

Culebra de cogulla occidental – *Macroprotodon brevis* (Günther, 1862)

Juan M. Pleguezuelos
Departamento de Biología Animal y Ecología, Facultad de Ciencias
Universidad de Granada

Versión 18-11-2009

Versiones anteriores: 18-02-2005; 20-12-2006; 27-08-2008



(c) J. M. Pleguezuelos.

Descripción

Longitud total (LT) entre 148-598 mm (media = 338,7 mm; n = 111), longitud hocico-cloaca (LHC) entre 123-475 mm (media = 285,7 mm; n = 111) y biomasa entre 1,9-81,0 g (media = 14,6 g; n = 68) en las poblaciones ibéricas. Los ejemplares del noroeste de África muestran un tamaño similar: LHC media 314,9 mm, biomasa media 18,3 g (Pleguezuelos et al., 1994), aunque Fahd (2001) obtiene valores inferiores (LHC media 270,1 mm). En machos el peso guarda una relación de 0,07 g/mm de longitud corporal (Busack y McCoy, 1990).

Cabeza relativamente corta, deprimida (aplastada dorso-ventralmente), y hocico (espacio entre el ojo y el extremo anterior), especialmente corto. Ojo relativamente pequeño, con pupila redonda o verticalmente oval (dependiendo de la intensidad de la luz), e iris anaranjado o rojizo. Cuerpo relativamente largo, cilíndrico, y cola relativamente corta, pues como media representa el 14,9% de la longitud total (Feriche et al., 1993); para esta relación González de la Vega (1988) cita el rango 13,3-17,0% en ejemplares de la provincia de Huelva, Schwarzer (1997) cita 10,7-16,7% en ejemplares de Portugal, y Fahd (2001) cita 12,5-18,1 (media = 15,6%) en ejemplares del norte de Marruecos. Hay una pequeña alometría positiva en el crecimiento de la cola (González de la Vega, 1988). Puede encontrarse más información sobre la biometría de la especie en Ferrand de Almeida y Ferrand de Almeida (1986), Wade (1988, 2001), Busack y McCoy (1990), Malkmus (1992), Feriche et al. (1993), Pleguezuelos et al. (1994), Schwarzer (1997), Feriche (1998), Joger (1999), y datos detallados para las poblaciones del norte de Marruecos en Fahd (2001).

Folidosis cefálica constituida por una placa preocular; dos (1-3) postoculares; una (1-2) loreal más larga que alta; una (1-2) nasal; siete (7-8) supralabiales, la cuarta y quinta (3^a-4^a, 4^a) en contacto con el ojo; una supralabial posterior, normalmente la sexta (a veces la 5^a), alta, en contacto con la parietal o próximo a ella; nueve (8-10) labiales inferiores; una (1-2) temporal anterior; dos (2-3) temporales posteriores. En la folidosis corporal, dorsales lisas, dispuestas en 21 rangos (19, 20, 23, 22) en el centro del cuerpo; 158-189 ventrales; 37-53 subcaudales (Pleguezuelos, 1998). En varios ejemplares del sur de Portugal Schwarzer (1997) cita una cifra muy elevada de subcaudales (75). En el norte de Marruecos hay 161-189 ventrales (media 175.7) y 41-55 subcaudales (media 46.7; Fahd, 2001). Más datos sobre la folidosis de la especie o del género en Boulenger (1896, 1913), Mosauer y Wallis (1927), Lanza y Bruzzone (1960), Bons (1967), Rasmussen (1979), Ferrand de Almeida y Ferrand de Almeida (1986), Wade (1988, 2001), Busack y McCoy (1990), Malkmus (1991, 1992, 1997a), Schwarzer (1997), Joger (1999), Corti y Luiselli (2001), Fahd y Pleguezuelos (2001). En Wade (2001) se establece el patrón de reducción de los rangos de escamas dorsales en varias formas del género, y en Fahd (2001) se aporta detallado estudio de la folidosis en ejemplares del norte de Marruecos.

En relación a la coloración, la cabeza muestra color de fondo gris, que tiende a marrón cuando ha mudado recientemente. Desde las comisuras labiales sale hacia delante una banda oscura, disruptiva del ojo, que se prolongan por delante de éste, uniéndose las de ambos lados por encima del hocico, entre las escamas internasales y las prefrontales. En el píleo, sobre la placa frontal, se encuentra el vértice de una figura en forma de V (en forma de Y según Lanza y Bruzzone, 1960) que tiene las dos ramas curvas, convexas, mientras recorre las parietales, pasando a curvarse hacia el exterior y a ensancharse a partir de la parte posterior de las parietales, en la zona temporal, conectando a veces con la última placa supralabial. En la parte posterior de la cabeza existe un collar nucal, oscuro, mucho más ancho en el dorso que en los laterales, hasta desaparecer en la parte ventral en el 52% de los ejemplares; en la parte medio dorsal el collar tiene una prolongación aguda hacia delante, que penetra algo entre la mancha en V (Wade, 1988; Busack y McCoy, 1990; Pleguezuelos, 1998). La mancha en V y el collar nucal son los mejores caracteres para una rápida diagnosis de la especie entre el resto de los colúbridos ibéricos. En Wade (2001) aparece un esquema (fig. 2, pp. 89) con la disposición y nomenclatura de las manchas cefálicas en el género.

La coloración corporal de fondo es grisácea, también tendiendo a marrón cuando los ejemplares están recién mudados. Hay cinco líneas longitudinales de pequeñas manchas oscuras, con extensión de entre 1-3 escamas; una es mediodorsal, dos dorsolaterales y dos

laterales. Estas manchas pueden aparecer conectadas diagonalmente en diverso grado (Wade, 1988). Vientre con fondo blanquecino o grisáceo, con manchas subcuadradas oscuras en diseño ajedrezado, esparcidas en el tercio anterior y más numerosas en la parte posterior, donde pueden llegar a formar una línea oscura medioventral. Los ejemplares juveniles tienen el diseño más marcado (Wade, 1988; Busack y McCoy, 1990; Schleich et al., 1996; Pleguezuelos, 1998; Joger, 1999; Fahd, 2001; Wade, 2001).

Hemipenes subcilíndricos; midieron 11 mm de longitud en un ejemplar de 497 mm LT. Pedúnculo ancho, con fuertes espinas espaciadas en toda su longitud. El cuerpo es más estrecho que el pedúnculo, con 6-7 rangos de crestas espinosas que delimitan depresiones en forma de celdillas. El canal espermático es bien patente en toda su longitud, y se sitúa sobre el lado interno del hemipene. Este órgano copulador acaba en un ápex glabro. Estos datos sobre los hemipenes corresponden al género, no concretamente a la especie *M. brevis* (Domergue, 1955; Rasmussen, 1979). Puede verse dibujo de los hemipenes en Schleich et al. (1996) y Joger (1999). El testículo izquierdo se halla en posición retrasada con respecto al derecho y es más pequeño. Los testículos se encuentran muy retrasados en el cuerpo, de modo que el izquierdo solapa en longitud con el riñón derecho (Pleguezuelos, 1998); esto se debe a que los riñones son proporcionalmente muy cortos, especialmente el izquierdo (Rasmussen, 1975)

En el esqueleto los huesos frontales son alargados, estrechos, con límite anterior oval, y los procesos prefrontales poco desarrollados. El parietal es más largo que ancho, con el borde anterior cóncavo, cresta parietal reducida, y posteriormente con ramas convergentes. Palatino con un proceso maxilar corto, robusto, y dirigido ventralmente. El parabasiesfenoides posee anteriormente un proceso parasfenoides largo y bien individualizado del basiesfenoides, que es más corto, de aspecto subrectangular y en posición posterior. Los procesos suborbitales faltan o están muy reducidos, así como las crestas pterigoideas y basiesfenoides y el proceso basipterigoideo, también reducido, se dirige anteriormente. Maxilar provisto de un largo diastema que comienza debajo del proceso prefrontal. El dentario es moderadamente robusto. La morfología esquelética de esta especie y del género, como es la presencia de un hueso prefrontal reducido y con un proceso posterior bien visible, el proceso anterolateral del parietal, la reducción del hueso postorbital, la porción anterior del cráneo relativamente corta, y la morfología vertebral, están correlacionados con sus hábitos minadores (Underwood, 1967; Rasmussen, 1979, 1985; Bailón, 1991). Las vértebras se encuentran dibujadas en Schleich et al. (1996) y Bailón (2000), y detalladamente descritas en esta última obra.

Colúbrido opistoglifo, la dentición maxilar está reducida a 12 dientes, relacionado con la presencia de dientes especializados en la inoculación de veneno (Marx y Rabb, 1972). Entre los primeros dientes maxilares, el cuarto y quinto o el quinto y sexto más desarrollados, seguidos de un diastema, cuatro (3-5) dientes pequeños, y dos últimos grandes y acanalados lateralmente, que son los encargados de la inoculación del veneno. Hay 9-11 dientes palatinos, 13-17 pterigoideos, los cuales decrecen en tamaño posteriormente, y 13-16 en el dentario. Esta última serie está provista de un diastema después del sexto diente, el más grande (Duméril y Bibron, 1854; Boulenger, 1896; Rasmussen, 1979; Bailón, 1991; Joger, 1999; Wade, 2001). La disposición de los dientes maxilares y mandibulares aparece dibujado en Boulenger (1896).

Otras características morfológicas de la especie incluyen vaina de la lengua larga y ausencia de pulmón izquierdo (Boulenger, 1896; Bogert, 1940; Underwood, 1967; Rasmussen, 1979, 1985)

Aspectos citogenéticos y bioquímicos: Posee 16 macrocromosomas y 20 microcromosomas; la fórmula cromosómica por tanto es $2n = 36$; entre los macrocromosomas, 8 son metacéntricos, 6 submetacéntricos, y 2 acrocéntricos. No hay aparente heteromorfismo cromosómico ligado al sexo (Busack y McCoy, 1990).

El número de eritrocitos es de $1.07 \times 10^6/\text{mm}^3$; son ovalados, con diámetro mayor de 16.4 μm , menor de 8.7 μm , y superficie de 112.4 μm^2 , cifras que son entre las menores conocidas para los ofidios. El núcleo también es ovalado, con diámetro mayor de 6.0 μm , menor de 3.7

m m, y superficie de 17.5 m m². La concentración de hemoglobina en sangre es del 14% (Saint Girons y Saint Girons, 1969; Palacios et al., 1972).

Los espermatozoides miden 80-120 m m y presentan un característico estrangulamiento entre la cabeza y la posición intermedia (Belbeze, 1966).

Veneno poco potente, se supone que de efecto hemotóxico, y no se han encontrado efectos tóxicos en humanos mordidos por esta especie (González, 1991).

Dimorfismo sexual

No lo hay en LHC o en biomasa cuando se comparan los 10 ejemplares mayores de cada sexo en una amplia muestra ibérica (Pleguezuelos, 1998); lo mismo sucede en una amplia muestra del norte de Marruecos (Fahd, 2001). Sin embargo González de la Vega (1988) considera que las hembras alcanzan mayor tamaño. El dimorfismo sexual es manifiesto en el número de escamas ventrales (158-172 en machos; 170-189 en hembras), pero débil en el número de pares de subcaudales (40-53 en machos; 37-51 en hembras; Feriche et al., 1993); lo mismo se observa en una población del norte de Marruecos (Fahd, 2001). No existe en la coloración (Pleguezuelos, 1998).

Variación geográfica

Tradicionalmente el género *Macroprotodon* Guichenot, 1850 fue considerado monoespecífico: *M. cucullatus* (Geoffroy Saint-Hilaire, 1827) (Boulenger, 1896; Schreiber, 1912; Mertens y Wermuth, 1960; Joger, 1999). En la primera mitad del siglo XX Mosauer y Wallis (1927) describen para Túnez la ssp. *M. c. melanocephala*, no aceptada posteriormente por la comunidad científica y sugerida por Wade (2001) como sinonimia de *M. c. textilis* (Duméril y Bibron, 1854); en efecto, formas melanocéfalas aparecen dentro de este género en toda su área de distribución, con diferente frecuencia (Busack y McCoy, 1990; Pleguezuelos, 1998; Wade, 2001). En base al número de rangos de dorsales en mitad del cuerpo, Pasteur y Bons (1960) establecieron la ssp. *M. c. brevis* (Günther, 1862) para las poblaciones ibéricas y del Marruecos Occidental, quedando todo el resto de las poblaciones de la especie (desde Marruecos Oriental hasta Próximo Oriente) bajo la ssp. nominal. En base al diseño cefálico y corporal, Wade (1988) describe la ssp. *M. c. mauritanicus* Guichenot, 1850 para las poblaciones del NE de Marruecos, norte de Argelia y Túnez, y para las poblaciones introducidas en las Islas Baleares. Posteriormente Busack y McCoy (1990) describen la ssp. *M. c. ibericus* para las poblaciones de la Península Ibérica, aunque Wade (2001) considera que las poblaciones de la Península Tingitana y el Rif también pertenecen a esta ssp. (revisión detallada en Joger, 1999; Wade, 2001).

Recientemente Wade (2001) propone que las diferencias dentro del género son lo suficientemente significativas y coherentes morfológica y geográficamente, como para diferenciar cuatro especies: *M. cucullatus* (Geoffroy Saint-Hilaire, 1827), *M. mauritanicus* Guichenot, 1850, *M. brevis* (Günther, 1862), y un taxón nuevo, *M. abubakeri* Wade, 2001. A continuación se indica la diagnosis y distribución geográfica.

- *M. cucullatus* se caracteriza por cuatro o cinco dientes maxilares en la segunda serie de dientes, es decir, la que precede a los colmillos inoculadores de veneno; 19 escamas dorsales en mitad del cuerpo; sexta supralabial usualmente no en contacto con la parietal; diseño corporal usualmente con el patrón *textilis* en las poblaciones occidentales, dando lugar a la ssp. *M.c. textilis* (Duméril y Bibrón, 1854), mientras que la ssp. nominal ocuparía la parte oriental, desde Túnez hasta el sur de Palestina (ver Wade, 1988). Distribución costera desde el sur de Palestina hasta Túnez, y por el interior de Túnez, Argelia y Marruecos, en una banda al norte del Sahara, así como poblaciones aisladas en el Hoggar y Sáhara Occidental.

- *M. mauritanicus* se caracteriza por la posesión de tres dientes maxilares en la segunda serie; collar nugal dividido; escamas dorsales normalmente en 19 rangos; contacto entre una escama supralabial (6ª, 5ª) y la parietal en la mayoría de los ejemplares; banda oscura postorbital normalmente corta; diseño dorsal del tipo *taeniatus* (no diferenciado; ver Wade, 1988). Se distribuye por el tercio norte de Túnez, la franja costera oriental de Argelia, y a esta especie pertenecerían los ejemplares introducidos en las Islas Baleares. La población de estas islas tiene el mayor número de ventrales (156-182, media = 171,1), y especialmente de subcaudales (50-64, media = 53,6) de todo el área de distribución del género. Además muestra otras características diferenciadoras: i) sexta supralabial normalmente dividida longitudinalmente; ii) línea postorbital muy pequeña y confinada a la quinta supralabial o se extiende solo un poco más allá de la sutura entre la quinta y sexta supralabial; iii) elevado tamaño corporal (hasta 660 mm LT; Pleguezuelos, 1998). Estas características morfológicas se pueden correlacionar con hábitos ecológicos particulares en estas poblaciones insulares (Pleguezuelos et al., 1994), y podrían ser motivo de su diferenciación a nivel subespecífico, aunque llevan aisladas del área fuente poco más de 2.000 años (Pleguezuelos, 1998).
- *M. abubakeri* se caracteriza por poseer cuatro dientes maxilares en la segunda serie; una escama supralabial puede estar en contacto o no con la parietal; collar nugal entero o dividido; banda oscura postorbital normalmente entera, larga, y se une al brazo posterior de la mancha en V; diseño dorsal del tipo *taeniatus*. Se distribuye por el noroeste de Argelia, desde Argel hacia el oeste, y por el NE de Marruecos hasta el Río Muluya. El ejemplar MNCN-1795 etiquetado como procedente de Melilla, se ajusta a los caracteres de esta especie. Pero en la época en la que fue etiquetado, se solía asignar la localidad de Melilla a una región muy amplia, que bien podría incluir las tierras situadas en la orilla derecha de la desembocadura del río Muluya.
- *M. brevis* se caracteriza por la posesión de 19, 21 ó 23 rangos de dorsales en mitad del cuerpo, contacto entre una escama supralabial (6ª, 5ª) y una parietal en la mayoría de los ejemplares, tres infralabiales posteriores, y collar nugal completo. Se distribuye por la mitad meridional de la Península Ibérica y la mayor parte de Marruecos, siempre al oeste y al norte del Río Muluya. Las poblaciones ibéricas, de la Península Tingitana y del Rif, pertenecerían a la ssp. *M. b. ibericus* (Busack y McCoy, 1990), y la subespecie nominal ocuparía una franja atlántica en Marruecos, hasta próximo al Sahara Occidental. Pero los límites geográficos para estas subespecies, incluso entre los taxones *brevis* y *cucullatus*, han sido variables según las obras consultadas (Wade, 1988; Busack y McCoy, 1990; Bons y Geniez, 1996; Fahd y Pleguezuelos, 2001). Anteriormente, Pasteur y Bons (1960) y Bons (1973) sugirieron que los ejemplares ibéricos se podrían diferenciar de los norteafricanos porque los rangos de escamas dorsales en contacto con las ventrales tenían escamas de mayor tamaño. En el sur de la provincia de Cádiz es frecuente encontrar ejemplares melanocéfalos, fenómeno que tan solo se ha visto repetido para la Península Ibérica en Mértola (Alentejo, Portugal; Malkmus, 1997b). En estos ejemplares el color negro del collar continua con color negro del píleo, sin collar pálido (sensu Wade, 1988) intermedio; tan solo parte de las escamas supralabiales y temporales anteriores muestran color claro (ver fig. 74 en Pleguezuelos, 1998). Este diseño melanocéfalo aparece mucho más frecuentemente (17,6%) en los individuos de esta especie de las montañas del Rif (Fahd y Pleguezuelos, 2001). Ante el descubrimiento de dos ejemplares en el la cuenca del Río Duero, a su paso por Portugal, con 19 rangos de escamas dorsales, Almeida y Almeida (1986) plantearon que esta situación era distinta a la encontrada en el resto de ejemplares ibéricos, y que podría tener valor taxonómico (ver también Malkmus, 1991, 1992). Aunque esta población está geográficamente aislada, el número de individuos con 19 rangos de dorsales en Iberia es importante, estando estos distribuidos por todo el ámbito peninsular (31,4%; Pleguezuelos, 1998; ver también Wade, 1988; Malkmus, 1991, 1992); por último, en esa misma región también se encontraron ejemplares con 21 rangos de dorsales (Malkmus, 1992). Aparentemente no hay diferencias en tamaño corporal y biomasa entre las poblaciones conoespecíficas separadas por el Estrecho de Gibraltar (Pleguezuelos et al., 1994).

La última revisión taxonómica del género (Carranza et al., 2004) examina su historia y filogeografía usando secuencias de ADN mitocondrial (citocromo b, 12S rARN, 16S rARN). Encuentra que el género es monofilético, con origen en el norte de África, y que claramente se diferencia en tres especies, *M. abubakeri*, *M. mauritanicus*, *M. brevis*. Según el análisis filogenético empleado, la posición basal dentro del género es ocupada por clados distintos, lo cual es interpretado como derivado de especiación en muy breve plazo de tiempo, hace sobre 4-5,5 millones de años (Carranza et al., 2004). Sin embargo, los ejemplares morfológica y geográficamente considerados *M. cucullatus* no forman grupo monofilético, pues unos se asocian a *M. mauritanicus*, y otros a *M. b. brevis*. Los autores plantean la posibilidad de una introgresión genética de *M. mauritanicus* y *M. brevis* en las poblaciones próximas de *M. cucullatus textilis*, y reconocen la necesidad de análisis utilizando ADN nuclear para resolver este problema filogenético dentro del género, así como analizar genéticamente las poblaciones más orientales de la especie (aquellas de Libia, Egipto, Israel: *M. c. cucullatus*). La distancia genética con el único ejemplar de Libia analizado, aporta una distancia genética discreta. Si futuros estudios moleculares no logran diferenciar claramente las formas más orientales con la categoría de especie, podría desaparecer *M. cucullatus* como especie, pero no el nombre, que debería sustituir a *M. mauritanicus*, al ser aquél más antiguo (1827) que éste (1850).

Según Carranza et al. (2004) la llegada de la especie a la Península Ibérica habría ocurrido por una colonización natural reciente o incluso por introducción accidental humana. Otro análisis de ADN mitocondrial apoya una llegada relativamente reciente a la Península Ibérica desde el NW de África (Vasconcelos y Harris, 2006).¹

Macroprotodon brevis muestra escasa diferenciación genética y moderada diferenciación morfológica a cada lado del estrecho de Gibraltar (Busack y Lawson, 2008).²

Los ejemplares de *M. b. ibericus* de la Península Ibérica son idénticos en los fragmentos de genes mitocondriales usados, y muy similares a los ejemplares de esta misma ssp. del norte de Marruecos (solo 0.01% de divergencia genética; Carranza et al., 2004). Los ejemplares baleáricos son más similares genéticamente a los ejemplares procedentes de Túnez que a los procedentes de Argelia, por lo que Túnez podría ser el área fuente para estas poblaciones introducidas.

Una reciente revisión de la sistemática a nivel molecular de algunos colúbridos encuentra que *Macroprotodon* es el taxon hermano de *Coluber dorri*, de Senegal, y sugieren que las dos formas se separaron hace sobre 23 millones de años (estima máxima), al comienzo de la formación del desierto del Sahara; en este margen de tiempo, *Macroprotodon* desarrollaría la condición opistoglifa, la cual no aparece en *C. dorri* (Nagy et al., 2003). Otra propuesta menos verosímil para este género lo sitúa como taxon hermano de *Rhinobothryum lentiginosum*, un colúbrido suramericano (Vidal y Hedges, 2002), lógicamente en una ordenación de poco consenso. Datos de la secuencia del gen nuclear C-mos para esta especie se puede encontrar en el Genbank (AF471145).

Otras contribuciones. 1: Alfredo Salvador. 20-12-2006; 2: Alfredo Salvador. 27-08-2008

Hábitat

Bioclimáticamente ocupa los pisos termo y mesomediterráneo (Malkmus, 2004), aunque en el sureste ibérico también ocupa el piso supramediterráneo (Pleguezuelos, 1998). Requiere la presencia de suelos relativamente blandos, bien estructurados, donde su actividad minadora se vea favorecida, con abundantes refugios, normalmente piedras. Por ello se suele encontrar en pastizales relativamente húmedos, en las proximidades de arroyos o puntos de agua (López-García y Calero, 2003), en claros de bosque o zonas adhesionadas, en general en hábitats protegidos del estiaje. En la provincia de Cádiz su abundancia está relacionada con la presencia de suelos arcillosos, pero con respecto al biotopo se comporta como una especie generalista (Busack y Jaksic, 1982; Busack y McCoy, 1990). Se ha encontrado en claros, bordes y dehesas de todo tipo de bosques mediterráneos, como encinares, pinares, robledales, así como en los matorrales seriales de estas formaciones boscosas (Malkmus, 1982; Gisbert y

García-Perea, 1986; Pleguezuelos y Moreno, 1990; Dimpker, 1993), incluidos espartales (García-París et al., 1989); a veces en formaciones húmedas de alcornocales, avellanos, y brezales (Malkmus, 1991).

En el sector oriental de los Montes de Toledo (Toledo y Ciudad Real) se ha encontrado en zonas con cobertura arbórea o arbustiva, tanto en zonas llanas como en laderas de solana y umbría (Galindo y Bustamante, 2004).¹

En Portugal los medios de matorral que habita muestran una cobertura del 10-70% (Malkmus, 2004). Se encuentra bajo piedras, normalmente asociada a galerías por donde se desplaza con rapidez y facilidad, siendo raro encontrar ejemplares fuera de estos refugios (Pleguezuelos et. al., 1994). Por ello también es frecuente en la proximidad de ruinas y estructuras rurales realizadas con piedras (ver también Malkmus, 2004). En Portugal parece que prefiere suelos de esquistos, donde encuentra piedras planas, oscuras, que favorecen la termoregulación (Malkmus, 2004); en Andalucía sin embargo, es frecuente en terrenos calizos. En terrenos arenosos se entierra con facilidad (González de la Vega, 1988). En el norte de Marruecos esta especie habita terrenos con pendiente entre el 0-45%, substratos arcillosos, calizos y silíceos, con una proporción similar, con una cobertura de piedras de entre el 0-30%, en biotopos fundamentalmente forestales, aunque también en pastizales, con una cobertura de arbolado del 0-40% y una cobertura de matorral del 0-30% (matorral de *Cistus*, encinares, alcornocales, robledales) (Fahd y Pleguezuelos, 2001). Más información sobre el hábitat de la especie en la Península Ibérica en Pfau (1988), Dimpker (1993), Malkmus (1991, 1997), Malkmus y Sauer (1997), Schwarzer (1997), Joger (1999), y para el norte de Africa en Bons y Geniez (1996), Schleich et al. (1996).

Altitudinalmente se distribuye desde el nivel del mar hasta 1.500 msm en el sureste ibérico, pero este límite superior disminuye claramente hacia el norte (Pleguezuelos, 1998): 1.200 msm en Sierra Morena (Pleguezuelos y Moreno, 1990), 900 msm en Portugal (Malkmus, 2004), y 800 msm en el Sistema Central (García-París et al., 1989). En el norte de Africa está bien distribuida en montaña (Fahd y Pleguezuelos, 2001), y en el Alto Atlas Joger (1999) la cita hasta 3.000 msm.

Abundancia

Es el colúbrido mediterráneo más escaso en la Península Ibérica, aunque por sus hábitos fosoriales, puede pasar desapercibido (Pleguezuelos y Fernández-Cardenete, 2002). Relativamente frecuente en el suroeste ibérico (J.P. González de la Vega, com. per.), es extremadamente escaso en el sureste ibérico. No hay datos absolutos de densidades para esta especie.

En el sector oriental de los Montes de Toledo (Toledo y Ciudad Real) ocupa una posición intermedia en la escala de abundancia relativa con un 13% de los efectivos registrados, por detrás de *Natrix maura* (29%), *Rhinechis scalaris* (21,7%) y *Malpolon monspessulanus* (15,9%) y por encima de *Hemorrhois hippocrepis* (7,3%), *Coronella girondica* (5,8%), *Natrix natrix* (5,8%) y *Vipera latastei* (1,5%) (Galindo y Bustamante, 2004).¹

Estatus de conservación

Categoría Mundial IUCN (2008) Casi Amenazada NT (Joger y Sá-Sousa, 2006, 2009).^{2, 3}

Categoría España IUCN (2002): Casi Amenazada NT (Pleguezuelos y Fernández-Cardenete, 2004).²

Amenazas

Clasificada como Casi Amenazada por su probable significativo declive debido a amplia pérdida de hábitat en gran parte de su área. Amenazada por la pérdida de hábitat en gran parte por la expansión de la agricultura intensiva y por su persecución por el hombre (Joger y Sá-Sousa, 2006).²

Las especies con una baja proporción de citas recientes y nuevas cuadrículas parecen estar en declive. El porcentaje de citas recientes (1998 - 2002) para *M. brevis* es del 31,8% para Iberia, 29% para España y 34% para Andalucía. El porcentaje de cuadrículas con citas antiguas (hasta 1997) y nuevas es del 41,2% en Iberia, 38,6% en España y 50,7% en Andalucía (Santos et al., 2007).³

La especialización de hábitat tiene implicaciones para la evaluación del estatus de conservación. De 30 citas de *M. brevis* en el sudeste ibérico, 21 fueron en hábitats no alterados y 9 en hábitats alterados (Segura et al., 2007).³

Es probable que la reciente proliferación del jabalí en toda su área de distribución le esté afectando negativamente. Al tener una frecuencia de reproducción bienal y un tamaño de puesta relativamente pequeño, biológicamente tiene poca capacidad de respuesta ante sucesos estocásticos. En la España peninsular está catalogada con la categoría de Casi Amenazada, y las poblaciones de Ceuta y Melilla se consideran con la categoría de Preocupación menor. Las poblaciones del sureste ibérico merecen especial atención, y las de la cuenca del Río Duero, tanto en Portugal como en España, están aisladas del resto del área de distribución de la especie, por lo que no tienen posibilidad de inmigración en caso de procesos de extinción (Pleguezuelos y Fernández-Cardenete, 2002).

Otra amenaza a tener en cuenta son los atropellos, que en el sector oriental de los Montes de Toledo (Toledo y Ciudad Real) puede ser una causa importante de mortalidad (22,2% de los ejemplares observados) (Galindo y Bustamante, 2004).¹

Otras contribuciones: 1: Alfredo Salvador. 20-12-2006; 2: Alfredo Salvador. 27-08-2008; 3: Alfredo Salvador. 18-11-2009

Distribución

El género *Macroprotodon* es de distribución típicamente mediterránea, y la culebra de cogulla occidental muestra la distribución más occidental dentro del género. En el norte del Mediterráneo ocupa la mitad meridional de la Península Ibérica, y en el sur el oeste de Marruecos, al oeste del Río Muluya, y por el sur probablemente hasta el Río Draa (Fahd, 2001; Bons y Geniez, 1996).

En la Península Ibérica, por el oeste, su límite norte se sitúa en el Río Tua (Malkmus, 2004), tributario del Río Duero y al norte de este. A través del valle del Río Duero penetra tímidamente en territorio español, en los Arribes del Duero, provincia de Zamora (Pollo et al., 1990), siguiendo la isoterma de los 13º C. Esta población parece actualmente aislada. Hacia el este se halla ausente de la mayor parte de Castilla y León, pues solo reaparece en el extremo sur de la provincia de Salamanca, no sobrepasando hacia el norte el Sistema Central; incluso en la vertiente sur de este sistema montañoso presenta una distribución poco continua (Gisbert y García-Perea, 1986). En Extremadura probablemente esté mejor distribuida de lo que reflejan los mapas actuales (López-García y Calero, 2003), y en Castilla-La Mancha falta en las comarcas orientales, más altas, áridas y frías, y está bien distribuida en las comarcas occidentales, a lo largo de la cuenca baja del Río Guadiana, así como en Sierra Morena. En la mitad sur de Portugal, así como en las provincias occidentales de Andalucía, está bien distribuida, rarificándose progresivamente hacia el este. Su presencia es esporádica en las provincias de Albacete, Murcia y Alicante. En el límite norte de la provincia de Valencia se ha citado recientemente una población. Fue citada en la Depresión del Ebro, en el Río Gállego

(Peñaflor, provincia de Zaragoza; Falcón, 1982), población que podría encontrarse en la actualidad extinta (Pleguezuelos y Fernández-Cardenete, 2002).

En general está mejor representada en el cuadrante más térmico y húmedo de la Península Ibérica, el suroccidental, y en la mitad sur ibérica está ausente de las comarcas con mayor continentalidad, con una isoterma anual inferior a 12°C. Su área de distribución peninsular posee una precipitación media anual de 170-2000 mm (respectivamente Cabo de Gata/Sierras Béticas Occidentales), el número de horas de insolación anual entre 2.500-3.100 (respectivamente bajo Duero y Sureste ibérico), y la temperatura media anual entre 11° C y 18,5° C (respectivamente Sierra de Gredos y sureste ibérico; Pleguezuelos, 1998). En Andalucía Occidental su distribución parece coincidir con la presencia de suelos arcillosos (Busack y McCoy, 1990).

Más datos sobre su distribución en Busack (1977), Escarré y Vericad (1981), Joger (1999), Pfau (1988), Wade (1988), Malkmus (1983; 1991, 1992, 1997, 2004), Dicenta et al. (1989), Pleguezuelos y Moreno (1990), Dimkper (1993), Fernández-Cardenete et al. (2000), Galindo y Bustamente (2004) y Ferrand de Almeida (2008)¹.

Registro fósil

Hay poca información sobre restos fósiles en la Península Ibérica. Szyndlar (1988) considera que las vértebras atribuidas por Jaén y Sanchíz (1985) a *Coronella* sp. En el Plioceno Medio de Layna (prov. Soria; edad MN 15 de Mein) se asemejan más a *Macroprotodon* que a otros colúbridos. También podrían pertenecer al género los restos encontrados en el Plioceno Superior de las Islas Medas (prov. Gerona, edad MN 16; Bailón, 1991). Ha sido citada en el Pleistoceno Superior (Musteriense, entre -45.000 a -30.000 años) en la Cueva del Boquete de Zafarraya (provincia de Málaga), asociada a una fauna de reptiles típicamente mediterránea con algún elemento eurosiberiano (Barroso y Bailón, 2003). En el área actual de esta especie en el norte de Africa, cf. *Macroprotodon* ha sido citada en el Plioceno Superior, en estratos con antigüedad de 2,5 millones de años, de Ahl al Oughlam (Casablanca, Marruecos; Bailón, 2000).

Otras contribuciones: 1. Alfredo Salvador. 18-11-2009

Dieta

En ejemplares diseccionados procedentes de la Península Ibérica, sólo el 20% (n = 116) poseía algún resto de presa en el tubo digestivo, lo que hace suponer que tienen una tasa muy baja de ingestión de presas. Esta población se alimenta exclusivamente de reptiles; *Blanus cinereus* representa el 50% de las presas consumidas, y otras en orden de importancia son *Psammotromus algirus* y *P. hispanicus* (26,9%), *Chalcides bedriagai* (7,6%), un juvenil de *Malpolon monspessulanus* (3,8%), estando el resto constituido por reptiles no identificados. En general, se aprecia una tendencia hacia las presas de cuerpo alargado, minadoras o sublapidícolas. El tamaño medio de las presas (longitud hocico-cloaca, LHC) en un estudio que incluía ejemplares de esta especie de la Península Ibérica y Marruecos fué de 92,7 mm, y el rango de 24-211 mm, los extremos representados por *P. hispanicus* y *M. monspessulanus*, respectivamente. El tamaño relativo de las presas (relación entre la LHC de la presa y el depredador) fue en promedio relativamente alto (0,30), probablemente el más alto entre los colúbridos mediterráneos. La biomasa media de las presas consumidas fue de 3,3 g, y el rango 0,3-5,0 g, los extremos representados también por *P. hispanicus* y *M. monspessulanus*. La biomasa relativa de las presas (relación entre los pesos de la presa y del depredador) fue en promedio también alta (0,21), aunque menos que la longitud relativa de las presas. Esto confirma que la culebra de cogulla occidental se alimenta fundamentalmente de presas de una cierta longitud, aunque su peso no va en paralelo con esa longitud, es decir, presas de cuerpo alargado. A partir de los casos en los que se pudo detectar la orientación de las presas en el interior del tubo digestivo, se dedujo que la mayoría son ingeridas a partir de la cabeza (95%) (Pleguezuelos et al., 1994).

En una población del norte de Marruecos el 26,5% de los ejemplares tenía algún resto de presa en el tubo digestivo; las presas consumidas, en orden de importancia fueron *Podarcis hispanica*, *Psammodromus algirus*, *Blanus tingitanus*, la talla media fue 71,3 mm LHC (rango 28-173 mm), y la biomasa media de las presas 2,9 g (rango 0,5-6,5 g) (Fahd, 2001). Hay algunas diferencias en la dieta con las poblaciones conespecíficas del norte de África. La población del Rif parece que muestra una dieta menos basada en anfisbenios, que incluye más saurios. Otras presas citadas en el resto de su área de distribución son *Trogonophis wiegmanni*, *Blanus mettetali*, *Anguis fragilis*, *Tarentola mauritanica*, *Agama impalearis*, *Chalcides mionecton*, *Lacerta tangitana*, *Mesalina olivieri*, *Acanthodactylus erythrurus*, casos de canibalismo, e insectos (Saint Girons, 1956; Bons y Bons, 1959; Bons, 1960, 1967; Bons y Saint Girons, 1963; Hiraldo, 1974; Vericad y Escarré, 1976; Ferrand de Almeida y Ferrand de Almeida, 1986; González de la Vega, 1988; Wade, 1988; Busack y McCoy, 1990; Schleich et al., 1996; Joger, 1999).

Se ha planteado la posibilidad de que poblaciones de este género en ambientes insulares (Isla de Lampedusa) sean las responsables de la desaparición de una especie (*Psammodromus algirus*) y la disminución del tamaño corporal en las poblaciones de otros saurios (Padoa-Schioppa y Massa, 2001).

Aparentemente, no hay variación ontogénica en el porcentaje de individuos con presa o en el tipo de presa consumida, pues la culebrilla ciega es la presa más consumida para los ejemplares de pequeño tamaño y para los de mayor tamaño. Al contrario de lo que ocurre en la mayoría de los colúbridos, no se encuentra relación positiva y significativa entre el tamaño de la culebra y el de las presas que ingiere. Este relación sí aparece cuando se compara la biomasa. No hay segregación sexual significativa en la dieta, tanto en la frecuencia de presas consumidas, tamaño o biomasa de las presas (Pleguezuelos et al., 1994; Fahd, 2001).

El bajo porcentaje de individuos con presa ha de estar relacionado con la caza al acecho que practica; la culebra de cogulla occidental difícilmente se encuentra al exterior, es sublapidícola, y probablemente espera la llegada de sus presas bajo las piedras que ocupa, bien presas epigeas (saurios), bien presas hipogeas (anfisbenios). La elevada proporción de presas minadoras o sublapidícolas (anfisbenios, escíncidos), podría ser sencillamente consecuencia de que son los reptiles que comparten hábitat con este ofidio. Localiza sus presas en base al olfato (obs. per.), al capturarlas las rodea con algunos anillos de su cuerpo, y busca activamente su cabeza para inocularle el veneno de sus colmillos posteriores (Pleguezuelos et al., 1994; Malkmus, 1996). Esta estrategia de manejo de las presas es común en ofidios con aparato inoculador de veneno y especialmente en aquellos que consumen presas de tamaño relativo elevado; ingerir una culebrilla ciega viva, un reptil con potente musculatura axial como adaptación a su vida minadora, podría ser peligroso para la culebra de cogulla occidental (Pleguezuelos et al., 1994; Pleguezuelos, 1998). Un ejemplar cautivo que capturó e inoculó el veneno en una culebrilla ciega, no comenzó a ingerirla hasta pasados 15 minutos, cuando el anfisbenio había relajado los anillos que rodeaban a la culebra de cogulla occidental (obs. per.). Malkmus (1996) sin embargo, no observó síntomas de envenenamiento sobre una culebrilla ciega de 160 mm de longitud total (LT) capturada por una culebra de cogulla occidental de 416 mm LT durante el proceso de captura y manejo de la presa que duró 70 minutos; aunque de la observación de las fotografías publicadas en ese artículo se deduce que el ofidio intenta colocar su presa en la parte posterior del maxilar, donde están los dientes inoculadores de veneno. La deglución en sí duró en este caso 25 minutos más. Más datos sobre el comportamiento depredatorio en Malkmus (1996, 1997) y Schwarzer (1997).

Reproducción

Los machos alcanzan la madurez sexual a los 240 mm de longitud hocico-cloaca (LHC), y las hembras a los 280 mm LHC. Estos tamaños representan el 50% de la longitud máxima en machos y el 70% en hembras (Pleguezuelos y Feriche, 1998). Estos datos son muy parecidos a los citados para una población conespecífica del norte de Marruecos (Fahd, 2001).

En relación al ciclo reproductor, en machos la recrudescencia testicular comienza a principios de mayo, con un máximo en el volumen testicular hacia finales de septiembre. El volumen testicular decrece abruptamente en octubre, y testículos de pequeño tamaño se observan durante otoño e invierno (Pleguezuelos y Feriche, 1998). En Marruecos la espermatogénesis se extiende desde abril a septiembre; al salir de la hibernación, hacia mediados de marzo, las vías genitales están llenas de espermatozoides, los túbulos seminíferos del testículo encierran pocos espermatoцитos tipo I, y el tejido intersticial está poco desarrollado; quince días más tarde los espermatoцитos de tipo II son ya numerosos en los túbulos seminíferos y el volumen del tejido intersticial ha crecido considerablemente; este aspecto del tejido intersticial se vuelve a encontrar a finales del mes de abril y es entonces cuando comienza la espermatogénesis (Bons, 1967). El segmento sexual del riñón mantiene un grosor apreciable y se muestra activo durante la mayor parte del año; no presenta más que un breve periodo de involución relativa, desde finales de junio hasta comienzos de julio (Saint Girons, 1963; ver también Fahd, 2001). Este ciclo espermatogénico se conoce como estival. El ciclo de las hembras es también estacional. La vitelogenénesis comienza hacia finales de marzo, a partir de folículos de 4 mm de diámetro, y la ovulación ocurre entre abril y mayo; se observan hembras en vitelogenénesis durante un largo periodo de tiempo (75 días; Pleguezuelos y Feriche, 1998; ver también Saint Girons, 1963; Bons, 1967; Bons y Saint Girons, 1982; Fahd, 2001). Anatomía e histología detallada del aparato urogenital en Gabe y Saint Girons (1965).

El ciclo espermatogénico de los machos les permite afrontar el periodo de celo pronto en el año, inmediatamente después de la invernada (Pleguezuelos y Feriche, 1998). Los machos estudiados en Marruecos, tenían los conductos deferentes llenos de espermatozoides a comienzos de primavera (Saint Girons, 1963; Bons y Saint Girons, 1982). En la naturaleza se observan cópulas desde el 15 de marzo y hasta el 15 de mayo (Schwarzer, 1997; Pleguezuelos y Feriche, 1998). En cautividad también se observan cópulas desde marzo (J.P. González de la Vega, com. per.). Durante éstas, el macho muerde en el cuello a la hembra (Schwarzer, 1997; obs. per.).

En la naturaleza se encuentran hembras portadoras de huevos oviductales entre comienzos de mayo y comienzos de julio, y en animales de colección se encuentran hembras con señales de haberse reproducido (oviductos distendidos) desde comienzos de julio. Se estima que la ovoposición ocurre durante junio y primeros días de julio (Pleguezuelos y Feriche, 1998; Fahd, 2001), y sucede entre 31-52 días después de la última cópula (González de la Vega, 1988). El número medio de huevos oviductales fue de 4,2 (rango 3-5), y aparentemente no hay correlación entre tamaño de puesta y tamaño de hembra, lo cual es esperable si consideramos el pequeño rango de tamaño al que se reproducen las hembras, su carácter fosorial, y su probable limitación en el acceso a los recursos tróficos (Pleguezuelos y Feriche, 1998). En la provincia de Alicante se citó una hembra con tres huevos oviductales (Escarré y Vericad, 1981), En el Rif (Marruecos) una hembra de 347 mm LHC portaba cuatro huevos oviductales, y en cautividad se han obtenido puestas de seis huevos (González de la Vega, 1988). Durante la época de vitelogenénesis, ovulación y gravidez, solo la mitad de las hembras con tamaño adecuado para ser maduras sexualmente portaban folículos en vitelogenénesis o huevos oviductales, por lo que se interpreta que la especie es de reproducción bienal. En las montañas del Rif (Marruecos) de tres hembras maduras sexualmente durante el periodo de reproducción, solo una portaba huevos (Fahd, 2001). Probablemente esta especie sublapidícola y minadora que caza al acecho, tenga un metabolismo bajo (Pleguezuelos et al., 1994), y dificultades en recuperar las reservas grasas para mantener una reproducción de periodicidad anual. Hasta ahora sería el colúbrido de menor tamaño que muestra reproducción bienal. Aparentemente no hay variación mensual en el nivel de cuerpos grasos abdominales en hembras maduras sexualmente, pero es probable que la situación verdadera esté enmascarada al considerar conjuntamente hembras que se reproducen con aquellas que no lo hacen (Pleguezuelos y Feriche, 1998). Los huevos miden 27,4-41,6 x 10,1-12,7 mm y son depositados en lugares húmedos y soleados, debajo de rocas, piedras, escombros y basuras, entre capas de vegetales en descomposición; bajo tierra si ésta es de textura arenosa (González de la Vega, 1988; Pfau, 1988).

En cautividad el tiempo de incubación es de 49-63 días (González de la Vega, 1988). Los primeros neonatos son observados en la naturaleza a partir de mediados de agosto y hasta finales de septiembre. El tamaño medio es de 146,5 mm LHC (rango 123-166 mm), y 2,0 g de peso (rango 1,4-2,5 g). Los neonatos son de tamaño relativo elevado, pues solo incrementan entre 1,6 y 1,9 (respectivamente para machos y hembras) su longitud para alcanzar la madurez sexual (Pleguezuelos y Feriche, 1998). Datos sobre reproducción en cautividad en González de la Vega (1988), Cehra (1992), y Vlcek (1992).

La relación de sexos secundaria de ejemplares atropellados y matados por la gente es de 1,9:1 favorable a los machos. La de ejemplares depositados en colecciones de 1,67:1 también favorable a machos; se supone que esta relación está sesgada porque probablemente los machos muestran más actividad epigea durante el celo y son más fáciles de capturar (Pleguezuelos, 1998).

Estrategias antidepredatorias

Frente a un depredador, y ante la imposibilidad de huir, sitúa la cabeza entre los anillos del cuerpo, incluso la esconde bajo el cuerpo, y baja el hocico para resaltar la ornamentación de la cabeza o del cuello; también puede adquirir la posición defensiva de los vipéridos, con cierto ensanchamiento de la cabeza por separación de los extremos posteriores de los huesos cuadrados, el cuerpo en disposición de un muelle, listo para impulsar la cabeza, y la realización de bufidos (Malkmus, 1983, 1996; ver también Bruno y Maugueri, 1990). Cuando es manejada muerde insistentemente, aunque su mordedura no es peligrosa para el hombre por la posición retrasada de los colmillos inoculadores de veneno y su pequeño tamaño (Pleguezuelos, 1998); gira continuamente sobre su eje, expelle el contenido nauseabundo de sus glándulas cloacales, y a veces defeca (Dimpker, 1993; Malkmus, 1996)

Depredadores

Entre los reptiles se ha citado *Malpolon monspessulanus* (0,6% de las presas en el SW ibérico; Díaz-Paniagua, 1976). Puede practicar el canibalismo, al menos en cautividad (González de la Vega, 1988; Wade, 1988). Entre las aves *Milvus milvus* (0,6% de las presas en Extremadura; Garzón, 1973). Entre los mamíferos *Herpestes ichneumon* (0,1% de las presas en el suroeste ibérico; Delibes et al., 1984).

Parásitos

Se ha aislado *Salmonella enterica* del serotipo *diarizonae* en cultivos a partir de heces de un individuo procedente del centro de la Península Ibérica (Briones et al., 2004). Se ha logrado experimentalmente infección exitosa con el coccidio *Sarcocystis podarcicolubrids* (Protista, Esporozoo) (Odening, 1998).

Actividad

En el sureste ibérico se pueden observar ejemplares todos los meses del año, aunque lo normal es que las últimas observaciones otoñales se realicen en la primera quincena de noviembre, y las primeras primaverales a comienzos de marzo. Se aprecia un pico en la actividad anual en los meses de marzo a junio, y leve latencia estival. En primavera, el número

de machos observados en la naturaleza es significativamente superior al de hembras (Feriche, 1998). En Portugal el máximo de actividad se detecta entre mayo y julio (Crespo, 1973). En Extremadura la latencia estival parece muy marcada (F. Hueso, com. per.).

Tradicionalmente ha sido considerada una especie nocturna (Saint Girons, 1956; Steward, 1971; Cheylan, 1986; Wade, 1988; Schleich et al., 1996). Sin embargo la especie está activa durante el día en sus refugios. En ejemplares procedentes de Marruecos se han detectado conos en la retina, lo cual indica adaptación a la visión diurna (Rasmussen, 1985; Wade, 1988). Parece que solo abandona sus refugios durante el crepúsculo o la noche (Franco et al., 1980; Busack y McCoy, 1990; Pleguezuelos, 1998; Pleguezuelos et al., 1994; Malkmus, 2004), por lo cual se le ha asignado un ritmo de actividad nocturno. En terrario mantenido al aire libre, la especie abandonaba el refugio normalmente entre las 18.00 y las 19.00 h (hora solar), excepto los días de lluvia, cuando podía abandonarlo a las 15.00 h (Malkmus, 1997). A primeras horas de la mañana o en días nublados, también se puede ver al exterior (González de la Vega, 1988). Más detalles en Hediger (1935), Joger (1999).

Malkmus (1997), registra una muda el 15 de mayo en el SW de Portugal.

Termoregulación

No hay datos concretos. Por sus hábitos ha de ser una especie tigmoterma. En Portugal Malkmus (2004) la encuentra más frecuentemente en zonas de esquistos, e interpreta que en estos ambientes encuentra rocas oscuras, de diferentes grosores, adecuadas para que la especie termoregule. En un terrario al aire libre, abandona el refugio cuando la temperatura del substrato oscila entre los 15-20° C, excepto en días de lluvia, que lo hace cuando la temperatura del exterior llega a 24° C (Malkmus, 1997). En animales en libertad se ha registrado cópula a 20° C de temperatura del substrato (Malkmus, 1997).

Dominio vital

Para el norte de Africa, Saint Girons (1956) supone que no ha de ser superior a 100 m².

Bibliografía

Bailón, S. (1991). *Amphibiens et reptiles du Pliocène et du Quaternaire de France et d'Espagne: mise en place et évolution des faunes*. Thèse. Doc. Univ. de Paris VII, Paris.

Bailón, S. (2000). Amphibiens et reptiles du Pliocène terminal d'Ahl al Ouglam (Casablanca, Maroc). *Geodiversitas*, 22(4): 539-558.

Barroso, C., Bailón, S. (2003). 19. Los anfibios y los reptiles del Pleistoceno Superior de la Cueva del Boquete de Zafarraya (Málaga, España). En: *El Plioceno Superior de la Cueva del Boquete de Zafarraya*, C. Barroso (Ed.). Arqueología, Monografías (2003): 267-278.

Belbeze, J. (1966). Quelques observations sur la morphologie des spermatozoides d'ophidiens. *Bull. Soc. Sc. Nat. Tunis.*, 9-10: 45-47.

Bogert, C.M. (1940). Herpetological results of the Vernay Angola Expedition. With notes on African reptiles in other collections. Part. 1. Snakes, including an arrangement of African Colubridae. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 77: 1-107.

- Bons, J. (1960). Aperçu sur le peuplement herpétologique du Maroc Orientale. *Bull. Soc. Sc. Nat. Phys. Maroc*, 40: 53-75.
- Bons, J. (1967). *Recherches sur la Biogéographie et la Biologie des Amphibiens et Reptiles du Maroc*. Thèse doctorale. Univ. Montpellier, Francia.
- Bons, J. (1973). Herpétologie marocaine. 2. Origines, évolution et particularités du peuplement herpétologique du Maroc. *Bull. Soc. Sc. Nat. Phys. Maroc*, 53(1/2): 63-110.
- Bons, J., Bons, N. (1959). Sur la faune herpétologique des Doukkala. *Bull. Soc. Sc. Nat. Phys. Maroc*, 39(2): 117-128.
- Bons, J., Geniez, Ph. (1996). *Anfibios y Reptiles de Marruecos (incluido Sahara Occidental)*. Atlas biogeográfico. A.H.E., Barcelona.
- Bons, J., Saint-Girons, H. (1963). Ecologie et cycle sexuel des amphisbeniens du Maroc. *Bull. Soc. Sc. Nat. Phys. Maroc*, 43: 117-170.
- Bons, J., Saint-Girons, H. (1982). Le cycle sexuel des reptiles males au Maroc et ses rapports avec la repartition géographique et le climat. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 107: 71-86.
- Boulenger, G.A. (1896). *Catalogue of the Snakes in the British Museum (Natural History)*. Vol. III. *Colubridae (Opisthoglyphae and Proteroglyphae), Amblycephalidae, and Viperidae*. Trustees of the British Museum (Natural History). London.
- Boulenger, G.A. (1913). *The snakes of Europe*. Methuen and Co. London.
- Briones, V., Téllez, S., Goyache, J., Ballesteros, C., Lanzarot, M. P., Domínguez, L., Fernández-Garayzábal, J.F. (2004). *Salmonella* diversity associated with wild reptiles and amphibians in Spain. *Envir. Microb.*, 6(8): 868-871.
- Bruno, S., Maugueri, S. (1990). *Serpenti d'Italia e d'Europa*. Mondadori, Milán.
- Busack, S.D. (1977). Zoogeography of amphibians and reptiles in Cádiz province, Spain. *Ann. Carneg. Mus.*, 47: 285-316.
- Busack, S.D., McCoy, C.J. (1990). Distribution, variation and biology of *Macroprotodon cucullatus* (Reptilia, Colubridae, Boiginae). *Ann. Carneg. Mus.*, 59(4): 261-285.
- Busack, S.D., Jaksic, F.M. (1982). Ecological and historical correlates of Iberian herpetofaunal diversity; an analysis at regional and local levels. *J. Biogeogr.*, 9: 289-302.
- Busack, S. D., Lawson, R. (2008). Morphological, mitochondrial DNA and allozyme evolution in representative amphibians and reptiles inhabiting each side of the Strait of Gibraltar. *Biological Journal of the Linnean Society*, 94 (3): 445-461.
- Carranza, S., Arnold, E.N., Wade, E., Fahd, S. (2005). Phylogeography of the false smooth snakes, *Macroprotodon* (Serpentes, Colubridae): mitochondrial DNA sequences show European populations arrived recently from Northwest Africa. *Mol. Phylogen. Evol.*, 33(3): 523-532.
- Cehra, V. (1992). Breeding of the smooth snake *Macroprotodon cucullatus*. *Ziva*, 40(5): 225-226.

- Cheyran, M. (1986). Mise en évidence d'une activité nocturne chez le serpent méditerranéen *Elaphe scalaris* (Ophidia, Colubridae). *Amph.-Rep.*, 7: 181-186.
- Corti, C, Luiselli, L. (2001). *Macroprotodon cucullatus* on Lampedusa island (Mediterranean Sea): Notes on its natural history, morphometrics, and conservation. *Amph.-Rep.*, 22(1): 129-134.
- Crespo, E.G. (1973). Sobre a distribuição e ecologia da herpetofauna portuguesa. *Arqu. Mus. Bocage*, (2ª ser.), 4(11): 247-260.
- Delibes, M., Aymerich, M., Cuesta, L. (1984). Feeding habits of the egyptian mongoose or ichneumon in Spain. *Acta Theriol.*, 29(16): 205-218.
- Díaz-Paniagua, C. (1976). Alimentación de la culebra bastarda (*Malpolon monspessulanus*; Ophidia, Colubridae) en el S.O. de España. *Doñana, Acta Vert.*, 3(2): 113-127.
- Dicenta, F., Hernández, V., Robledano, F. (1989). Contribución al atlas herpetológico de la región de Murcia. *Treb. Soc. Cat. Ict. Herpetol.*, 1989: 44-62
- Dimpker, S. (1993). Erstnachweis von *Macroprotodon cucullatus* für die Umgebung von Sagres, SW-Portugal. *Salamandra*, 29(2): 146-148.
- Domergue, C.A. (1955). Observations sur le pénis des serpents d'Afrique du Nord et quelque espèces d'Afrique Occidentale. *Bull. Soc. Sc. Nat. Tunis.*, 8: 65-80.
- Duméril A.M.C., Bibron G. 1854. *Erpétologie Générale, ou histoire naturelle complète des Reptiles*. Vol. 7, 2 parties. Roret. Paris.
- Escarré, A., Vericad, J.R. (1981). Fauna alicantina. I. Saurios y ofidios. Cuadernos de la fauna alicantina. *Pub. Inst. Est. Alic.*, ser. II, 15: 1-101.
- Fahd, S. (2001). *Biogéographie, Morphologie et Ecologie des ofidiens du Rif (Nord du Maroc)*. Tes. Doc., Univ. Abdelmalek Essaadi, Tetuan, Marruecos.
- Fahd, S., Pleguezuelos, J. M. (2001). Los reptiles del Rif (Norte de Marruecos), II: anfisbenios, ofidios. Comentarios sobre la biogeografía del grupo. *Rev. Esp. Herpetol.*, 15: 13-36.
- Falcón, J.M. (1982). *Los Anfibios y Reptiles de Aragón*. Librería General, Zaragoza.
- Feriche, M. (1998). *Ecología de la reproducción en colúbridos del sureste de la Península Ibérica*. Tesis Doctoral, Univ. Granada, Granada.
- Feriche, M., Pleguezuelos, J. M., Cerro, A. (1993). Sexual dimorphism and sexing of mediterranean Colubrids based on external characteristics. *J. Herpet.*, 27(4): 357-362.
- Fernández-Cardenete, J. R., Pérez-Contreras, J., Pizarro M. (2000). *Macroprotodon cucullatus* (Culebra de Cogulla), nueva cita en Almería. *Bol. Asoc. Herpet. Esp.*, 11(2): 66-67.
- Ferrand de Almeida, N. (2008). *Macroprotodon cucullatus* (Geoffroy Saint-Hilaire, 1827). Pp. 174-175. En: Loureiro, A., Ferrand de Almeida, N., Carretero, M. A., Paulo, O. S. (Eds.). *Atlas dos Anfíbios e Répteis de Portugal*. Instituto da Conservação da Natureza e da Biodiversidade, Lisboa. 257 pp.

- Ferrand de Almeida, N.F., Ferrand de Almeida, F.F. (1986). On the occurrence and feeding habits of the false smooth snake *Macroprotodon cucullatus* (Geoffroy, 1827) in Portugal (Serpentes: Colubridae). *Amph.-Rep.*, 7: 75-81.
- Franco, A., Mellado, J., Amores, F. (1980). Observaciones sobre actividad nocturna de reptiles en la España mediterránea occidental. *Doñana, Acta Vert.*, 7(2): 261-262.
- Gabe, M., Saint Girons, H. (1965). Contribution à la morphologie comparée du cloaque et des glandes épidermiques de la region cloacale chez les Lépidosauriens. *Mém. Mus. Nation. Hist. Nat. Paris*, (A) 33: 149-292.
- Galindo, A. J., Bustamante, P. (2004). Nuevos datos sobre *Macroprotodon cucullatus* en el sector oriental de los Montes de Toledo (Toledo y Ciudad Real). *Boletín de la Asociación Herpetológica Española*, 15 (1): 7-11.
- García-París, M., Martín, C., Dorda, J., Esteban, M. (1989). Atlas provisional de los anfibios y reptiles de Madrid. *Rev. Esp. Herpet.*, 3(2): 237-257.
- Garzón, J. (1973). Contribución al estudio del estatus, alimentación y reproducción de las Falconiformes en España Central. *Ardeola*, 19: 279- 330.
- Geoffroy Saint-Hilaire, E.C.T. (1827). *Description des Reptiles qui se trouvent en Egypte*, Pp. 115-184. En: Histoire Naturelle, Tome I (Volume 8), Description de l'Égypte, ou, recueil de observations et des recherches en Égypte. Commission des sciences et arts d'Égypt, Paris.
- Gisbert, J., García-Perea, R. (1986). Nuevas citas para la distribución de *Macroprotodon cucullatus* (Geoffroy, 1827) en la Península Ibérica. *Rev. Esp. Herpet.*, 1: 175-186.
- González, D. (1991). Snakebite problems in Europe. Pp. 687-751. En: Tu, A.T. (Ed.). *Handbook of Natural Toxins*. Marcel Dekker, New York.
- González de la Vega, J.P. (1988). *Anfibios y Reptiles de la provincia de Huelva*. Ertisa, Huelva.
- Guichenot, A. (1850). *Histoire naturelle des reptiles et des poissons*. Pt. E. En: Exploration scientifique de l'Algerie pendant les années 1840, 1841, 1842. Zoologie. Bibliothèque Française, Paris.
- Günther, A. (1862). On new species of snakes in the collection of the British Museum. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, ser. 3, 9; 52-59.
- Hediguer, H. (1935). Herpetologische Beobachtungen in Marokko. *Verh. Naturf. Ges. Basel*, 46: 1-49.
- Hirald, F. (1974). *Macroprotodon cucullatus* comiendo *Blanus cinereus*. *Doñana, Act. Vert.*, 1(1): 53.
- Jaén, M.J., Sanchiz, F.B. (1985). Fossil snakes from the Pliocene of Layna, central Spain. *Abstracts of the European Herpetological Meeting*, Prague: 72.
- Joger, U. (1999). *Macroprotodon cucullatus* (Geoffroy, 1809)- Kapuzennater. Pp. 645-659. En: Böhme, W. (Ed.), *Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas*, Bd3/IIA: Schlangen. Aula-Verlag, Wiesbaden.
- Joger, U., Sá-Sousa, P. (2006). *Macroprotodon brevis*. En: IUCN 2007. *2007 IUCN Red List of Threatened Species*. <www.iucnredlist.org>.

Joger, U., Sá-Sousa, P., Martínez-Solano, I. (2009). *Macroprotodon brevis*. En: *IUCN Red List of Threatened Species*. Version 2009.2. <www.iucnredlist.org>.

Lanza, B., Bruzzone, C.L. (1960). Amphibia Reptilia. En: *Biogeographa delle Isole Pelagie*. Zavattari, E. (Ed.). *Rend. R. Accad. Naz. Lincei*, 40(11): 306-328.

López-García, C., Calero, Y. (2003). Presencia de *Macroprotodon cucullatus* en la cuenca del río Tamuja y propuesta de ampliación de los límites del Área de Importancia Herpetológica "Alrededores del Río Tamuja". *Bol. Assoc. Herpetol. Esp.*, 14(1/2): 7-8.

Malkmus, R. (1982). Beitrag zur Verbreitung der Amphibien und Reptilien in Portugal. *Salamandra*, 18(3/4): 218-299.

Malkmus, R. (1983). Einige Daten zur Verbreitung und zum Verhalten von *Macroprotodon cucullatus* Geoffroy (1827) in Portugal. *Herpetofauna*, 5: 32-34.

Malkmus, R. (1991). Pholidoseabweichung bei *Macroprotodon cucullatus* in Süd Portugal. *Amph.-Rep.*, 12: 213-214.

Malkmus, R. (1991). Zur Biotopwahl von *Macroprotodon cucullatus* (Geoffroy, 1827) in Portugal. *Salamandra*, 27(3): 216-218.

Malkmus, R. (1992). *Macroprotodon cucullatus* in Nord-Portugal. *Amph.-Rep.*, 13: 417-419.

Malkmus, R. (1996). Kapuzennatter *Macroprotodon cucullatus* (Geoffroy St. Hilaire, 1827) verschlingt Netzwühle *Blanus cinereus* (Vandelli, 1797). *Sauria*, 18(3): 31-34.

Malkmus, R. (1996). Abwehrverhalten der Kapuzennatter *Macroprotodon cucullatus* (Geoffroy, 1827) (Squamata: Serpentes: Colubridae). *Herpetozoa*, 9 (1-2): 87-89.

Malkmus R. (1997). Melanocephalie bei der Iberischen Kapuzennatter *Macroprotodon cucullatus ibericus* Busack & McCoy, 1990. *Sauria*, 19(3): 37-38.

Malkmus, R. (1997). Freilandbeobachtungen an der Kapuzennatter, *Macroprotodon cullatus ibericus* Busack & McCoy, 1990 in Südwest-Portugal. *Herpetozoa*, 10(1/2): 13-21.

Malkmus, R. (1997). Die Verbreitung der Amphibien und Reptilien in der Serra de Sao Mamede, Portugal. *Zeitschri für Feldherpetologie*, 4: 63-92.

Malkmus, R. (2004). *Amphibians and Reptiles of Portugal, -Madeira and the Azores-Archipielago*. A.R.G. Ganter Verlag, Rugell.

Malkmus, R. (1997). Slangen van Portugal (6): de Mutsslang (*Macroprotodon cucullatus ibericus*). *Lacerta*, 55(4): 170-173.

Malkmus, R. (1997). Melanocephalie bei der Iberischen Kapuzennatter *Macroprotodon cucullatus ibericus* Busack & McCoy, 1990. *Sauria*, 19(3): 37-38.

Malkmus, R., Sauer, H. (1997). Bemerkungen zur Verbreitung von *Macroprotodon cucullatus ibericus* Busack & McCoy, 1990 in Portugal nördlich des Rio Tejo. *Herpetozoa*, 10 (3/4): 157-161.

Marx, H., Rabb, G.B. (1972). Phyletic analysis of fifty characters of avanced snakes. *Fieldiana: Zool.*, 63: 1-321.

Mertens, R., Wermuth, H. (1960). *Die Amphibien und Reptilien Europas*. W. Kramer. Frankfurt am Main.

Mosauer, W., Wallis, K. (1927). *Macroprotodon cucullatus* Geoffr. Subspecies nova *melanocephala* und *Tropidonotus (Natrix) viperinus* Latr. Aberratio nova Nigra, zwei schlangen-funde aus Tunisien. *Zool. Anz.* 72: 305-310.

Nagy, Z.T., Lawson, R., Joger, U., Wink, M. (2003). Molecular systematics of racers, whipsnakes and relatives (Reptilia: Colubridae) using mitochondrial and nuclear markers. *J. Zool. Syst. Evol. Research*, 42: 223-233.

Odening, K. (1998). The present state of species-systematics in *Sarcocystis* Lankester, 1882 (Protista, Sporozoa, Coccidia). *System. Paras.*, 41: 209-233.

Padoa-Scioppa, E., Massa, R. (2001). Possibile effetto della predazione di ofidi sull'abbondanza e sulla taglia media dei sauri di Lampedusa. *Nat. Sicil.*, s.IV, 25 (Suppl.): 99-110.

Palacios, L., Planas, J., Palaus, J. (1972). Valores hemáticos en varias especies de colúbridos (Serpentes). *Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat. (Biol.)*, 70: 137-151.

Pasteur, G., Bons, J. (1960). Catalogue des Reptiles actuels du Maroc (révision des formes d'Afrique, d'Europe et d'Asie). *Trav. Ins. Sc. Chér., Rabat, Sér. Zool.*, 21: 1-132.

Pfau, J. (1988). Beitrag zur Verbreitung der Herpetofauna in der Niederalgarve (Portugal). *Salamandra* 24(4): 258-275.

Pleguezuelos, J. M. (1998). *Macroprotodon cucullatus* (Geoffroy de Saint-Hilaire, 1827). En: *Fauna Ibérica*, vol. 10. M.A. Ramos et al. (Eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales. C.S.I.C. Madrid: 428-439.

Pleguezuelos, J.M., Feriche, M. (1998). Reproductive biology of the secretive Mediterranean colubrid *Macroprotodon cucullatus* in the Southern Iberian Peninsula. *Herpetol. J.*, 8: 195-200.

Pleguezuelos, J. M., Fernández-Cardenete, J. R. (2002). *Macroprotodon cucullatus* (Geoffroy Saint-Hilaire, 1827). Pp. 286-288. En: Pleguezuelos, J. M., Márquez, R., Lizana, M. (Eds.). *Atlas y Libro Rojo de los Anfibios y Reptiles de España*. Dirección General de Conservación de la Naturaleza – Asociación Herpetológica Española. Madrid.

Pleguezuelos, J. M., Fernández-Cardenete, J. R. (2004). *Macroprotodon cucullatus* (Geoffroy Saint-Hilaire, 1827). Culebra de cogulla. Pp. 287-289. En: Pleguezuelos, J. M., Márquez, R., Lizana, M. (Eds.). *Atlas y Libro Rojo de los Anfibios y Reptiles de España*. Tercera impresión. Dirección General de Conservación de la Naturaleza – Asociación Herpetológica Española. Madrid. 587 pp.

Pleguezuelos, J. M., Honrubia, S., Castillo, S. (1994). Diet of the False Smooth Snake, *Macroprotodon cucullatus* (Serpentes, Colubridae) in the Western Mediterranean area. *Herpetol. J.*, 4: 98-105.

Pleguezuelos, J.M., Moreno, M. (1990). *Atlas herpetológico de la provincia de Jaén*. Agencia del Medio Ambiente, Junta de Andalucía, Sevilla.

Pollo, C.J., Velasco, J.C., González-Sánchez, N. (1990). Los ofidios de la provincia de Zamora. *Boletín Informativo*, 8: 26-28.

- Rasmussen, J.B. (1975). Geographical variation, including an evolutionary trend, in *Psammodynastes pulverulentus* (Boie, 1827) (Boiginae, Homalopsidae, Serpentes). *Vidensk. Medd. Dan. Natur. For. Kjob.*, 138: 39-64.
- Rasmussen, J.B. (1979). A intergeneric analysis of some boigine snakes -Bogert's (1940) group XIII and XIV (Boiginae, Serpentes). *Vid. Medd. Dansk Natur. For. Kjob.*, 141: 97-155.
- Rasmussen, J.B. (1985). A reevaluation of the systematics of the African rear-fanged snakes of Bogert's groups, XIII-XVI, including a discussion of some evolutionary trends within Caenophidia. *Proceedings of the International Symposium on African Vertebrates. Systematics, Phylogeny and Evolutionary Ecology*. Schuchmann, K.L. (ed.). Museum Alexander König. Bonn: 531-548.
- Saint Girons, H. (1956). Les serpents du Maroc. *Var. Sci. Rec. Soc. Sci. Nat. Phys. Maroc*, 8: 1-29.
- Saint Girons, H. (1963). Spermatogènèse et évolution cyclique des caractères sexuels secondaires chez les squamata. *Ann. Soc. Nat. Zool.*, 5: 461-478.
- Saint-Girons, M.-C., Saint-Girons, H. (1969). Contribution à la morphologie comparée des érythrocytes chez les reptiles. *Br. J. Herpet.*, 4(4): 67-82.
- Santos, X., Brito, J. C., Pleguezuelos, J. M., Llorente, G. A. (2007). Comparing Filippi and Luiselli's (2000) method with a cartographic approach to assess the conservation status of secretive species: the case of the Iberian snake-fauna. *Amphibia-Reptilia*, 28 (1): 17-23.
- Schleich, H.H., Kästle, W., Kabisch, K. (1996). *Amphibians and Reptiles of North Africa*. Koeltz Scientific Books, Koenigstein.
- Segura, C., Feriche, M., Pleguezuelos, J. M., Santos, X. (2007). Specialist and generalist species in habitat use: implications for conservation assessment in snakes. *Journal of Natural History*, 41: 41-44.
- Schreiber, E. (1912). *Herpetologia Europaea. Eine systematische Bearbeitung der Amphibien und Reptilien welche bisher in Europa aufgefunden sind*. Fischer. Jena.
- Schwarzer, U. (1997). Freilandbeobachtungen an der Kapuzennater, *Macroprotodon cucullatus ibericus* Busack & McCoy, 1990 in Südwest-Portugal. *Herpetozoa*, 10(1/2): 13-21.
- Steward, J.W., 1971. *The Snakes of Europe*. David & Charles Newton. Abbot.
- Szyndlar, Z. (1988). Two new extinct species of the genera *Malpolon* and *Vipera* (Reptilia, Serpentes) from the Pliocene of Layna (Spain). *Act. Zool. Cracov.*, 31(27): 687-706.
- Underwood, G. (1967). *A Contribution to the Classification of Snakes*. Trustees of the British Museum (Natural History), London.
- Vasconcelos, R., Harris, D. J. (2006). Phylogeography of *Macroprotodon*: mtDNA sequences from Portugal confirm European populations arrived recently from NW Africa. *Herpetozoa*, 19 (1-2): 77-81.
- Vericad, J.R., Escarré, A. (1976). Datos de alimentación de ofidios en el Levante sur ibérico. *Mediterránea*, 1: 5-33.
- Vidal, N., Hedges, S.B. (2002). Higher-level relationships of caenophidian snakes inferred from four nuclear and mitochondrial genes. *C. R. Biologies*, 325: 987-995.

Pleguezuelos, J. M. (2009). Culebra de cogulla occidental – *Macroprotodon cucullatus*. En: Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles. Salvador, A., Marco, A. (Eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid. <http://www.vertebradosibericos.org/>

Vlcek, P. (1992). The smallest member of the subfamily Boiginae in Europe. *Ak. Terar., Prague*, 35(11): 26-28.

Wade, E. (1988). Intraspecific variation in the colubrid snake genus *Macroprotodon*. *Herpetol. J.*, 12: 237-245.

Wade, E. (2001). Review of the False Smooth snake genus *Macroprotodon* (Serpentes, Colubridae) in Algeria with a description of a new species. *Bull. Nat. Hist. Mus. Lond. (Zool.)*, 67(1): 85-107.

Revisiones: 20-12-2006; 27-08-2008; 18-11-2009