

Culebra viperina – *Natrix maura* (Linnaeus, 1758)

Xavier Santos

Departamento de Biología Animal y Ecología, Facultad de Ciencias
Universidad de Granada

Versión 20-11-2009

Versiones anteriores: 16-03-2004; 16-01-2006; 20-12-2006; 2-09-2008



© Iñigo Martínez-Solano.

Origen y evolución

Un análisis basado en ADN mitocondrial señala que *Natrix maura* es la especie basal del grupo formado por *N. maura*, *N. natrix* y *N. tessellata* y que divergió del ancestro de estas tres especies hace unos 13-22 millones de años. Las tres especies se habrían formado entre principios del Mioceno y finales del Oligoceno (Guicking et al., 2006).¹

Descripción

La culebra viperina es una serpiente de tamaño medio y apariencia poco esbelta, sobre todo en los ejemplares adultos. La cola es corta y representa aproximadamente una quinta parte de la longitud total aunque existen notables diferencias entre ambos sexos en este carácter. Uno de los rasgos más distintivos de este ofidio es su cabeza, muy ensanchada en comparación a otros colúbridos ibéricos, y bien delimitada respecto al resto del cuerpo. Además, la culebra viperina puede aumentar dicho rasgo cuando es amenazada en un claro ejemplo de mimetismo batesiano.

Existen pequeñas diferencias geográficas en la longitud total máxima alcanzada. De norte a sur de la Península Ibérica, los valores para machos y hembras respectivamente son los siguientes: 675 y 780 mm en Asturias (Braña, 1998); 645 y 870 mm en Galicia (Galán y Fernández-Arias, 1993); 558 y 666 mm en el Delta del Ebro (Santos, datos no publicados); 715 y 910 mm en el río Matarranya; 630 y 719 mm en el río Valvanera, Salamanca (Jaén, 1988); 605 y 870 mm en Granada (Feriche, 1998; Pleguezuelos y Feriche, 2003), 635 y 865 mm en Huelva (González de la Vega, 1988). De estos datos no se desprende ningún patrón latitudinal en la longitud total máxima, aunque los registros son mayores para los ejemplares observados en el Rif, Marruecos (929 mm de longitud total en una hembra, Fahd, 2001), dato que parece confirmar mayores tallas para las poblaciones africanas (Schätti, 1982; Saint Girons, 1956).

En la cabeza hay nueve grandes placas en el píleo. Existen dos escamas preoculares y dos postoculares, aunque no es raro observar cierta variación en este carácter. Por ejemplo, en el sur peninsular es frecuente ver ejemplares con una sola escama preocular (Escarré y Vericad, 1981) que llegan a representar el 28% de los animales en Andalucía oriental (Pleguezuelos et al., 1986), y en África este parece ser el carácter más frecuente (Schätti, 1982) o casi único en el Rif (94%, Fahd, 2001). En general se observan 7 escamas supralabiales (rango entre 6 y 9) de las cuales la 3ª y 4ª generalmente contactan con el ojo, y 9 escamas infralabiales (rango entre 8 y 11).

El número de escamas ventrales y subcaudales muestra diferencias entre ambos sexos siempre a favor de los machos. En el Delta del Ebro, el número medio de ventrales es de 150,9 y 148,6 para machos y hembras respectivamente (Santos, datos no publicados), mientras que en Andalucía oriental es de 152,1 y 150,2 (Feriche et al., 1993). En general estos valores son inferiores a los observados en el Rif (154,7 y 154,2) y siguen la pauta observada en la talla corporal, en el sentido de menores valores en los ejemplares peninsulares. El número de escamas subcaudales destaca por ser claramente dimórfico. Por ejemplo en el Delta del Ebro 59,5 en machos y 49,0 en hembras (Santos, datos no publicados), y en Andalucía Oriental, 63,6 en machos y 52,9 en hembras (Feriche et al., 1993). Los valores del Rif son superiores a los observados en las poblaciones peninsulares (65,2 en machos y 55,1 en hembras, Fahd 2001). Todo ello avala el estudio geográfico de Schätti (1982) que ya dibujaba una tendencia al aumento del número de subcaudales en ambos sexos en las poblaciones más meridionales.

Las escamas dorsales están fuertemente carenadas, a excepción de las hileras más cercanas a las escamas ventrales. En la Península, este carácter sumamente útil en la clasificación de mudas parcialmente rasgadas (p. e. sin cabeza), solamente es compartido por las dos especies del género *Natrix* y las tres especies del género *Vipera*. La culebra viperina posee en general 21 hileras de dorsales aunque esporádicamente se observan ejemplares con 19 y 22 hileras. En el extremo septentrional de su distribución, Schätti (1982) apreció un número menor de dorsales que en regiones más al sur.

El aspecto más destacable del diseño corporal es la presencia de una amplia banda oscura que se prolonga en forma de zig zag desde la parte posterior de la cabeza hasta la cola en posición mediodorsal. Sobre este patrón general se observan diversas variantes que incluyen manchas romboidales conectadas entre sí o no, o simplemente barras transversales. Estas

variantes pueden en ocasiones observarse en distintas zonas del dorso de un mismo ejemplar. Un patrón de diseño alternativo consiste en la presencia de dos líneas longitudinales y paralelas, de colores claros, que se extienden en posición dorsal siguiendo un recorrido parecido al de la banda en zig zag. Aunque este diseño rayado, también llamado "bilineado" puede sustituir al zig zag, no es infrecuente observar ejemplares con ambos diseños superpuestos. La proporción de ejemplares con el diseño rayado es geográficamente muy desigual. En el río Valvanera (Salamanca) la proporción de ejemplares rayados es mínima (1/212, Jaén 1988), hecho que revela la escasez de este diseño en las poblaciones atlánticas (Malkmus, 1996). De un total de 4.000 ejemplares observados en Portugal entre 1976 y 2002, solamente 14 tenían el diseño rayado y siempre en las provincias del sur y el este (Malkmus, 2003). Estos resultados indican que la frecuencia es muy baja en el norte de Portugal y va aumentando hacia el sur aunque sin llegar a representar el 50% de las observaciones (Brito, com. pers.). En cuanto a la vertiente mediterránea, es frecuente en el Delta del Ebro (42% de ejemplares adultos, datos no publicados), aunque muy infrecuente en el río Matarranya situado sólo a 80 km (Santos, obs. pers.). Algo parecido ocurre en la provincia de Granada donde la proporción no supera el 10% aunque en algunas poblaciones como las turberas del Padul, la mayoría de ejemplares muestra este diseño (Pleguezuelos y Feriche, 2003). Estos ejemplos indican que poblaciones muy cercanas presentan frecuencias muy dispares. Schätti (1982) ha señalado que la forma rayada quedaba restringida a las poblaciones costeras, pero con mayores frecuencias hacia el sur de la Península Ibérica. Sin embargo, la existencia de poblaciones muy próximas con frecuencias muy dispares dibuja un panorama más complejo que aun no ha sido estudiado en profundidad. Parecidas conclusiones han sido descritas por Duguy y Saint Girons (1993) en Francia, donde la forma rayada pasa del 33% al 10% en poblaciones próximas. La forma rayada es más frecuente en ejemplares adultos que en inmaduros (en el Delta 42% y 27% respectivamente, Santos, datos no publicados), hecho que refuerza informaciones antiguas que destacaban la aparición del diseño rayado a partir de la primera muda (Golder, com. pers. en Schätti, 1982). Duguy y Saint Girons (1993) concluyen en relación a esta observación, que la coloración rayada se establece progresivamente durante el crecimiento.

Otro rasgo característico del diseño corporal de la culebra viperina es la presencia de manchas laterales de coloración oscura con el centro más claro (blanco o amarillo) que se alternan con los entrantes del zig zag. En la cabeza, destaca la presencia de dos manchas, en ocasiones unidas sobre las placas parietales en forma de V invertida. Además, las escamas supra e infralabiales son claras con los bordes de contacto entre ellas más oscuros.



Figura 1. Ejemplares del delta del Ebro. © Xavier Santos.

La coloración de fondo es variable aunque destacan los tonos verdosos, pardos y oliváceos (Fig. 1). También se pueden ver animales con tonalidades rojizas (extendiéndose sobretudo al vientre) o menos llamativos en un tono gris. El vientre es generalmente gris claro o amarillento, en ocasiones rojizo o anaranjado, pero siempre con manchas oscuras en forma de diseño ajedrezado. Esta disposición, altamente variable, permite identificar individualmente a los ejemplares tras un reconocimiento fotográfico y ha sido sumamente útil en estimas de densidades poblacionales mediante marcado y recaptura (Hailey y Davies, 1985). Un método más sencillo aplicado con éxito en el Delta del Ebro consiste en conocer la posición de las escamas que no poseen manchas cuadrangulares (Santos, datos no publicados) y que, como el anterior, también resulta altamente variable.

Se han descrito casos de albinismo (Pérez y Collado, 1975; Rollinat, 1934) y también de melanismo (Angel, 1946; Naulleau, 1978; Galán, 2003), además de diversas malformaciones como un caso de ciclopismo (Bosch y Musters, 1987) y otros dos de bicefalia (Blanc, 1979; Sánchez-García y Martínez-Silvestre, 1999).

Los hemipenes son ligeramente bilobulados, cubiertos en gran parte de su superficie por pequeñas espinas, que solamente en su base adquieren un tamaño mayor. Ver dibujos de hemipenes en Schätti (1982; 1999) y Schleich et al. (1996).

Las células de la culebra viperina poseen 17 parejas de cromosomas, incluyendo cromosomas de gran tamaño y también microcromosomas (Rossman y Eberle, 1977). El número de eritrocitos varía entre 0.4×10^6 y 1.4×10^6 por mm^3 de sangre, siendo este valor ligeramente superior en los machos (Duguy, 1967) y también con ligeras variaciones estacionales.

El número de mudas por año es variable aunque oscila entre 2 y 5 (Duguy y Saint Girons, 1966). Los individuos juveniles parece que mudan cuatro veces al año (Hailey y Davies, 1987a).

Dimorfismo sexual

La culebra viperina presenta un destacado dimorfismo sexual en la talla corporal, pues las hembras son mayores que los machos en todas las poblaciones. Sin embargo, sorprende el hecho que el dimorfismo en longitud corporal no coincida con diferencias parecidas en número de ventrales, pues los machos tienen un número significativamente mayor de ventrales a pesar de que son menores. Hembras mayores aparecen en aquellas especies donde la selección de un tamaño corporal mayor favorece el incremento de la cavidad abdominal y por tanto, del tamaño de la puesta o de los neonatos. Esta parece ser la explicación más plausible en el caso de la culebra viperina. Como en la talla corporal, el dimorfismo es también muy evidente en la longitud de cola y el número de subcaudales, en ambos casos mayores en machos. En conjunto, la cola es relativamente más larga en machos (23% de la longitud total) que en hembras (19%) (Feriche et al., 1993). Una longitud de la cola mayor en los machos parece responder a la presencia de los hemipenes en su base. Además, la posición de estos órganos hace que el grosor del cuerpo antes y después de la cloaca sea francamente distinto en las hembras y en cambio muy parecido en los machos (Feriche et al., 1993). Este carácter permite un fácil reconocimiento de ambos sexos en ejemplares sexualmente maduros.

Existen otros caracteres menos visibles para los que también hay dimorfismo sexual. Los machos poseen la musculatura corporal y los riñones relativamente más desarrollados que las hembras, y en cambio, estas poseen el hígado y cuerpos grasos más desarrollados que los machos (Santos y Llorente, 2004). Las diferencias en la musculatura se relacionan con la mayor actividad desarrollada por los machos (p. e. recorridos mayores, Santos y Llorente 1997) en su búsqueda de hembras durante el periodo de cópulas, y el mayor tamaño de los riñones indica su papel en la secreción de sustancias que se combinan con el semen. Por el contrario las hembras presentan un mayor tamaño en aquellos órganos relacionados con los procesos metabólicos y de almacenamiento energético, especialmente durante la vitelogénesis (Santos y Llorente, 2004). Existen otras diferencias sexuales en diversos aspectos de la ecología de la especie, que son desarrollados en otros apartados.

Variación geográfica

La culebra viperina es una especie monotípica, sin descripción de ninguna forma que haya alcanzado el rango de subespecie. No obstante existen ciertas diferencias morfológicas especialmente entre las poblaciones peninsulares y africanas. Por ejemplo, Schätti (1982) y Fahd (2001) han detectado una singularidad en el número de placas preoculares de las poblaciones africanas. Sin embargo, el primer autor observó mayor semejanza entre estas poblaciones y las del sur de la península en la frecuencia de la forma rayada y el número de dorsales que con las poblaciones al norte de los Pirineos. Otros caracteres morfológicos y de diseño muestran variación latitudinal (p. e. frecuencia de la forma rayada, ventrales, subcaudales) que solo se ponen claramente de manifiesto en la comparación entre poblaciones alejadas.

Busack (1986) realizó un estudio molecular que comparaba 26 alozimas en ejemplares a ambos lados del Estrecho de Gibraltar. La comparación parece atinada debido al aislamiento de ambos continentes al menos desde hace 5,2 millones de años. Los resultados no indicaron gran diferenciación molecular con este tipo de marcador, pues las distancias genéticas intercontinentales fueron solo ligeramente superiores a las intracontinentales. Pero recientemente, Guicking et al. (2002) han realizado un estudio filogeográfico con el citocromo b que ha revelado resultados más concluyentes. Según estos autores, existen tres clados principales claramente diferenciados en Túnez-Cerdeña, Marruecos y Europa (distancias genéticas entre 3.9 y 4.6%) con un tiempo de divergencia estimado de 3- 3.5 m .a., durante el Plioceno Medio o Tardío. La diferenciación de estos tres clados ha sido puesta de manifiesto en otras muchas especies para las que tanto el estrecho de Gibraltar como el río Muluya resultaron barreras biogeográficas que separaron la Península Ibérica, Marruecos y Argelia-Túnez. Otros resultados de Guicking et al. (2002) son más sorprendentes. Según estos autores, los dos clados africanos son más antiguos que el europeo, hecho que sugiere un origen africano para la especie, pero además, el clado tunecino parece emparentado con el europeo. Estudios en curso incluyendo nuevas poblaciones del Norte de África confirman el origen norte africano de *N. maura* e indican que las poblaciones del centro de Argelia (M`silah) son genéticamente más cercanas a las tunecinas (Carranza, com. pers.). También coinciden en el carácter monofilético de las poblaciones europeas y en una colonización hacia Europa desde algún punto de Argelia o Túnez y no a través del Estrecho de Gibraltar como en la mayoría de grupos de reptiles y anfibios estudiados hasta el momento.

Se ha observado una clara diferenciación entre poblaciones del norte y del sur de la península Ibérica, que podrían haber estado aisladas en refugios durante las glaciaciones del Pleistoceno. En el sur, la diversidad genética está asociada con los valles de los principales ríos, mientras que los haplotipos del norte están más ampliamente distribuidos, lo que sugiere que ha habido expansión postglacial de su distribución (Guicking et al., 2008).²

Guicking et al. (2002) también indicaron que existía poca estructura genética en las poblaciones europeas (distancia genética media de 1.3%), con una mayor diversidad de haplotipos en la Península Ibérica que debió actuar como refugio pleistocénico durante las glaciaciones con una rápida colonización hacia el norte en los períodos interglaciales. Estos resultados amplían los estudios morfológicos realizados previamente por Thorpe (1975), quien aceptaba la formación de las dos especies vicarias *Natrix maura* y *Natrix tessellata* durante el Pleistoceno cuando la especie ancestral quedó fragmentada durante una glaciación. Sin embargo, la diferenciación debió ser anterior, al menos en *N. tessellata*, debido a la existencia de fósiles de esta especie en el Neogeno (Szyndlar, 1984). El estudio de nuevos marcadores nucleares en paralelo al estudio morfológico en toda el área de distribución de *Natrix maura* deberá aportar información más precisa en los procesos evolutivos ligados a los tres clados claramente diferenciados.

Otras contribuciones: 1: Alfredo Salvador. 20-12-2006; 2. Alfredo Salvador. 2-09-2008

Hábitat

La culebra viperina es una serpiente de hábitos acuáticos, que aparece en todo tipo de masas acuáticas continentales. Ha sido observada en medios naturales como ríos, lagunas, charcas, marismas, etc. En los primeros ocupa todos los tramos desde el curso bajo hasta el curso alto, aunque evitando los puntos de mayor corriente. En el curso alto de algunos ríos que nacen en cordilleras de gran envergadura, se hallan ejemplares en valles de montaña incluso en zonas climáticamente poco favorables (p. e. en el río Noguera de Cardós, Pallars Sobirà, Lleida). En estos puntos solamente desaparece en los torrentes de notable pendiente y cauce muy temporal. También se halla en medios acuáticos artificiales como balsas de riego, fuentes de decoración, acequias y albercas. En estos puntos se detecta su rápida capacidad de colonización pues se observan culebras rápidamente después de su construcción sobre todo si existen presas disponibles.

La plasticidad ecológica de esta especie también se demuestra en su capacidad para vivir en medios salobres (sobre todo en humedales costeros) e incluso en medios marinos donde no duda en capturar presas atrapadas en pequeños charcos de las costas rocosas (Cabot y Olea, 1978; Pino et al., 1998). Se ha constatado la existencia de una población reproductora en las

islas Cíes y Ons (Pontevedra), donde las culebras incluso capturan sus presas en los fondos rocosos de los islotes (Galán, 2003).

Fuera del agua, es fácil observar culebras calentándose al sol, bajo piedras cerca de los puntos de agua, o atropelladas en carreteras que circulan junto a cursos de agua, embalses y lagos, o que atraviesan zonas de marisma. Pero lejos del agua, la presencia de la culebra viperina es esporádica. Su estricta dependencia del agua se hace más evidente cuanto más árido es el medio ocupado, aunque esta misma peculiaridad le permite colonizar zonas desérticas donde es frecuente en oueds permanentes o semitemporales y canales de riego de oasis y otras zonas agrícolas (Bons y Geniez, 1996; Schleich et al., 1996).

Debido a sus hábitos acuáticos no existe vinculación a determinados sistemas vegetales, y en cambio puede hallarse asociada a medios muy alterados sobretudo por actividades agrícolas. En estas zonas, y siempre cerca de puntos de agua, no es infrecuente hallar culebras viperinas bajo plásticos y otros objetos abandonados en márgenes de caminos y campos.

La culebra viperina es frecuente entre los 0 y 1.200 m de altitud aunque son especialmente abundantes los registros en la cota de 500- 600 m (Pleguezuelos y Villafranca, 1997). A partir de los 1200 m la especie se hace muy escasa. El registro peninsular más elevado corresponde a Sierra Nevada donde asciende hasta los 2.050 m (Pleguezuelos y Feriche, 2003) aunque se ha observado a mayores cotas en el Alto Atlas (Oukäïmeden, 2.600 m , Bons y Geniez, 1996). La altitud máxima alcanzada disminuye paulatinamente hacia el norte de la Península.

Abundancia

La culebra viperina es una especie abundante y con una distribución continua en gran parte de su área de distribución (Santos et al., 2002) Esto se debe en buena medida a su fácil localización, pero también a su ubicuidad en todo tipo de medios acuáticos y su abundancia en algunos de ellos. Por ejemplo, en el río Jalón (Alicante) se han calculado densidades de hasta 4.800 adultos/ha en una superficie que incluye el cauce y 2 m a cada lado (Hailey y Davies 1987a). Estos autores explican que la falta de depredadores naturales debida a la acción humana puede ser una de las causas de esta elevada densidad, aunque la abundancia de presas también es fundamental para soportar una densidad de depredadores tan grande. Por ejemplo, en el Delta del Ebro la población de culebras viperinas ha sido muy importante gracias a la elevada cantidad de peces y ranas disponibles, y a pesar de una notable comunidad de depredadores entre los que se encuentran numerosas especies de ardeidos (Llorente et al., 1991) aunque actualmente la población se ha reducido mucho debido a la alteración del hábitat. En general, muestra poblaciones elevadas en aquellos ríos que gozan de elevadas densidades de peces (p. e. el río Matarraña). En marismas y embalses de ríos también puede llegar a formar poblaciones muy numerosas en consonancia con la existencia de gran cantidad de presas. Igualmente es muy abundante en los alrededores de algunas piscifactorías donde la fuente inagotable de alimento permite a algunas culebras alcanzar tallas corporales muy superiores a lo observado en poblaciones próximas (Pleguezuelos y Feriche, 2003).

Fuera de su distribución peninsular, la culebra viperina sigue siendo una especie muy común. En Marruecos es uno de los ofidios más abundantes (Bons y Geniez, 1996) y lo mismo ocurre en Cerdeña (Rugiero et al., 2000). También fue abundante en la mayoría de cursos de agua en la Francia central y meridional hasta finales de los 50 (Doré, 1989).

Estatus de conservación

Categoría Mundial IUCN (2008): LC (Miras et al., 2006¹; Mateo Miras et al., 2009²). Está amenazada en algunas zonas de su área de distribución por la contaminación acuática y sus consecuencias negativas sobre las poblaciones de peces de los que se alimenta (Miras et al., 2006).¹

Categoría España IUCN (2002): Preocupación Menor LC (Santos et al., 2002), ya que es una especie muy común, localmente abundante y ampliamente repartida por todo el territorio. Sin embargo, la disminución de sus poblaciones es un hecho, incluso en zonas aparentemente poco modificadas (p. e. en la zona occidental de la provincia de Granada, García-Cardenete, com. pers.).

La culebra viperina es una especie estrictamente protegida en España (Real Decreto 1497/1986). Figura como una especie catalogada de interés especial en el Catálogo Nacional de Especies Amenazadas (Real Decreto 439/1990) y en el Anexo III "Especies protegidas" del Convenio de Berna.

Amenazas

Los problemas que se ciernen sobre la especie son variados e incluyen cualquier variante de destrucción o modificación humana de los hábitats naturales. Tampoco escapan de la muerte en las carreteras, especialmente en vías que transcurren paralelas a cauces o atraviesan zonas húmedas. Se ha contabilizado que el 18% de serpientes atropelladas eran culebras viperinas (27/160) en un estudio en curso en la red viaria de Cataluña (Llorente et al., en prep.).

Al tratarse de una especie fuertemente vinculada al agua en su faceta alimenticia, la destrucción, contaminación, reducción del volumen y en general pérdida de calidad en las masas de agua, son los factores claves en el declive de sus poblaciones (Doré, 1989; Lizana y Barbadiño, 1997; Naulleau y Schätti, 1997; Santos et al., 2002).

Por ejemplo, la destrucción de charcas que tradicionalmente se han dedicado a uso ganadero (abrevaderos), no solamente afecta a los invertebrados acuáticos y comunidades de anfibios, sino también a frágiles y reducidas micropoblaciones de culebras viperinas que explotaban esa fuente de alimento. Del mismo modo la contaminación de los ríos y desaparición de sus comunidades ícticas ha dejado a la culebra viperina sin su principal fuente de alimento en muchos ríos españoles, especialmente en sus cauces medio y bajo. Las extracciones de agua también pueden reducir el caudal de nuestros cursos y transmitir sus nefastos efectos desde los productores primarios de la comunidad acuática hasta los depredadores como la culebra viperina. La plantación de choperas cerca de pequeños riachuelos ha secado en algunos casos estos frágiles cursos de agua eliminando toda la biocenosis que albergaban (Sostoa, com. pers.).

De una manera más sutil, el uso de grandes cantidades de productos fitosanitarios para actividades agrícolas y ganaderas, y de productos industriales de todo tipo, también debe afectar a la culebra viperina. Al tratarse de un depredador, puede bioacumular grandes cantidades de productos tóxicos para los que no tiene mecanismos enzimáticos de destrucción y eliminación. El único estudio que hasta el momento ha analizado niveles de contaminación en la culebra viperina se realizó en el Delta del Ebro (Santos et al., 1999). Este ecosistema se caracteriza por el uso de grandes cantidades de productos organoclorados (herbicidas, alguicidas, insecticidas) relacionados con el cultivo del arroz, una práctica que alcanza aproximadamente la mitad de la superficie deltaica y que se prolonga desde finales del siglo XIX. Pero además, el arroz precisa un lento pero continuo trasiego de agua procedente del río Ebro que al mismo tiempo transporta un elevada carga de contaminantes debidos a la actividad industrial río arriba. Contaminantes como los bifenilos policlorados (PCBs), el hexaclorobenceno (HCB), los hexaclorociclohexanos (HCH) y organoclorados como el DDT (producto prohibido desde los años 70) y sus derivados fueron observados en concentraciones notables asociados a los lípidos del tejido muscular de culebras viperinas del Delta del Ebro (Santos et al., 1999). Las culebras adquieren estos pesticidas a través de sus presas y los acumulan de tal modo que se han observado mayores concentraciones cuanto mayor era la talla, especialmente en los machos. En las hembras, el incremento de la concentración de contaminantes con la talla era menos acusado, pues éstas se descontaminan al transmitir parte de los pesticidas a sus crías a través del vitelo. Por el momento se desconoce cómo puede afectar esta carga de contaminantes a las culebras viperinas. Pero la incapacidad de estos ofidios para eliminar pesticidas, el uso masivo de plaguicidas y su alta persistencia sobretodo en sedimento, parecen apostar por un efecto negativo como ya ha sido observado anteriormente en otros organismos como peces y aves. Se ha argumentado que la reducción de organoclorados en los ríos peninsulares al norte del río Ebro podría ser una de las causas de la espectacular recuperación de la nutria, otro de los depredadores de los ecosistemas fluviales. Cabe pensar en un efecto parecido para la culebra viperina, aunque hasta el momento no ha sido analizado.

La introducción de peces foráneas representa una amenaza para sus depredadores. Se ha encontrado una culebra viperina muerta con la pared del estómago y la musculatura

atravesada por los radios espinosos de la aleta dorsal de un pez (*Lepomis gibbosus*) que había ingerido (Santos y García-Cardenete, 2006).¹

Finalmente, el odio y temor del ser humano hacia los ofidios hacen que muchas serpientes sean directamente matadas. La culebra viperina es una especie poco ágil en tierra y totalmente indolente, por lo que es más vulnerable a estos hechos. La muerte directa a manos del ser humano, especialmente en hembras de gran tamaño, ha sido observada en poblaciones con densidades elevadas de culebras (Hailey y Davies, 1987d; Santos, obs. pers.).

La restauración de las masas de agua, y especialmente de sus comunidades de peces, son un factor fundamental para la recuperación de las poblaciones de culebra viperina en los enclaves donde se ha rarificado. Igualmente proliferan con rapidez en zonas donde se construyen balsas de riego para nuevos cultivos (Pleguezuelos y Feriche, 2003). Se trata por tanto de un depredador oportunista que a menudo consume peces alóctonos como la gambusia, la perca sol y el pez rojo entre otros (Gutiérrez-Estrada y Bravo, 1997; Santos y Llorente, 1998; Rugiero et al., 2000), introducidos para la pesca deportiva, para combatir plagas de mosquito o como simple decoración. En estos puntos la culebra viperina puede crear rápidamente pequeñas poblaciones estables (Rugiero et al., 2000; Santos, obs. pers.).

Fuera de la Península la culebra viperina está sufriendo un fuerte declive en Suiza (Naulleau y Schätti, 1997) y algunas zonas de Francia (Doré, 1989). Además, la competencia ecológica con *Natrix tessellata* parece ser una causa complementaria de su regresión en Italia (Naulleau y Schätti, 1997).

Otras contribuciones: 1. Alfredo Salvador. 2-09-2008; 2. Alfredo Salvador. 20-11-2009

Distribución

La culebra viperina es una especie característica del Mediterráneo Occidental, que se distribuye tanto por el noroeste de África como por el suroeste de Europa. En África ha sido observada en Marruecos, Argelia y Túnez. En estos países, la culebra viperina se distribuye por los ambientes mediterráneos pero alcanza bajas latitudes, sobre todo en Marruecos, siempre estrictamente ligada a los medios acuáticos, lo cual le permite llegar hasta el dominio desértico (Bons y Geniez, 1996; Schleich et al., 1996). Los registros más meridionales corresponden a Assa (Lepiney y Nemeth, 1945-46-47) y parece que solamente los puntos de agua al sur del Sahara marroquí no han sido colonizados (Bons y Geniez, 1996).

En Europa, la culebra viperina se halla en España, Portugal, Francia, sudoeste de Suiza, y noroeste de Italia (Naulleau y Schätti, 1997). A grandes rasgos, su límite septentrional se sitúa al sur del río Sena (Doré, 1989) probablemente por motivos climáticos, aunque fue citada en los alrededores de París a principios del siglo XX. En Italia su distribución parece delimitada por la presencia de *Natrix tessellata*, especie vicaria con la que comparte parecido nicho ecológico (Schätti, 1982). También se halla en diversas islas del Mediterráneo Occidental, entre las que destacan por sus dimensiones Mallorca, Menorca, Cerdeña y extremo sur de Córcega, así como diversas pequeñas islotas cercanos a Cerdeña o al continente. La distribución en todas las islas parece reciente y por ello, la colonización natural parece descartada al menos en las islas de mayor tamaño. En Cerdeña, se desconoce su origen (Rugiero et al., 2000) aunque Schätti (1999) detecta mayor similitud morfológica con poblaciones de Túnez que con las más próximas del continente europeo, lo cual sugiere una colonización reciente por parte del ser humano. Resultados recientes con marcadores moleculares así lo confirman (Guicking et al., 2002). El hallazgo de la culebra viperina en el sur de Córcega es muy reciente y parece obedecer a una introducción desde la próxima isla de Cerdeña (Fons et al., 1991).

En las islas Baleares, se aboga por una introducción debida al ser humano en época romana (Alcover y Mayol, 1981; Alcover, 1987). Este hecho viene reforzado por el efecto que está teniendo la depredación de la culebra viperina sobre el ferreret (*Alytes muletensis*), un anfibio autóctono balear, de pequeño tamaño y que ha quedado relegado a los angostos torrentes de la sierra mallorquina donde no hay culebras (Griffiths et al., 1998; Tonge, 1986). Además de las dos grandes islas del archipiélago balear, la distribución insular de *Natrix maura* en la Península Ibérica se circunscribe a las islas gallegas de Cíes y Ons (Galán, 1987; Galán y Fernández-Arias, 1993), donde se demuestra su capacidad para soportar la salinidad propia del agua del mar (Galán, 2003, 2004).

Análisis moleculares indican que las poblaciones de Mallorca son muy similares genéticamente a las del continente europeo, lo que apoya la hipótesis de una introducción reciente en la isla (Guicking et al., 2006).¹

Su presencia en la Península Ibérica es muy uniforme (Godinho et al., 1999; Santos et al., 1997; 2002; Santos, 2008²). Está presente en todas las provincias españolas y solamente es escasa o está ausente de la franja litoral de Lugo, Asturias y Cantabria (Santos et al., 2002). En zonas limítrofes de esta región aparece esporádicamente como en Galicia donde está presente en algunas cuencas fluviales pero está ausente en otras (Galán y Fernández-Arias, 1993). También está ausente de las cotas más elevadas de las principales cordilleras montañosas, tanto por razones climáticas como por falta de hábitats adecuados. El mapa de distribución de la especie muestra zonas con una densa proporción de cuadrículas positivas junto a otras áreas con una distribución aparentemente discontinua. Debe atribuirse a una falta de prospección la situación descrita en el último caso, como ocurre en algunas zonas de Aragón, Castilla-La Mancha, Castilla-León y Extremadura. En realidad la presencia de la culebra viperina está íntimamente ligada a la presencia de puntos de agua, por lo que su ausencia en regiones peninsulares climáticamente favorables se debe a una extrema aridez y falta de agua, como es el caso de Almería.

En el mapa de distribución, se puede ver que la mayor densidad de cuadrículas positivas se da en la franja costera. Esta observación tal vez no refleja la realidad actual. La culebra viperina, como otros muchos organismos, ha podido desaparecer de zonas intensamente transformadas por el ser humano sobretodo en regiones de elevada densidad de población, pero el mapa de distribución no denota estos cambios, que solamente podrían quedar reflejados tras una necesaria actualización de citas. Sin embargo, en el caso de la culebra viperina, el rápido cambio en los usos agrícolas, especialmente la masiva expansión de sistemas de regadío y con ello la construcción de balsas de riego, puede incluso favorecer su expansión, siempre que halle presas disponibles.

Otras contribuciones: 1: Alfredo Salvador. 20-12-2006; 2. Alfredo Salvador. 20-11-2009

Dieta

La dieta de la culebra viperina se compone fundamentalmente de peces y anfibios que caza en el agua. Para su captura, despliega un variado comportamiento depredador que depende del tamaño de la presa, el tipo de presa, el medio acuático donde captura y su propio tamaño, entre otros factores.

Hailey y Davies (1986c) describieron dos comportamientos de depredación básicos en el río Jalón (Alicante): 1) la captura al acecho, principalmente observada en culebras adultas y que consiste en acechar a sus presas desde una posición inmóvil en distintos puntos de la columna de agua (incluido el fondo) manteniendo la parte posterior del cuerpo fijada a diversos sustratos para lanzar la parte anterior al paso de una presa potencial. Normalmente las culebras localizan su presa visualmente; 2) la búsqueda activa que consiste en la exploración mediante estímulos químicos de las presas. Generalmente se realiza con lentos movimientos y en aguas poco profundas.

En el estudio antes descrito, la dieta de la culebra viperina consistía básicamente en rutilos, excepción hecha de las culebras más jóvenes (Hailey y Davies, 1986c). El consumo de distintas presas en otras zonas ha permitido describir otros comportamientos. Naulleau (1964) describió el uso de la lengua como cebo para la captura de peces. Martorell (1990) y Sostoa (com. pers) observaron ejemplares anclados en el margen de un río y parcialmente suspendidos sobre el agua a la espera del paso de alguna presa. Pleguezuelos y Feriche (2003) observaron por la noche, a culebras que capturaban a sus presas por el vientre, sacándolas fuera del agua y manteniéndolas en alto hasta morir. Es común la captura de peces que, una vez atrapados, son sacados hasta la orilla donde la culebra los engulle (Garzón, 1974; Meijide y Salas, 1989; Santos, obs. pers.). Más descripciones de caza en Mellado (1974b) y Valverde (1974).

Este numeroso repertorio de comportamientos de caza está vinculado al extenso espectro de presas consumidas que, aunque agrupadas bajo los nombres de peces y anfibios, en realidad comprenden una larga lista de especies muy variadas en tamaño, posición en la columna de

agua, velocidad de nado, tipo de agrupación, grado de dependencia del agua (en anfibios), etc. Por ejemplo, el registro de peces consumidos por la culebra viperina incluye especies de la familia Blenniidae (*Salaria fluviatilis*), Centrarchidae (*Lepomis gibbosus*), Ciprinidae (*Barbus bocagei*, *Barbus graellsii*, *Barbus haasi*, *Barbus sclateri*, *Carassius auratus*, *Chondrostoma miegii*, *Chondrostoma polylepis*, *Cyprinus carpio*, *Gobius gobius*, *Phoxinus phoxinus*, *Rutilus arcasii*, *Rutilus rutilus*, *Squalius cephalus*), Cobitidae (*Barbatula barbatula*), Gasterosteidae (*Gasterosteus aculeatus*), Poecilidae (*Gambusia affinis*, *Gambusia holbrooki*) y Salmonidae (*Salmo gairdneri*, *Salmo trutta*), aunque este catálogo es sin duda incompleto. Esta larga lista de presas lleva a engaño ya que algunas de estas especies son vicarias de cuencas fluviales próximas. Sin embargo, en aquellos ríos donde la diversidad de peces es muy elevada, el espectro de presas consumidas por la culebra viperina es alto: por ejemplo, en el río Matarranya (Teruel) se han registrado hasta 12 especies de peces de los cuales al menos 5 han formado parte de su dieta además de la rana verde (Santos et al., en prep.)

El espectro de anfibios en la dieta también es elevado, e incluye *Pleurodeles waltl*, *Triturus boscai*, *Triturus helveticus*, *Triturus marmoratus*, *Alytes muletensis*, *Alytes obstetricans*, *Alytes dickhilleni*, *Bufo bufo*, *Bufo calamita*, *Discoglossus galganoi*, *Discoglossus jeanneae*, *Pelobates cultripedes*, *Rana iberica*, *Rana perezi*, *Rana temporaria* y *Hyla arborea*. Es decir, la culebra viperina depreda sobre el 55% de las especies de anfibios presentes en España (16 sobre 29), aunque es probable que también consuma alguna de las otras especies no citadas en este listado, especialmente las más acuáticas. La dieta de anfibios se completa con el consumo de larvas principalmente a cargo de las serpientes de pequeño tamaño, e incluso con puestas de huevos (Meijide y Salas, 1989; Valverde, 1967; Marangoni y Tejedo, 2007²). Ceacero Herrador et al. (2006) han añadido *Salamandra salamandra* a la lista de anfibios presa.²

A los dos tipos de presas principales (peces y anfibios), hay que añadir el consumo de invertebrados (oligoquetos, hirudíneos, gasterópodos, insectos), principalmente en culebras inmaduras (Braña, 1998; Hailey y Davies 1986c; Meijide y Salas, 1989; Mellado, 1974a; Pleguezuelos y Moreno, 1989, Vericad y Escarré, 1976; Egea, com. pers.), y el ocasional consumo de reptiles como la salamandresa común (Pleguezuelos y Moreno, 1989) y micromamíferos como la rata de agua u otros (Pleguezuelos y Moreno, 1989; Vericad y Escarré, 1976).

Tabla 1. Composición taxonómica de la dieta de *Natrix maura* en poblaciones de la Península Ibérica. Los valores corresponden al porcentaje numérico de cada grupo. Los datos han sido obtenidos mediante distintas metodologías según los estudios e incluyen el análisis de todo el tubo digestivo, solamente del estómago, ejemplares de todo el período de actividad o solamente de la primavera. Referencias: Alicante (Vericad y Escarré, 1976), río Jalón (Hailey y Davies, 1986c), Andalucía oriental (Pleguezuelos y Moreno, 1989), Asturias (Braña, 1998), Delta del Ebro (Santos y Llorente, 1998), Galicia (Galán, 1988) y río Matarranya (Santos et al., datos no pub.).

	Alicante	río Jalón	Andalucía Oriental	Asturias	Delta del Ebro	Galicia	río Matarranya
Invertebrados no artrópodos	9,1	14	62	25,7	0,8	7,7	,
Artrópodos	20,9	,	10,4	14,3	,	12,8	,
Peces	22,7	78,4	16,4	10	80,6	10,3	95
Larvas de anfibios	37,3	3,4	2,6	1,4	4,2	30,8	,
Anuros	9,1	4,2	6	44,3	14,3	20,5	5
Urodelos	,	,	,	,	,	18	,
Reptiles	,	,	0,9	,	,	,	,
Mamíferos	0,9	,	1,7	2,9	,	,	,

La abundancia de culebras viperinas en muchas localidades ha permitido la realización de numerosos estudios de ecología trófica. En la Tabla 1 se resume la composición taxonómica de la dieta de la culebra viperina en los estudios más relevantes publicados hasta la fecha. Este elevado número de estudios, permite analizar la dieta desde diversas perspectivas. Por ejemplo, se observa una variación geográfica en la proporción de peces y anfibios en la dieta. En Asturias y Galicia, las poblaciones más septentrionales de la Península, los anfibios representan el 47% y 69% de las presas respectivamente (Braña, 1997; Galán, 1988). En los Aiguamolls de l'Empordà, Girona alcanzan el 55% de las presas (Bea et al., 1994). Pero en poblaciones más meridionales o cercanas a la costa mediterránea, el porcentaje de anfibios se reduce drásticamente. En Alicante es el 25% (Vericad y Escarré, 1976), en Andalucía oriental el 9% (Pleguezuelos y Moreno, 1989), en el Delta del Ebro el 18.5% (Santos y Llorente, 1998; Santos et al., 2000) y en el río Matarranya el 5% (Santos et al., 2006). Además, el aumento de los peces en las poblaciones orientales viene acompañado de un incremento no menos significativo de la proporción de invertebrados que alcanza en Andalucía oriental el 72% de las presas (Pleguezuelos y Moreno, 1989). Detrás de esta notable variación geográfica en el consumo de presas, se esconde su disponibilidad en cada zona geográfica. Así, los anfibios son más abundantes en las regiones más húmedas del norte peninsular, y son sustituidos por peces y en ciertas localidades por artrópodos, en poblaciones de regiones más secas o de episodios de lluvias más irregulares. Cabe resumir por tanto, que la culebra viperina consume las presas más frecuentes disponibles (Hailey y Davies, 1986c; Pleguezuelos y Moreno, 1989; Santos et al., 2000). Pero la abundancia de cada presa varía notablemente a lo largo de la geografía peninsular y también fluctúa en función de distintos ecosistemas acuáticos ocupados. No será de extrañar por tanto, que futuros estudios dedicados a la ecología trófica de esta especie, aporten un aun mayor espectro de presas, que reforzará el carácter oportunista en su ecología trófica. Un ejemplo de este oportunismo se da en Cerdeña donde la dieta es batracófaga e ictiófaga en dos localidades de la misma isla, en función de cuál es el recurso más abundante (Rugiero et al., 2000).

Pero una comparación entre la dieta y la abundancia de presas disponibles en el medio, permite matizar el carácter oportunista de la culebra viperina y demuestra que también selecciona algunas presas a pesar de que puedan ser escasas. Los únicos estudios donde se ha realizado esta comparación han sido en el Delta del Ebro (Santos et al., 2000) y el río Matarranya (Santos et al., 2006). En ellos se demostró que las culebras de pequeño tamaño seleccionaban presas "fáciles" de capturar por su velocidad, como son las larvas de anfibios. Estos resultados estarían en la línea de la variación ontogénica detectada en otras poblaciones, ya que los oligoquetos y en general los artrópodos, presas fáciles de capturar, son las más consumidas por las culebras inmaduras.

En el río Matarranya se alimenta de cuatro de las diez especies de peces disponibles y del único anfibio detectado. Tres de las especies de peces eran las más abundantes. La cuarta, un blénido, es una especie bentónica rara en la que los machos cuidan la puesta bajo piedras durante el período reproductivo, lo que la convierte en una presa fácil para la culebra viperina. Este pez es capturado por culebras de tamaño mediano o pequeño, mientras que las grandes, especialmente las hembras, capturan presas más grandes, de mayor movilidad y más abundantes (Santos et al., 2006).¹

Sorprendentemente, esta estrategia concuerda con la observada por Galán (2003) en la isla de Ons (Pontevedra), donde la falta de presas continentales (no hay anfibios) es sustituida por las culebras "marinas" con el consumo de blénidos de parecido nicho ecológico al desarrollado por las especies continentales de la misma familia.

La culebra viperina, como otros muchos ofidios, presenta una clara relación entre el tamaño de la presa y del depredador, en el sentido que las culebras de mayor tamaño consumen presas mayores. Pero al mismo tiempo, y eso sí es una característica propia de serpientes de hábitos acuáticos, las serpientes de mayor tamaño desprecian las presas más pequeñas. Otra singularidad de la dieta de *Natrix maura* se debe a la variación sexual. La culebra viperina es una especie con un destacado dimorfismo sexual a favor de las hembras y esta puede ser una de las razones de que exista también una notable variación de la dieta entre los dos sexos. Los machos consumen mayor número de presas y relativamente más pequeñas que las hembras (Santos y Llorente, 1998), y además estas consumen mayor número de anfibios en algunas poblaciones. Los medios acuáticos aportan una gran variedad de tipos y tamaños de presa

para depredadores especializados como la culebra viperina. En esta gran disponibilidad trófica puede estar el sustrato que permite la segregación sexual en el consumo de presas.

La culebra viperina consume tamaños de presa muy grandes relativos a su tamaño corporal. Hailey y Davies (1986c) encontraron dos ejemplares adultos ahogados mientras intentaban tragar presas que alcanzaban el 60% de su propia masa corporal. Esto sugiere un umbral para el tamaño máximo de presa consumida. Sin embargo, en el río Matarranya, Santos et al. (2006) observaron presas de hasta el 80% de la masa de la culebra, consumidas con éxito. Todo esto sugiere que más allá de la masa, otros factores como el tipo de presa, su anchura máxima y la dirección de ingestión deben ser también importantes. En este sentido cabe decir que *Natrix maura* traga generalmente sus presas por la cabeza, especialmente cuanto mayor es el tamaño relativo de la presa (Hailey y Davies, 1986c) debido a que suele ser la parte más ancha del cuerpo o por ser más fácil debido a la dirección en que están situadas las escamas de los peces.

Estudios experimentales de Hailey y Davies (1986d) demostraron que las culebras viperinas seleccionaban presas de gran tamaño. Estos resultados coinciden tanto con los presentados anteriormente como con numerosas observaciones de campo. El consumo de presas de gran tamaño proporciona un aporte en biomasa importante a pesar del coste energético que supone su búsqueda y captura, por lo que desde un estricto balance coste-beneficio, la captura de grandes presas debe ser provechosa. Además, en medios con gran disponibilidad trófica, la búsqueda de alimento debe suponer poca inversión energética, especialmente en la estrategia de captura al acecho.

En arrozales del delta del Ebro están sometidas a largos períodos sin alimento, por lo que las culebras concentran la obtención de alimento cuando los campos de cultivo están inundados. Durante este período los adultos hipertrofian la longitud de su intestino Santos, X., Llorente, G. A. (2008).²

Otra observación común en distintas poblaciones peninsulares es el hecho que las hembras con folículos en desarrollo también se alimentan. El desarrollo folicular parece reducir la capacidad de huida de las serpientes y por tanto incrementa el riesgo de depredación. Sin embargo, se han encontrado presas en el estómago de hembras grávidas en numerosas ocasiones (Feriche y Pleguezuelos, 1999; Santos y Llorente, 1998; Santos et al., 2006). En el apartado de reproducción se analiza con mayor detalle este fenómeno.

Otras contribuciones: 1. Alfredo Salvador. 20-12-2006; 2. Alfredo Salvador. 2-09-2008

Reproducción

El período de cópulas se inicia tras la diapausa invernal, con pequeñas diferencias geográficas según la climatología de cada zona (Santos y Llorente, 2001b). En Francia, las cópulas se inician una vez las hembras salen de la diapausa, quince días después que los machos (Duguy y Saint Girons, 1966). En localidades peninsulares, el período de cópulas se determinó por observación microscópica de espermatozoides tras frotis de cloacas de hembras (Hailey y Davies, 1987b; Santos y Llorente, 2001b). Estos últimos autores confirmaron estos resultados mediante el análisis de la abundancia mensual de espermatozoides en los conductos deferentes de los machos adultos. Así se observó que las cópulas primaverales se realizaban con el esperma almacenado durante el invierno en dichos conductos.

Se ha sugerido un segundo período de cópulas en otoño, e incluso ha habido observaciones de campo que lo confirmaban (Duguy y Saint Girons, 1966; Fouces, com. pers.). A pesar de ello, parece que en la mayoría de casos la reproducción no se llevaba a término, tal vez por la falta de hábitats adecuados resultado de una fuerte sequía estival propia de los ecosistemas mediterráneos (Hailey y Davies, 1987b; Santos y Llorente, 2001b). En terrario sin embargo, puede realizar más de una puesta por temporada (Petch, 1991) y se han contabilizado hasta cuatro puestas seguidas en un mismo año (Schleich et al., 1996).

Durante la cópula, el macho reposa sobre el dorso de la hembra y la golpea suavemente con la cabeza, mientras mantienen las colas enrolladas (Hailey y Davies, 1987b). Los mismos autores observaron una cópula de hasta 70 minutos de duración en una pareja de culebras en cautividad. Cada hembra puede realizar varios acoplamientos (Dumont, 1979; Hailey y Davies, 1987b) y retener espermatozoides viables durante varios años (Quillon y Lamouille, 1978).

Se ha observado un grupo de apareamiento formado por ocho individuos (Torres-Porras, 2008²).

La espermatogénesis es postnupcial, es decir, los machos empiezan a producir nuevos espermatozoides una vez han finalizado las cópulas primaverales, de modo que a finales de verano, los testículos presentan su mayor volumen y peso. Es entonces cuando los espermatozoides se desplazan hasta los conductos deferentes (Santos y Llorente, 2001b) donde aguardaran todo el invierno hasta el siguiente período de cópulas. La espermatogénesis se puede describir fácilmente mediante observación microscópica de frotis de testículos. La abundancia de las células implicadas se sucede en períodos consecutivos: las espermatogonias en junio, espermatocitos en julio, espermatidas en julio y agosto y finalmente los espermatozoides en agosto. La masa relativa de los testículos se correlaciona positivamente con la abundancia de espermatidas y espermatozoides (Santos y Llorente, 2001b) por lo que es un buen indicador de la espermiogénesis (Feriche, 1998).

La culebra viperina es una serpiente ovípara con una frecuencia de reproducción anual, a tenor del porcentaje de hembras de talla adulta que presentaron folículos en desarrollo durante el período reproductor: 100% en Granada (Feriche y Pleguezuelos, 1999), 71% en Cerdeña (Rugiero et al., 2000), 69% en el río Matarranya (Santos et al., en prep.), 100% en el río Jalón (Hailey y Davies, 1987b), 100% en Francia (Duguy y Saint Girons, 1966) y 84% en el Delta del Ebro (Santos y Llorente, 2001b). La vitelogenesis es de tipo prenupcial, de modo que el desarrollo de los folículos se produce tras la diapausa invernal. Existen pequeñas diferencias en el inicio de este proceso, aunque en la mayoría de poblaciones se produce en abril (p. e. Duguy y Saint Girons, 1966, Feriche y Pleguezuelos, 1999; Hailey y Davies, 1987b). El tamaño de la puesta aumenta con el tamaño de la hembra. En algunas poblaciones se detectaron puestas de dos huevos, dato que debe indicar el tamaño de adquisición de madurez sexual, y se registraron tamaños de puesta de hasta 32 huevos en hembras de gran talla (Blackwell, 1952). El rango del tamaño de puesta en diversas poblaciones fue de 3-12 en el río Jalón, Alicante (Hailey y Davies, 1987b), 4-14 en Alicante (Escarré y Vericad, 1981), 5-17 en Huelva (González de la Vega, 1988), 6-16 en Asturias (Braña, 1997), 5-20 en Portugal (Malkmus, 1997), 4-16 en el centro de Francia (Duguy y Saint Girons, 1966), 2-12 en el Delta del Ebro, Tarragona (Santos y Llorente, 2001b), 4-15 en Cerdeña (Rugiero et al., 2000), 2-19 en Granada (Feriche y Pleguezuelos, 1999), 9-17 en el río Valvanera, Salamanca (Jaén, 1988), y 2-27 en el río Matarranya, Teruel (Santos et al., en prep.). Las diferencias en los valores máximo y mínimo pueden obedecer a tamaños de muestra en ocasiones pequeños que tal vez no incluyen hembras maduras pero de pequeña talla. Por eso, el tamaño medio de la puesta de distintas poblaciones puede ser aparentemente muy variable, pero debe ser valorado con prudencia en especies de rango de puesta muy grande (p. e. la culebra viperina). Al comparar las pendientes de la rectas de regresión de la longitud corporal con el tamaño de puesta, se observó que no había diferencias significativas entre aquellas poblaciones en que se pudo realizar el test de paralelismo (Santos y Llorente, 2001b).

Se hallaron hembras con huevos oviductales principalmente en junio y julio. Los huevos medían 28-37 x 14- 19 mm y un peso aproximado de 3 gramos. La incubación en condiciones naturales es de 40-45 días, aunque puede ser superior en latitudes más septentrionales (Duguy y Saint Girons, 1966; Dumont, 1979; Feriche y Pleguezuelos, 1999; Santos y Llorente, 2001b). La aparición de los recién nacidos, en ocasiones formando pequeños grupos bajo piedras, se produce a partir de mediados de agosto, aunque con variaciones según las localidades. Su longitud total varía entre 146 (Duguy y Saint Girons, 1966) y 220 mm (Salvador y Pleguezuelos, 2002).

El ciclo anual de los cuerpos grasos describe con exactitud los períodos de mayor gasto y recuperación energética. Aparentemente, la diapausa invernal no supone gasto energético a diferencia de otros períodos de escasez de alimento en que las culebras están activas y las reservas de grasa corporal se reducen (Santos y Llorente, 2004). En los machos, la búsqueda de hembras, las cópulas y la espermatogénesis sugieren un gasto energético que se traduce en un descenso en la masa relativa de los cuerpos grasos (Santos y Llorente, 2001b). En las hembras, el gasto energético coincide con la vitelogénesis, cuando gran parte de la grasa almacenada en los cuerpos grasos se transfiere a los folículos. Este proceso se realiza a través del hígado, órgano encargado de la síntesis del vitelo folicular. Por ello, además de tener un tamaño relativo mayor en las hembras, se muestra muy hipertrofiado y con altos niveles de grasa durante la vitelogénesis (Santos y Llorente, 2004).

La masa relativa de los cuerpos grasos parece jugar un papel importante en el inicio del desarrollo folicular. Así, hembras con pocas reservas no podrían iniciar el proceso hasta superar un umbral mínimo de reservas almacenadas. Aunque no hay estudios experimentales que hayan demostrado este fenómeno en la culebra viperina, sí hay evidencias indirectas que lo demuestran. En el Delta del Ebro, las culebras viperinas tiene pocas posibilidades de alimentarse en marzo y abril debido a la falta de agua en los arrozales y red de canales (éstos no se llenan hasta mediados de abril). Por ello, las reservas de grasa caen hasta niveles por debajo del umbral antes mencionado, de manera que la vitelogénesis se retrasa hasta que aumenta su condición corporal con el inicio de la actividad trófica (Santos y Llorente, 2001b). Así, la fenología de la especie presenta aproximadamente un retraso de un mes con respecto a poblaciones cercanas como la del río Matarranya a unos 80 km , y lejanas como en Andalucía oriental a unos 500 km (Santos et al., 2005)

Se ha constatado en numerosas ocasiones, la presencia de presas recientes en hembras de culebra viperina con folículos en desarrollo, a pesar del riesgo asociado que conlleva la pérdida de capacidad para desplazarse. *Natrix maura* es una especie que almacena gran cantidad de grasa abdominal que más tarde invierte en la puesta, por lo que se puede catalogar como un reproductor basado en reservas acumuladas (*capital breeder*). Sin embargo, el forrajeo en hembras grávidas alude a una estrategia opuesta, de reproductor basado en energía externa (*income breeder*). Las investigaciones en este campo están lejos de concluir, pero es plausible pensar que la disponibilidad trófica del medio puede ser al menos parcialmente responsable de esta estrategia mixta. Dicho de otro modo, las culebras viperinas podrían aprovechar la disponibilidad de presas de los puntos de agua con un aumento de la actividad trófica, aunque coincidiera en el tiempo con su reproducción.

N. maura utiliza para la reproducción los lípidos almacenados en los cuerpos grasos y obtiene de sus presas las proteínas necesarias para la puesta (Santos et al., 2007).¹

Estructura y dinámica de poblaciones

En el río Jalón la razón de sexos secundaria (machos adultos /hembras adultas) fue de 2.7 aunque la distribución de los dos sexos era distinta según el tramo del río (Hailey y Davies, 1987d). Estos autores plantearon que la razón de sexos estaba desviada hacia los machos porque estos alcanzan la madurez sexual antes que las hembras. Cuando se calculó la razón de sexos para el conjunto de individuos, el valor fue muy próxima a uno en todas las zonas (Hailey y Davies, 1987d). En otros estudios, el número de machos y hembras era parecido aunque en ocasiones ligeramente inclinado hacia las hembras (Duguy y Saint Girons, 1966; Escarré y Vericad, 1981) y otras veces hacia los machos (Santos, datos no pub.).

Hailey y Davies (1987d) calcularon el crecimiento de machos y hembras mediante comparación en la talla corporal de ejemplares marcados y recapturados en intervalos superiores a 100 días. Estos autores observaron que las tasas de crecimiento presentaban una elevada variabilidad individual, aunque el patrón general predecía una reducción del crecimiento con la edad. Más concluyentes fueron los resultados obtenidos mediante la observación de las líneas de crecimiento en los ectopterigoides. La tasa de crecimiento anual calculada por este método se estimaba en 2,9 y 3,4 cm/año para machos y hembras respectivamente (Hailey y Davies, 1987d), aunque ésta se ralentizaba a partir de la edad de madurez sexual debido a la inversión energética en la reproducción (Hailey y Davies, 1987a). El mismo método predecía longitudes hocico-cloaca de 11,5 y 14,5 cm en machos y hembras recién nacidos (Hailey y Davies, 1987d).

La edad y talla de madurez sexual es distinta en machos y hembras, en paralelo al dimorfismo en talla. En los machos la madurez se alcanza a los dos o tres años de vida y una longitud hocico-cloaca entre 220 y 250 mm según las poblaciones (Duguy y Saint Girons, 1966; Feriche y Pleguezuelos, 1999; Hailey y Davies, 1987b, 1987d; Santos y Llorente, 2001b) y las hembras se reproducen por primera vez a los 4 o 5 años y una longitud hocico-cloaca entre 310 y 350 mm según las referencias (Duguy y Saint Girons, 1966; Feriche y Pleguezuelos, 1999; Hailey y Davies, 1987a, 1987b, 1987d; Santos y Llorente, 2001b).

Hailey y Davies (1987b) calcularon que la longitud total máxima se alcanzaba aproximadamente a los 12 años de edad. La edad máxima se estimó entre los 15 años (Braña, 1997) y los 20 años (Pleguezuelos, com. pers.), aunque los anillos de crecimiento en el

ectopterigoides indicaron edades máximas mayores en las hembras (20 años) que en los machos (13 años) (Hailey y Davies, 1987a).

Mediante captura, marcado y recaptura de ejemplares, Hailey y Davies (1987d) calcularon tasas de supervivencia de 0,53 y 0,71 para machos y hembras respectivamente. Estos mismos autores estimaron una tasa de reclutamiento ligeramente superior en machos respecto a hembras (0,52 y 0,42 respectivamente). Estos resultados sugerían que la población del río Jalón era estable o crecía ligeramente. No existen datos comparativos para otras poblaciones.

Otras contribuciones: 1. Alfredo Salvador. 2-09-2008; 2. Alfredo Salvador. 20-11-2009

Estrategias antidepredatorias

La culebra viperina despliega un comportamiento defensivo complejo y variado. En el agua o en la orilla y especialmente los ejemplares de mayor tamaño tienden a huir, aunque en ocasiones también se quedan estáticos en el fondo de pozas, charcas o cursos de poca profundidad. Estos comportamientos estáticos parecen asociados a condiciones de baja eficacia fisiológica como el ayuno prolongado o la temperatura corporal baja (Braña 1997). Pero el comportamiento defensivo más característico consiste en un mimetismo batesiano con las víboras (a ello deben su nombre común) que incluye, además de un diseño dorsal parecido al de las víboras, el enrollamiento del cuerpo y el aplanamiento y triangulación de la cabeza, posición en la que emiten sonoros bufidos al mismo tiempo que hinchan visiblemente el cuerpo y simulan ataques aunque sin llegar a morder nunca. La forma de la cabeza se consigue por la extensión lateral del extremo de los huesos cuadrados, simulando perfectamente la forma de la cabeza de una víbora. Al ser manipulada, la culebra viperina emite una secreción nauseabunda por la cloaca. También es común el vomito de la presa caso que haya comido recientemente.

Depredadores

La culebra viperina es depredada por un elevado número de animales. Muchos son depredadores habituales de ambientes acuáticos, pero también es capturada por otras especies cuya dieta consta de un amplio espectro de presas.

Entre sus depredadores, el grupo más numeroso corresponde a las aves, entre las que destacan ardeidos de las especies *Ardea purpurea*, *Ardea cinerea*, *Bubulcus ibis* y *Nycticorax nycticorax* (Valverde, 1967; Amat y Herrera, 1977; Gosálbez, 1977; Cuesta et al., 1984; Ruiz, 1985; González-Martín, 1985; Pérez et al., 1991; Martínez et al., 1992), rapaces diversas como *Aquila adalberti*, *Athene noctua*, *Buteo buteo*, *Circaetus gallicus*, *Circus aeruginosus*, *Falco naumanni*, *Milvus migrans*, *Milvus milvus*, *Neophron percnopterus* (Valverde 1967; Fernández-Cruz, 1973; Pérez-Chiscano, 1973); Garzón, 1973; Delibes, 1975, 1978; Franco y Andrada, 1976; Gosálbez, 1977; Amores y Franco, 1981; Máñez, 1983; Blanco et al., 1987; Gil y Pleguezuelos, 2001) y otras aves como el calamón (*Porphyrio porphyrio*) (Cramp, 1983), cigüeña negra (*Ciconia nigra*) (Domínguez et al., 1985), *Podiceps cristatus* (Isenmann, 2006)¹, y la cigüeña común (*Ciconia ciconia*) (Pleguezuelos, obs. pers.). Otras especies acuáticas son también depredadores potenciales (Hailey y Davies, 1986c).

Se ha observado la captura de culebras viperinas por algunos mamíferos como *Lutra lutra*, *Martes foina*, *Mustela vison* y *Sus scrofa* (Amores, 1980; Garzón et al., 1984; Adrián y Moreno, 1986; Adrián et al., 1988; Ruiz-Olmo et al., 1989; Sostoa y Lobón-Cerviá, 1989; Ruiz-Olmo, 1987, 1995).

Finalmente también se ha detectado puntualmente su consumo por parte de otros ofidios como *Malpolon monspessulanus* (Valverde, 1967; Diaz-Paniagua, 1976) y hasta se conoce un caso de canibalismo (Meijide y Salas, 1989). Se ha citado depredación por *Mauremys leprosa* (Domínguez y Villarán, 2008²).

El consumo de culebra viperina debe ser importante en zonas con elevadas densidades de estos ofidios, como son algunas zonas húmedas, donde no es infrecuente ver ardeidos levantando el vuelo con una culebra viperina colgada del pico (Santos, obs. pers.). En este sentido, el 17% de los ejemplares tenían la cola cortada en el Delta del Ebro (Santos, datos no publicados). En esta localidad, la poca profundidad del agua puede convertir a las serpientes en presa de fácil captura para la abundante colonia de ardeidos que acechan en las orillas de

canales y arrozales. Esto podría explicar que el 69% de las serpientes encontradas en el agua ocupaban hábitats con mucha vegetación en los márgenes o en su superficie (ej. *Lemna* sp.), característica de las acequias del Delta que rodean los arrozales y en donde podían pasar más desapercibidas para sus depredadores naturales (Santos, 2000).

Hailey y Davies (1987d) señalan la falta de depredadores naturales como causa de la elevada densidad de culebras en el río Jalón, extremo que tal vez se complementa a otros factores como la disponibilidad de presas en el medio.

Parásitos

En culebras viperinas de zonas húmedas de Valencia, se detectó una variada helmintofauna que comprendía 12 especies de helmintos: 6 trematodos digénicos, 1 cestodo y 5 nematodos (Navarro et al., 1987; Navarro y Lluch, 1993). La mayor parte de los parásitos se hallaron en el intestino aunque no faltaron especies parásitas de otras zonas del tracto digestivo (faringe y cloaca) y aparato respiratorio (tráquea y pulmón) (Lluch y Navarro, 1986). Por todo ello cabe decir que el espectro de especies parásitas de la culebra viperina es muy rico (Navarro, 1985), y debe aun aumentar más a medida que se analicen ejemplares de otras zonas geográficas. Por ejemplo en dos ejemplares de los Pirineos se halló un nuevo nematodo (García, 1987) no citado en estudios anteriores.

La elevada riqueza de helmintos parásitos de la culebra viperina se debe enmarcar en sus hábitos acuáticos, medio en que algunos parásitos son frecuentes y abundantes. En este sentido cabe destacar la presencia de diversos digénidos adultos cuya fase larvaria ha sido hallada en la rana verde, una presa habitual de la culebra viperina.

Otras contribuciones: 1. Alfredo Salvador. 2-09-2008; 2. Alfredo Salvador. 20-11-2009

Actividad

En general se puede decir que la actividad de la culebra viperina se inicia en marzo en gran parte de su distribución peninsular (Crespo, 1973; Jaén y Pérez-Mellado, 1989; Santos y Llorente, 2001a) a excepción de zonas frías donde no es activa hasta abril (Galán, 1988). Un patrón parecido acontece en la finalización de la actividad anual, fechada en octubre en gran parte de su distribución excepto en zonas como Galicia donde finaliza un mes antes. Pleguezuelos y Feriche (2003) observaron que la culebra viperina, debido a sus hábitos acuáticos, presentaba en la provincia de Granada, un período de actividad anual inferior al de otros ofidios debido a la baja temperatura del agua donde captura sus presas. Se pueden observar ejemplares activos en días soleados de invierno al menos en zonas costeras con temperaturas invernales suaves (Santos y Llorente, 2001a, Feriche, com. pers.) y parece activa todo el año en el sur de Portugal (Malkmus, 1996; 2008¹). En cambio en zonas más frías como Galicia, no hay observaciones invernales (Galán, 1988).

La abundancia de culebras a lo largo de los meses muestra un patrón bimodal con mayor número de observaciones en primavera y otoño, respecto al verano (Galán, 1988; Santos y Llorente, 2001a). Entre los individuos adultos el número de observaciones en el Delta del Ebro es máximo en primavera coincidiendo con la actividad reproductora (Santos y Llorente, 2001b), mientras que en otoño destaca la abundancia de inmaduros debido al reclutamiento de recién nacidos. El descenso en el número de observaciones en verano es más débil en zonas menos cálidas de montaña o del norte peninsular como Galicia (Galán, 1988). En general el descenso de la actividad estival debe estar condicionado por las elevadas temperaturas ambientales, y además coincide con un descenso en la actividad trófica (Santos y Llorente, 1998) y con la realización de desplazamientos más cortos (Santos y Llorente, 1997) en el Delta del Ebro.

Sin embargo, esta estacionalidad observada en el número de individuos activos debe matizarse pues la culebra viperina aumenta su actividad nocturna en verano y, al menos en algunas zonas, también aumenta la frecuencia y el tiempo de permanencia de ejemplares en el agua. Hailey y Davies (1986b) observaron un elevado número de culebras viperinas activas por la noche. Hailey et al. (1982) en Alicante y Duguy y Saint Girons (1966) en Francia, describieron un incremento de la actividad de las culebras en el agua durante los meses de verano. En

zonas muy calurosas del sur peninsular, *Natrix maura* parece trasladar toda su actividad de caza a la noche (Pleguezuelos, obs. pers.).

Jaén y Pérez-Mellado (1989) en el río Valvanera (Salamanca) detectaron un desplazamiento de las culebras de tierra a agua, buscado un medio más tamponado y menos caliente, especialmente en las horas centrales de los días más calurosos. Patterson y Davies (1977) también observaron cambios a lo largo del día en la presencia de culebras en el agua. Por el contrario, en los arrozales del Delta del Ebro la presencia de culebras en el agua está modificado por la acción del ser humano que mantiene los campos y todo el sistema de canales sin agua desde entrado el otoño hasta mediados de abril (Santos y Llorente, 2001a). En este mismo hábitat, se han registrado temperaturas del agua de los arrozales de 33°C, temperatura cercana a la temperatura letal de esta especie (35- 40°C, Hailey & Davies, 1986a), lo cual podría explicar que en los momentos más calurosos del día, la culebra viperina reduzca su actividad y busque el abrigo de sitios frescos con vegetación, donde su localización puede ser más difícil.

Hay diferencias estacionales en la actividad desarrollada a lo largo del día por las culebras. En primavera y otoño, la actividad diaria parece seguir un patrón unimodal, con máxima abundancia de ejemplares registrada en las horas centrales y por tanto más calurosas del día (Galán, 1988; Santos y Llorente, 2001a). Un estudio de radio-seguimiento parece confirmar estos resultados: los desplazamientos medios estimados en una muestra de culebras del Delta del Ebro en mayo, no mostraron diferencias a lo largo del día (Santos y Llorente, 1997). A diferencia de la primavera y el otoño, en verano se observa un patrón bimodal con máxima abundancia por la mañana y por la tarde-crepúsculo, aunque más suavizado en las regiones menos calurosas. Es en esta estación cuando destaca la actividad crepuscular y nocturna en poblaciones de todo su rango de distribución (Duguy y Saint Girons, 1966; Franco et al., 1980; Galán, 1988; Hailey et al., 1982; Pleguezuelos y Feriche, 2003).

Termorregulación

El rango de temperaturas corporales registrado por *Natrix maura* en animales activos fue muy parecido en las tres poblaciones de las que se poseen datos: en el río Valvanera entre 17.5° y 34.6° (Jaén y Pérez-Mellado, 1988), en el Delta del Ebro entre 13.7° y 32.8° (Santos, 2000) y en el río Jalón entre 14° y 35° (Hailey et al., 1982; Hailey y Davies, 1987c). En los tres casos se observó un rango de temperaturas corporales amplio, hecho que sugiere una limitada capacidad termoreguladora, en coincidencia con otros estudios de campo realizados con ofidios de regiones templadas. Pero además, la culebra viperina mostró actividad a temperaturas más bajas que su congénere la culebra de collar, *Natrix natrix*, lo cual le permitiría estar activa en un mayor rango de temperaturas ambientales (Hailey y Davies, 1986b).

Hubo leves diferencias en la temperatura corporal registrada para machos, hembras e inmaduros aunque con resultados opuestos según los estudios. En el Delta del Ebro se registraron temperaturas corporales mayores en hembras, especialmente en el período reproductor (Santos, 2000), lo cual sugiere alguna relación entre el desarrollo embrionario y la temperatura corporal. Por el contrario, Jaén y Pérez-Mellado (1989) detectaron mayores temperaturas corporales en inmaduros y machos adultos, además de una mayor precisión termoreguladora en los ejemplares de menor talla. Por el contrario, los inmaduros revelaron una mayor termoconformidad en el Delta del Ebro (las pendientes de las rectas de regresión entre temperatura corporal y del sustrato eran cercanas a 1) tal vez debido a que la razón superficie/volumen es mayor que en adultos, lo cual acelera el intercambio de calor y puede influir sobre la eficacia termoreguladora (Santos, 2000).

Estacionalmente también se registraron diferencias en la temperatura corporal siendo mayores en verano que en primavera y otoño (Hailey et al., 1982; Hailey y Davies, 1986b; Santos, 2000). Esto indica que el verano es térmicamente óptimo para las serpientes, hecho que también se reflejó en una reducción del rango de temperatura corporal (TC), sobre todo debido a que aumentaban las TC más bajas registradas (Santos, 2000). Estos resultados refuerzan la importancia que tienen las condiciones ambientales sobre la biología térmica de las serpientes.

Un factor importante en la biología térmica de la culebra viperina son sus hábitos acuáticos, ya que en este medio, su temperatura corporal rápidamente se iguala con la del agua, hasta el

punto que, se puede decir que la culebra viperina se comporta como termoconforme en este medio (Hailey et al., 1982; Jaén y Pérez-Mellado, 1988; Santos, 2000). Se observaron culebras en el agua a temperaturas del agua entre 14°C y 34°C en el río Jalón (Hailey et al., 1982), 13°C y 29°C en el río Valvanera (Jaén y Pérez-Mellado, 1989) y 17.8°C a 30.4°C en el Delta del Ebro (Santos, 2000). En este último, canales y arrozales se inundan a partir del 15 de abril, por lo que la temperatura del agua generalmente no es inferior a los 17°C. La temperatura del agua y el carácter termoconforme de las culebras en este medio, pueden influir en parte, en su comportamiento depredador. Así, cuando la temperatura del agua es inferior o superior al rango de temperaturas corporales óptimo, los animales deben permanecer en el agua por períodos de tiempo muy cortos (Patterson y Davies, 1982; Santos 2000). En cambio, cuando se encuentra dentro del rango de temperaturas corporales óptimas, las serpientes pueden permanecer en el agua durante mucho tiempo capturando presas entre los bancos de pequeños peces (Hailey y Davies, 1986a; Santos, obs. pers.).

La relación de la temperatura corporal con la del sustrato y el ambiente (mediante análisis de regresión múltiple) demostró que, para las culebras halladas en el suelo, la temperatura corporal estaba más influida por la del sustrato, por lo que la población del Delta del Ebro debe ser catalogada como tigmoterma (Santos, 2000). Sin embargo, los mismos análisis por estaciones describieron un carácter más heliotermo en primavera y claramente tigmoterma en verano y otoño

Estudios experimentales con la culebra viperina estimaron valores de termopreferendum entre los 24.7°C (Hailey y Davies, 1986a) y 29°C (Spellerberg, 1977). Además, se observó un aumento de la velocidad de digestión con la temperatura: a 10°C todo el alimento era regurgitado mientras que a 35°C la digestión era óptima (Hailey y Davies, 1987c). Del mismo modo se demostró el aumento en la velocidad de locomoción con la temperatura corporal hasta los 25°C, con diferencias entre sexos motivadas por la mayor longitud relativa de la cola en machos que les hace moverse más rápidamente (Hailey y Davies, 1986a).

También se analizó la biología térmica de la especie en relación al microhábitat ocupado. En la población del Delta del Ebro, la aplicación de un modelo log-lineal para datos categóricos indicó que las culebras se hallaban en el agua y bajo plásticos en primavera, mientras que aparecían bajo piedras en verano (Santos, 2000). Los plásticos se revelaron como un medio adecuado para el calentamiento en días no muy calurosos, pero en cambio no apto por su elevada temperatura en verano. En cambio las piedras resultaron ser un buen refugio con temperaturas tamponadas, especialmente óptimo en verano, pues permitía a las culebras viperinas mantener temperaturas corporales adecuadas y al mismo tiempo actuaba como refugio seguro ante los numerosos depredadores que merodean los arrozales y red de canales del Delta del Ebro (Santos, 2000).

Dominio vital

Se calculó el dominio vital mediante telemetría en un pequeño número de ejemplares del Delta del Ebro y en dos épocas distintas (Santos y Llorente, 1997). A pesar de la limitación técnica (los períodos de muestreo tenían una duración de un mes) y la reducida muestra, los resultados sugirieron que los machos presentaban mayores dominios vitales en mayo (5.8 ha, n=4) que en julio (0.7 ha, n=7). Estas diferencias estacionales podrían estar relacionadas con la actividad desarrollada por los machos durante la época de cópulas (Santos y Llorente, 2001b). Mediante técnicas de captura-recaptura, Hailey y Davies (1987d) detectaron dominios vitales lineales (relativos a la longitud de tramos de río) mayores en hembras que en machos, reflejo de un mayor tamaño corporal en las primeras.

Coincidiendo con los resultados del cálculo del dominio vital, los desplazamientos de las culebras del Delta del Ebro en mayo fueron significativamente mayores que en julio (Santos y Llorente, 1997). Algo parecido se observó en Francia (Duguy y Saint Girons, 1966) y Alicante (Hailey y Davies 1987d). En esta última localidad, los autores discutían las razones de este resultado, y sugerían que la distribución del alimento y en definitiva la estructura del hábitat, son fundamentales a la hora de explicar la actividad de las culebras y por tanto sus dominios vitales y áreas de campeo. En el río Jalón, los períodos de sequía estival concentraban las presas en pequeñas pozas haciendo innecesarios los grandes desplazamientos de las serpientes en busca de alimento. Esto mismo debe ocurrir en otros ríos mediterráneos durante

el período de estiaje. Por tanto, los dominios vitales deben analizarse con mucho detalle intentando discriminar entre distintas actividades biológicas que se solapan e influyen sobre los desplazamientos de las culebras.

Otras contribuciones: 1. Alfredo Salvador. 2-09-2008

Bibliografía

- Adrián, M. I., Aguado, R., Costa, J., Delibes, A., Domínguez de Lucio, J. F. (1988). Distribución y alimentación de la nutria (*Lutra lutra*) en la provincia de León. *Tierras de León*, 70: 121-131.
- Adrián, M. I., Moreno, S. (1986). Notas sobre la alimentación de la nutria (*Lutra lutra*) en el embalse de Matavacas (Huelva). *Doñana, Acta Vert.*, 13: 189-191.
- Alcover, J. A. (1987). El poblament del territori insular. Pp. 197-202. En: Gosálbez et al. (eds.). *Història Natural del Països Catalans, vol. 13, Amfibis, Rèptils i Mamífers*. Enciclopèdia Catalana, Barcelona.
- Alcover, J. A., Mayol, J. (1981). Espècies relíquies d'amfibis i de rèptils a les Balears i Pitiüses. *Bol. Soc. Hist. Nat. Balears*, 25: 151-167.
- Amat, J. A., Herrera, C. M. (1977). Alimentación de la garza imperial (*Ardea purpurea*) en las marismas del Guadalquivir durante el período de nidificación. *Ardeola*, 24: 95-104.
- Amores, F. (1980). Feeding habits of the stone marten, *Martes foina* (Erxleben, 1777) in south western Spain. *Sauget. Mitt.*, 28: 316-322.
- Amores, F., Franco, A. (1981). Alimentation et écologie du circaete Jean-le-Blanc dans le sud de l'Espagne. *Alauda*, 49: 59-64.
- Angel, F. (1946). *Reptiles et amphibiens*. En: Faune de la France, vol. 45. Librairie de la Faculté des Sciences, Fédération Française des Sociétés de Sciences Naturelles, Paris.
- Bea, A., Montori, A., Pascual, X. (1994). Herpetofauna dels Aiguamolls de l'Empordà. En: Els sistemes naturals dels Aiguamolls de l'Empordà. *Treballs Ins. Cat. Hist. Nat.*, 13: 359-407.
- Blackwell, K. (1952). Notes on the viperine snake (*Natrix maura*). *Brit. J. Herpetol.*, 1: 134-136.
- Blanc, C. P. (1979). Notes sur les reptiles de Tunisie: 7. Observations sur un serpent bicephale du g. *Natrix* (Reptilia, Colubridae). *Arch. Ins. Pasteur de Tunis*, 56: 81-90.
- Blanco, J. M., Hiraldo, F., Heredia, B., García, L. (1987). Alimentación invernal del milano real, (*Milvus milvus* L. 1758), en el Parque Nacional de Doñana. *Bol. Est. Cent. Ecol.*, 16: 93-97.
- Bons, J., Geniez, P. (1996). *Anfibios y Reptiles de Marruecos (incluido Sahara Occidental)*. Atlas biogeográfico. Asociación Herpetológica Española, Barcelona.
- Bosch, H. A. J. in den y Musters, C. J. M. (1987). Scalation and skull morphology of a cyclopiian *Natrix maura*. *J. Herpetol.* 21: 107-114.
- Braña, F. (1997). *Natrix maura*. Pp. 440-454. En: *Fauna Ibérica, vol. 10, Reptiles*. Salvador, A. (Coord.), Ramos, M. A. et al. (Eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC, Madrid.
- Busack, S. (1986). Biogeographic analysis of the herpetofauna separated by the formation of the Strait of Gibraltar. *Nat. Geograph. Res.*, 2: 17-36.
- Cabot, J., Olea, S. (1978). Observación de una culebra viperina, *Natrix maura*, en agua marina. *Doñana, Acta Vert.*, 5: 107.
- Ceacero Herrador, F., Pedrajas Pulido, L., Rodríguez Ramírez, M., Villodre Carrilero, A. (2006). Predación de larva de *Salamandra salamandra* por ejemplar juvenil de *Natrix maura*. *Boletín de la Asociación Herpetológica Española*, 17 (1): 36-37.

- Cramp, S. (Ed.) (1983). *Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa . The Birds of the Western Palearctic. Vol. 2. Hawks to Bustards*. Oxford University Press, Oxford.
- Crespo, E. G. (1973). Sobre a distribuição e ecologia da herpetofauna portuguesa. *Arquivos do Museu Bocage (2ª ser.)*, 4: 247-260.
- Cuesta, L. de la, Lobón-Cerviá, J., González, L. M., Llandres, C., Garzón, J., Palacios, F. (1984). Alimentación de la garza real (*Ardea cinerea cinerea* Linnaeus, 1758) en España. Pp. 189-195. En: Castroviejo, J. (Ed.). *Actas II Congreso Iberoamericano de Conservación y Zoología de Vertebrados*. Cáceres.
- Delibes, M. (1975). Alimentación del milano negro (*Milvus migrans*) en Doñana (Huelva, España). *Ardeola*, volumen especial: 183-207.
- Delibes, M. (1978). Ecología alimenticia del águila imperial ibérica (*Aquila adalberti*) en el Coto de Doñana durante la crianza de los pollos. *Doñana, Acta Vert.*, 5: 35-60.
- Díaz-Paniagua, C. (1976). Alimentación de la culebra bastarda (*Malpolon monspessulanus*, Ophidia, Colubridae) en el S.O. de España. *Doñana, Acta Vert.*, 3: 113-127.
- Domínguez, L., González, L. M., Garzón, J., Llandrés, C. (1985). Datos sobre la alimentación de la cigüeña negra (*Ciconia ciconia* L.) en España centro occidental. *Alytes*, 3: 51-56.
- Domínguez, J., Villarán, A. (2008). Primera cita de *Natrix maura* en la dieta de *Mauremys leprosa*. *Boletín de la Asociación Herpetológica Española*, 19: 37.
- Doré, R. (1989). *Natrix maura*. Pp. 160-161. En: *Atlas de repartition des amphibiens et reptiles de France*. Société Herpétologique de France, Paris.
- Duguy, R. (1967). Le cycle annuel des éléments figurés du sang chez *Emys orbicularis* L., *Lacerta muralis* Laur. et *Natrix maura* L. *Bul. Soc. Zool. Franc.*, 92: 23-37.
- Duguy, R., Saint-Girons, H. (1966). Cycle annuel d'activité et reproduction de la couleuvre viperine *Natrix maura* (L.), d'après les notes manuscrites de Rollinat et des observations personnelles. *La Terre et la Vie*, 4: 423-457.
- Duguy, R., Saint-Girons, H. (1993). Répartition et fréquence du phénotype «rayé» chez *Natrix maura* (Linné, 1758) dans les départements de Charente-Maritime et de Vendée. *Ann. Soc. Sci. Nat. Charente-Maritime, La Rochelle* 8: 133-138.
- Dumont, M. (1979). Elevage et reproduction de *Natrix maura*. *Bul. Soc. Herpétol. Franc.*, 12: 7-10.
- 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)*. Tesis doctoral, Universidad de Tetuán, Marruecos.
- Feriche, M. (1998). *Ecología de la reproducción en colúbridos del sureste de la Península Ibérica*. Tesis doctoral, Universidad de Granada.
- Feriche, M., Pleguezuelos, J. M. (1999). Características de la reproducción de la culebra viperina, *Natrix maura* (Linnaeus, 1758), en la Depresión de Granada (sureste ibérico). *Rev. Esp. Herpetol.*, 13: 37-48.
- Feriche, M., Pleguezuelos J. M., Cerro, A. (1993). Sexual dimorphism and sexing of Mediterranean colubrids based on external characteristics. *J. Herpetol.*, 27: 357-362.
- Fernández-Cruz, M. (1973). Sobre la alimentación del milano negro (*Milvus migrans*) en la estación ornitológica de "El Borbollón" (Cáceres). *Ardeola*, 19: 337-343.

- Fons, R., Saint Girons, H., Salotti, M., Cheylan, M., Clara, J. P. (1991). Contribution à la faune herpétologique des Iles Méditerranéennes : Présence de la Couleuvre vipérine *Natrix maura* (Reptilia, Colubridae) en Corse. *Bonner zool. Beitr.* 42: 181-186.
- Franco, A., Andrada, J. (1976). Alimentación y selección de presa en *Falco naumanni*. *Ardeola*, 23: 137-187.
- Franco, A., Mellado, J., Amores, F. (1980). Observaciones sobre actividad nocturna de reptiles en la España mediterránea occidental. *Doñana, Acta Vert.*, 7: 261-262.
- Galán, P. (1987). Notas preliminares sobre la herpetofauna de las islas Cíes y Ons. *Mustela*, 3: 64-69.
- Galán, P. (1988). Segregación ecológica en una comunidad de ofidios. *Doñana, Acta Vert.*, 15: 59-78.
- Galán, P. (2003). *Anfibios y reptiles del Parque Nacional de las Islas Atlánticas de Galicia. Faunística, biología y conservación*. Ministerio de Medio Ambiente.
- Galán, P. (2004). *Natrix maura* (Viperine Snake). Marine inhabitation. *Herpetol. Rev.*, 35: 71.
- Galán, P., Fernández-Arias, G. (1993). *Anfibios e réptiles de Galicia*. Edicions Xerais de Galicia, Vigo.
- García, G. (1987). *Helmintofauna de algunas especies de reptiles de los Pirineos Ibéricos*. Tesis de Licenciatura, Universidad de Valencia.
- Garzón, J. (1973). Contribución al estudio del estatus, alimentación y reproducción de las Falconiformes en España Central. *Ardeola*, 19: 279-330.
- Garzón, J. (1974). *Natrix maura* captura peces y *Rana*. *Doñana, Acta Vert.*, 1: 56.
- Garzón, P., Palacios, F., Ibáñez, C. (1984). Primeros datos sobre la alimentación del jabalí (*Sus scrofa baeticus* Thomas, 1912) en el Parque Nacional de Doñana. Pp. 466-475. En: *II Reunión Iberoamericana de Conservación y Zoología de Vertebrados*, Cáceres.
- Gil, J. M., Pleguezuelos, J. M. (2001). Prey and prey-size selection by the Short-toed eagle, *Circaetus gallicus*, during the breeding period in Southeastern Spain. *J. Zool. (Lond.)*, 255: 131-137.
- Godinho, R., Teixeira, J., Rebelo, R., Segurado, P., Loureiro, A., Álvares, F., Gomes, N., Cardoso, P., Camilo-alves, C., Brito, J. C. (1999). Atlas of continental Portuguese herpetofauna: an assemblage of published and new data. *Rev. Esp. Herp.*, 13: 61-82.
- González de la Vega, J. P. (1988). *Anfibios y Reptiles de la provincia de Huelva*. Ertisa. Huelva.
- González-Martín, M. (1985). *Estudio de algunos aspectos de la biología de Ardea purpurea (L., 1766) en el Delta del Ebro, Tarragona*. Tesis de Licenciatura. Universidad de Barcelona.
- Gosálbez, J. (1977). Herpetofauna i mastofauna del delta de l'Ebre. *Treb. Inst. Cat. Hist. Nat.*, 8: 303-312.
- Griffiths, R., Schley, L., Sharp, P. E., Dennis, J. L., Román, A. (1998). Behavioural responses of Mallorcan midwife toad tadpoles to natural and unnatural snake predators. *Anim. Behav.* 55: 207-214.
- Guicking, D., Griffiths, R. A., Moore, R. D., Joger, U., Wink, M. (2006). Introduced alien or persecuted native? Resolving the origin of the viperine snake (*Natrix maura*) on Mallorca. *Biodiversity and Conservation*, 15 (9): 3045-3054.
- Guicking, D., Joger, U., Wink, M. (2002). Molecular phylogeography of the Viperine Snake *Natrix maura* and the Dice Snake *Natrix tessalata*: first results. *Biota*, 3: 49-59.

- Guicking, D., Joger, U., Wink, M. (2008). Molecular phylogeography of the viperine snake *Natrix maura* (Serpentes: Colubridae): Evidence for strong intraspecific differentiation. *Organisms Diversity & Evolution*, 8 (2): 130-145.
- Guicking, D., Lawson, R., Joger, U., Wink, M. (2006). Evolution and phylogeny of the genus *Natrix* (Serpentes: Colubridae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 87 (1): 127-143.
- Gutiérrez-Estrada, J. C., Bravo, R. (1997). Observación de una culebra viperina, *Natrix maura*, alimentándose de una perca sol, *Lepomis gibbosus*. *Bol. Assoc. Herpetol. Esp.* 8: 37.
- Hailey, A., Davies, P. M. C. (1985). 'Fingerprinting' snakes: a digital system applied to a population of *Natrix maura*. *J. Zool., London*, 207: 191-199.
- Hailey, A., Davies, P. M. C. (1986a). Effects of size, sex, temperature and condition on activity metabolism and defence behaviour of the viperine snake, *Natrix maura*. *J. Zool., London*, 208: 541-558.
- Hailey, A., Davies, P. M. C. (1986b). Lifestyle, latitude and activity metabolism of natricine snakes. *J. Zool., London*, 209: 461-476.
- Hailey, A., Davies, P. M. C. (1986c). Diet and foraging behaviour of *Natrix maura*. *Herpetol. J.*, 1: 53-61.
- Hailey, A., Davies, P. M. C. (1986d). Selection of prey from groups: water snakes and fish. *Herpetol. J.*, 1: 71-77.
- Hailey, A., Davies, P. M. C. (1987a). Digestion, specific dynamic action, and ecological energetics of *Natrix maura*. *Herpetol. J.*, 1: 159-166.
- Hailey, A., Davies, P. M. C. (1987b). Maturity, mating and age-specific reproductive effort of the snake *Natrix maura*. *J. Zool., London*, 211: 573-587.
- Hailey, A., Davies, P. M. C. (1987c). Activity and thermoregulation of the snake *Natrix maura* 1. R and K thermoregulation. *J. Zool., London*, 213: 71-80.
- Hailey, A., Davies, P. M. C. (1987d). Growth, movement and population dynamics of *Natrix maura* in a drying river. *Herpetol. J.*, 1: 185-194.
- Hailey, A., Davies, P. M. C., Pulford, E. (1982). Lifestyle and thermal ecology of natricine snakes. *Brit. J. Herpetol.*, 6: 261-268.
- Isenmann, P. (2006). Un jeune grebe huppe *Podiceps cristatus* predateur d'une couleuvre viperine *Natrix maura*. *Alauda*, 74 (4): 428.
- Jaén, M. J. (1988). *Ecología de Natrix maura (Linnaeus, 1758) en el río Valvanera (Salamanca)*. Tesis de Licenciatura. Universidad de Salamanca.
- Jaén, M. J., Pérez-Mellado, V. (1989). Temperaturas corporales y ritmos de actividad en una población de *Natrix maura* (L.) del Sistema Central. *Doñana, Acta Vert.*, 16: 203-217.
- Lepiney, J. de, Nemeth, F. (1945-46-47). Notes zoologiques marocaines. *Bull. Soc. Sci. Nat. Phys. Maroc*, 25-27: 227-233.
- Lizana, M., Barbadillo, L. J. (1997). Legislación, protección y estado de conservación de los anfibios y reptiles españoles. En: Pleguezuelos, J. M. (Ed.) *Distribución y Biogeografía de los anfibios y reptiles de España y Portugal*. *Monografías Rev. Esp. Herp.*, 3: 477-516.
- Llorente, G. A., Fontanet, X., Montori, A., Santos, X., Carretero, M. A. (1991). Herpetofauna del delta de l'Ebre: distribució i conservació de les espècies. *Butll. Parc Natural Delta de l'Ebre*, 6: 14-21.
- Lluch, J., Navarro, P. (1986). *Rhabdias fuscovenosa* (Railliet, 1899) Goodey, 1924, parásito pulmonar de culebras de agua. *Rev. Ibér. Parasitol.*, 43: 63-65.

- Malkmus, R. (1996). Die "gestreifte" form der Vipernatter (*Natrix maura*) aus Portugal. *Salamandra*, 32: 285-286.
- Malkmus, R. (1997). Slagen van Portugal (8): de Adderringslang (*Natrix maura*). *Lacerta*, 55: 248-253.
- Malkmus, R. (2003). Die gestreifte form der vipernatter (*Natrix maura*) in Portugal. *Zeitschrift für Feldherpetologie*, 10 : 253-259.
- Malkmus, R. (2008). Winteraktive Schlangen in Portugal (Ergänzende Bemerkungen). *Zeitschrift für Feldherpetologie*, 15 (1): 97-98.
- Máñez, M. (1983). Espectro alimenticio del mochuelo común (*Athene noctua*) en España. *Alytes*, 1: 275-290.
- Marangoni, F., Tejado, M. (2007). *Pelobates cultripes* (Iberian spadefoot toad). Predation. *Herpetological Review*, 38 (2): 190.
- Martínez, C., Ruiz, X., Jover, L. (1992). Alimentación de los pollos de martinete (*Nycticorax nycticorax*) en el Delta del Ebro. *Ardeola*, 39: 25-34.
- Mateo Miras, J. A., Cheylan, M., Noura, M. S., Joger, U., Sá-Sousa, P., Pérez-Mellado, V., Schmidt, B., Meyer, A., Sindaco, R., Romano, A., Martínez-Solano, I. (2009). *Natrix maura*. En: *IUCN Red List of Threatened Species*. Version 2009.2. <www.iucnredlist.org>.
- Martorell, E. (1990). *Natrix maura*: ¿Posibilidad de aprendizaje? *Bol. Asoc. Herpetol. Esp.* 1: 24.
- Meijide, M., Salas, R. (1989). Observaciones sobre el comportamiento depredativo de algunos colúbridos ibéricos en estado salvaje. *Doñana, Acta Vert.*, 16: 329-332.
- Mellado, J. (1974a). *Natrix maura* alimentándose de notonéctidos. *Doñana, Acta Vert.*, 1: 56-57.
- Mellado, J. (1974b). *Natrix maura* alimentándose de *Rana ridibunda*. *Doñana, Acta Vert.*, 1: 57.
- Miras, J. A. M., Cheylan, M., Noura, M.S., Joger, U., Sá-Sousa, P., Pérez-Mellado, V., Schmidt, B., Meyer, A. (2006). *Natrix maura*. En: *IUCN 2007. 2007 IUCN Red List of Threatened Species*. <www.iucnredlist.org>.
- Naulleau, G. (1964). Premières observations sur le comportement de chasse et de capture chez les vipères et les couleuvres. *La Terre et la Vie*, 1: 54-76.
- Naulleau, G. (1978). Couleuvre vipérine. Pp. 122-123. En: *Atlas préliminaire des Reptiles et Amphibiens de France*. Société Herpétologique de France, Montpellier.
- Naulleau, G., Schätti, B. (1997). *Natrix maura* (Linnaeus, 1758). Pp. 368-369. En : Gasc, J. P. et al. (Eds.). *Atlas of amphibians and reptiles in Europe*. Societas Europaea Herpetologica y Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.
- Navarro, P. (1985). *Contribución al conocimiento de la helmintofauna de Natrix maura (L., 1758) en Valencia*. Tesis Doctoral, Universidad de Valencia.
- Navarro, P., Lluch, J. (1993). *Strongyloides natrixis* (Strongyloididae), un nouveau nematode parasite de *Natrix maura* (L. 1758) (Colubridae) en Espagne. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 68: 136-138.
- Navarro, P., Lluch, J., Roca, V. (1987). Contribución al conocimiento de la helmintofauna de los herpetos ibéricos. VI. Parásitos de *Natrix maura* (Linnaeus, 1758) (Reptilia: Colubridae). *Rev. Ibér. Parasitol.*, 47: 65-70.
- Patterson, J. W., Davies, P. M. C. (1977). Notes on the herpetology of the Costa blanca in spring. *Brit. J. Herpetol.*, 5: 685-686.
- Patterson, J. W., Davies, P. M. C. (1982). Predatory behavior and temperature relations in the snake *Natrix maura*. *Copeia*, 1982: 472-474.

- Pérez, M., Collado, E. (1975). Hallazgo de *Natrix maura* albina. *Doñana, Acta Vert.*, 2: 271-272.
- Pérez, J. J., de Lope, F., Turégano, B., Cruz, C. de la (1991). La alimentación de los pollos de martinete (*Nycticorax nycticorax*) en Extremadura. *Ardeola*, 38: 277-287.
- Pérez-Chiscano, J. L. (1973). Sumario informe sobre la alimentación de rapaces en el nor-este de la provincia de Badajoz. *Ardeola*, 19: 331-336.
- Petch, S. (1991). Notes on a case of double-clutching in the viperine snake, *Natrix maura*. *Herpétile*, 16: 118-119.
- Pino, J. J., López, C., Carballo, C., Pino, R. (1998). Parque Natural de las Islas Cíes. Pp. 161-163. En: Santos, X., Carretero, M. A., Llorente, G. A., Montori, A. (Coord.). *Inventario de las áreas importantes para los anfibios y reptiles de España*. Colección Técnica. ICONA, Madrid.
- Pleguezuelos, J. M., Feriche, M. (2003). *Anfibios y reptiles*. Los Libros de la Estrella nº 18. Granada, Guías de la Naturaleza. Diputación de Granada, Granada.
- Pleguezuelos, J. M., Moreno, M. (1989). Alimentación primaveral de *Natrix maura* (Linné, 1758) (Ophidia, Colubridae) en el SE. de la Península Ibérica. *Rev. Esp. Herpetol.*, 3: 221-236.
- Pleguezuelos, J. M., Moreno, M., Flores, I. (1986). Folidosis y biometría de ofidios en el SE de la Península Ibérica, I: *Coluber hippocrepis* Linn., *Natrix maura* (Linn.). Pp. 89. En: *Actas I Congreso Nacional de Herpetología*. Benicàssim.
- Pleguezuelos, J. M., Villafranca, C. (1997). La distribución altitudinal de los anfibios y reptiles ibéricos. En: Pleguezuelos, J. M. (Ed.). *Distribución y Biogeografía de los anfibios y reptiles de España y Portugal*. *Monografías Rev. Esp. Herp.*, 3: 321-341.
- Rollinat, R. (1934). *La vie des reptiles de la France centrale*. Delegrave, París.
- Rossmann, D. A., Eberle, W. G. (1977). Partition of the genus *Natrix*, with preliminary observations on evolutionary trends in natricine snakes. *Herpetologica*, 33: 34-43.
- Rugiero, L., Capula, M., Persichetti, D., Luiselli, L., Angelici, F. M. (2000). Life-history and diet of two populations of *Natrix maura* (Reptilia, Colubridae) from contrasted habitats in Sardinia. *Misc. Zool.*, 23: 41-51.
- Ruiz, X. (1985). An analysis of the diet of Cattle Egrets in the Ebro Delta. *Ardea*, 73: 49-60.
- Ruiz-Olmo, J. (1987). El visón Americano, *Mustela vison* Schreber, 1777 (Mammalia, Mustelidae) en Cataluña, N. E. de la península Ibérica. *Doñana, Acta Vert.*, 14: 142-145.
- Ruiz-Olmo, J. (1995). The reptiles in the diet of the otter (*Lutra lutra* L., Carnivora, Mammalia) in Europe. Pp. 259-264. En: Llorente, G. A., Montori, A., Santos, X., Carretero, M. A. (Eds.). *Scientia Herpetologica*. Barcelona.
- Ruiz-Olmo, J., Jordán, G., Gosálbez, J. (1989). Alimentación de la nutria (*Lutra lutra* L., 1758) en el nordeste de la Península Ibérica. *Doñana, Acta Vert.*, 16: 227-237.
- Quillon, J., Lamouille, M. (1978). A propos d'éclosions chez les couleuvres *Natrix natrix* et *Natrix maura*. *Bul. Soc. Herpétol. Franc.*, 8: 18-28.
- Saint Girons, H. (1956). Les serpents du Maroc. *Var. Sci. Soc. Nat. Phys. Maroc*, 8: 1-29.
- Salvador, A., Pleguezuelos, J. M. (2002). *Reptiles Españoles*. Canseco Editores, Talavera de la Reina.
- Sánchez-García, I., Martínez-Silvestre, A. (1999). Un caso de duplicación axial en *Natrix maura*. *Bol. Asoc. Herpetol. Esp.*, 10: 37-38.
- Santos, X. (2000). *Ecología de la culebra viperina, Natrix maura (Linnaeus, 1758), en el Delta del Ebro*. Tesis Doctoral. Universitat de Barcelona.

- Santos, X. (2008). *Natrix maura* (Linnaeus, 1758). Pp. 176-177. 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.
- Santos, X., Arenas, C., Llorente, G. A., Ruiz, X. (2007). Exploring the origin of egg protein in an oviparous water snake (*Natrix maura*). *Comparative Biochemistry and Physiology Part A Molecular & Integrative Physiology*, 147 (1): 165-172.
- Santos, X., García-Cardenete, L. (2006). Introducción de peces en ríos de la cuenca mediterránea: una amenaza para sus depredadores. *Boletín de la Asociación Herpetológica Española*, 16 (1-2): 50-51.
- Santos, X., González-Solís, J., Llorente, G. A. (2000). Variation in the diet of the Viperine Snake, *Natrix maura*, in relation to prey availability. *Ecography*, 23: 185-192.
- Santos, X., Llorente, G. A. (1997). Actividad de *Natrix maura* en el Delta del Ebro, analizada mediante técnicas de telemetría. *Rev. Esp. Herpetol.*, 11: 63-70.
- Santos, X., Llorente G. A. (1998). Sexual and size-related differences in the diet of the snake *Natrix maura* from the Ebro Delta, Spain. *Herpetol. J.*, 8: 161-165.
- Santos, X., Llorente, G. A. (2001a). Actividad estacional y diaria en una población de culebra viperina, *Natrix maura*, del Delta del Ebro. *Bol. Asoc. Herpetol. Esp.*, 12: 22-24.
- Santos, X., Llorente, G. A. (2001b). Seasonal Variation in Reproductive Traits of the Oviparous Water Snake, *Natrix maura*, in the Ebro Delta of Northeastern Spain. *J. Herpetol.*, 35: 653-660.
- Santos, X., Llorente, G. A. (2004). Lipid dynamics in the viperine snake *Natrix maura* from the Ebro Delta. *Oikos*, 105: 132-140.
- Santos, X., Llorente, G. A. (2008). Gastrointestinal responses to feeding in a frequently feeding colubrid snake (*Natrix maura*). *Comparative Biochemistry and Physiology A-Molecular & Integrative Physiology*, 150 (1): 75-79.
- Santos, X., Llorente, G. A., Feriche, M., Pleguezuelos, J. M., Casals, F., de Sostoa, A. (2005). Food availability induces geographic variation in reproductive timing of an aquatic oviparous snake (*Natrix maura*). *Amphibia-Reptilia*, 26 (2): 183-191.
- Santos, X., Llorente, G. A., Montori, A., Carretero, M. A. (1997). *Natrix maura* (Linnaeus, 1758) Culebra viperina. En: Pleguezuelos, J. M. (Ed.). *Distribución y biogeografía de los anfibios y reptiles en España y Portugal*. Monografías Rev. Esp. Herpetol., 3: 279-281.
- Santos, X., Llorente, G. A., Montori, A., Carretero, M. A. (2002). *Natrix maura* (Linnaeus, 1758). Pp. 289-291. 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.
- Santos, X., Pastor, D., Llorente, G. A., Albaigés, J. (1999). Organochlorine levels in viperine snake *Natrix maura* carcasses from the Ebro Delta (NE Spain): sexual and size-related differences. *Chemosphere*, 39: 2641-2650.
- Santos, X., Vilardebo, E., Casals, F., Llorente, G. A., Vinyoles, D., De Sostoa, A. (2006). Wide food availability favours intraspecific trophic segregation in predators: the case of a water snake in a Mediterranean river. *Animal Biology*, 56 (3): 299-309.
- Schätti, B. (1982). Bemerkungen zur ökologie, verbreitung und intraspezifischen variation der vipernatter, *Natrix maura* (Linné, 1758) (Reptilia, Serpentes). *Rev. Suisse Zool.*, 89: 521-542.
- Schätti, B. (1999). *Natrix maura* (Linnaeus, 1758). Vipernatter. Pp. 483-503. En: Böhme, W. (Ed.). *Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas, Band 3/IIA: Schlangen II*. Aula Verlag, Wiebelsheim.
- Schleich, H. H., Kästle, W., Kabisch, K. (1996). *Amphibians and Reptiles of North Africa*. Koeltz Sci. Books, Koenigstein.

Sostoa, A. de, Lobón-Cerviá, J. (1989). Observations on feeding relationships between fish predators and fish assemblages in a Mediterranean stream. *Regulated Rivers: Research and Management*, 4: 157-163.

Spellerberg, I. F. (1977). Reptile body temperatures. 2. Examples of reptile voluntary temperature levels. *The Herpetile* 2: 20-37.

Szyndlar, Z. (1984). Fossil snakes from Poland. *Acta Zool. Cracoviensia*, 28: 1-156.

Thorpe, R. S. (1975). Quantitative handling of characters useful in snake systematics with particular reference to intraspecific variation in the ringed snake *Natrix natrix* (L.). *Biol. J. Linnean Soc.*, 7: 27-43.

Torres-Porras, J. (2008). Apareamiento grupal de la culebra viperina (*Natrix maura*). *Boletín de la Asociación Herpetológica Española*, 19: 37.

Tonge, S. (1986). Collecting the Mallorcan midwife toad. *Oryx*, 20: 74-78.

Valverde, J. A. (1967). *Estructura de una comunidad de vertebrados terrestres*. Monografía Estac. Biol. Doñana 1.

Valverde, J. A. (1974). *Natrix maura* alimentándose de larvas de *Bufo bufo*. *Doñana, Acta Vert.*, 1: 57.

Vericad, J. R., Escarré, A. (1976). Datos de alimentación de ofidios en el Levante sur ibérico. *Mediterránea*, 1: 3-32.

Revisiones: 16-01-2006; 20-12-2006; 2-09-2008; 20-11-2009