícula.

Labiales: su estructura, algo gastada, coincide con la de sus dorsales, si bien está poco marcada en los bordes.

Ventrales: se observa lo mismo que en *Vipera b. berus*.

Dorsales: se ve que toda la cutícula está recorrida por gruesas fibras, en haces paralelos, que se forman a partir de la unión por solapamiento de numerosas fibras procedentes de los picos correspondientes a fases anteriores. Entre estos haces se establecen unas uniones o puentes también algo gruesos, de los que salen los filamentos que se agrupan irregularmente en arcos más o menos grandes (fig. 12).

Vipera latastei

Rostral: no se ha observado la fase definitiva de su formación.

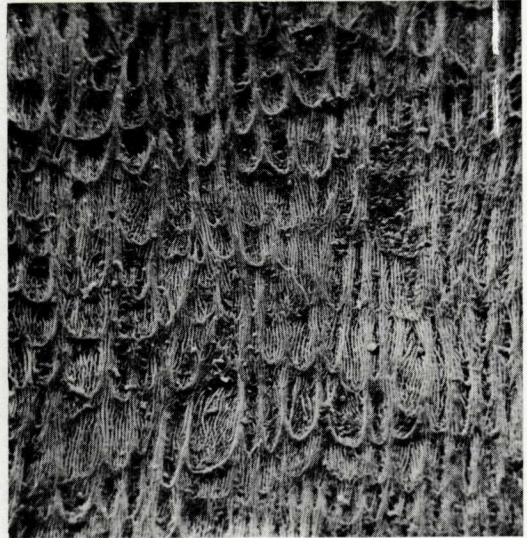


FIG. 9. Detalle de la estructura final de la cutícula de *Vipera seoanei* (B-1). x 1.100.
Definitive ultrastructure of cuticle scales of *Vipera seoanei* (B-1). x 1.100.

Labiales: la zona que contacta con las cutículas vecinas presenta una estructura que corresponde a una fase inicial de crecimiento. La zona central muestra claramente la similitud con la estructura de las cutículas dorsales.

Ventrales: se observa lo mismo que en *Vipera b. berus*.

Dorsales: se ve como los haces de fibras son muy gruesos y surcan irregularmente la escama; van muy separados entre sí. Entre ellos hay puentes más o menos irregulares en los que se sitúan uno o varios arcos transversales (fig. 13). En el ejemplar n.º R-8, si bien la estructura de la cutícula sigue el esquema general de la especie, se observa una patente irregularidad en la agrupación de los arcos.

ESTRUCTURA DE LA CUTÍCULA Y DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA

Respecto a la variación de la estructura de la cutícula, atendiendo a ejemplares de poblaciones diferentes e incluso de la misma población, se puede decir que hay una clara identidad respecto a dichas estructuras dentro de cada especie. La variación no es significativa, similar a la observada en las cutículas de un mismo ejemplar.

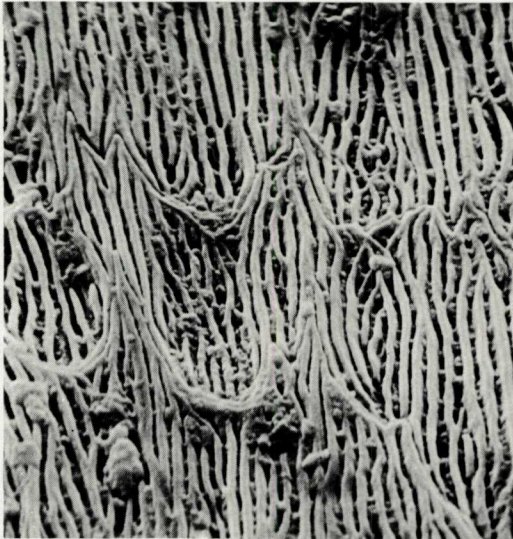


FIG. 10. Detalle de la fig. 9, x 5.800.
Detail of fig. 9, x 5.800.

Hay estructuras que presentan un elevado grado de semejanza (caso de las ventrales) para todas las especies, hecho que corrobora las conclusiones obtenidas por GANS & BAIC (1977).

En *Vipera seoanei* la estructura de la cutícula del ejemplar n.º B-4 no responde totalmente a la descrita para la especie, si bien, a pesar de la variación observada, cabe identificar a dicha estructura como perteneciente a *Vipera seoanei*.

En la especie *Vipera aspis* se presenta también una gran uniformidad en la estructura, aunque en dos ejemplares, el número 77051501 y el R-3, se observa que los haces de fibras están dispuestos algo irregularmente, aunque paralelos entre sí.

En la especie *Vipera latastei* se presenta un caso parecido al de *V. seoanei*. El ejemplar n.º R-8 no tiene una estructura regular como se ha visto en esta especie, sino que presenta agrupaciones irregulares de arcos transversales, a pesar de lo cual la similitud con el modelo de estructura de la especie es clara.

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Dado que las cutículas observadas se han tomado de ejemplares de diferentes



FIG. 11. Detalle de la estructura de la cutícula de *Vipera seoanei* (B-4), mostrando la falta de regularidad respecto a la de la especie. x 2.000
Irregular ultrastructure of the cuticle scales of *Vipera seoanei* (B-4). x 2.000.

localidades para cada especie, y que todas presentan la misma estructura, se puede deducir que ésta está determinada genéticamente, aunque puede existir un cierto grado de variabilidad. Por lo tanto se considera que este carácter presenta valor sistemático para la diferenciación entre estas especies.

El primer resultado importante que deriva del examen de las cutículas es la peculiaridad de la ultraestructura epidérmica en *Vipera seoanei*, circunstancia que confirma las conclusiones de SAINT GIRONS & DUGUY (1976) sobre el valor específico de esta forma. Puede observarse que, en lo que respecta a dicha ultraestructura, esta especie muestra un carácter intermedio entre el de *V. berus berus* y el de *V. aspis*. Según MARTÍNEZ-RICA este detalle puede sugerir el origen de *V. seoanei* a partir de una forma híbrida, estabilizada en la periferia del área de distribución de ambas especies, y surgida tiempo atrás, cuando las dos estirpes se hallaban menos diferenciadas y su cruzamiento era viable. Aunque en la actualidad *V. berus* y *V. aspis* no se hibridan (SAINT GIRONS & DUGUY, 1976), ambas especies lo hacen con *V. ammodytes*, L. 1758 (Martínez-Rica, comunicación verbal, 1978), lo que sugiere que su diferenciación no es muy remota.



FIG. 12. Detalle de la estructura final de la cutícula de *Vipera aspis* (R-3). x 1.000.
Definitive ultrastructure of cuticle scales of *Vipera aspis* (R-3). x 1.000.

Otro detalle que merece ser resaltado es la aparente existencia de un gradiente en las ultraestructuras de la cutícula de las escamas, que tendría sus extremos en *V. b. berus* y *V. latastei*, pasando por formas intermedias como *V. seoanei* y *V. aspis*. En la primera de aquellas especies, los resaltes y crestas longitudinales de la cutícula son poco pronunciados, apenas visibles. En *V. seoanei* se aprecian fácilmente aunque no se unen formando líneas engrosadas. Estas aparecen ya en *V. aspis* y son todavía más pronunciadas en *V. latastei*. Parece tentador deducir de ello el valor adaptativo que la cutícula epidérmica puede tener para las víboras. El aparente engrosamiento de la cutícula que se da en las formas meridionales puede estar relacionado, no con la temperatura, ya que *V. aspis*, con cutícula engrosada por las crestas antedichas, es una especie de termopreferendo bajo (SAINT GIRONS, 1975), sino más bien con el déficit de saturación. Las especies que viven en ambientes secos, ya sea por su carácter meridional (*V. latastei*), o por sus condiciones altimontanas (*V. aspis*), presentarían una cutícula más gruesa, que reduciría la evaporación. Este rasgo afectaría especialmente a las escamas del dorso, más expuestas a la pérdida de agua, mientras que para las

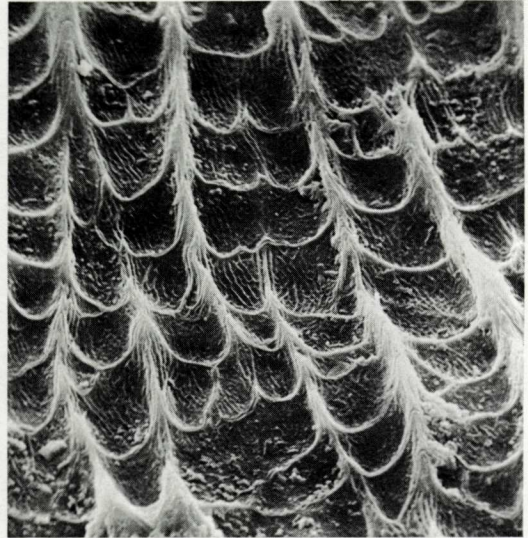


FIG. 13. Detalle de la estructura final de la cutícula de *Vipera latastei* (235-45). x 1.900.
Definitive ultrastructure of cuticle scales of *Vipera latastei* (235-45). x 1.900.

escamas ventrales el factor determinante de la estructura sería, en todas las especies, la fricción con el suelo. La cutícula se conformaría en este caso de tal forma que la fricción en el desplazamiento quedase reducida.

Un dato que reafirma la anterior hipótesis es el tipo de crecimiento que se observa en la cutícula de las escamas dorsales, al iniciarse por una estructura fina e ir haciéndose más compacta a medida que se aleja de la base de la escama, es decir al estar en la zona más expuesta de la escama. Este tipo de crecimiento de la cutícula queda claro al haber sido descritas las diferentes fases que ocurren en él.

AGRADECIMIENTOS

El autor quiere expresar su agradecimiento a los doctores J. Nadal (Barcelona), J. P. Martínez-Rica (Jaca), J. Gosàlba, A. Casinos (Barcelona) y a los señores M. Alonso y D. González (Barcelona). Asimismo, a la sección de Herpetología del Museo de Zoología de Barcelona y a la

Sociedad de Ciencias Aranzadi de San Sebastián.

BIBLIOGRAFIA

- BURSTEIN, LARSEN & SMITH, 1974. A preliminary survey of dermatoglyphic variation in the lizard genus *Sceloporus*. *Jour. Herpetol.*, 8: 359-369.
- COHEN, L., 1974. Critical point drying. En: *Principles and techniques of Scanning electron microscopy*, 1. M. A. Hayat. Londres.
- COLE, Ch. J. & VAN DEVENDER, R., 1976. Surface structure of Fossil and Recent Epidermal Scales from North American Lizards of the Genus *Sceloporus* (Reptilia, Iguanidae). *Bull. Amer. Mus. of Natural History*, 156, 4: 453-513.
- GANS, C. & BAIC, D., 1977. Regional Specialisation of Reptilian Scale Surfaces: Relation of Texture and Biologic Role. *Science*. Vol. 195. Núm. 4.284: 1348-1350.
- HEYWOOD, V. H., 1971. *Scanning electron microscopy*. Academic Press. Londres.
- LATASTE, F., 1879. Diagnose d'une Vipère nouvelle d'Espagne. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 4: 132.
- SAINT GIRONS, H., 1975. Observations préliminaires sur la thermorégulation des Vipères d'Europe. *Vie et Milieu*, 25 (1-C): 137-168.
- SAINT GIRONS, H. & DUGUY, R., 1976. Écologie et position systématique de *Vipera seoanei* Lataste, 1879. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 101 (2): 325-339.