

ESTUDIOS SOBRE LOS EFECTOS DEL AISLAMIENTO EN POBLACIONES DE GASTEROPODOS TERRESTRES ASTURIANOS

II. ANALISIS DE LAS DIFERENCIAS INTRAESPECIFICAS

Por
EMILIO ANADON

y
NURIA ANADON

Departamento de Zoología y Ecología. Facultad de Ciencias.
Universidad de Oviedo.

RESUMEN

Con este segundo trabajo finalizamos nuestro estudio sobre aislamiento de dos poblaciones de Gasterópodos terrestres asturianos, de dos localidades prácticamente uniformes en sus aspectos geológico, botánico y climático, separadas por una barrera efectiva, al menos durante los últimos 10.000 años; analizamos las diferencias morfológicas y de bandeo entre las poblaciones de la misma especie de ambas localidades.

Encontramos diferencias altamente significativas en *Cochlostoma (Anotus) berilloni*, *Helicella itala* y *Cepaea nemoralis*; casi seguridad de que existen diferencias en *Euomphalia (Mengoana) brigantina* y en *Pomatias elegans*; no las encontramos en *Helix (Cryptomphalus) aspersa*.

Se discuten los resultados y las posibles causas de las diferencias y se concluye que, en este caso, no pueden ser atribuidas a selección ni ambiental ni por predación si no posiblemente al «effet du fondateur» combinado con el desarrollo histórico del poblamiento, la mutación espontánea, las crisis demográficas y la deriva génica.

No encontramos ninguna explicación para el extremado polimorfismo intrapoblacional en el bandeo de *Helicella itala* pues no puede ser atribuido a «heterogeneidad ambiental» ni a selección sencilla.

SUMMARY

With this second paper we finish our study comparing two neighbouring populations of terrestrial Gastropods of two localities of Asturias (Spain), practically uniform in their geological, botanic and climatic aspects separated by an effective barrier for, at least, the last 10.000 years; we analyze the populations differences in morphology and banding for each specie.

We find significant differences in *Cochlostoma (Anotus) berilloni*, *Helicella itala* and *Cepaea nemoralis* and nearly sure differences in *Euomphalia (Mengoana) brigantina* and *Pomatias elegans*; we do not find differences in *Helix (Cryptomphalus) aspersa* populations.

Results and causes of the differences are discussed and we conclude they cannot be due to ambiental selection or caused by predation, but posibly to the «effet du fondateur» combined with the historic development of the populations, spontaneous mutation, demographic crisis and genetic drift.

We find no explanation for the extreme intrapoblational polymorphism in the banding of *Helicella itala*; it cannot be due to «ambiental heterogeneity», neither to simple selection.

INTRODUCCION

Prosiguiendo este estudio, y tras un análisis en el primer trabajo (B.I.D.E.A. Supl. Cien., n.º 23) de las diferencias en la composición específica de las dos poblaciones mixtas comparadas, pasamos a estudiar las posibles diferencias intraespecíficas.

Recordemos que ambas localidades, Gato y Roces, tienen prácticamente las mismas características geológicas, geográficas, edáficas, climáticas, altimétricas, antropológicas, florísticas e incluso faunísticas, estando muy próximas aunque separadas por un accidente importante, el río Caudal y su garganta, que las ha debido mantener prácticamente aisladas desde hace por lo menos 10.000 años.

Todo ello elimina prácticamente las influencias ecológicas de diversos tipos que han sido invocadas para explicar las diferencias características de las poblaciones de Gasterópodos terrestres. Y si existen estas diferencias, sólo pueden atribuirse a los efectos del fundador («effet du fondateur») (LAMOTTE 1966), de deriva génica (WRICHTH 1931) o efectos similares.

Sabido es que en estos Gasterópodos existe un gran polimorfismo específico cuya explicación no está clara todavía. Cabría esperar, como así ha ocurrido, que las diferencias entre ambas poblaciones se manifestasen en distintos grados o tipos de polimorfismo o policromatismo, lo que exige un análisis estadístico detallado de las diferencias y sus distribuciones. Dado que el número de individuos es limitado en las muestras, no nos ha sido posible estudiar éstas más que cuando dicho número era suficiente en ambas para obtener un parámetro de confianza.

Esta razón hace que sólo hayamos estudiado las siguientes especies:

Cochlostoma (Anotus) berilloni (Fagott 1880).

Pomatias elegans (Müller 1880).

Helicella itala (De Saulcy 1852).

Euomphalia (Mengoana) brigantina (Da Silva Mengo 1867).

Helix (Cryptomphalus) aspersa Müller 1774.

Cepaea nemoralis (Linneo 1758).

En las más numerosas y con policromatismo y polimorfismo evidentes, se han estudiado mayor número de parámetros. Destaquemos *Helicella itala* con más de veinte.

La metodología estadística seguida no ha sido uniforme en todos los casos. En aquellos con escaso número de ejemplares en una o en ambas poblaciones, nos ha parecido suficiente utilizar fórmulas o cálculos simplificados empleando tablas que nos den una seguridad estadística adecuada, pero sin una precisión extrema, dado que pueden existir errores de muestreo por los que la distribución no se ajuste a los tipos clásicos a los cuales se aplican los cálculos. Cuando las muestras tienen gran número de ejemplares, aplicamos fórmulas o procedimien-

tos más precisos. En el Cuadro II incluimos las fórmulas y variables utilizadas, a los que nos referimos en el texto.

Cochlostoma (Anotus) berilloni (Fagot, 1880)

Esta especie ha resultado bastante abundante en las grietas de las rocas, sobre todo en Rocés, y en ella no hemos analizado más que las dimensiones, pues no aparecen diferencias claras en otros caracteres.

Las dimensiones medias de la altura y diámetro mayor así como las extremas las exponemos en el cuadro, en el que hacemos notar entre paréntesis los datos correspondientes a un pequeño número de individuos (5) de la muestra 8 de Rocés, de muy pequeño tamaño, probablemente inmaduros.

	Altura			Diámetro			n
	máx.	med.	mín.	máx.	med.	mín.	
Gato	10	9,00	8,0	4,5	4,03	3,3	31
Roces	13	9,92	8,0 (3,8)	5,9	4,63	3,8 (2,6)	210 (5)

Como se puede observar en el cuadro anterior, los ejemplares de Rocés son más altos y de mayor diámetro que los de Gato, que resultan proporcionalmente más alargados.

Sumando y restando a las medias el doble del error típico de la media [01], para obtener el intervalo de confianza de 95,45 %, se llega a los valores siguientes:

	Altura			Diámetro		
	\bar{x}	\pm	lím.	\bar{y}	\pm	lím.
Gato	$\bar{x}_G =$	9,08 \pm 0,22	lím. 8,46 lím. 9,30	$\bar{y}_G =$	4,03 \pm 0,12	lím. 3,71 lím. 4,15
Roces	$\bar{x}_R =$	9,92 \pm 0,17	lím. 9,75 lím. 10,10	$\bar{y}_R =$	4,63 \pm 0,07	lím. 4,56 lím. 4,70

Estadísticamente podemos establecer como cierto, con más del 95,45 % de probabilidad, que las dimensiones de la población adulta de Rocés son mayores que las de Gato. Esto sin tener en cuenta que en Rocés las medias de la altura y diámetro se han reducido al incluir cinco individuos inmaduros, pues sin ellos aumentaría todavía más la diferencia.

La correlación altura-diámetro es, en Gato $r_G = 0,397$ y en Rocés $r_R = 0,860$, muy diferentes.

Calculamos la significación de estas diferencias por la fórmula [02] y [03]. Su valor resulta de 16,75, superior a 2,6, valor del 99 % de significación. Por lo tanto, resulta una *diferencia altamente significativa*. No obstante, dado el que

una de las muestras, la de Gato, con 30 ejemplares, esté en los límites del número considerado como muestra «numerosa», hemos realizado las transformaciones de r en z según la expresión [04]. Los valores obtenidos $z_R = 1,292$ y $z_C = 0,421$ los comparamos con las expresiones [05] y [06].

Esto nos da un valor de 18,70, muy superior a 2,6, lo que demuestra con una seguridad mayor del 99 %, que las diferencias son ciertas. Indudablemente, los individuos de Gato tienen mucha más variabilidad de forma que los de Rocés.

Las rectas de regresión correspondientes, siendo x la altura e y el diámetro, están representadas en la Fig. 1 y son las siguientes:

<i>Gato</i>	$x = 6,46 + 0,65 y$	<i>Rocés</i>	$x = -1,12 + 2,38 y$
	$y = 2,23 + 0,20 x$		$y = 1,23 + 0,34 x$

Estudiamos finalmente la significación de los coeficientes de regresión, utilizando los coeficientes de las ecuaciones de diámetro-altura:

Los valores límite que nos dan por la fórmula [07] son los siguientes:

$B_C = 0,20 \pm 0,30$	lím. 0,10	$B_R = 0,35 \pm 0,12$	lím. 0,23
	lím. 0,50		lím. 0,47

Si bien los valores de Rocés, con una seguridad del 99 %, son distintos de los valores de Gato, el escaso n.º de ejemplares de esta estación hace que la distribución t de los coeficientes probables se solape con la de Rocés.

No obstante, calculando la probabilidad de que con el número de ejemplares de Gato, tomados al azar en una población similar a Rocés, hubiera salido un coeficiente b igual al de Gato, por la expresión [08] obtenemos un valor $t = 1,19$, que interpolado en los valores de las Tablas nos da una probabilidad del 87,4 %

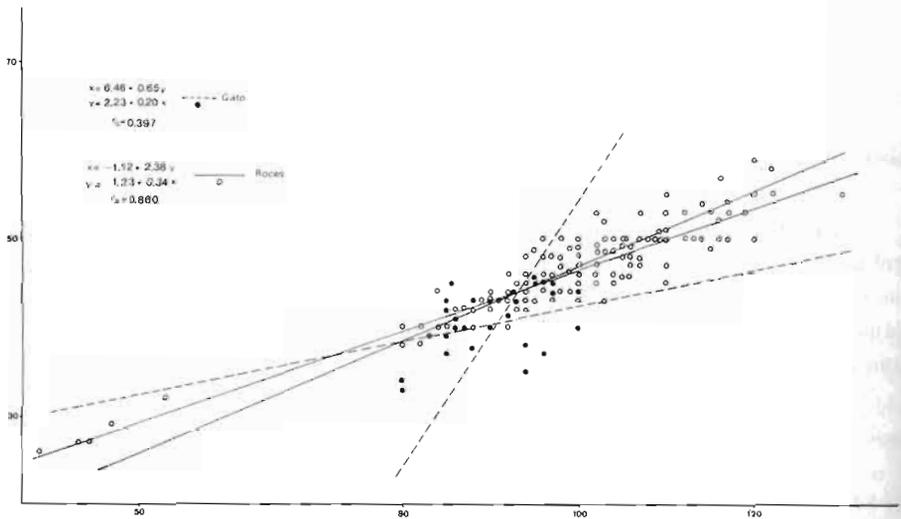


Fig. 1.—Rectas de regresión en *Cochlostoma (Anotus) berilloni*.

de que sean diferentes las poblaciones y una probabilidad del 12,6 % de que sea efecto del azar.

Podemos, pues, concluir que en *Cochlostoma (Anotus) berilloni*, las poblaciones de Gato y de Rocés difieren morfológicamente en:

- *Altura* y en *Diámetro*, con probabilidades superiores al 95,45 %.

- *Correlación altura-diámetro*, o *Variabilidad dependiente*, con seguridad prácticamente absoluta.

Y, finalmente, en los coeficientes de regresión altura-diámetro, y diámetro-altura con probabilidad aproximada al 87,4 % o superior al 99 % según como se consideren los valores.

Pomatias elegans (Müller, 1880)

Los ejemplares recogidos, muchos muertos, no permiten hacer un estudio de las coloraciones de sus ápices y de las manchas, en donde los distintos autores, particularmente MOQUIN-TANDON (1855), señalan polimorfismo evidente. Efectivamente, existen diferencias en los ejemplares bien conservados, pero nos han parecido insuficientes para analizarlos estadísticamente y obtener resultados fiables.

Las dimensiones de nuestros ejemplares se encuentran dentro de las que se dan para la especie: a, 10-18 mm, d, 8-13 mm (GERMAIN, 1930):

	Altura			Diámetro			n
	máx.	med.	mín.	máx.	med.	mín.	
<i>Gato</i>	13,9	11,57	5,0	10,2	7,98	4,6	29
<i>Rocés</i>	15,7	11,68	2,5	10,8	8,59	2,5	83

No existen diferencias estadísticas entre la distribución aislada de estas dimensiones, por lo que no las analizamos.

El coeficiente de correlación entre ambas dimensiones es en Gato $r_C = 0,867$ y en Rocés $r_R = 0,961$. Esto indica que la forma, a pesar de la variedad de muestras, es más uniforme en Rocés que en Gato (Fig. 2). No obstante, hemos hecho los cálculos para asegurarnos de que las diferencias son estadísticamente reales. El procedimiento ha sido transformar por medio de la Tabla de correspondencia de los valores de r y de z , calcular después los límites de z con una seguridad del 95 %, en función del número y transformar los límites hallados en límites de r . La expresión utilizada ha sido la [22].

<i>Gato</i>	$z = 1,32$	$1,32 \pm 2 \frac{1}{\sqrt{26}} = 1,32 \pm 0,3922$	líms 1,7122 límr 0,9278	límr 0,935 líms 0,720
<i>Rocés</i>	$z = 1,96$	$1,96 \pm 2 \frac{1}{\sqrt{81}} = 1,96 \pm 0,2222$	líms 2,182 límr 1,742	límr 0,974 líms 0,938

Las diferencias son probables con un límite de seguridad de más del 95 %, de lo que se puede deducir una evolución diferente.

Las rectas de regresión correspondientes, siendo x la altura e y el diámetro, son las siguientes:

$$\begin{aligned} \text{Gato} \quad x &= -0,6981 + 1,5378 y \\ y &= 2,3392 + 0,4888 x \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \text{Roces} \quad x &= -1,577 + 1,5436 y \\ y &= 1,6479 + 0,5988 x \end{aligned}$$

Quiere ello decir que los de Rocés son de ángulo menos agudo en el vértice que los de Gato y que, además, estos últimos son más alargados relativamente.

De todos modos, y dado el corto número de ejemplares, hemos querido comprobar que las diferencias no son fruto del azar. Para ello hemos calculado el límite de seguridad con un 99 % de probabilidad de que las diferencias no sean falsas utilizando las expresiones [07], [10] y [11].

Se toman los valores correspondientes al 99 % de seguridad en las Tablas de la t de Student. Los cálculos para Gato y Rocés en la primera ecuación citada son los siguientes:

$$\text{Gato} \quad BC = 0,4888 \pm 0,1054 \quad \begin{array}{l} \text{lím. } 0,5942 \\ \text{lím. } 0,3834 \end{array}$$

$$\text{Roces} \quad BR = 0,5988 \pm 0,0527 \quad \begin{array}{l} \text{lím. } 0,6515 \\ \text{lím. } 0,5461 \end{array}$$

Como se puede ver, tanto en Gato como en Rocés los valores obtenidos quedan fuera de los límites respectivos (0,5988 y 0,4888).

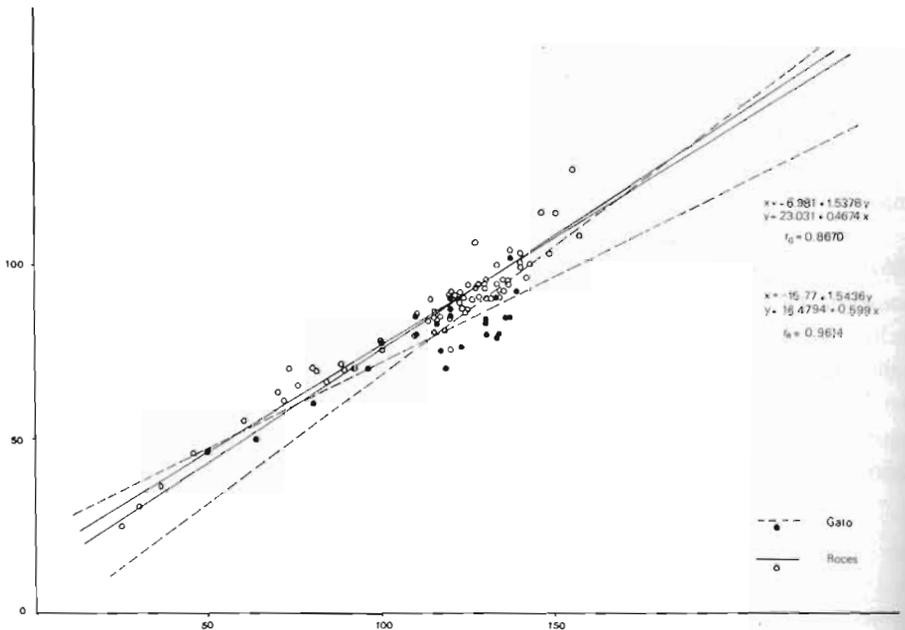


Fig. 2.—Rectas de regresión en *Pomatias elegans*.

De todo esto concluimos que hay una probabilidad muy alta de que existan diferencias, y que el aislamiento entre los dos montes de condiciones ecológicas semejantes ha llevado a una diferenciación patente de las poblaciones de *Pomatias elegans*, consecuencia indudable del polimorfismo de la especie.

Helicella itala (De Saulcy, 1852)

De esta especie se han recogido numerosos ejemplares, prácticamente el mismo n.º en las dos estaciones. Es un helícido, de ciclo vital anual, que se encontró en estado de actividad, en época de puesta y al término de su vida. El número de ejemplares es lo suficientemente elevado en ambas muestras para poder sacar conclusiones estadísticamente válidas.

	Altura			Diámetro			Diámetro/altura			n
	máx.	med.	mín.	máx.	med.	mín.	máx.	med.	mín.	
Gato	11,7	7,08	3,00	21,0	14,09	5,0	2,35	1,99	1,52	78
Roces	10,4	7,69	2,00	20,4	17,00	3,8	2,50	2,04	1,59	79
MANGA (1976)	10,2	7,66	4,89	20,0	13,78	7,5	1,96	1,78	1,61	-

En este cuadro se puede comprobar que los valores máximos y medio de la altura y diámetro son superiores a los que encuentra MANGA (1976) en la provincia de León, y también es más alto el índice medio diámetro/altura, con mayor variabilidad total, a pesar de no comprender una región tan extensa como León.

Hemos calculado la significación estadística de las diferencias con los valores medios de la altura y diámetro entre Gato y Rocés, aplicando las fórmulas [14] y [15]. La diferencia entre ambas alturas medias es $x_R - x_C = 0,599$ y $s_{x_R} - x_C = 0,238$ de donde resulta $t = 2,51$ con una probabilidad de que sean iguales de 0,0171, es decir, con un coeficiente de seguridad del 98,3 % de que existan diferencias.

En cuanto al diámetro, los cálculos dan un valor de $t = 2,87$, equivalente a 0,0065 de probabilidad de que sean iguales, es decir, 99,3 % de coeficiente de seguridad de que existan diferencias en diámetro.

En lo que respecta al índice diámetro/altura, las diferencias dan un valor de $t = 1,884$, equivalente a una probabilidad de 0,068 de que sean diferencias debidas al simple azar, con un coeficiente de seguridad de 93,2 % de que sean diferencias reales.

De todo esto podemos concluir que los tamaños medios de la altura y diámetro son mayores en Rocés que en Gato con seguridad estadística y que también los ejemplares son más aplanados, por término medio, en Rocés, con un coeficiente de seguridad del 93,2 %.

También interesa saber si las varianzas de todas estas distribuciones son

diferentes o similares. Las comprobamos por la expresión [16] y mediante interpolación en las tablas resulta un coeficiente de seguridad del 95 %, por lo que la distribución debe ser considerada como distinta, y sus diferencias no debidas al azar.

Hemos calculado las correlaciones altura-diámetro en ambas muestras. Los valores obtenidos $r_G = 0,944$ y $r_R = 0,764$, parecen indicar una mayor variabilidad en Roces. Calculamos la significación de estas diferencias por las expresiones [02] y [03]; esto nos da un valor de 76,16, que nos indica una diferencia altamente significativa en las dos poblaciones, con un coeficiente de seguridad del 99,9 %.

No obstante, dado el que el número de ejemplares de cada muestra no es muy elevado, hemos realizado las transformaciones de r en z por medio de las expresiones [04], [05] y [06]. La expresión [05] nos da un valor de 29,22 que es altamente significativo, con un coeficiente de seguridad del 99,9 %.

Las diferencias de ambas correlaciones son, pues, reales y corresponden a una mayor variabilidad relativa en Roces, que podemos quizá interpretar como resultado de una introgresión de genes, en una zona menos aislada que la de Gato.

También hemos calculado las correlaciones entre el diámetro y el índice diámetro/altura. Los valores respectivos obtenidos son bajos, en Gato $r_i = 0,540$ y en Roces $r_R = 0,528$, que comprobados en las correspondientes tablas son significativamente distintos de 0, lo que indica que el valor del índice d/a está relacionado con el diámetro y no es independiente de su variación.

En cambio, realizadas las pruebas de significación de la diferencia de ambas correlaciones, dan valores [02] = 0,977 y [05] = 1,107, no significativas, pues su coeficiente de seguridad se encuentra entre 60 y 73 %.

Igualmente hemos calculado las rectas de regresión correspondientes a las dos zonas (Fig. 3), siendo x la altura e y el diámetro:

$$\begin{array}{ll} \text{Gato} & \begin{array}{l} x = 1,011 + 0,431 y \\ y = -0,450 + 2,066 x \end{array} & \text{Roces} & \begin{array}{l} x = 3,376 + 0,272 y \\ y = -0,970 + 2,145 x \end{array} \end{array}$$

Los errores standard de los coeficientes b son respectivamente 0,0824 y 0,0864, para las dos ecuaciones $y-x$ de ambas zonas, obtenidos mediante las expresiones [12] y [13]. Los valores obtenidos indican que las diferencias de los mismos no son significativas (coeficientes de seguridad del 66 y del 63,7 % respectivamente).

Los errores standard de los coeficientes b de las ecuaciones $x-y$ son respectivamente 0,0049 y 0,0344, que a un 99 % de seguridad daría los intervalos de confianza siguientes:

$$\begin{array}{llll} \text{Gato} & b = 0,4319 \pm 0,0130 & \text{lím. } 0,4332 & \text{lím. } 0,3642 \\ & & \text{lím. } 0,4306 & \text{lím. } 0,1810 \end{array} \quad \begin{array}{ll} \text{Roces} & b = 0,2726 \pm 0,0916 \end{array}$$

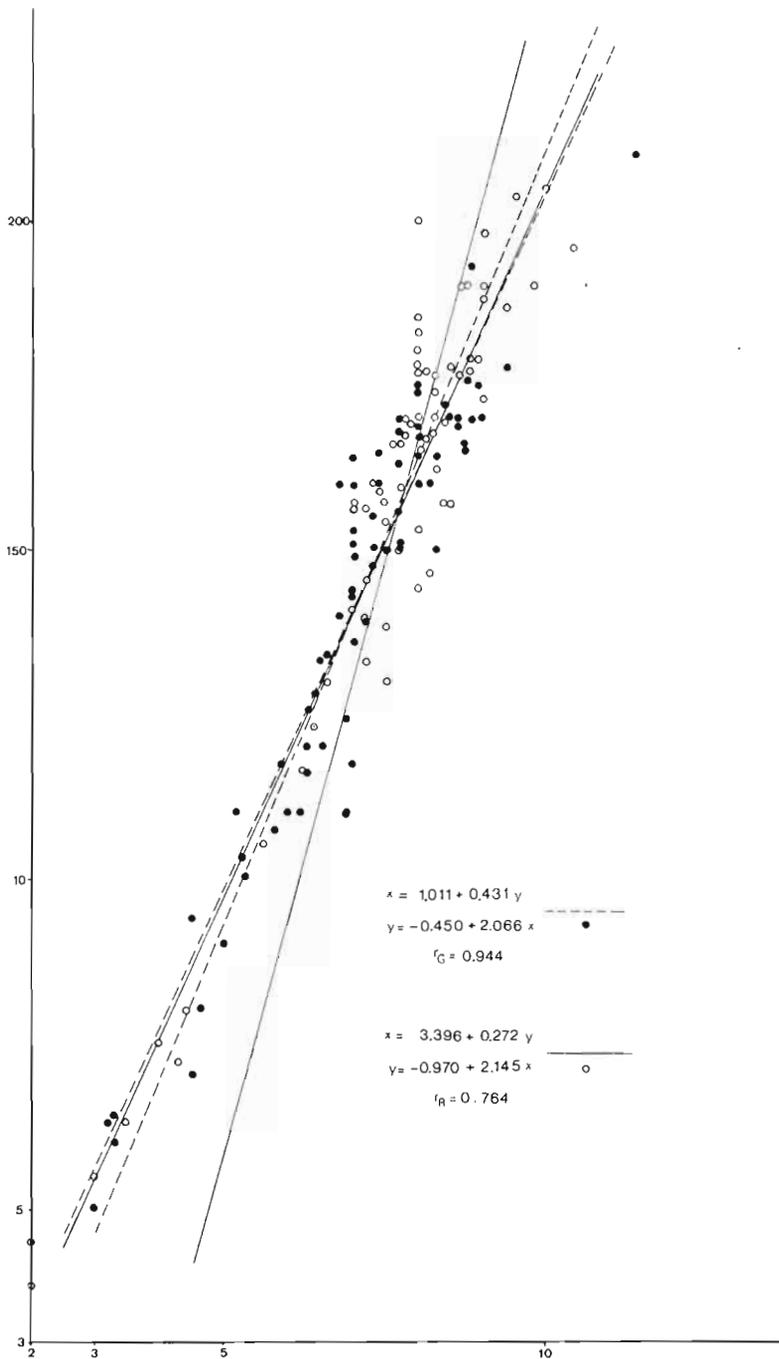


Fig. 3.—Rectas de regresión en *Helicella itala*.

Las regresiones de la altura referida al diámetro (x-y) de ambas muestras son claramente distintas.

Las diferencias de los coeficientes b_x y b_y para las muestras de Gato y Roces expresadas por [09] son $t_G = 32,51$ y $t_R = 4,63$ con un coeficiente de seguridad del 100 % de que son significativamente distintos.

Con respecto a las regresiones índice diámetro-altura (d/a) y diámetro, diámetro-d/a las ecuaciones obtenidas, siendo $x = d/a$ e $y = \text{diámetro}$, son las siguientes:

$$\begin{array}{ll} \text{Gato} & \begin{array}{l} x = 1,618 + 0,264 y \\ y = 12,742 + 1,106 x \end{array} \\ \text{Roces} & \begin{array}{l} x = 1,658 + 0,242 y \\ y = 14,72 + 1,148 x \end{array} \end{array}$$

Hechas las pruebas de significación de los coeficientes b , sus diferencias resultan no significativas, por lo que en este aspecto no se diferencian ambas poblaciones.

Podemos concluir de todo lo anterior, que morfológicamente existen diferencias estadísticamente confirmadas entre ambas poblaciones en lo que respecta al tamaño, forma, variabilidad de esta forma y regresiones de la altura y diámetro.

ESTUDIO DE LAS BANDAS

Helicella itala presenta además una serie de bandas (Fig. 4) que sufren fusiones, desapariciones, adelgazamientos e interrupciones que no han sido analizadas, que sepamos, con anterioridad. Podemos admitir un máximo de 9 bandas, una de ellas, la 9ª, apenas esbozada en un caso. Hemos realizado el estudio correspondiente y comprobado su enorme variabilidad. En los 158 ejemplares de ambas poblaciones se han observado 126 formas distintas.

Esta enorme variabilidad parece corresponder a un modelo genético más próximo al que condiciona las huellas dermopapilares o dermatoglifos del hombre que al del bandeado de *Cepaea nemoralis*. En esta especie existen tipos de bandeado claramente predominantes, si bien otros muy escasos. En *Helicella itala* no existe ninguno predominante; esto quizá indique un poligenismo notable, en lugar del reducido número de genes que intervienen en *C. nemoralis* lo que tiene interés por las consecuencias evolutivas del modelo.

Las bandas de *Helicella itala* las podemos describir sumariamente del siguiente modo: la más gruesa que denominamos 1, tiene posición sutural superior en las vueltas internas, y queda siempre visible en todas. Es una banda muy constante pues no falta nunca en las muestras estudiadas. No obstante, la posición con respecto al borde superior del peristoma varía, como se puede observar en los esquemas de modelos de bandas (Fig. 4). Esta posición relativa coincide al parecer con la forma más o menos aplanada de la concha.

Las siguientes bandas 2, 3, 4 y 5 suelen tener posición fundamentalmente lateral. Su grosor, cuando están aisladas, tiende a disminuir de la 2.ª a la 5.ª. No

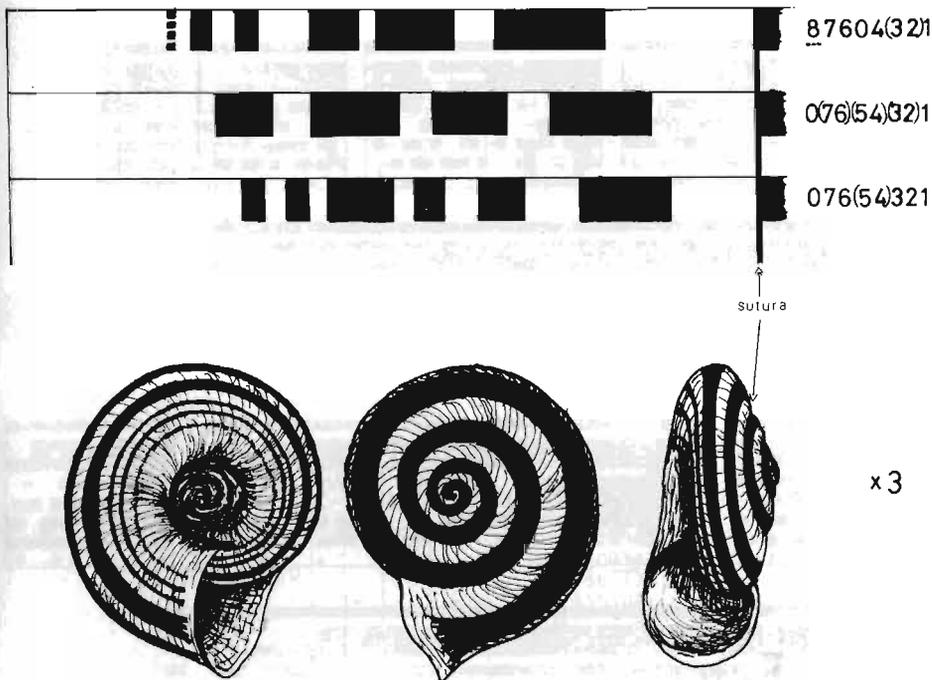


Fig. 4.—Representación de tres tipos de bandeado en *Helicella itala* y tres aspectos de un ejemplar del primer tipo.

obstante, cuando se sueldan dos de ellas no se observa esta seriación. Finalmente las bandas 6, 7 y 8, más finas en general, se encuentran en la parte basal de la espira.

Generalmente, no sólo es variable la anchura de las bandas o su número —por soldadura de 2, 3, 4 ó 6 de ellas para formar una más ancha— o incluso su presencia, sino que es relativamente variable la posición de las mismas, como se observa en la Fig. 4.

Con esta disposición la parte superior de la concha tiene un aspecto bastante uniforme, pues sólo se observa la espiral de la línea más ancha (la primera). Este detalle quizá tenga importancia porque elimina la posibilidad de selección visual de aves que puedan comerlos.

La variabilidad y polimorfismo de las bandas resultan así extraordinarios. De los 158 ejemplares estudiados 104 son únicos en su disposición, hay 15 formas repetidas, seis triplicadas y una cuadruplicada. De todas estas formas nueve son comunes a Gato y Roces. Parecería difícil llegar a la conclusión de que las formas de Gato difieren de las de Roces más que las de cada una de las zonas entre sí, si no fuera porque predominan diversos tipos en cada una de ellas. Así, del simple examen de las Figs. 5 y 6 en que representamos esquemáticamente las formas, o de la Tabla A, en que se reseñan dichas formas, parece deducirse que, en Roces



Fig. 5.—Comparación del bandeo de los *Helicella itala* de Gato y Roces:

Se representan las muestras de cada localidad por separado (1, 2, 3 y 4 de Gato; 7, 8, 10, 12 y 15 de Roces) y el total.

En horizontal se numeran los ejemplares y en vertical, las bandas. Se indica bandeo ancho, estrecho e intermitente.

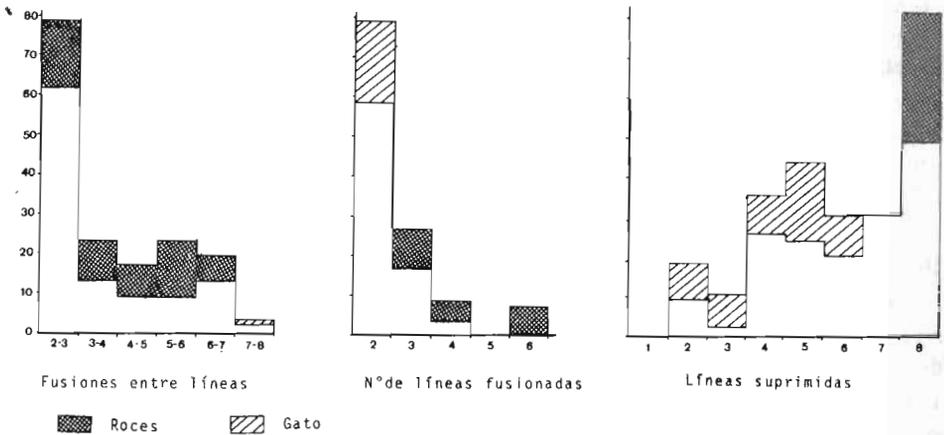


Fig. 6.—Diagramas de los porcentajes de fusiones y supresiones de bandas en *Helicella itala*.

Tipos de bandeado en Helicella itala en Gato y Rocés, con sus frecuen-

cias

Bandas	Gato	Rocés	Bandas	Gato	Rocés
1(234567)0	-	2	1(23)05070	1	2
1(2345)670	-	1	1(23)40670	2	1
1(2345)070	-	1	1(23)00670	2	1
1(234)(567)8	-	1	1(23)00608	1	-
1(234)(56)70	-	1	1(23)05600	1	-
1(234)5(67)8	1	1	1(23)00078	1	-
1(234)5(67)0	-	1	1(23)40070	1	-
1(234)7(56)00	-	1	1(23)40070	1	-
1(234)0(67)0	-	2	1(23)40600	1	-
1(234)0678	2	-	1(23)40008	1	-
1(234)5670	-	1	1(23)05070	-	1
1(234)5608	-	1	1(23)05600	-	1
1(234)0508	1	-	1(23)00600	-	2
1(234)5080	-	1	1(23)00070	-	1
1(234)0070	1	-	1(23)00000	1	-
1(234)0600	-	1	1(23)45600	1	-
1(234)0000	-	2	10(345)678	1	0
1(23)(4567)8	-	1	10(34)(56)78	-	1
1(23)(4567)0	-	1	10(34)5(67)0	1	-
1(23)0(5678)	1	-	10(34)5670	1	-
1(23)(456)788	-	1	10(34)5600	1	-
1(23)56(678)	1	-	10(34)5008	1	-
1(23)(456)00	-	1	10(34)0670	1	-
1(23)(45)(67)0	1	1	1034(56)(78)	1	-
1(23)(45)0(78)	1	1	103(456)00	-	1
1(23)4(567)8	-	1	10340(67)8	1	0
1(23)45(67)8	1	-	103(45)070	1	-
1(23)4(56)(78)	-	1	1030(56)00	1	-
1(23)(45)670	1	2	102345678	1	-
1(23)(45)078	2	-	10305678	-	1
1(23)05(67)8	2	-	10345678	-	1
1(23)4(56)70	-	1	10300678	1	-
1(23)4(56)70	-	1	10345008	1	-
1(23)45(67)0	-	1	10345600	-	1
1(23)40(67)8	1	-	10345070	1	-
1(23)0(56)00	3	-	10305070	1	-
1(23)4(56)00	-	1	10300670	-	1
1(23)0(56)70	-	2	12340(67)0	1	-
1(23)40(67)0	-	2	12305678	-	1
1(23)(45)600	-	2	12345670	1	-
1(23)0(56)08	1	-	12345670	-	1
1(23)0(56)00	-	1	12345670	-	1
1(23)00(67)8	-	1	12305670	-	1
1(23)45670	1	3	12340600	-	1
1(23)05678	2	-	12340070	1	-
1(23)45078	1	1	12300070	-	1
1(23)45608	-	1	12300600	1	-
1(23)40678	1	-	12305000	-	1
1(23)45670	-	1	12300070	1	-
1(23)45608	1	-	12345078	1	-
1(23)40678	1	-	12340600	1	-
1(23)45608	1	-	12300000	1	-
1(23)45608	1	-	12305678	1	-
1(23)45600	1	0	120(45)070	1	-
1(23)45600	-	3	12040670	1	-
1(23)45600	-	1	12045600	1	-
1(23)05670	2	1	12040678	1	-
1(23)40670	1	1	12005078	1	-
1(23)00678	1	-	12005070	1	-
1(23)40078	1	-	12045070	-	1
1(23)40670	1	-	12040600	1	-
1(23)45000	-	2	12005070	-	1
1(23)40600	-	1	10040600	1	-

predominan las fusiones de líneas, incluso las múltiples, más que en Gato, y además que en Rocés es más frecuente que en Gato la ausencia de la línea 8.

Para analizar estadísticamente las diferencias en el bandeado de ambas poblaciones hemos utilizado tres métodos.

1.º—Hemos calculado los valores t de las diferencias entre porcentajes por las expresiones [17] y [18], siendo q los porcentajes de cada muestra, n el número de cada una y a el número de casos en cada muestra. Después hallamos la significación porcentual por medio de la expresión [19].

2.º—Calculamos también el intervalo de confianza de cada porcentaje de cada muestra, para comprobar su separación de la otra, medida en unidades σ de la primera muestra según la expresión [17], en la que se supone una muestra como distribución real sin tomar la media como en el caso anterior. Se calcula igualmente la significación porcentual por la expresión [19].

3.º—La prueba chi-cuadrado de conformidad entre los números reales de casos de ambas muestras y los teóricos medios, o en su caso, con las distribuciones de la otra muestra: se suman para ello las desviaciones cuadráticas reducidas de cada clase para obtener el valor chi-cuadrado que se compara con los de las tablas o se calcula la probabilidad con los ν grados de libertad correspondientes. La expresión de chi-cuadrado utilizada es la [21]. La significación porcentual, así mismo, se ha calculado por la expresión [19].

Con todos estos datos construimos las Tablas I a IX.

Tablas para el análisis estadístico de las diferencias en el bandeado entre *H. itala* de Gato y Rocés (I a IX).

I. Diferencias entre los números de fusiones de pares de líneas, considerados aisladamente.

2-3		3-4		4-5		5-6		6-7		7-8		Totales	
t_{2-3}	Coef. de Seguridad	t_{3-4}	C. Seg. %	t_{4-5}	C. Seg. %	t_{5-6}	C. Seg. %	t_{6-7}	C. Seg. %	t_{7-8}	C. Seg. %	t_T	C. Seg. %
2,36	98,17 %	1,66	90,31 %	1,10	72,87 %	2,40	98,36 %	1,11	73,30 %	0,50	38,29 %	3,37	99,92

II. Intervalo de confianza de cada porcentaje de Gato comparado con el valor de porcentaje de Rocés en fusiones de líneas.

	2-3	3-4	4-5	5-6	6-7	7-8	Total
% Gato	61,8	13,2	9,2	9,2	13,2	3,9	18,4
% Rocés	79,0	23,5	17,3	23,5	19,8	2,5	27,6
Diferencia	17,2	10,3	8,1	14,3	6,6	1,4	9,2
$\frac{q_G - q_R}{\sigma_G}$	5,57	3,88	3,31	3,31	3,88	2,22	1,92
	3,09	2,65	2,44	4,32	1,70	0,63	4,79
Coef. Seguridad	99,8	99,20	98,53	99,99	91,09	47,13	99,9998

III. Pruebas de conformidad χ^2 y % de seguridad de que sean distintas

Grados de libertad	Con respecto a las medias de G+R				Rocés con respecto a la distribución de Gato	
	de Gato		de Rocés		χ^2	%
	χ^2	%	χ^2	%		
$\nu=5$	6,404	73,12	6,024	69,61	39,040	100

IV. Diferencias en los números de fusiones de 2,3,4 y 6 líneas.

2		3		4		6		Totales	
t_2	Coef.Seg.%	t_3	C.Seg.%	t_4	C.Seg.%	t_6	C.Seg.%	t_T	C.Seg.%
1,11	73,30	2,22	97,36	1,53	87,40	0,21	16,63	3,37	99,92

V. Coeficiente de seguridad de cada porcentaje de Gato, comparado con el valor de porcentaje de Rocés, en fusiones sencillas o múltiples.

Número de líneas fusionadas

	2	3	4	6	Totales
% Gato	88,16	9,21	0,64	0,00	98,68
% Rocés	97,53	22,22	4,54	2,41	127,16
Diferencia	4,54	13,01	3,90	2,41	28,48
σ_G	3,71	3,32	0,92	0,00	1,31
$\frac{q_G - q_R}{\sigma_G}$	1,22	3,92	4,24	∞	21,74
% Seguridad	77,75	99,99	99,99	∞	99,999

VI. Pruebas de conformidad χ^2 y % de seguridad de que sean distintas las fusiones de 2,3,4 y 6 líneas.

Grados de libertad	Con respecto a las medias de G+R de Gato				Gato con respecto a la distribución de Rocés.	
	de Gato		de Rocés		χ^2	
$v=3$	χ^2	%	χ^2	%	χ^2	%
	10,53	98,54	47,90	100	27,71	100

VII. Diferencias entre las supresiones de líneas.

2		3		4		5		6		7		8		Totales	
t_2	C.Seg.%	t_3	C.Seg.%	t_4	C.Seg.%	t_5	C.Seg.%	t_6	C.Seg.%	t_7	C.Seg.%	t_8	C.Seg.%	t_T	C.Seg.%
1,61	89,26	2,07	96,15	0,43	33,28	2,21	97,29	1,33	81,65	0,08	20,47	4,32	99,99	0,87	61,57

VIII. Intervalo de confianza de cada porcentaje de Gato comparado con el valor de porcentaje de Rocés en supresiones de líneas.

	2	3	4	5	6	7	8	Totales
% Gato	18,42	10,53	35,53	43,42	30,26	30,26	48,68	31,02
% Rocés	9,88	2,47	25,53	24,69	20,99	30,86	81,48	28,04
Diferencia	8,94	8,06	10,00	16,73	9,27	0,60	32,80	2,98
σ_G	4,45	3,52	5,49	5,69	5,27	5,27	5,73	5,31
$\frac{q_G - q_R}{\sigma_G}$	2,01	2,29	1,82	2,99	1,76	0,11	5,58	0,56
Coef.Seguridad	95,56	97,80	93,12	99,67	92,16	8,76	99,99	42,45

IX. Pruebas de conformidad χ^2 y % de seguridad de que sean distintas las supresiones en cada muestra.

Grados de libertad	Con respecto a las medias de G+R de Gato				Rocés con respecto a la distribución de Gato	
	de Gato		de Rocés		χ^2	
$v=6$	χ^2	%	χ^2	%	χ^2	%
	9,85	86,89	9,22	83,84	37,07	99,999

El examen de estas tablas demuestra claramente que el bandeo de *Helicella itala* no se distribuye al azar sino que, en las tres características analizadas, existen diferencias sustantivas y significativas sobre las disposiciones de las bandas en cada una de las localidades. Los porcentajes de seguridad nos indican los valores, que no creemos sea necesario analizar en detalle. Únicamente indicaremos que en «supresiones» el porcentaje total disminuye la significación con respecto a los parciales, efecto debido a que en Rocés la supresión de las bandas 2, 3, 4, 5 y 6 es menor que en Gato mientras que la de la 8 es mucho mayor, por lo que se compensan las supresiones totales. Por otra parte es muy evidente su distribución desigual, altamente significativa.

Indiquemos también que nueve disposiciones son comunes a Gato y Rocés, 62 exclusivas de Gato y 55 de Rocés. Confirmación de estas diferencias que no hace falta cuantificar.

No creemos necesario exponer las comprobaciones de los valores recíprocos de presencia de líneas, ausencia de fusiones, que dan valores estadísticamente similares por estar ligados a los anteriores.

En resumen, también encontramos gran polimorfismo en el bandeo, con notables diferencias entre las dos localidades estudiadas. Podemos pues afirmar que tanto en su morfología y tamaño como en su dibujo, las poblaciones de Gato y Rocés son claramente distintas.

Euomphalia (Mengoana) brigantina (Da Silva Mengo, 1867)

El pequeño número de ejemplares recogidos de esta especie tiene unas dimensiones medias y extremas inferiores a las señaladas por MANGA (1976). El estar deteriorados en su superficie impide estudiar su coloración, si bien por los ejemplares que la conservan parece ser amarillo pálido únicamente. De todos modos, su número permite un análisis de las posibles diferencias entre Gato y Rocés.

Las dimensiones medias de la altura y diámetro mayor, así como las extremas son bastante parecidas; no existe diferencia estadística significativa entre ellas:

	Altura			Diámetro			n
	máx.	med.	mín.	máx.	med.	mín.	
<i>Gato</i>	10,3	8,31	5,0	13,4	11,1	7,0	11
<i>Rocés</i>	11,6	8,67	5,3	15,0	11,47	7,2	38

En cuanto a las relaciones altura-diámetro, los cálculos de correlación dan $r_G = 0,959$ y $r_R = 0,955$, lo que indica, como se observa en la gráfica correspondiente a la Fig. 7, una estrecha relación entre ambas dimensiones.

Calculadas las rectas de regresión correspondientes, siendo x la altura e y el diámetro, hemos obtenido lo siguiente:

$$\begin{aligned} \text{Gato} \quad x &= -1,0624 + 0,844 y \\ y &= 2,0493 + 1,089 x \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \text{Roces} \quad x &= 0,1298 + 0,744 y \\ y &= 1,0161 + 1,227 x \end{aligned}$$

Los coeficientes 1,089 y 1,227 de las segundas ecuaciones pueden indicar que la forma es distinta en ambas poblaciones. Para comprobarlo hemos realizado los cálculos utilizando la fórmula [07], y buscando t con probabilidad del 95 % de seguridad. Los valores obtenidos han sido los siguientes:

$$\begin{array}{ll} \text{Roces} \quad 1,227 \pm 0,136 & \text{lím. } 1,0908 \\ & \text{lím. } 1,3632 \end{array} \quad \begin{array}{ll} \text{Gato} \quad 1,089 \pm 0,244 & \text{lím. } 0,8448 \\ & \text{lím. } 1,3334 \end{array}$$

Se puede observar que el límite inferior de Rocés, 1,0908, es superior al valor del coeficiente de Gato, 1,089, lo que parece indicar una separación entre ambos estadísticamente significativas. Desafortunadamente el número de ejem-

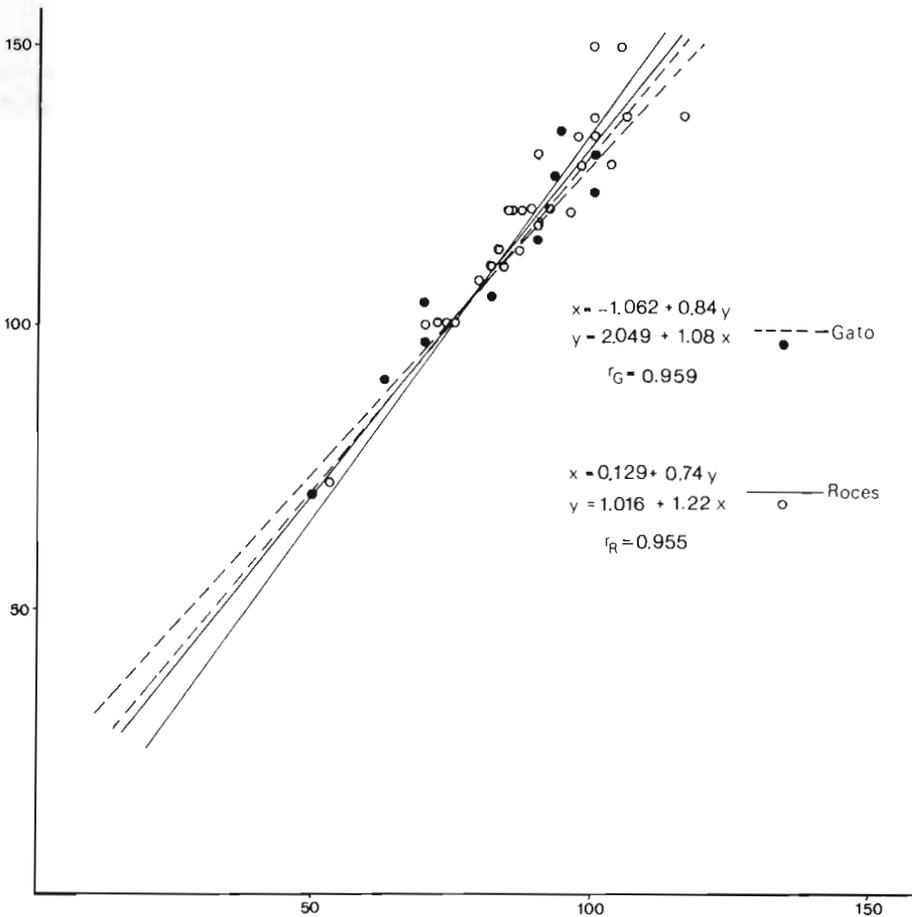


Fig. 7.—Rectas de regresión en *Euomphalia (Mengoana) brigantina*.

plares de Gato es pequeño y los límites de seguridad amplios, lo que hace que se solapen las dos posibles variaciones en una amplia zona. No obstante, dado que la alta correlación es un indicio de uniformidad en cada población, creemos que las regresiones calculadas se ajustan muy bien a los valores reales y que resulta muy probable que la diferencia de coeficientes sea una realidad no aleatoria.

En principio, pues, en esta especie estimamos que existen diferencias de forma entre los individuos de las poblaciones de ambos montes, aunque la prueba estadística no sea totalmente decisiva.

Helix (Cryptomphalus) aspersa Müller, 1774

El número de ejemplares recogidos de esta especie no es grande, encontrándose muchos de ellos muertos, con la superficie de la concha deteriorada y descolorida y algunos de pequeño tamaño, en actividad, que indudablemente no pueden ser considerados como adultos. Por ello, aunque las dimensiones medias están dentro de las que se dan para la especie, las dimensiones mínimas de la altura y diámetro mayor, tanto en Gato como en Roces, son netamente inferiores a los límites que se señalan para la especie (a-20 mm, d-25 mm, GERMAIN, 1930), como se puede comprobar en el siguiente cuadro:

	Altura			Diámetro			n
	máx.	med.	mín.	máx.	med.	mín.	
<i>Gato</i>	33,9	25,96	9,5	37,2	26,04	10,0	15
<i>Roces</i>	35,0	22,29	4,5	35,5	23,65	5,6	50

La correlación altura-diámetro es, en Gato $r_G = 0,981$ y en Roces $r_R = 0,985$, por lo tanto muy elevada.

Las rectas de regresión correspondientes, siendo x la altura e y el diámetro, son las siguientes:

$$\begin{array}{ll}
 \text{Gato} & \begin{array}{l} x = 2,029 + 0,919 y \\ y = -0,652 + 1,047 x \end{array} \\
 \text{Roces} & \begin{array}{l} x = -1,166 + 0,991 y \\ y = 1,954 + 0,979 x \end{array}
 \end{array}$$

Los coeficientes son lo suficientemente próximos para que sus diferencias no tengan significación estadística dado el número por el que se han calculado. No obstante, en la gráfica correspondiente a la Fig. 8, se puede comprobar que algunos ejemplares pequeños de Roces son anormalmente aplanados, cosa que no parece ocurrir en Gato. De todos modos, no hemos considerado oportuno analizar estadísticamente esta anomalía por ser muy pequeño su número.

Sin embargo, a la vista de la gráfica, no queremos dejar de señalar que esta especie parece ser más uniforme que otras de las estudiadas, cosa que corrobora su elevado valor de r , lo que quizá revele un grado de estabilidad grande. Desde luego no es tan polimorfa como otras, y es posible que, dado que

parece más móvil que otras, el intercambio genético entre poblaciones sea mayor y esto contribuya al logro de esa estabilidad.

En resumen y para nuestro propósito, no hemos encontrado diferencias resultantes del aislamiento, posiblemente por su estabilidad genética.

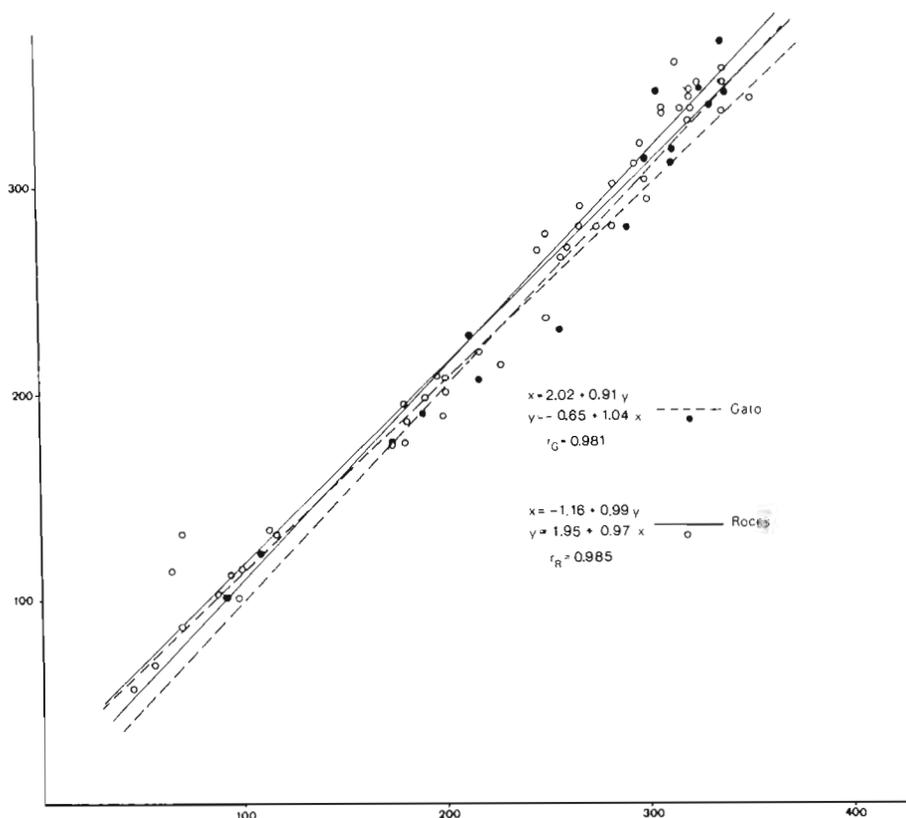


Fig. 8.—Rectas de regresión en *Helix (Cryptomphalus) aspersa*.

Cepaea nemoralis (Linneo, 1758)

Los ejemplares recogidos de esta especie fueron poco numerosos. Es posible que muchos individuos se encontraran ya, por la época del muestreo, en dormición y enterrados. Parece corroborar esta suposición el que la mayor abundancia fuera la de la muestra 9, en una población muerta por el fuego de las zarzas, y que el resto de los ejemplares se encontrara refugiado en grietas de rocas. De todos modos y dado que esta especie de Gasterópodos es la más estudiada y conocida tanto genética como morfológicamente, hemos creído inte-

resante el analizar las dos poblaciones de Gato y Rocés, para poner de manifiesto o no las posibles diferencias.

Prescindimos de comparar los diámetros y alturas de las dos poblaciones pues no todos los ejemplares parecen adultos y creemos que no tendrían significación por representar una distribución por edades más que una variación estocástica. Así que estudiamos sólo las relaciones altura-diámetro de cada población. No obstante ponemos en el cuadro siguiente sus valores:

	Altura			Diámetro			n
	máx.	med.	mín.	máx.	med.	mín.	
<i>Gato</i>	18,0	17,6	17,0	24,7	23,6	22,3	6
<i>Rocés</i>	20,0	14,2	3,5	27,6	19,3	5,0	42

El coeficiente de correlación altura-diámetro es en Gato $r_G = 0,497$ y en Rocés $r_R = 0,974$. El coeficiente de Gato es bastante bajo, lo que parece indicar una mayor variabilidad que en Rocés. Sin embargo, dado el distinto número de ejemplares en las muestras, hemos creído necesario comprobar estadísticamente si tales diferencias de correlación son significativas, cosa que hemos hecho por tres procedimientos:

Al ser $[02] = 4,2107$, mayor que 2,6, la probabilidad de que sean distintos es superior al 99 %. No obstante, el pequeño número de individuos podría desvirtuar este resultado y para obviarlo hallamos los valores:

$z_R = 2,1807$; $z_G = 0,5454$; $s_{z_R - z_G} = 0,6016$ y $[05] = 2,7182$ que es superior a 2,6, lo que significa una probabilidad mayor del 99 % de que existan diferencias a pesar del pequeño número.

Finalmente, y dada la pequeñez de una de las muestras, hemos utilizado la Tabla de correspondencia de los valores de r y de z , y calculado los límites de z con una seguridad del 95 % según la fórmula [22], transformando posteriormente los límites hallados en límites de r .

$$z_R = 2,16 \pm 0,3381 \quad \begin{array}{l} \text{lím. } r_R = 0,987 \\ \text{lím. } r_R = 0,950 \end{array} \quad z_G = 0,548 \pm 1,1547 \quad \begin{array}{l} \text{lím. } r_G = 0,937 \\ \text{lím. } r_G = 0 \end{array}$$

Concluimos, pues, que las variabilidades de ambas poblaciones en sus relaciones a/d son significativamente distintas.

A continuación, calculamos las rectas de regresión correspondientes (Fig. 9), siendo x la altura e y el diámetro:

$$\begin{array}{ll} \text{Gato} & \begin{array}{l} x = 12,9831 + 0,1956 y \\ y = 1,4108 + 1,2633 x \end{array} \\ \text{Rocés} & \begin{array}{l} x = 13,952 + 0,6655 y \\ y = -0,9531 + 1,4278 x \end{array} \end{array}$$

Las diferencias de las pendientes o coeficientes se han analizado estadísti-

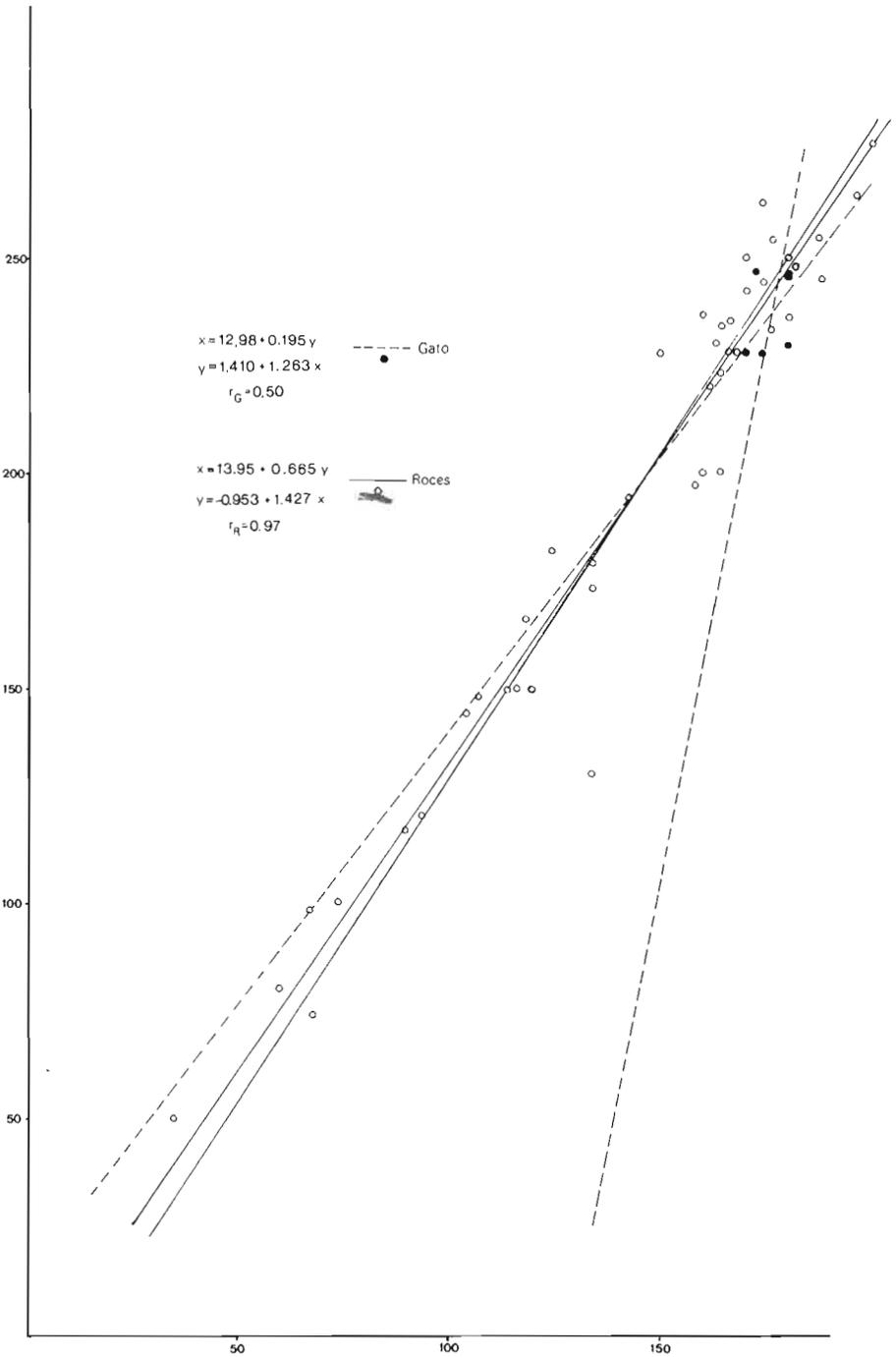


Fig. 9.-Rectas de regresión en *Cepaea nemoralis*.

camente, utilizando la expresión [07] y dando a t valores de significación del 95 y 99 %.

$$\begin{array}{ll} \text{Gato} & b = 1,2633 \pm 2,3535 \quad \begin{array}{l} \text{lím. } 3,6168 \\ \text{lím. } -1,0902 \end{array} \\ \text{Roces} & b = 1,4278 \pm 0,3395 \quad \begin{array}{l} \text{lím. } 1,7673 \\ \text{lím. } 1,0883 \end{array} \end{array}$$

Los valores obtenidos indican, al solaparse, que no hay seguridad estadística de que sean distintas las dos poblaciones. No obstante, pueden indicar que quizá sean más aplanados los ejemplares de Gato que los de Rocés sin tener la seguridad.

Las diferencias entre las dos poblaciones en cuanto a la coloración y bandeado de las conchas las exponemos a continuación:

En ambos montes no hemos encontrado más que ejemplares de color de fondo amarillo pálido, por lo que deben de ser homocigóticos para el gen correspondiente que es el alelo C^{PY} , dominado por los restantes C . No existe diferencia en ambas poblaciones en cuanto a este gen.

Con respecto a las bandas de las conchas resumimos en la Fig. 10 y en el cuadro siguiente, su distribución y el % en ambas poblaciones. Los números en cursiva indican la banda fina interrumpida.

					<i>Gato</i>							<i>Roces</i>	
					<i>n</i>	<i>%</i>						<i>n</i>	<i>%</i>
1	2	3	4	5	3	50	21						51
0	0	0	0	0	3	50	8						20
0	0	3	0	0	-	-	6						15
(1	2)	3	4	5	-	-	1						2
<i>1</i>	2	3	4	5	-	-	1						2
1	2	3	4	5	-	-	1						2
0	2	3	4	5	-	-	1						2
0	2	3	4	5	-	-	1						2
1	0	3	4	5	-	-	1						2
					6	100	41						98

El intervalo de confianza con un coeficiente de seguridad del 95 %, de no obtener un porcentaje distinto en una muestra al azar, oscila según las tablas correspondientes entre los siguientes valores:

<i>Gato</i>	1	2	3	4	5	11,8 - 88,2	<i>Roces</i>	1	2	3	4	5	31,5 - 63,8
	0	0	0	0	0	11,8 - 88,2		0	0	0	0	0	9,0 - 35,7
	0	0	3	0	0	0 - 45,9		0	0	3	0	0	5,7 - 29,8
	(1	2)	3	4	5			(1	2)	3	4	5	0 - 8,8

Siendo el gen B responsable de la ausencia o presencia de bandas, con sus alelos B^0 «sin bandas» que es dominante sobre el B^B «con bandas», la frecuencia génica de ambos alelos resulta:

Gato B⁰ 0,29 B^B 0,71 n = 6 Roces B⁰ 0,16 B^B 0,84 n = 41

valores que son simples indicaciones, ya que tendrían que ser corregidos con el coeficiente de seguridad.

De todos modos, y si partimos de la base de que 12 de los 41 individuos de Roces son distintos de 1 2 3 4 5 y de 0 0 0 0, lo que representa que en Gato teníamos una probabilidad de «no haberlos encontrado por azar», en una población de composición media entre ambas, de

$$P\left(\frac{12}{41} - \frac{0}{6}\right) = \frac{C_{41}^{12} C_6^0}{C_{47}^{12}} = 0,1512.$$

Es decir, en 85 de 100 muestras de seis individuos cada una, teníamos que haber encontrado alguno distinto. No hay seguridad estadística, pero sí es bastante probable que existan diferencias con respecto al bandeo en ambas poblaciones.

Finalmente, utilizamos la prueba de chi-cuadrado para estudiar la homogeneidad de ambas poblaciones en cuanto al gen B, teniendo en cuenta el número de individuos sin bandas en las dos poblaciones. En el cálculo utilizamos la expresión [21], en la que α es el número real sin bandas, y α el número de las que debía existir en caso de homogeneidad. De donde resulta que $\chi^2 = 6,853$ superior al 6,64, coeficiente de seguridad del 99 % con 1 grado de libertad, según las tablas correspondientes.

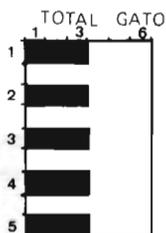


Fig. 10.—Representación comparativa del bandeo de *Cepaea nemoralis* en Gato y Roces.

En resumen podemos afirmar, a pesar del corto número de ejemplares, que las poblaciones de *Cepaea nemoralis* de Gato y Roces son distintas con *seguridad estadística* en cuanto a la *variabilidad de forma* y en cuanto a la *distribución de los alelos B*. Pero que *posiblemente son distintas* con respecto a otros genes que condicionan supresiones e interrupciones de algunas bandas, así como en la relación altura/diámetro, si bien sin seguridad estadística.

RESULTADOS DEL ANALISIS

Podemos afirmar que existen diferencias significativas en la mayor parte de las especies estudiadas entre las poblaciones de ambos montes. Resumimos los resultados en el Cuadro general correspondiente (I).

Como se puede comprobar, salvo en *Helix (Cryptomphalus) aspersa*, quizá por el escaso número de ejemplares pero quizá también por la estabilidad y falta de polimorfismo de la especie, en todas las especies restantes existen diferencias significativas. Tales diferencias indican claramente que, aun en ecosistemas uniformes en todos sus aspectos, el aislamiento termina por producir diferencias apreciables. Esto debemos limitarlo a poblaciones y especies de las características de las estudiadas, es decir, poblaciones pequeñas, de poca movilidad y con un polimorfismo específico reconocido.

En las seis especies se han estudiado 45 variables (algunas de éstas, como el bandeado, suma en realidad de variables parciales más numerosas). De las 45, 25 dan diferencias significativas y 20 no significativas entre Gato y Roces. De estas 20 hay muchas que aparecen como no significativas por el escaso número de individuos analizados, pero seguramente serían significativas al aumentar el número de ejemplares estudiados.

DISCUSION

Es un hecho conocido desde los primeros malacólogos que aparecen numerosas formas en muchas de las especies de Gasterópodos, siendo ejemplos típicos del llamado polimorfismo específico. También lo es el que poblaciones vecinas de la misma especie puedan presentar diferencias en coloración, forma, dibujo, etc.

Estos hechos plantean una serie de problemas tales como cuál es el origen de las diferencias, por qué se produce polimorfismo y cómo se mantiene éste. Los numerosos estudios sobre la materia parecen demostrar que existen muchos fenómenos implicados de naturaleza diversa. Pasaremos revista a algunos de ellos.

Diferenciación fenotípica. Los únicos trabajos demostrativos aceptables que conocemos son los de CREESE y UNDERWOOD (1976), sobre el prosobranquio marino *Austrocochlea*, que parecen demostrar que la anchura y coloración de las bandas que tiene están en relación directa con la cantidad de clorofila del

	AT	D	AI/D	r	r ₁	Va	Vd	b _{AD}	b _{DA}	b _{1D}	b _{D1}	PF _D	PF _{1c}	PF _D	PF _{1c}	NF _D	NF _{1c}	NFX ² _D	S _D	S _{1c}	SX ²	P	
<i>Cochlostoma (Anotus) berilloni</i>	+	+	-	+	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Pomatias elegans</i>	=	=	-	+	-	-	-	=	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Helicella itala</i>	+	+	+	+	=	=	=	=	+	=	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Euomphalia (Mengoana) brigantina</i>	=	=	-	=	-	-	-	=	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Helix (Cryptomphalus) aspersa</i>	=	=	-	=	-	-	-	=	=	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cepaea nemoralis</i>	-	-	-	+	-	-	-	=	=	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	***+

Símbolos utilizados:

- AT altura media PF_D diferencias en % de fusiones de líneas por pares
- D diámetro medio PF_{1c} intervalo de confianza del % de fusiones de pares de ls.
- AI/D índice medio altura/diámetro PFX² χ² de la distribución de fusiones de pares de líneas
- r correlación altura-diámetro NF_D diferencias de los % de número de líneas fusionadas
- r₁ correlación índice altura/diámetro-diámetro NF_{1c} intervalo de confianza de los % de n° de ls. fusionadas
- Va varianza de la altura NFX² χ² de la distribución del n° de líneas fusionadas
- Vd varianza del diámetro S_D diferencias en % de supresiones de líneas
- b_{AD} coeficiente de regresión altura-diámetro S_{1c} intervalo de confianza de los % de supresiones de ls.
- b_{DA} coeficiente de regresión diámetro-altura SX² χ² de la distribución de líneas suprimidas
- b_{1D} coef. de reg. índice altura/diám.-diámetro P probabilidad de haber encontrado bandeados distintos en /Gato
- b_{D1} coef. de reg. diámetro-índice altura/diám. - no analizado el factor
- = diferencias no significativas en el f.a. + diferencias significativas en el factor analizado
- * análisis por líneas significativo en 4, no significativo en 4; total: No significativo (explicación en texto)
- ** análisis por líneas significativo en 7, no significativo en 4; total: No significativo (explicación en texto)
- *** probabilidad del 85 % de que sean distintos.

alimento, origen de las porfirinas que las colorean. Y el de GRAHAM y FRETTER (1947) sobre el prosobranquio *Patina*, cuyos enjambres de larvas dan origen a dos formas según donde se fijen: en los talos de las algas originan la forma «pelucida», en los rizoides la forma «laevis».

Caso diferente parece ser el de otro prosobranquio *Acmaea digitalis*, estudiado por GIESEL (1969, 1970), en el que existen dos tipos de larvas, oscuras y claras, a las que atribuye diferencias fisiológicas por las cuales las primeras se fijan a niveles intermareales superiores, sobre algas o rocas y las segundas sobre *Pollicipes*.

Diferenciación genotípica. La inmensa mayoría de los autores parecen atribuir las diferencias a los genotipos, más o menos modificados en algún caso por fenómenos de penetración y expresividad, así como de epistasia. Lo cierto es que sólo parecen haberse dilucidado parcialmente, de un modo experimental, el sistema genético de *Cepaea nemoralis* y en menor grado el de *Cepaea hortensis*. Aparecen como sistemas relativamente sencillos en que color, bandeado, ausencia de bandas, etc., están representados por series de alelos. Sin embargo, no conocemos trabajos que hayan experimentado la transmisión de la «forma».

En el resto de las especies estudiadas en su morfología y polimorfismo, aunque sean atribuidos a efectos genéticos, no conocemos estudios experimentales.

En todo caso, aparece inmediatamente el problema de la *localización en el espacio* de los tipos morfológicos o de coloración y dibujo, así como el no menos importante de los *mecanismos que mantienen el polimorfismo*.

En nuestro caso, constatamos en casi todas las especies, unas diferencias entre las dos localidades, así como un polimorfismo distinto en cada una de ellas.

Las diferencias entre localidades son atribuidas a varias causas que pueden sumarse, pero en general se reducen a:

1.-Efectos selectivos del medio ambiente. Así, SPIGTH (1976) cree que la coloración y disposición de las bandas en *Thais* es mantenida por selección.

SACCHI y VALLI (1975) consideran como posible que en *C. nemoralis nemoralis* y *C. nemoralis apennina* se hayan producido diferencias por selección, tanto en forma y tamaño como en coloración y bandeado. También por influencia humana y de microclimas, sobre todo en la reducción de la variabilidad.

SACCHI (1974) atribuye también, en parte, las diferencias entre las poblaciones de *Littorina obtusata* a un «choque ecológico», sobre todo térmico. STRUHSAKER (1968) en *Littorina picta* de Hawai opina que distribuye sus fenotipos siguiendo los factores físicos del medio. SACCHI (1974), sin embargo, no cree posible de momento atribuir la distribución de las formas de *Littorina saxatilis* a factores del medio, mientras que JAMES (1968) cree que las coloraciones brillantes se localizan más al Sur y las oscuras más al Norte. FISCHER-PIETTE y GAILLARD (1971), en el trabajo más completo sobre el género *Littorina* en Europa, relaciona su distribución de formas con los medios batidos o en calma en que habitan.

2.-Efectos de predación diferencial. Bastantes autores lo consideran un factor importante. PETTITT (1971) señala la actuación sobre *Littorina obtusata* de aves y crustáceos. SACCHI (1974) cree importante el papel de la predación en *Littorina*. JONES (1977) considera la predación como el segundo factor en importancia para las diferencias en *C. nemoralis* de localidades diferentes. Para otros autores, MUELLER (1968, 1971), REESE (1963, 1969), ROSSI y PARISI (1972), el comportamiento de las aves y cangrejos predadores no es simple ni esquemático: parece que tienden a capturar lo «insólito» más que lo evidente. La consecuencia sería la reducción del polimorfismo y uniformización de poblaciones más que la diferenciación. Contrario en cierto modo a esta selección por predadores son las observaciones sobre *Cepaea hortensis* y *C. nemoralis*, especies que cohabitan y en las que GUERRUCCI (1974) comprobó una tendencia a presentar tipos distintos de bandeado, lo que parece incompatible con los efectos de una predación visual diferencial.

JONES (1977) cree como una de las posibles causas de mantenimiento del polimorfismo, el «respeto» a las formas raras por extrañas a sus costumbres alimentarias.

3.-Efecto del fundador («effet du fondateur») de LAMOTTE (1966). Este autor explica en parte las características de una población por los efectos del azar que hayan hecho llegar a un determinado lugar unos determinados individuos que originan la colonia. Esta idea la obtuvo de sus estudios sobre *Cepaea nemoralis*. SACCHI (1974) lo supuso para explicar las aparentes anomalías en la distribución de *Littorina obtusata* en Galicia.

4.-Relacionado con lo anterior están las «crisis demográficas» o «cuellos de botella» en las poblaciones, que reducen éstas enormemente con efectos un poco al azar. JONES (1977) lo considera como una de las posibles causas de la distribución de las formas de *C. nemoralis*, como hace también SACCHI (1974) en algunos casos de *Littorina obtusata*. Evidentemente, los fenómenos de deriva génica tendrán importancia en la diversificación de poblaciones pequeñas.

Mantenimiento del polimorfismo. Respecto al mantenimiento del polimorfismo que existe de forma patente en las poblaciones que estudiamos y es muy claro —como creemos haber demostrado— en *Helicella itala*, los mecanismos utilizados son atribuidos a distintas causas por los diversos autores.

Ciñéndonos al caso de los Gasterópodos, JONES (1977) resume los de *C. nemoralis* en los siguientes:

- a) Efectos climáticos o microclimáticos.
- b) Efecto de los predadores y coloraciones aposemáticas para pasar desapercibidos.
- c) Efectos de la «costumbre visual» de los predadores que protege a las «formas raras».
- d) Efectos de densidad de población y densidad de otras especies acompañantes.

e) Flujo génico de unas poblaciones sobre las vecinas.

f) Desequilibrio entre los ligamientos de los distintos caracteres de cada localidad debido a efectos de poblaciones reducidas o cuellos de botella.

LAMOTTE y COURSOL (1974), afirman que no existen mecanismos universales para el mantenimiento del polimorfismo. Entre otros citan los siguientes:

a) Mayor abundancia de heterocigosis, que ha sido raramente probada.

b) Otros muchos mecanismos, no exclusivos, que sólo pueden ser entendidos mediante modelos matemáticos en los que intervengan sucesos escasos (por ej. mutaciones) cuyos efectos pueden ser ampliados o destruidos a lo largo del tiempo en una población de un gran número de individuos. En las poblaciones finitas, tiene mucha importancia el azar, inaccesible a la observación directa.

c) Otros mecanismos que dependen de valores selectivos de fenotipos o genotipos, dependientes a su vez de factores externos al desarrollo o del «ambiente genético».

d) Tienen importancia las relaciones de dos o más *loci* en el genotipo, constantemente alterados por la acción de la selección natural y «muestreo» al azar de los individuos padres (efecto del fundador).

En un medio heterogéneo quizá sea favorecida una «selección divergente» que conduce al polimorfismo. La acción de los alelos de un *locus* no puede ser caracterizada más que en función del resto del genotipo. Por ello, las variaciones fortuitas que se introducen en el «efecto del fundador» de cada colonia son una nueva fuente de heterogeneidad en la composición de las poblaciones locales. Los genes íntimamente ligados pueden quizá jugar un papel eficaz en el mantenimiento del polimorfismo.

LAMOTTE y COURSOL estudian sobre todo como mantenedores del polimorfismo las mutaciones y fluctuaciones fortuitas, la selección diversificante y la ligazón genética de los caracteres.

Indiquemos finalmente que las ecuaciones de WRIGTH predicen la pérdida de alelos en caso de «selección diferencial» de mutaciones en poblaciones pequeñas, en contra del polimorfismo mantenido encontrado por nosotros.

* * * *

En el caso que estudiamos creemos que está bastante claro que la diferenciación de las poblaciones no puede ser resultado de la selección ni ambiental, ni por predación, dada la total similitud de las dos localidades en todos sus factores y su proximidad. Es, a nuestro juicio, el aislamiento el que ha permitido que actuaran factores diferenciales.

Posiblemente debe haber intervenido un «efecto del fundador», debido seguramente al desarrollo histórico del poblamiento de cada localidad, así como

fenómenos de deriva génica en cada una de ellas, favorecidos indudablemente por «crisis demográficas», dado el pequeño número de individuos de cada colonia.

Dado el que las diferencias se manifiestan también en «polimorfismos» diferentes en cada localidad para cada especie en forma y bandeo, deben intervenir otros mecanismos para mantenerlos. En particular el caso de *Helicella itala* muestra un polimorfismo extraordinario en el bandeo, muy superior al de *Cepaea* en cualquier localidad. Probablemente serán muchos los procesos que intervienen, pero desde luego, no parece que uno de ellos sea el de la «heterogeneidad ambiental» invocada en otros casos, dada la uniformidad de biotopos en que se encuentran (normalmente en prados o zonas herbosas al descubierto).

La orientación visual para la predación no parece que pueda tener importancia en *Helicella*: efectivamente, la concha discoidal que muestra normalmente al exterior sólo la cara superior y la uniformidad de la primera banda, obligan a descartar una selección visual entre los individuos de la especie.

En resumen, hemos comprobado los efectos del aislamiento de una forma clara en las poblaciones de Gasterópodos estudiadas que producen una diversificación a nivel de cada especie dentro de cada una de las poblaciones. Estos efectos no parecen estar originados por una selección de cualquier tipo, sino que los atribuimos a fenómenos históricos y de azar fundamentalmente.

Así mismo, comprobamos la existencia de polimorfismos diferentes en cada población, cuya diferenciación no puede ser atribuida tampoco a selección. Su mantenimiento escapa a nuestra investigación, pero indudablemente existen procesos que lo producen, y que nos cuesta creer puedan ser selectivos. No debemos decir más sobre ellos.

BIBLIOGRAFIA

- ANADÓN, N. y ANADÓN, E. (1978).—Estudios sobre los efectos del aislamiento en poblaciones de gasterópodos terrestres asturianos. I. Composición específica de las poblaciones. B.I.D.E.A. Supl. Ciencias, n.º 23, 121-142.
- CAIN, A. J. (1977).—Variations in the spire index of some coiled gastropod shells, and its evolutionary significance. *Phil. Trans. R. Soc. London. B. Biol. Sci.*, **277**: 377-428.
- CREESE, R. G. y UNDERWOOD, A. J. (1976).—Observations on the biology of the trochid gastropod *Austrocochlea constricta* (Lamarck) (Prosobranchia). I. Factors affecting shell-banding pattern. *J. exp. mar. Ecol.*, **23**: 211-228.
- FISCHER-PIETTE, E. y GAILLARD, J. M. (1971).—La variabilité, morphologique et physiologique, des *Littorina saxatilis* (Oliv) ibériques, et ses rapports avec l'écologie. *Mém. Mus. Hist. Nat.*, **70**: 1-69.
- GERMAIN, L. (1930).—Mollusques terrestres et fluviatiles. Faune de France 21 y 22. Paris: Lechevalier.
- GIESEL, J. T. (1969).—Factors influencing the growth and relative growth of *Acmaea digitalis*, a limpet. *Ecology*, **50**: 1.084-1.087.
- (1970).—On the maintenance of a shell pattern and behaviour polymorphism in *Acmaea digitalis*, a limpet. *Evolution*, **24**: 98-119.
- GRAHAM, A. y FRETTER, V. (1947).—The life history of *Patina*. *J. mar. Biol. Ass. U. K.*, **26**: 590-601.
- GUERRUCCI, M. A. (1974).—Le polymorphisme de la coquille chez *Cepaea hortensis* Müller (Mollusques Pulmonés) en France. En «Le Polymorphisme dans le Règne Animal». *Mém. Soc. Zool. de France*, n.º 37.
- JAMES, B. L. (1968).—The characters and distribution of the subspecies and varieties of a *Littorina saxatilis* (Oliv, 1972) in Britain. *Cah. Biol. Mar.*, **9**: 143-166.

- JONES, J. S., LEITH, B. H. y RAWLINGS, P. (1977).—Polymorphism in *Cepaea*: A problem with too Many solutions ? *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **8**: 109-143.
- LAMOTTE, M. (1966).—Les facteurs de la diversité du polymorphisme dans les populations naturelles de *Cepaea nemoralis* (L.), *Lav. Soc. malac. it.*, **3**: 33-75.
- LAMOTTE, M. y COURSOL, J. (1974).—Mutations, sélection diversifiante et fluctuations fortuites comme facteurs du maintien du polymorphisme. En «Le Polymorphisme dans le Règne Animal», *Mém. Soc. Zool. de France*, n.º 37.
- MANGA, M. Y. (1976).—Los Helicidae (Gastropoda, Pulmonata) de la provincia de León. *Tesis. Fac. Biología León*.
- MOQUIN-TANDON, A. (1855).—Histoire naturelle des Molluques terrestres et fluviatilis de France. 2 vols.
- MUELLER, H. C. (1968).—Prey selection: oddity of conspicuousness ? *Nature*, **217**: 92.
- (1971).—Oddity and specific searching image more important than conspicuousness in prey selection. *Nature*, **233**: 345-346.
- PETTITT, CH. (1971).—An examination of variation in shell colour and pattern in *Littorina saxatilis* (Oliva) with particular regard to the possibility of visual selection in this species. *Proc. IV Europ. malac. Congr., Geneva*.
- REESE, S. (1963).—The behavioral mechanisms underlying shell selection by hermit crabs. *Behaviour*, **21**: 78-126.
- (1969).—Behavioral adaptations of intertidal hermit crabs. *Amer. Zool.*, **9**: 343-355.
- ROSSI, A. C. y PARISI, V. (1972).—Experimental studies of predation by the crab *Eriphia verrucosa* on both snails and hermit crab occupants of conspecific Gastropod shells. *Boll. di Zool.*, **40**: 117-135.
- SACCHI, C. F. (1974).—Le polychromatisme des Littorines (Gastropodes, Prosobranches) d'Europe: points de vue d'un Ecologiste. En «Le Polymorphisme dans le Règne Animal», *Mém. Soc. Zool. de France*, n.º 37.
- SACCHI, C. F. y VALLI, G. (1975).—Recherches sur l'écologie des populations naturelles de *Cepaea nemoralis* (L.) Gastr. Pulmonata en Lombardie méridionale. *Arch. Zool. exp. gén.*, **116**: 549-578.
- SPIGHT, T. M. (1976).—Colors and patterns of an intertidal snail *Thais lamellosa*. *Res. on Popul. Ecol.*, **17**: 176-190.
- STRUHSAKER, J. W. (1968).—Selection mechanisms associated with intraspecific shell variation in *Littorina picta*. *Evolution*, **22**: 459-480.
- UNDERWOOD, A. J. y CREESE, R. G. (1976).—Observations on the biology of the trochid gastropod *Austrocochlea constricta* (Lamarck) (Prosobranchia). II. The effects of available food on shell-banding pattern. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*
- WRIGHT, S. (1931).—Evolution in Mendelian populations. *Genetics*, **16**: 97-159.

Significación de diferencias entre Coefs. de Regresión

$$(08) \quad t = \frac{b_1 - b_2}{s_{xy/s_x} \sqrt{n-2}} \quad (09) \quad t = \frac{b_1 - b_2}{s_b}$$

Simbolizando \bar{x} la Media y s la Desviación típica,
El error típico de la media es

$$s_{\bar{x}} = \frac{s}{\sqrt{n}}$$

(01)

$$(12) \quad s_b = \frac{s_{yx}}{\sqrt{\sum x^2 - \frac{(\sum x)^2}{n}}} \quad s_{yx} = \sqrt{\frac{\sum y^2 - a \sum y - b \sum xy}{n-2}} \quad (13)$$

Comparación de dos Coeficientes de Correlación

Siendo r el Coeficiente de Correlación,

a) Para el caso de grandes muestras:

$$(02) \quad r_1 - r_2 \quad \text{y la Varianza} \quad s^2_{r_1 - r_2} = \frac{(1-r_1^2)^2}{n_1 - 1} + \frac{(1-r_2^2)^2}{n_2 - 1} \quad (03)$$

b) En las pequeñas muestras, se transforma r en el parámetro z mediante la fórmula

$$z = \frac{1}{2} \log_e \frac{1+r}{1-r} \quad (04)$$

$$(05) \quad \frac{z_1 - z_2}{s_{z_1 - z_2}} \quad \text{y la Varianza} \quad s^2_{z_1 - z_2} = \frac{1}{n_1 - 3} + \frac{1}{n_2 - 3} \quad (06)$$

Seguridad de los Coeficientes de Regresión

Los límites de seguridad del coeficiente b son:

$$b \pm t \sqrt{\frac{s_{xy}}{s_x}}$$

(07)

$$(20) \quad P(x) = \int_0^x f(t) dt = \left(\frac{x}{2}\right)^2 e^{-\frac{x}{2}} \left[1 + \sum_{k=1}^{\infty} \frac{x^k}{(v+2)(v+4)\dots(v+2k)} \right]$$

Varianza de la estima:

$$s^2_{xy} = \frac{\sum y^2 - a \sum y - b \sum xy}{n}$$

(10)

$$(21) \quad \chi^2 = \frac{(a_1 - a_1)^2}{a_1} + \dots + \frac{(a_2 - a_2)^2}{a_2} + \dots + \frac{((n_1 - a_1) - (n_1 - a_1))^2}{n_1 - a_1} + \frac{((n_2 - a_2) - (n_2 - a_2))^2}{n_2 - a_2} + \dots$$

Error típico:

$$s_x = \sqrt{\frac{\sum x^2}{n} - \left(\frac{\sum x}{n}\right)^2}$$

(11)

La fórmula empleada en

$$(22) \quad \text{es: } z \pm 2 \frac{1}{\sqrt{n-3}}$$

Test de homogeneidad de las muestras

Comparación de Medias, Varianzas y Porcentajes:

$$(14) \quad t = \frac{\bar{x}_1 - \bar{x}_2}{s_{\bar{x}_1 - \bar{x}_2}} \quad s^2_{\bar{x}_1 - \bar{x}_2} = \sqrt{\frac{v_1 v_2}{\frac{\bar{x}_1 - \bar{x}_2}{n_1} + \frac{\bar{x}_2 - \bar{x}_2}{n_2}}} \quad (15)$$

$$(16) \quad F_{1,2} = \frac{\frac{n_1 v_1}{n_1 - 1}}{\frac{n_2 v_2}{n_2 - 1}} \quad t = \frac{q_1 - q_2}{s_d} = \frac{q_1 - q_2}{\sqrt{Q(1-Q) \left(\frac{1}{n_1} + \frac{1}{n_2} \right)}} \quad (17)$$

$$(18) \quad Q = \frac{a_1 + a_2}{n_1 + n_2} \quad Q(x, v) = \frac{\int_0^x \left(\frac{v+1}{2} \right) \left(1 + \frac{v}{2} \right)^{-\frac{v+1}{2}} dy}{\sqrt{\pi v} \Gamma \left(\frac{v}{2} \right)} \quad (19)$$

Pruebas de Conformidad