

## **Víbora áspid – *Vipera aspis* (Linnaeus, 1758)**

**Fernando Martínez-Freiría**  
Departamento de Biología Animal, Universidad de Salamanca

Fecha de publicación: 8-07-2009



Detalle de la cabeza de una hembra de *V. aspis* del Alto Ebro (NO Burgos). © F. Martínez-Freiría.

## Origen

Saint-Girons (1980a) propuso el primer escenario hipotético sobre la evolución de las víboras europeas occidentales en base a datos morfológicos, biogeográficos y ecológicos. En este escenario relacionaba la actual distribución de las especies con los principales eventos geológicos y climáticos ocurridos en Europa durante el Cuaternario.

De forma general, durante el Plioceno y los períodos glaciares del Pleistoceno los ancestros de las especies actuales sufrieron contracciones de su rango distribucional y quedaron aislados en refugios en el sur de Europa; en éstos, a falta de intercambio genético con otras poblaciones, se dieron procesos de deriva genética y adaptaciones locales a ambientes determinados, es decir, ocurrieron procesos de especiación alopátrica (Brown y Lomolino, 1998). Más tarde, durante los períodos interglaciares, el aumento de temperatura debió permitir la expansión hacia el norte de las nuevas formas, teniendo para ello que cruzar barreras geográficas, como por ejemplo los Pirineos, y competir con especies de víboras más o menos cercanas filogenéticamente en las zonas de contacto. Estos procesos de expansión-retracción ocurrieron varias veces a lo largo del Pleistoceno (Hewitt, 1996).

Actualmente, el descubrimiento de nuevos fósiles y el uso de técnicas moleculares han permitido una mayor comprensión de la evolución de varios miembros del grupo *Vipera* en Europa, siendo uno de los más estudiados el clado *aspis* (Szyndlar y Rage, 2002; Garrigues et al., 2005; Ursenbacher et al., 2006a; Golay et al., 2008; Barbanera et al., 2009).

Los fósiles más antiguos de Viperinae en Europa se conocen desde principios del Mioceno (hace unos 20 m .a.) y se corresponden a víboras de tipo *aspis* (Szyndlar y Rage, 2002). Hasta el Plioceno (hace unos 5 m .a.) coexistieron en Europa dos grupos de víboras: un grupo de víboras “grandes”, de tipo *Macrovipera*, con distribución meridional y oriental, y un grupo de víboras “pequeñas”, de tipo *aspis*, con distribución septentrional y occidental, ocupando también el norte de África (Szyndlar y Rage, 2002). El grupo de víboras “grandes” se extingue, de manera que durante el Plioceno la zona meridional de Europa estaba habitada ya solamente por dos clados de víboras adaptados a zonas secas y cálidas, el clado *aspis* (*V. aspis-latasteri*) en la parte occidental y el clado *ammodytes* en la oriental (Garrigues et al., 2005).

De mediados del Plioceno (4,5- 2,8 m .a.) data ya una primera diferenciación dentro del ancestro de *V. aspis* en dos clados, uno en el oeste y el otro en el este, separados por la cordillera de los Alpes (Garrigues et al., 2005; Ursenbacher et al., 2006a). El progresivo enfriamiento del clima y la expansión de los vipéridos septentrionales del grupo *berus* (*Vipera berus-seoanei-ursinii*) provenientes del este probablemente fragmentan la distribución continua del clado *aspis*, llevándolo a su contracción en refugios en el sur de Europa durante el Pleistoceno (Szyndlar y Rage, 2002; Ursenbacher et al., 2006b).

Durante los primeros períodos glaciares del Pleistoceno, período de Donau (hace unos 2,2- 1,4 m .a.), *V. aspis* fue restringida al sur de Europa refugiándose el clado del oeste en la península Ibérica y sur de Francia, y el clado del este en Sicilia (Ursenbacher et al., 2006a; Barbanera et al., 2009). En el siguiente período post-glaciar, las nuevas formas de *V. aspis* se debieron expandir hacia el norte, recolonizando Europa desde sus refugios de la península Ibérica (subclado *zinnikeri*) y sur de Francia (subclado *aspis*), y Sicilia (subclado *francisciredi-hugyi*) (Ursenbacher et al., 2006a; Barbanera et al., 2009). En su avance desplazaron y aislaron a las especies del clado *berus*.

Una segunda contracción de las distribuciones de *V. aspis* debió suceder durante el período glaciar de Gunz (hace unos 1,5- 1,2 m .a.); en este período parece claro el subclado *francisciredi-hugyi* se refugió tanto en Sicilia como en el sur de la península Itálica (Barbanera et al., 2009). Durante el período glaciar de Mindel (0,8- 0,6 m .a.), finales del Pleistoceno, las distribuciones de las especies de *Vipera* fueron nuevamente restringidas a nuevos refugios en el sur de Europa. Las poblaciones de *V. aspis* italianas parecen haberse refugiado en tres zonas en Italia: Sicilia y sur de la península Itálica (subclado *hugyi*) y norte de Italia (subclado *francisciredi*) (Barbanera et al., 2009). Al igual que durante el período de Gunz, se desconoce qué refugios utilizaron los otros clados (*zinnikeri* y *aspis*), pero probablemente fueron los mismos que durante el período de Donau. Desde estos refugios los cuatro subclados volverán a expandirse hacia el norte (y sur en el caso de *francisciredi*) hasta alcanzar la distribución parapátrica que muestran las cuatro subespecies en la actualidad, con amplias zonas de

contacto e intercambio genético, siendo muy patente entre las subespecies *francisciredi* y *hugyi* (Barbanera et al., 2009).

## Descripción

*Vipera aspis* es un vipérido de mediano tamaño y aspecto robusto, con la cola proporcionalmente corta. Cabeza bien diferenciada del resto del cuerpo, moderadamente ensanchada en su parte posterior, lo que le da un aspecto triangular, y pupila vertical. Tiene el extremo del hocico ligeramente prominente y levantado, pero sin formar un apéndice (González, 1976; Braña, 1997; Barbadillo et al., 1999; Mallow et al., 2003; Trutnau et al., 2005; Kreiner, 2007).

Presenta grandes variaciones en cuanto a sus patrones de coloración (Bruno, 1985). La cabeza es muy variable; en algunos ejemplares es lisa, sin marcas, en otros aparecen marcas finas o en forma de lágrimas y manchas redondeadas, en otros aparecen marcas más elaboradas, lineares o curvilíneas, marcas en forma de tridente, de X, de V o de S, e incluso se puede dar una combinación de varios diseños (Mallow et al., 2003; Trutnau et al., 2005; Kreiner, 2007). La coloración dorsal del cuerpo es también muy variable; ésta ha sido ilustrada por Bruno (1985), quien reconoce una variación del color dorsal desde el claro hasta el totalmente oscuro (incluyendo tonos grises, rojizos, verde-oliváceos, etc.), con una gran variedad de diseños con rayas horizontales, rayas verticales, barras horizontales sobre una línea vertebral, puntos, manchas ovales o romboidales más o menos conectadas o un zigzag anguloso.

Las variaciones del diseño dorsal descritas en su área de distribución Ibérica (Bea, 1997) son: i) línea vertebral ancha y oscura bordeada de pequeñas manchas también oscuras formando un zigzag redondeado, descrito para las poblaciones del Pirineo central (Kramer, 1958; Duguy y Saint-Girons, 1970; Saint-Girons et al., 1983); ii) barras estrechas sobre una línea vertebral fina o un diseño en zigzag de tipo anguloso, descrito para las poblaciones del resto de Iberia (Phisalix, 1968; Bruno, 1976; Duguy et al., 1979).



**Figura 1.** Hembra de *V. aspis* del Alto Ebro (NO Burgos). ). © F. Martínez-Freiría.



**Figura 2.** Macho de *V. aspis* del Alto Ebro (NO Burgos). © F. Martínez-Freiría.

Presenta variaciones de tamaño notables entre las diferentes poblaciones, tanto en lo que se refiere a sus dimensiones extremas como al tamaño medio de la población (Duguy y Saint-Girons, 1970). La longitud total media varía entre los 60- 70 cm (50–63 cm de longitud cabeza-cloaca) y alcanza un máximo de 82 cm (Boscá, 1879; Tourneville, 1881; Saint-Girons, 1978a). La talla máxima registrada en la península Ibérica es de 68,5 cm de longitud total ( 59 cm de longitud cabeza-cloaca) para un macho de Esterri de Cardós (Lleida) y de 65,5 cm de longitud total ( 58,5 cm de longitud cabeza-cloaca) para una hembra capturada en Ayoluengo (Burgos) (Martínez-Freiría, no publicado). La cola representa aproximadamente el 15% y el 12% de la longitud total en los machos y en las hembras, respectivamente (Saint-Girons 1957, 1958; Bea, 1997; Martínez-Freiría, no publicado).

En la cabeza presenta dos o tres escamas apicales, dos cantales (raramente tres), una media de 5,25 loreales, una media de 10,05 periculares, de 9 a 10 labiales superiores, dos hileras de pequeñas escamas entre el ojo y las escamas labiales superiores, y una elevada fragmentación de las placas cefálicas (24-38 escamas intercantales + intersupraoculares) (Saint-Girons, 1978a). Hay 21 hileras de escamas dorsales alrededor del cuerpo, en ocasiones 19 o 23 (Saint-Girons, 1978a). Las hembras presentan entre 137-159 escamas ventrales y 27-42 pares de escamas subcaudales, mientras que los machos muestran 136-158 ventrales y 22-50 pares de subcaudales (Saint-Girons, 1978a; Saint-Girons et al., 1983). El número de escamas ventrales es un carácter variable y específico de las diferentes subespecies que actualmente se reconocen en *V. aspis* (Zuffi, 2002).

El análisis de 369 ejemplares (166 hembras y 203 machos) procedentes de toda el área de distribución Ibérica ha revelado una mayor frecuencia de ejemplares con dos escamas apicales (81,5%) que con tres (18,5%), diferentes valores en el número de loreales (media 7,10, rango 4-11), supralabiales (media 9,80, rango 8-12), periculares (media 9,77, rango 7-13) e intercantales + intersupraoculares (media 24,41, rango 9-48) en relación a las poblaciones europeas arriba detalladas, así como, la existencia de dimorfismo sexual en el número de escamas ventrales (media 147,82 y 146,32, rango 132-158 y 137-160, en hembras y machos, respectivamente), subcaudales (media 32,04 y 39,65, rango 23-38 y 34-46, en hembras y machos, respectivamente) e infralabiales (media 11,60 y 11,33, rango 8-14 y 9-14, en hembras y machos, respectivamente) (Martínez-Freiría, no publicado).

### Datos genéticos y bioquímicos

El número cromosómico es  $2n = 42$ , con 22 macrosomas y 20 microsomas (Kobel, 1963; Saint-Girons, 1977). Los híbridos entre *V. aspis* y *V. seoanei* ( $2n = 36$ ) tienen  $2n = 39$  cromosomas, con 19 macrocromosomas y 20 microcromosomas (Saint-Girons, 1990a, b).

El número de eritrocitos varía entre 660.000 y 1.240.000/mm<sup>3</sup> de sangre para los machos y entre 500.000 y 1.280.000 para las hembras, y sufre variaciones a lo largo del año (Duguy, 1970). El número de leucocitos varía de 900 a 10.000 para los machos y de 700 a 5.000 para las hembras, con diferencias estacionales. Los eritrocitos tienen en promedio 17,3 µm de diámetro mayor y 20 µm de diámetro menor, con una superficie total de 154,5 µm<sup>2</sup>; los granulocitos eosinófilos poseen entre 16 y 20 µm de diámetro mayor, y los basófilos entre 9 y 16 µm (Saint-Girons, 1970).

Se han identificado 26 líneas diferentes de veneno para *V. aspis zinnikeri*, con una densidad comprendida entre 12.500 y 268.000 D. El veneno puede ser de color amarillo o blanco, aunque en *V. aspis zinnikeri* predomina la coloración blanca (Duguy y Saint-Girons, 1970; Saint-Girons et al., 1983).

El veneno está compuesto por varias proteínas que incluyen enzimas proteolíticas, L-amino ácido oxidasas, fosfolipasas, hyaluronidasa, factores hemorrágicos y aceleradores e inhibidores de la coagulación (Boquet, 1967a). Aunque no hay proteasas, sí existe necrosis en los animales envenenados. El veneno de los especímenes del sur de Francia no tiene L-amino oxidasa y riboflavina, con lo que no causan necrosis (Sarkar y Devi, 1967).

La toxicidad varía mucho entre las diferentes poblaciones, con DLM (dosis letal, DL, al 50% para ratones de 20g) desde 4,6 a 20,1 mg; las poblaciones pirenaicas francesas de *V. aspis zinnikeri* presentan una toxicidad media de 9,6 mg (Saint-Girons et al., 1983). Cabe destacar la elevada toxicidad de las poblaciones de *V. aspis* del País Vasco (Saint-Girons y Detrait, 1992).

En España se trataron entre 1965-1980 unos 80 casos de envenenamiento por mordedura de *V. aspis* (González, 1991). *V. aspis* es la responsable del 90% de los envenenamientos por mordedura de serpiente en Italia. En la Toscana entre 1960-1970 fueron registrados unos 526 casos de mordedura de esta especie, de los que 7 fueron fatales (Street, 1979).

La mordedura de *V. aspis* es dolorosa y destructiva (Street, 1979). Los síntomas incluyen dolor seguido de edema y decoloración. Tras pocas horas de la mordedura puede seguir necrosis hemorrágica (Boquet, 1967b). Además, la visión puede verse afectada, probablemente debido a la degradación de los vasos sanguíneos de los ojos (Flichy, 1978). El veneno tiene efectos coagulantes y anticoagulantes, pero se desconocen los mecanismos que equilibran estos efectos. La estructura glomerular puede verse afectada, causando muerte por fallo renal (Hofstetter y Stolz, 1982). El veneno de *V. aspis* no tiene efectos neurotóxicos (Cheymol et al., 1973), por lo que los fallos en el sistema cardiovascular son debidos a daños en el músculo cardíaco o a la reducción en el intercambio de oxígeno (Tu et al., 1969). Sin embargo, González (1991) ha señalado dos casos de mordedura de víbora que desarrollaron síntomas neurotóxicos, incluyendo dificultades al respirar y tragar, así como, parálisis de los miembros mordidos. Las poblaciones de *V. aspis aspis* del sudeste de Francia parecen tener también veneno con actividad neurotóxica a juzgar por varios casos de envenenamiento ocurridos en dos regiones de los Alpes franceses (De Haro et al., 2002).

### Variación geográfica

*Vipera aspis* es una especie politípica y polimorfa, con variaciones geográficas muy importantes, lo que ha llevado a la descripción de seis subespecies en diferentes regiones (Golay et al., 1993; McDiarmid et al., 1999): i) *V. aspis aspis* (Linnaeus, 1758), en el norte y centro de Francia; ii) *V. aspis francisciredi* Laurenti, 1768, en el norte y centro de Italia; iii) *V. aspis atra* Meisner, 1820, en el centro-oeste de Suiza, noroeste de Italia y sureste de Francia; iv) *V. aspis hugyi* Schinz, 1833, en el sur de Italia y Sicilia; v) *V. aspis montecristi* Mertens, 1956, en la isla de Montecristo y en el archipiélago Toscano, en Italia; vi) *V. aspis zinnikeri* Kramer, 1958, en el sur y suroeste de Francia y noreste de España.

La existencia de la subespecie *montecristi* ha sido debatida en varios trabajos (Pozio, 1980; Corti et al., 1991; Golay et al., 1993; McDiarmid et al., 1999; Zuffi y Bonnet, 1999) que han concluido que es sinónima de la subespecie *hugyi*. De hecho, Barbanera et al. (2009) han comprobado que las poblaciones de *V. aspis* de la isla de Montecristo son genéticamente idénticas a las poblaciones de *V. aspis hugyi* de Sicilia, achacando la existencia de estas poblaciones a introducciones humanas durante los siglos VIII – III AC por parte de la Milicia de la Magna Grecia.

Recientemente, las restantes cinco subespecies han sido revisadas a fondo por medio de estudios morfológicos y moleculares que, sin embargo, no ofrecen resultados congruentes (Zuffi, 2002; Garrigues et al., 2005; Ursenbacher et al., 2006a; Golay et al., 2008; Barbanera et al., 2009). Los estudios morfológicos, en base a diferencias en el número de escamas ventrales, número de marcas dorsales y morfología de los hemipenes, abogan por la elevación de las subespecies *atra*, *hugyi* y *zinnikeri* a rango específico (Zuffi, 2002). Los moleculares, establecen la existencia de dos clados separados por la cordillera de los Alpes, que están compuestos a su vez por dos sub-clados cada uno, con distribución parapátrica, pero con zonas de hibridación e introgresión genética: clado del oeste, que incluye los sub-clados *aspis*, sinónima de *atra*, y *zinnikeri*, y clado del este, que incluye los subclados *francisciredi* y *hugyi* (Garrigues et al., 2005; Ursenbacher et al., 2006a; Barbanera et al., 2009). No obstante, parece claro que *V. aspis atra* es sinónimo de *V. aspis aspis* (Ursenbacher et al., 2006a; Barbanera et al., 2009).

En la península Ibérica, aunque tradicionalmente se ha reconocido la existencia de dos subespecies *V. aspis zinnikeri* en los Pirineos centrales y *V. aspis aspis* en el resto del área (Bea, 1997; Gosá, 2002; Mallow et al., 2003; Kreiner, 2007), los actuales estudios morfológicos y moleculares concuerdan en la existencia de una sola subespecie, *V. aspis zinnikeri*, ocupando todo el área de distribución ibérica (Zuffi, 2002; Garrigues et al., 2005; Ursenbacher et al., 2006a).

Duguy et al. (1979) han descrito convergencia morfológica de esta especie con *V. seoanei* en las zonas de contacto del País Vasco y los Pirineos atlánticos, y con *V. latastei*, especie

hermana filogenéticamente, en la zona de contacto de la sierra de la Peña (Navarra-Huesca). Además, también se han descrito formas morfológicas intermedias entre *V. aspis* y *V. latastei* en la zona de contacto del Alto curso del río Ebro, en el noroeste de la provincia de Burgos (Martínez-Freiría et al., 2006). Estos especímenes poseen un número intermedio de escamas apicales, ventrales y mezcla de patrones dorsales o alternancia de alguna de estos rasgos con los propios para cada especie (Martínez-Freiría et al., 2006).

En base a este escenario, Martínez-Freiría et al. (2009) han estudiado la variación morfológica de *V. aspis* y *V. latastei* en el área noreste de la península Ibérica, incluyendo todas las zonas de contacto conocidas, y han encontrado un patrón de convergencia morfológica norte-sur entre las dos especies en cuanto al número de escamas apicales, intercantales, ventrales y marcas dorsales. Esta convergencia morfológica parece ser resultado de una adaptación a las mismas condiciones ambientales (precipitación y temperatura), así como, a la existencia de flujo genético entre las dos especies (Martínez-Freiría et al., 2009).

## Hábitat

Se trata de una especie que ocupa una amplia variedad de hábitats, desde bosques de coníferas, encinas, melojos, quejigos, y pinares, hasta prados de montaña y pastizales subalpinos (Barbadillo, 1987; Barbadillo et al., 1999; Gosá, 1997, 2002). Sin embargo, sus requerimientos térmicos la llevan a utilizar en general hábitats provistos de sustrato pedregoso, con suelos relativamente secos, bien soleados, orientados al sur y con cierta cobertura de vegetación: taludes y setos, muros de separación de campos, canchales y pedrizas, argomales, brezales, bordes de bosque, e incluso, bosques de ribera y pequeños humedales durante el verano (Duguy, 1972; Duguy et al., 1979; Saint-Girons, 1980a; Bea 1985a, 1985b; Luiselli y Rugiero, 1990; Monney, 1992; Gosá, 1997, 2002).

En la península Ibérica su rango de variación altitudinal va desde las proximidades del nivel del mar hasta más de 2.000 msnm en el Sistema Ibérico y 2.900 msnm en el Pirineo central (Duguy, 1972; Bea, 1997; Barbadillo, 1987; Barbadillo et al., 1999; Gosá, 1997, 2002).

Cuando coincide con la víbora de Seoane prefiere las zonas más soleadas y menos húmedas; cuando lo hace con la víbora hocicuda selecciona zonas más altas y frescas, aunque las preferencias de hábitat de las dos especies pueden llegar a ser muy parecidas dándose casos de zonas de simpatria (Duguy et al., 1979; Bea, 1985b; Barbadillo, 1987; Barbadillo et al., 1999; Gosá, 1997, 2002).

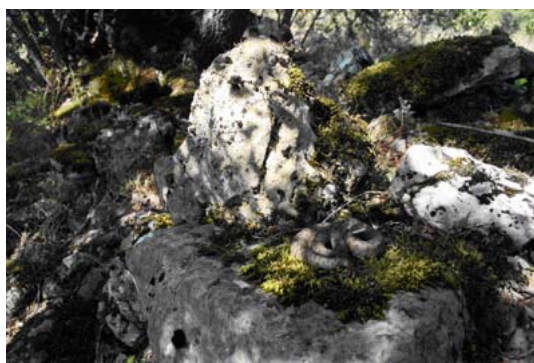
En el Alto Ebro (NO Burgos), donde contactan las tres especies de víboras ibéricas, *V. aspis* selecciona las áreas soleadas, con elevada pendiente, precipitación y evapotranspiración, situadas entre los 600- 1000 m de altitud (Fig. 3) (Martínez-Freiría et al., 2008). En esta zona *V. aspis* y *V. latastei* seleccionan hábitats muy similares, dando lugar a una zona de simpatria observada de 8 km<sup>2</sup> (Martínez-Freiría et al., 2006) y potencial, obtenida a través de técnicas de modelación del hábitat, de 76 km<sup>2</sup> (Martínez-Freiría et al., 2008).

Monney (1992) ha descrito diferentes usos del hábitat durante el ciclo anual para *V. aspis* en una zona prealpina de Suiza: tanto machos como hembras no reproductoras usan preferentemente las zonas pedregosas durante el verano, mientras que durante la hibernación se refugian en bosques de hoja caduca o en proceso de regeneración. Luiselli y Filippi (2006) han encontrado que en el centro de Italia *V. aspis* suele ocupar las áreas de matorral espinoso, las zonas con árboles caídos, ciertas zonas de actividad antropogénica, como muros de fincas, y áreas con elevada densidad de lagartos.

El radio-seguimiento de 4 machos adultos en la zona de simpatria del Alto Ebro ha revelado el uso de diferentes microhábitats a lo largo del ciclo anual de actividad (Martínez-Freiría et al., no publicado): i) en primavera selecciona zonas con gran cobertura de matorral y rocas; ii) en verano con gran cantidad de matorral, rocas y árboles (Fig.4); iii) en otoño zonas de matorral, con elevada pendiente y gran cantidad de árboles. Para hibernar utiliza zonas de rocas (como muros derruidos), grietas o agujeros en el suelo, pero siempre cerca de zonas con elevada humedad. Sin embargo, el uso de estos microhábitats puede estar condicionado por la competencia con *V. latastei* y los híbridos entre ambas especies (Martínez-Freiría et al., no publicado).



**Figura 3.** Hábitat de *V. aspis* en el Alto Ebro (NO Burgos). © F. Martínez-Freiría.



**Figura 4.** Microhábitat utilizado por *V. aspis* durante el verano en el Alto Ebro (NO Burgos). ). © F. Martínez-Freiría.

### Abundancia

La densidad estimada de una población para el centro-oeste de Francia es de 16,11 ejemplares por ha (Naulleau y Bonnet, 1995). En la península Ibérica no existen estimaciones de densidad, aunque donde existe es una especie relativamente abundante (Barbadillo et al., 1999; Martínez-Freiría, observación personal).

La abundancia relativa en la zona de simpatria del Alto Ebro es aproximadamente de un macho y una hembra por cada 2 km (Martínez-Freiría et al., no publicado). Sin embargo, la abundancia de *V. aspis* en esta zona debe estar condicionada por la competencia con *V. latastei* y los híbridos entre ambas especies.

### Estatus de conservación

Categoría Mundial IUCN (2008): Preocupación Menor LC (Corti et al., 2009). Se justifica por su amplia distribución, su gran tolerancia que la lleva a usar multitud de hábitats y a que, presuntamente, existe en grandes poblaciones (Corti et al., 2009). La subespecie *V. aspis aspis* está categorizada como CR “críticamente amenazada” en Suiza, *V. aspis atra* como VU “vulnerable” y *V. aspis francisciredi* como EN “amenazada” (Monney y Meyer, 2005). También figura en el Anexo III de la Convención de Berna y en el Anexo IV de la Directiva de Hábitat y Especies de la Unión Europea (Pleguezuelos et al., 2002; Corti et al., 2009).

Categoría España IUCN (2002): Preocupación Menor LC (Gosá, 2002). Aunque no se han realizado estudios concretos, en España la víbora áspid se encuentra catalogada como Preocupación Menor, pues está presente en una amplia variedad de biotopos, incluyendo zonas de alta montaña (Gosá, 2002). Sin embargo, la especie no aparece catalogada en el Catálogo Nacional de Especies Amenazadas (CNEA, 2008).

## Amenazas

De forma general, *V. aspis* es una especie amenazada por la pérdida de hábitat debido a la intensificación de la agricultura y por el desarrollo de infraestructuras para el turismo y la urbanización. La especie ocurre en áreas abiertas de matorral, con lo que el abandono del campo y la reforestación con coníferas es también una amenaza (ej. en las montañas del Jura en Suiza (Jaggi y Baur, 1999)). Además, es perseguida por el hombre e ilegalmente capturada para el comercio de mascotas (Corti et al., 2006).

Actualmente, el conjunto de la población ibérica de *V. aspis* no parece presentar problemas de conservación. El descenso de efectivos apreciable en algunas áreas humanizadas, debido a la fragmentación y destrucción del hábitat, contrasta con el incremento poblacional que parece detectarse en su extremo suroriental de distribución (El Corredor y Montseny) (Gosá, 2002).

Como todas las serpientes, es sensible a la muerte directa por parte del hombre en el medio rural. Sin embargo, el abandono de las tierras de cultivo en zonas de montaña ha debido paliar los posibles efectos que este hábitat tan extendido ha debido tener localmente sobre las poblaciones (Gosá, 2002). Los atropellos suponen una causa de mortalidad no natural que va en incremento a medida que se construyen nuevas carreteras o aumenta el tráfico rodado por éstas. Un estudio desarrollado durante 2004 y 2005 en el Espacio Natural de las Hoces del Alto Ebro y Rudrón (NO Burgos) ha constatado que la mortalidad de *V. aspis* (y *V. latastei*) aumenta durante los fines de semana, días festivos y verano; épocas en las que aumenta el número de visitantes al espacio natural y, por tanto, aumenta el tráfico rodado (Martínez-Freiría y Brito, 2007).

## Distribución geográfica

Al igual que el resto de los miembros del género *Vipera*, la víbora áspid presenta una distribución parapátrica, es decir, su área de distribución apenas se solapa con las distribuciones de las otras especies (Saint-Girons, 1980a).

*Vipera aspis* es una especie centroeuropea meridional, distribuida por el oeste de la región mediterránea, incluyendo toda Italia (también las islas de Elba, Montecristo y Sicilia), noroeste de Eslovenia, la mitad oeste de Suiza, el borde oeste de Alemania, Mónaco, el centro y sur de Francia, Andorra y el sector nororiental de España (Saint-Girons, 1980a; Rage y Saint-Girons, 1986; Bea, 1997; Mallow et al., 2003; Saint-Girons, 2004; Kreiner, 2007).

En España está presente en los Pirineos, prácticamente en toda la zona pre-pirenaica, desde Barcelona hasta el norte de Burgos, el valle del Ebro en sus tramos alto y medio, y el sistema Ibérico septentrional (Fig. 5)(sierras de la Demanda y de Urbión) (Maluquer, 1917; Müller, 1969; Salvador et al., 1970; Palaus, 1974; González, 1977; Duguy et al., 1979; Escala y Pérez-Mendía, 1979; Bergerandi, 1981; Escala y Jordana, 1982; Martínez-Rica, 1983; Vives-Balmaña, 1984, 1990; Bea, 1985a, 1985b, 1997; Falcón y Clavel, 1987; Barbadillo, 1987; Zaldívar et al., 1988; Gosá, 1997, 2002; Barbadillo et al., 1999).



Figura 5. Distribución de *V. aspis* en la península Ibérica.

La víbora áspid presenta varias zonas de contacto con las otras dos especies ibéricas (Pleguezuelos et al., 2002; Martínez-Freiría et al., 2009): i) con *V. seoanei* contacta a lo largo de una banda que va desde el este de Santander-norte de Burgos, pasando por el sur del país Vasco y el norte de Navarra, hasta los Pirineos Atlánticos; ii) con *V. latastei* contacta a lo largo de una amplia franja que va desde el norte de Burgos hasta el norte de Barcelona, incluyendo las zonas de contacto del Alto Ebro (Burgos) y el Sistema Ibérico (Burgos y Soria), así como cuatro zonas al sur de los Pirineos: Sierra de la Peña (Navarra-Huesca), la región de Sobrarbe (Huesca), la región de Pallars (Lleida) y la región del Moianés (Barcelona).

### Ecología trófica

Se trata de un depredador diurno que caza al acecho (Bea et al., 1992). Detecta las presas visualmente y las envenena mediante mordedura; poco después inicia su búsqueda, utilizando para ello su aparato vomeronasal: las puntas de la lengua recogen las partículas olorosas de la presa y de ahí las transmiten a los receptores químicos del órgano de Jacobson, situados en el paladar. Una vez ha localizado la presa, generalmente ya muerta, la víbora busca la cabeza de ésta para empezar a tragársela (Bea, 1997). Algunas veces, pueden llegar a arrastrar la presa a lugares menos expuestos para así empezar su deglución (Martínez-Freiría, observación personal).

Para los adultos, los micromamíferos constituyen sus presas principales, suponiendo en torno a un 97,8% en biomasa total y siendo los roedores el grupo predominante (Tabla 1) (Bea et al., 1992). Existen marcadas diferencias entre sus poblaciones, que afectan básicamente a la proporción en que participan los distintos grupos de micromamíferos (Saint-Girons, 1971; Capula y Luiselli, 1990; Monney, 1990a; Luiselli y Agrimi, 1991; Bea et al., 1992; Saviozzi y Zuffi, 1997; Martínez-Freiría et al., en prensa). Además también depredan sobre reptiles (Tabla 1) y aves (Roulin, 1988); en las poblaciones suizas pre-Alpinas, se ha registrado la inclusión en la dieta de anfibios (*Rana temporaria*) (Monney, 1993). En la zona de simpatria con *V. latastei* del Alto Ebro se ha constatado la inclusión de otras víboras en su dieta (Tabla 1); esto puede ser debido a la competencia con *V. latastei* y los híbridos entre ambas especies (Martínez-Freiría et al., no publicado).

No existen diferencias en la composición de la dieta entre machos y hembras. Sin embargo, se han registrado variaciones ontogénicas de la composición de la dieta: los ejemplares inmaduros consumen casi exclusivamente reptiles, mientras que los adultos consumen fundamentalmente micromamíferos, aunque también aceptan algunos reptiles (Saint-Girons, 1980b; Luiselli y Agrimi, 1991; Bea et al., 1992).

La frecuencia e intensidad de alimentación varía en esta especie a lo largo del ciclo anual y en función del sexo, estado reproductor, edad y ciclo de muda (Saint-Girons, 1979): i) los inmaduros se alimentan prácticamente a lo largo de todo el ciclo anual, desde y hasta una o dos semanas tras y antes de la hibernación; ii) los machos adultos se alimentan transcurrida la primera muda hasta aproximadamente una semana antes de la hibernación; iii) las hembras adultas en fase reproductora se alimentan tras los acoplamientos hasta la ovulación y vuelven a alimentarse tras los partos hasta una o dos semanas antes del comienzo de la hibernación; iv) las hembras adultas no reproductoras se alimentan transcurrida una semana después de la hibernación hasta los acoplamientos otoñales (cuando existen).

La ración alimenticia anual es baja y varía también en función de la edad, sexo y estado reproductor, siendo un 212-310 % del peso en caso de los machos adultos, un 55 % en caso de las hembras reproductoras, entre un 250-300 % en caso de las hembras adultas no reproductoras y hasta un 800 % en caso de los juveniles e inmaduros (Saint-Girons, 1979; Bea et al., 1992).

En la zona de simpatria del Alto Ebro, *V. aspis*, *V. latastei* y los híbridos entre ambas especies prácticamente tienen la misma dieta, por lo que solapan totalmente el nicho trófico. Sin embargo, existen pequeñas diferencias entre las tres formas en cuanto al período y frecuencia de alimentación y a la variación estacional en el consumo de presas. Todo esto y una gran densidad de micromamíferos en la zona de simpatria debe estar relajando las interacciones competitivas y favoreciendo la coexistencia (Martínez-Freiría et al., no publicado).

**Tabla 1.** Frecuencia de los diferentes tipos de presa en la dieta de *V. aspis*. Referencias: 1. Saint-Girons (1971), 2. Monney (1990a), 3. Luiselli y Agrimi (1991), 4. Martínez-Freiría et al. (no publicado).

	1	2	3		4
	Loira atlántico, NO Francia	Zona pre-alpina, Suiza	Montañas de Tolfa, Italia central.		Alto Ebro, N España
			< 34 cm	> 34 cm	
Scincidae	-	-	3.8	-	5.4
Lacertidae	-	-	76.9	9.2	-
Viperidae	-	-	-	-	2.7
Total Reptiles	7.8	-	80.7	9.2	8.1
Aves	-	2.3	-	9.2	-
Soricidae	20.0	13.95	-	35.1	16.2
Talpidae	-	-	-	6.1	-
Gliridae	-	-	-	1.0	-
Cricetidae	57.8	79.07	-	5.2	43.2
Muridae	14.4	4.6	19.2	32.9	32.4
Mustelidae	-	-	-	1.0	-
Total Mamíferos	92.2	97.7	19.2	81.3	91.9

### Biología de la reproducción

Como otros miembros del género *Vipera*, la víbora áspid es una especie con sistema de apareamiento poligínico y reproducción ovovívora (Duvall et al., 1993; Nilson y Andrén, 1997). Los machos compiten entre sí (a través de combates ritualizados) por el acceso a las hembras reproductoras y, una vez efectuada la cópula, las guardan, es decir, esperan varios días en las proximidades para evitar que otros machos copulen con éstas (Duvall et al., 1993; Nilson y Andrén, 1997). Tras la cópula, las hembras retienen el esperma hasta la ovulación y, una vez fertilizados los óvulos, mantienen los huevos (desprovistos de corion) en los conductos genitales, hasta que se desarrollan los embriones y se produce el parto (Saint-Girons, 1957; Naulleau, 1981; Naulleau y Bonnet, 1995).

El ciclo espermatogénico de los machos es de tipo mixto (Saint-Girons, 1957, 1976, 1982, 1992; Nilson y Andrén, 1997). La espermatocitogénesis es única y postnupcial, produciéndose a finales de verano, mientras que la espermiogénesis se produce en dos períodos, a finales de verano y a principios de primavera, lo que posibilita la existencia de dos períodos de acoplamiento (Saint-Girons, 1982, 1992; Nilson y Andrén, 1997; Bea, 1997), uno en primavera (abril-mayo), que es el principal, dura unas tres o cuatro semanas, aunque su inicio y finalización dependen de las condiciones meteorológicas y la altitud; y otro en otoño (septiembre-octubre), pero parece que tiene una incidencia baja, ya que no todos los machos participan en él y su duración es más corta (Bea, 1997). En los Pirineos no parece existir segundo período de acoplamiento (Saint-Girons, 1957, 1974), sin embargo, este sí ocurre en la región pre-alpina de Suiza (Moser et al., 1984; Monney, 1990b). En la zona de simpatria con *V. latastei* en el Alto Ebro (NO Burgos) parece que existen también dos períodos de acoplamiento, uno primaveral (abril) y otro otoñal (septiembre-octubre) (Martínez-Freiría et al., no publicado).

Las hembras presentan un único período de ovulación durante la primera quincena de junio, produciéndose éste independientemente de los factores externos; la vitelogénesis se produce durante la primavera (Saint-Girons, 1957; Naulleau, 1981). Ésta se induce una vez que se ha alcanzado un determinado y elevado nivel de reservas en los cuerpos grasos abdominales y el hígado ("capital breeders") (Bonnet et al., 1992, 1994). Por ello, los ciclos reproductores de las hembras varían de una región a otra, pudiendo ser bianuales, trianuales y también cuatrianuales, pero rara vez anuales (Saint-Girons, 1957, 1981, 1994; Saint-Girons y Duguy, 1992; Zuffi et al., 2009). En el Alto Ebro, *V. aspis* parece presentar un ciclo de reproducción

trianual; sin embargo, la proporción de hembras reproductoras es muy variable, habiéndose detectado más del 60% de hembras reproductoras tras un año de condiciones climáticas favorables y menos del 12% el año siguiente (Martínez-Freiría et al., no publicado).

*V. aspis* es una especie ovovivípara, en la que la gestación de las hembras se prolonga durante dos o tres meses y su duración guarda estrecha relación con la temperatura: 92.3 días a 26°C, 74.3 a 28°C y 59.5 a 31°C (Naulleau, 1986). Además, la temperatura ambiental durante la gestación repercute en los fenotipos de las crías (Lourdais et al., 2004). En función de las condiciones climatológicas y la altitud, los partos se pueden producir en agosto o prolongarse hasta finales de octubre, aunque lo general es que sean en septiembre (Saint-Girons, 1957, 1981; Naulleau, 1981). En el Alto Ebro los partos se producen a finales de agosto o principios de septiembre (Martínez-Freiría et al., no publicado).

El número medio de crías por parto es de 6.6 para *V. aspis aspis* y 7.7 para *V. aspis zinnikeri* (Saint-Girons y Naulleau, 1981; Naulleau y Bonnet, 1995), aunque de forma excepcional se ha señalado un parto de 22 viboreznos (Naulleau, 1976). Su tamaño y peso medio son de 19.6 cm y 5.4 g para *V. aspis aspis* y de 17.9 cm y 4.2 g para *V. aspis zinnikeri*; el peso total de la camada en relación al peso de la madre representa como media el 43.87% y el 46.35%, respectivamente, para cada subespecie (Saint-Girons y Naulleau, 1981).

En el Alto Ebro, el mantenimiento en cautividad de ocho hembras gestantes de *V. aspis* durante los últimos 20 días de gestación reveló una media de 5,75 crías por parto (rango= 3-10), con una longitud hocico-cloaca y peso medios de 16,58 cm (rango= 13,5- 18,1 cm) y 5,28 g (rango= 4,0- 7,3 g), respectivamente (Martínez-Freiría et al., no publicado). Sin embargo, la fecundidad potencial es más elevada, habiéndose detectado una media de 7,4 folículos mayores de 1,0 cm (rango = 3-11) en la disección de 9 hembras atropelladas. De hecho, hubo una media de 0,75 huevos no desarrollados (rango = 0-2) en los partos de las hembras mantenidas en cautividad (Martínez-Freiría, no publicado). El peso total de la camada en relación al peso de la madre representa como media el 37,01%; además, se comprobó una alta tasa de crías nacidas muertas (media = 2,75, rango = 0-6) (Martínez-Freiría et al., no publicado).

El peso de la madre, sin la camada y los cuerpos grasos, y su longitud cabeza-cloaca están positivamente correlacionados con el peso total y el peso medio de la camada, respectivamente (Bonnet et al., 1992; Saint-Girons y Duguy, 1992).

## Demografía

Para las poblaciones francesas, el crecimiento de los machos se efectúa rápidamente hasta los cuatro o cinco años de edad, momento en el que se alcanza la madurez sexual, mientras que en las hembras el crecimiento es algo más lento que en los machos, hasta que alcanzan la madurez sexual a los cuatro o seis años de edad (Saint-Girons, 1957, 1958). Sin embargo, para una población del centro-oeste de Francia, se ha señalado un crecimiento juvenil más acelerado para las hembras, madurando sexualmente a los 3-4 años de edad (Bonnet et al., 1999a). La talla de maduración sexual está comprendida entre los 40,0- 50,0 cm para los dos sexos (Saint-Girons, 1957, 1958) y 41,0 cm en el caso de las hembras del centro-oeste de Francia (Bonnet et al., 2001a, 2001b). En el Alto Ebro (NO Burgos) los machos y hembras alcanzan la madurez sexual alrededor de los 30,0- 35,0 mm de longitud cabeza-cloaca (Martínez-Freiría et al., no publicado). Tras la maduración sexual el crecimiento es del 1,7% y 1,2% anual para los machos y las hembras, respectivamente (Saint-Girons, 1957, 1958).

Mediante el uso de técnicas de esqueleto-cronología se ha señalado una longevidad de 18 años (Castanet, 1974; Castanet y Naulleau, 1974, 1982). La longevidad detectada en el Alto Ebro es de 11 y 10 años para una hembra de 50,0 y un macho de 47,5 cm de longitud cabeza-cloaca, respectivamente (Martínez-Freiría, no publicado).

Para la región del oeste de Francia y el Alto Ebro la proporción de sexos es muy similar, aunque parece que los machos superan ligeramente a las hembras (Saint-Girons, 1994; Martínez-Freiría, no publicado). En períodos de tiempo más cortos la proporción de sexos varía de forma significativa, dominando los machos en primavera y las hembras en verano. Además, las hembras reproductoras son más abundantes (2/3) al inicio del ciclo anual de actividad, mientras que a finales de ciclo anual son las no reproductoras las más frecuentes (2/3). En

conjunto, las hembras reproductoras representan 1/3 del total de hembras adultas (Saint-Girons, 1994). Para la población de la región pre-Alpina suiza llega a alcanzarse una proporción 1/4 a favor de las hembras gestantes en verano (Monney, 1992).

### Interacciones con otras especies

La competencia interespecífica en las zonas de contacto ha sido tradicionalmente citada como un factor clave en los procesos de especiación y migración latitudinal de las especies de víboras europeas (género *Vipera*) durante el Cuaternario (Saint-Girons, 1980a). La existencia de competencia ha sido probada en la zona de contacto entre *V. aspis* y *V. berus* de la región pre-alpina suiza (Monney, 1996) y ha sido sugerida como un factor clave en la regulación de las dinámicas poblacionales de otras zonas de contacto en Europa (ej. *V. aspis* y *V. berus* en el Loira atlántico, Francia (Saint-Girons, 1975a) y también en la península Ibérica (Duguay et al., 1979; Bea, 1985b).

En el Alto Ebro (NO Burgos) donde *V. aspis*, *V. latastei* y los híbridos entre ambas especies tienen un área de simpatria observada de 8 km<sup>2</sup> y potencial de 76 km<sup>2</sup> se ha supuesto la existencia de una elevada competencia interespecífica (Martínez-Freiría et al., 2006, 2008). A través de un estudio comparativo de los rasgos ecológicos de las tres formas (Martínez-Freiría et al., no publicado), se ha constatado la superposición total del nicho trófico y parcial del espacial (micro-hábitat), lo que sugiere la existencia de competencia por las presas y el espacio; además, se ha comprobado la depredación de una especie sobre la otra, y viceversa, lo que sugiere la actuación de exclusión competitiva. Sin embargo, existe segregación de los nichos espacial y temporal, lo que puede reducir las interacciones competitivas y permitir la coexistencia (Martínez-Freiría et al., no publicado).

### Depredadores

Entre los principales depredadores de *V. aspis* destacan las aves de presa diurnas, como el águila culebrera (*Circaetus gallicus*), el ratonero (*Buteo buteo*), el cernícalo común (*Falco tinnunculus*) y otras águilas (*Hieraetus sp.*); también algunos mamíferos, como el erizo (*Erinaceus sp.*) o el jabalí (*Sus scrofa*) (Bea, 1997; Naulleau et al., 1997; Barbadillo et al 1999). Probablemente, carnívoros medianos y animales domésticos como gatos o perros también depreden sobre esta especie.

Los machos son depredados fundamentalmente durante las épocas de cópula, cuando aumentan sus áreas vitales en busca de hembras, mientras que las hembras lo son durante el período de gestación, cuando aumentan sus necesidades térmicas y están más expuestas a los depredadores (Bea, 1997; Bonnet et al., 1999b).

### Parásitos

Las víboras europeas son depredadores en los que la frecuencia de consumo de presas es relativamente baja, por ello mantienen sus aparatos digestivos vacíos durante grandes períodos de tiempo, lo que dificulta la existencia de una rica comunidad de endoparásitos en el tracto digestivo. De hecho, la disección y examen del tracto digestivo de 19 ejemplares de *V. aspis* procedentes del Alto Ebro (NO Burgos) y del Pirineo catalán ha revelado la existencia de 4 especies de helmintos, con una prevalencia total del 26,3%: i) dos especies en estado adulto *Kalicephalus viperae* y *Ophidascaris sp.*, localizadas en el esófago e intestino, respectivamente; ii) dos especies en estado larvario, *Ascarops strongylina* y *Spirurida gen. sp.*, localizadas en la cavidad del cuerpo (Santos et al., 2006).

No se tienen constancia de otros endoparásitos en *V. aspis*. Sí se han detectado ácaros ectoparásitos en algunos individuos capturados en el Alto Ebro (Martínez-Freiría, observación personal).

## Actividad

Al igual que otras especies de amplia distribución, el período de actividad para *V. aspis* varía con la altitud, la latitud y las condiciones climáticas locales. De forma general la actividad se inicia en febrero-marzo para los machos y tres semanas más tarde para las hembras, prolongándose hasta mediados o finales de octubre (Duguy, 1958, 1963; Saint-Girons, 1952, 1957, 1975b; Moser et al., 1984; Monney, 1990b, 1992, 1994). En las poblaciones de las zonas montañosas más altas, como los Pirineos y los Alpes, el período de actividad es más corto y dura unos 6 meses (Duguy, 1972; Monney, 1990b, 1992), mientras que en las poblaciones de las zonas costeras del centro de Italia el período de actividad es más largo, ya que las víboras suelen estar activas durante los inviernos más cálidos (Zuffi, 1999; Zuffi et al., 1999).

En la zona de simpatria con *V. latastei* en el Alto Ebro (NO Burgos) el radio-seguimiento de cuatro machos reveló que la actividad de estos empieza a principios de marzo y se prolonga hasta finales de octubre (Martínez-Freiría et al., no publicado).

En las zonas bajas hiberna aisladamente, mientras que en montaña pueden agruparse varios individuos (Duguy, 1963). En el Alto Ebro hiberna aisladamente en la cercanía de zonas húmedas, como cauces de ríos y cárcavas, aunque se han encontrado lugares (*o refugios*) donde hiberna con varios ejemplares de *V. latastei* e híbridos entre ambas especies (Martínez-Freiría et al., no publicado).

Es una especie con actividad diurna (Saint-Girons, 1952; Naulleau, 1968), aunque en verano y en días con temperatura muy elevada presenta actividad nocturna (Naulleau, 1975; Zuffi, 1999). Presenta un ritmo circadiano de actividad unimodal en primavera y otoño, y bimodal en verano (Saint-Girons, 1952; Naulleau, 1965, 1966, 1975; Zuffi, 1999). Este patrón de actividad parece ser el que presenta *V. aspis* en el Alto Ebro (Martínez-Freiría, observación personal).

El ciclo de muda varía en función de la edad, el sexo y el estado reproductor (Saint-Girons, 1980c): i) en los neonatos se producen cuatro mudas anuales; ii) en los inmaduros se producen tres mudas anuales a principios de mayo, en junio-julio y a principios de agosto; iii) en los machos adultos se producen dos (*V. aspis zinnikeri*) o tres mudas anuales (*V. aspis aspis*), siendo la primera siempre postnupcial, ocurriendo en mayo, la segunda en julio y la tercera en agosto; parece que las poblaciones de montaña de *V. aspis zinnikeri* también pueden realizar una tercera muda entre agosto y septiembre (Duguy, 1972); iv) en las hembras reproductoras se producen dos mudas al año en junio y en agosto; v) en las hembras en estado de reposo reproductor se producen dos mudas en mayo-junio y en agosto (normalmente antes que las hembras reproductoras) o incluso tres, en junio, en julio-agosto y en septiembre, en las poblaciones con ciclos de reproducción trianual.

En el Alto Ebro se ha observado la existencia de dos períodos de muda para los adultos: entre marzo-mayo y agosto-octubre en los machos, y entre abril-junio y agosto-septiembre en las hembras (Martínez-Freiría et al., no publicado).

## Biología térmica

Estudios en cautividad han revelado que la temperatura mínima voluntariamente tolerada es de 11,0-11,5° C; la temperatura preferida de una víbora sin presa y no gestante es de unos 30,5° C y el máximo voluntariamente tolerado varía entre 32,0 y 37,0° C; la temperatura preferida a lo largo de la digestión es algo menor (Duguy, 1963, 1972; Saint-Girons, 1975b, 1978b; Naulleau, 1979). *V. aspis* no acepta presas por debajo de 15° C. La duración de la digestión sigue una función inversa a la temperatura, aunque parece que los machos digieren las presas más rápidamente que las hembras (Naulleau, 1982, 1983). Se ha comprobado que en las hembras la duración de la gestación guarda estrecha relación con la temperatura (Naulleau, 1986).

No existen datos sobre termorregulación en *V. aspis* para la península Ibérica.

## Dominio vital

Aunque presenta importantes diferencias individuales y poblacionales, los machos se desplazan a lo largo del año más que las hembras. Naulleau (1966) se refiere a una distancia

anual media de 884 m para 35 machos y 377 m para 15 hembras, mientras que Saint-Girons (1997) reseña una distancia anual media de 259 m para 18 machos y 178 m para 16 hembras.

El dominio vital también difiere notoriamente entre ambos sexos: 2.800- 2.940 m<sup>2</sup> para los machos y 1.200- 1.770 m<sup>2</sup> para las hembras (Naulleau, 1966; Moser et al., 1984). Se ha señalado que las hembras gestantes no suelen desplazarse tras la hibernación a los lugares de alimentación y efectúan los partos en las proximidades de los refugios de hibernación (Duguy, 1963). Sin embargo, Monney (1992) se refiere a un desplazamiento anual de 200 m y un dominio vital de 4.237 m<sup>2</sup> para una hembra gestante en la región pre-Alpina del oeste de Suiza, mientras que Naulleau et al. (1996) describen un dominio vital medio de 3.715 m<sup>2</sup> para 19 hembras gestantes en el centro-oeste de Francia.

La distancia anual media para cuatro machos de *V. aspis* monitorizados con técnicas de radio-telemetría en la zona de simpatria del Alto Ebro (NO Burgos) ha sido de 1.033m (rango = 253-1.910m); tanto las distancias recorridas por día, como los dominios vitales, aumentan de manera muy marcada en primavera y en otoño, probablemente debido a la búsqueda de hembras para copular (Martínez-Freiría et al., no publicado).

### Dispersión

Al igual que el resto de las víboras europeas, los adultos de *V. aspis* son animales esencialmente sedentarios, viviendo prácticamente cada año sobre el mismo terreno; son los juveniles los que efectúan movimientos de dispersión, ya sea inmediatamente después de nacer, en el caso de nacimientos precoces, o tras la primera hibernación (Saint-Girons, 1981). Las distancias recorridas por varios juveniles en el Loira Atlántico (Francia) difieren bastante de manera individual, dándose distancias de 64-90m en un día y medio, así como de 75-280m entre el nacimiento y la entrada en hibernación (Saint-Girons, 1981).

No existen datos de dispersión para *V. aspis* en la península Ibérica.

### Patrón social

Al igual que el resto de las especies del género *Vipera*, la víbora áspid es un animal principalmente solitario (Saint-Girons, 1971): los adultos solamente interaccionan con otros miembros de su especie bien durante los periodos de reproducción, bien durante la hibernación. De hecho, durante la mayor parte del ciclo anual, machos y hembras reproductoras suelen seleccionar diferentes hábitats (Martínez-Freiría, observación personal), probablemente para reducir la competencia intraespecífica.

Aunque se trata de una especie ovovivípara, no se ha descrito ningún tipo de cuidado parental por parte de la madre hacia sus crías.

### Bibliografía

Barbadillo, L.J. (1987). *La Guía de INACAFO de los Anfibios y Reptiles de la Península Ibérica, islas Baleares y Canarias*. Incafo. Madrid.

Barbadillo, L.J., Lacomba, J.I., Pérez Mellado, V., Sancho, V., López-Jurado, L.F. (1999). *Anfibios y Reptiles de la Península Ibérica, Baleares y Canarias*. GeoPlaneta, Barcelona.

Barbanera, F., Zuffi, M.A.L., Guerrini, A., Tofanelli, S., Fasola, M., Dini, F. (2009). Molecular phylogeography of the asp viper *Vipera aspis* (Linnaeus, 1758) in Italy : Evidence for introgressive hybridization and mitochondrial DNA capture. *Mol. Phylogen. Evol.*, 52: 103-114.

Bea, A. (1985a). Atlas de los Anfibios y Reptiles de Álava, Vizcaya y Guipúzcoa. Pp. 57-99. En: Álvarez, J., Bea, A., Faus, J.-M., Castián, E., Mendiola, I. (Eds.). *Atlas de los vertebrados continentales de Álava, Vizcaya y Guipúzcoa*. Departamento de Política Territorial y Transportes del Gobierno Vasco. Bilbao.

Bea, A. (1985b). La repartición de las víboras *Vipera aspis* (Linnaeus, 1758) y *Vipera seoanei* (Lataste, 1879) en el País Vasco. *Cuadernos de sección, Cienc. Nat., Eusko Ikaskuntza*, 2: 7-20.

- Bea, A. (1997). *Vipera aspis* (Linnaeus, 1758). Pp. 469-480. En: Salvador, A. (Coord.). *Fauna Ibérica. Vol. 10. Reptiles*. Museo Nacional de Ciencias Naturales. CSIC. Madrid .
- Bea, A., Braña, F., Baron, J.P., Saint-Girons, H. (1992). Régimes et cycles alimentaires des vipères européennes (Reptilia, Viperidae). *Ann. Biolog.*, 31: 25-44.
- Bergerandi, A. (1981). Estudio herpetológico de Navarra (biometría, distribución y biología de la herpetofauna navarra). *Príncipe de Viana (Suplemento de Ciencias)*, 1: 105-124.
- Bonnet, X., Naulleau, G., Bradshaw, D., Shine, R. (2001a). Changes in plasma progesterone in relation to vitellogenesis and gestation in the viviparous snake, *Vipera aspis*. *Gen. Comp. Endocrin.*, 121: 84-94.
- Bonnet, X., Naulleau, G., Lourdais, O., Vacher-Vallas, M. (1999a). Growth in the asp viper (*Vipera aspis* L.): insights from long term field study. Pp. 63-69. En: Miaud, C., Guyétant, R. (Eds.). *Current Studies in Herpetology*. Societas Europaea Herpetologica, Le Bourget du Lac.
- Bonnet, X., Naulleau, G., Mauget, R. (1992). Cycle sexual de la femelle de *Vipera aspis* (Reptilia, Viperidae): importance des réserves et aspects métaboliques. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 117: 279-290.
- Bonnet, X., Naulleau, G., Mauget, R. (1994). The influence of body condition on 17- $\beta$  estradiol levels in relation to vitellogenesis in female *Vipera aspis* (Reptilia, Viperidae). *Genet. Comp. Endocrin.*, 93: 424-437.
- Bonnet, X., Naulleau, G., Shine, R. (1999b). The dangers of leaving home: dispersal and mortality in snakes. *Biol. Conserv.*, 89: 39-50.
- Bonnet, X., Naulleau, G., Shine, R., Lourdais, O. (2001b). Short-term versus long-term effects of food intake on reproductive output in a viviparous snake (*Vipera aspis*). *Oikos*, 92:297-308.
- Boquet, P. (1967a). Chemistry and biochemistry of the snake venoms of Europe and Mediterranean regions. Pp. 327-329. En: Bucherl, W. (Eds.). *Venomous Animals and their venoms. Vol. I*. Masson. Paris .
- Boquet, P. (1967b). Pharmacology and toxicology of snake venoms of Europe and the Mediterranean regions. Pp. 340-358. En: Bucherl, W. (Eds.). *Venomous Animals and their venoms. Vol. I*. Masson. Paris.
- Boscá, E. (1879). Las víboras de España. *Ann. Soc. Esp. Hist. Nat.*, 8: 65-86.
- Braña, F. (1997). Familia Viperidae. Pp. 466-469. En: Salvador, A. (Coord.). *Fauna Ibérica. Vol. 10. Reptiles*. Museo Nacional de Ciencias Naturales. CSIC. Madrid.
- Brown, J.H., Lomolino, M.V. (1998). *Biogeography*. Sinauer Associates Inc., Sunderland , Massachusetts .
- Bruno, S. (1976). L'ornamentazione della *Vipera aspis* (L., 1758) in Italia. *Atti della Soc. Italiana Sci. Nat. Mus. Civ. St. Nat. Milano*, 117: 165-194.
- Bruno, S. (1985). *Le vipere d'Italia e d'Europa*. Edagricole. Bologna.
- Capula, M., Luiselli, L. (1990). Contributo allo studia della microteriofauna di un'area dell'Italia centrale (monti delle Tolfa, Lazio) mediante analisi del contenuto stomacale di *Vipera aspis* (Reptilia, Viperidae). *Hystrix*, 2: 101-107.
- Castanet, J. (1974). Etude histologique des marques squelettiques de croissance chez *Vipera aspis* (L.) (Ophidia, Viperidae). *Zool. Scr.*, 3: 137-151.
- Castanet, J., Naulleau, G. (1974). Données expérimentales sur la valeur des marques squelettiques comme indicateur de l'age chez *Vipera aspis* (L.) (Ophidia, Viperidae). *Zool. Scr.*, 3: 201-208.
- Castanet, J., Naulleau, G. (1982). La squelettechronologie chez les Reptiles. II. Résultats expérimentaux sur la signification des marques de croissance squelettiques chez les serpents.

Remarques sur la croissance et la longévité de la Vipère Aspic. *Ann. Sci. Nat., Zool.*, 13<sup>ème</sup> Série, 7: 41-62.

Cheymol, J., Boquet, P., Detrait, J., Roch-Arveller, H. (1973). Comparaison des principales propriétés pharmacologiques des différents venims d'*Echis carinatus*. *Arch. Int. Pharmacol.*, 205: 293-304.

CNEA (2008). *Catálogo Nacional de Especies Amenazadas, Vertebrados, Reptiles*. Ministerio de Medio Ambiente y Medio Rural y Marino. Gobierno de España.

Corti, C., Nistri, A., Poggese, M., Vanni, S., (1991). Biogeographical analysis of the Tuscan herpetofauna ( Central Italy ). *Rev. Esp. Herp.*, 5: 51-75.

Corti, C., Pleguezuelos, J., Pérez-Mellado, V., Marquez, R., Cheylan, M., Geniez, P., Joger, U., Nettmann, H.K., Schmidt, B., Meyer, A., Sindaco, R., Romano, A., Martínez-Solano, I. (2008). *Vipera aspis*. En: IUCN Red List of Threatened Species. Version 2009.1. <[www.iucnredlist.org](http://www.iucnredlist.org)>.

De Haro, L., Robbe-Vincent, A., Saliou, B., Valli, M., Bon, C. & Choumet, V. (2002). Unusual neurotoxic envenomations by *Vipera aspis aspis* snakes in France . *Hum. Exp. Toxicol.*, 21: 137–145.

Duguy, R. (1958). Le comportement de printemps chez *Vipera aspis*. *Vie et Milieu*, 9(2): 200-210.

Duguy, R. (1963). Biologie de la latence hivernale chez *Vipera aspis* L. *Vie et Milieu*, 14(2): 311-443.

Duguy, R. (1970). Number of blood cells and their variation. Pp. 93-109. En: Gans, C., Parsons, T.R. (Eds.). *Biology of the Reptilia, vol 3. Morphology*. Academic Press. London .

Duguy, R. (1972). Notes sur la biologie de *Vipera aspis* L. dan les Pyrénées. *La Terre et la Vie* , 1: 98-117.

Duguy, R., Martínez-Rica, J. P., Saint-Girons, H. (1979). La répartition des vipères dans les Pyrénées et les régions voisines du nord de l'Espagne. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, 115: 359-377.

Duguy, R., Saint-Girons, H. (1970). Etude morphologique des populations de *Vipera aspis* (Linnaeus, 1758) dans l'ouest de la France. *Bull. Mus. Natl. Hist. Nat., Paris*, 2<sup>a</sup> sér., 41: 1069-1090.

Duvall, D., Schuett, G.W., Arnold, S.J. (1993). Chapter 5. Ecology and Evolution of Snake Mating Systems. Pp. 165-200. En: Seigel, R.A., Collins, J.T. (Eds.). *Snakes – ecology and behavior*. McGraw-Hill, Inc.

Escala, M.C., Jordana, R. (1982). *Fauna de Navarra. Anfibios y Reptiles*. Ediciones y Libros, S.A. Pamplona.

Escala, M.C., Pérez-Mendía, J.L. (1979). Contribución al estudio herpetológico de Navarra. *Munibe*, 31: 165-170.

Falcón, J. M., Clavel, F. (1987). Nuevas citas de anfibios y reptiles en Aragón. *Rev. Esp. Herpetol.*, 2: 83-130.

Flichy, B. (1978). L'envenomation viperines. Vipere de France. (Thesis). Med. Paris. Paris.

Garrigues, T., Dauga, C., Ferquel, E., Choumet, V., Failloux, A.-B. (2005). Molecular phylogeny of *Vipera* and the related genera *Macrovipera* and *Daboia*, with comments about neurotoxic *Vipera aspis aspis* populations. *Mol. Phylogen. Evol.*, 35: 35-47

Golay, P., Monney, J.-C., Conelli, A., Durand, T., Thiery, G., Zuffi, M.A.L., Ursenbacher, S. (2008). Systematics of the Swiss asp vipers: some implications for the European *Vipera aspis*

(Linnaeus, 1758) complex (Serpentes: Viperidae) – A tribute to Eugen Kramer. *Amphibia-Reptilia*, 29: 71-83.

Golay, P., Smith, H.M., Broadley, D.G., Dixon, J.R., McCarthy, C., Rage, J.C., Schatti, B., Toriba, M. (1993). *Endoglyphs and other major venomous snakes of the world. A checklist*. Azemiops S. A. Geneva, Switzerland.

González, D. (1976). Datos sobre morfología y biometría de *Vipera aspis* (Viperidae). *Misc. Zool.*, 3: 181-193.

González, D. (1977). Notas sobre distribución, morfología y biometría de Viperidae (Reptilia, Ophidia). *Misc. Zool.*, 4: 241-263.

González, D. (1991). Snakebite problems in Europe. Pp. 687-751. En: Tu, A.T. (Ed.). *Handbook of Natural Toxins*. Marcel Dekker. New York .

Gosá, A. (1997). *Vipera aspis*. Pp. 285- 287. En: Pleguezuelos, J.M. *Distribución y Biogeografía de los anfibios y reptiles en España y Portugal*. Monografías Tierra del Sur. Universidad de Granada. Asociación Herpetológica Española. Granada.

Gosá, A. (2002). *Vipera aspis*. Pp. 295-297. 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.

Herprint International (1994). *Catalogue of Valid Species and Synonyms*. Herprint International. Pretoria .

Hewitt, G.M. (1996). Some genetic consequences of ice ages, and their role in divergence and speciation. *Biol. J. Linn. Soc.*, 58: 247-276.

Hofstetter, H., Stolz, L.G. (1982). Nierenveran derungen beim hund infolge Vipernbiss. *Schwizz Arch Tierheilk*, 124: 625-629.

Jaggi, C., Baur, B. (1999). Overgrowing forest as a possible cause for the local extinction of *Vipera aspis* in the northern Swiss Jura mountains. *Amphibia-Reptilia*, 20: 25-34.

Kobel, H.R. (1963). Vergleich der Chromosomensätze von *Vipera berus* L. und *Vipera aspis* L. (Viperidae, Serpentes). *Archiv der Julius Klaus-Stiftung für Verebungsforschung Sozialanthropologie und Rassenhygiene*, 38: 68-75.

Kramer, E. (1958). Eine neue Rasse der Aspisvipera aus dem süddwestlichen Frankreich, *Vipera aspis zinnikeri* n. subsp. *Vierteljahrsschrift der Naturforschenden Gesellschaft in Zurich*, 103: 321-326.

Kreiner, G. (2007). *The Snakes of Europe . All species from West of the Caucasus Mountains* . Frankfurt am Main . Edition Chimaira. Germany .

Lourdais, O., Shine, R., Bonnet, X., Naulleau, G., Guillon, M. (2004). Climate affects offspring phenotypes in a viviparous snake. *Oikos*, 104: 551-560.

Luiselli, L.M., Agrimi, U. (1991). Composition and variation of the diet of *Vipera aspis francisciredi* in relation to age and reproductive stage. *Amphibia-Reptilia*, 12: 137-144.

Luiselli, L.M., Filippi, E. (2006). Null models, co-occurrence patterns, and ecological modeling of a Mediterranean community of snakes. *Amphibia-Reptilia*, 27: 325-337.

Luiselli, L., Rugiero, L. (1990). On habitat selection and phenology in six species of snakes in Canale Monterano ( Tolfa Mountains , Latium , Italy ) including data on reproduction and feeding in *Vipera aspis francisciredi* (Squamata: Viperidae). *Herpetozoa*, 2: 107-115.

Mallow, D., Ludwig, D., Nilson, G. (2003). *True Vipers. Natural History and Toxinology of Old World Vipers*. Krieger Publishing Company, Malabar, Florida.

Maluquer, J. (1917). Les serps de Catalunya. *Mus. Barciononensis Sci. Nat. Opera (ser. Zool.)*, 7: 1-87.

Martínez-Freiría, F., Brito, J.C. (2007). Quantification of road-mortality for amphibians and reptiles in a future protected area of northern Spain. Poster presentation, 14th European congress of herpetology, 19-23 september 2007, Porto ( Portugal ).

Martínez-Freiría, F., Brito, J.C., Lizana, M. (2006). Intermediate forms and syntopy among vipers (*V. aspis* and *V. latastei*) in Northern Iberian Peninsula. *Herpetol. Bull.*, 97: 14–18.

Martínez-Freiría, F., Santos, X., Pleguezuelos, J.M., Lizana, M., Brito, J.C. (2009). Geographical patterns of morphological variation and environmental correlates in contact zones: a multi-scale approach using two Mediterranean vipers. *J. Zool. Syst. Evol. Res.* doi: 10.1111/j.1439-0469.2008.00506.x

Martínez-Freiría, F., Sillero, N., Lizana, M., Brito, J. C. (2008). GIS-based niche models identify environmental correlates sustaining a contact zone between three species of European vipers. *Diversity and Distributions*, 14 (3): 452-461.

Martínez-Rica, J.P. (1983). Atlas herpetológico del Pirineo. *Munibe*, 35: 51-80.

Mc Diarmid, R. W., Campbell, J. A., Touré, T. A. (1999). *Snake species of the world. A taxonomic and geographic reference*. The Herpetologist' League, Washington DC .

Monney, J.-C. (1990a). Régime alimentaire de *Vipera aspis* L. (Ophidia, Viperidae) dans les préalpes bernoises (Ouest de la Suisse ). *Bull. Soc. Herpetol. Fr.*, 53: 40-49.

Monney, J.-C. (1990b). Comparaison des cycles annuels d'activité de *Vipera aspis* et *Vipera berus* (Ophidia, Viperidae) dans une station des préalpes bernoises (Ouest de la Suisse ). *Bull. Soc. Herpetol. Fr.*, 71-72: 49-61.

Monney, J.-C. (1992). Note sur l'utilisation de l'habitat et les déplacements chez la Vipère áspid, *Vipera aspis* L., dans une station de l'Intyamon. *Bull. Soc. Frib. Sci. Nat.*, 81: 28-40.

Monney, J.-C. (1993). Predation of lizards and frogs by adult vipers, *Vipera aspis*, in the Bernese Prealpine region ( West Switzerland ). *Amphibia-Reptilia*, 14: 93-95.

Monney, J.-C. (1994). Comparaison des cycles annuels d'activité de *Vipera aspis* et *Vipera berus* dans une station des préalpes bernoises. *Bull. Soc. Herp. Fr.*, 71-72: 49-61.

Monney, J.-C. (1996). Biologie comparée de *Vipera aspis* L. et de *Vipera berus* L. (Reptilia, Ophidia, Viperidae) dans une station des Préalpes Bernoises. PhD Thesis. Institute of Zoology , Faculty of Sciences, University of Neuchatel , Neuchatel , Switzerland .

Monney, J.-C., Meyer, A. (2005). Rote Liste der gefährdeten Reptilien der Schweiz. Hrsg. Bundesamt für Umwelt, Wald und Landschaft, Bern , und Koordinationsstelle für Amphibien- und Reptilienschutz in der Schweiz, Bern . BUWAL-Reihe: Vollzug Umwelt.

Moser, A., Graber, C., Freyvogel, T.A. (1984). Observations sur l'ethologie et l'evolution d'une population de *Vipera aspis* (L.) au nord du Jura Suisse. *Amphibia-Reptilia*, 5: 373-393.

Müller, P. (1969). Einige Bemerkungen zur Verbreitung von *Vipera aspis* (Serpentes, Viperidae) in Spanien. *Salamandra*, 5: 57-62.

Naulleau, G. (1965). Etude préliminaire de l'activité de *Vipera aspis* dans la nature. *Contrib. Journées d'Etude de l'U.I.S.B. de Marseille*, 147-154.

Naulleau, G. (1966). Etude complémentaire de l'activité de *Vipera aspis* dans la nature. *Vie et Milieu*, 17C: 461-509.

Naulleau, G. (1968). Activité de *Vipera aspis* dans la nature et au laboratoire. *Ann. Epiph.*, 19: 207-217.

Naulleau, G. (1975). Cycle d'activité de *Vipera aspis* (L.) et choix entre des conditions climatiques naturelles et artificielles. *Vie et Milieu*, 25: 119-136.

Naulleau, G. (1976). Note sur une portée exceptionnelle chez une vipère capturée dans les Deux-Sèvres. *Ann. Soc. Sci. Nat. Charente-Maritime*, 6: 201-202.

- Naulleau, G. (1979). Etude biotéléométrique de la thermorégulation chez *Vipera aspis* (L.) élevée en conditions artificielles. *J. Herpetol.*, 13: 203-208.
- Naulleau, G. (1981). Détermination des périodes de l'ovulation chez *Vipera aspis* et *Vipera berus* dans l'ouest de la France, étudiée par radiographie. *Bull. Soc. Sci. Nat. Ouest Fr.*, 3: 151-153.
- Naulleau, G. (1982). Action de la température sur la digestion chez les vipères espagnoles du genre *Vipera*. *Public. Cent. Pir. Biol. Exp.*, 13: 89-94.
- Naulleau, G. (1983). Action de la température sur la digestion chez cinq espèces de vipères européennes du genre *Vipera*. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 108: 47-58.
- Naulleau, G. (1986). Effects of temperature on gestation in *Vipera aspis* and *V. berus* (Reptilia: Serpentes). Pp. 489-494. En: Roček, Z. (Ed.). *Studies in Herpetology (Proceedings of the Third Ordinary General Meeting of the Societas Europaea Herpetologica)*. Charles University . Prague .
- Naulleau, G., Bonnet, X. (1995). Reproductive ecology, body fat reserves and foraging mode in females of two contrasted snake species: *Vipera aspis* (terrestrial, viviparous) and *Elaphe longissima* (semi-arboreal, oviparous). *Amphibia-Reptilia*, 16: 37-46.
- Naulleau, G., Bonnet, X., Duret, S. (1996). Deplacements et domaines vitaux des femelles reproductrices de Vipère áspic *Vipera aspis* (Reptilia, Viperidae) dans le centre ouest de la France. *Bull. Soc. Herpetol. Fr.*, 78: 5-18.
- Naulleau, G., Verheyden, C., Bonnet, X. (1997). Prédation spécialisée sur la vipère áspic *Vipera aspis* par un couple de buses variables *Buteo buteo*. *Alauda*, 65 (2): 155-160.
- Nilson, G., Andrén, C. (1997). Evolution, systematics and biogeography of Palaearctic vipers. Pp. 31-42. En: Thorpe, R.S., Wüster, W., Malhotra, A., (Eds.). *Venomous snakes. Ecology, evolution and snakebite*. The Zoological Society of London , Oxford .
- Palau, J. (1974). Nuevos datos sobre la distribución geográfica de los anfibios y reptiles ibéricos. *Doñana, Acta Vertebrata*, 1: 19-27.
- Phisalix, M. (1968). La livrée des vipères de France (d'après des notes manuscrites inédites). *Bull. Mus. Natl. Hist. Nat., Paris*, 40: 661-676.
- Pleguezuelos, J.M. Márquez, R., Lizana, M. (Eds.) (2002). *Atlas y libro rojo de los anfibios y reptiles de España*. Dirección General de Conservación de la Naturaleza – Asociación Herpetológica Española, Madrid.
- Pozio, E. (1980). Contributo alla sistematica di *Vipera aspis* (L.) mediante analisi elettoretica delle proteine contenute nel veleno. *Natura, Milano*, 71: 28-34.
- Rage, J.-C., Saint-Girons, H. (1986). Données biogéographiques: mise en place de la faune et facteurs actuels de la répartition. Pp. 29-32. En: *Atlas de répartition des Amphibiens et Reptiles de France*. Société Herpétologique de France. Paris.
- Roulin, B. (1988). Nichée d'accentuer alpin victim de la vipère áspic? *Nos Oiseaux*, 39: 417-418.
- Saint-Girons, H. (1952). Ecologie et ethologie des vipers de France. *Ann. Sci. Nat., Zool.*, 14: 263-343.
- Saint-Girons, H. (1957). Le cycle sexuel chez *Vipera aspis* (L.) dans l'ouest de la France. *Bull. Biolog. Fr. Belg.*, 91: 284-350.
- Saint-Girons, H. (1958). Croissance et fécondité de *Vipera aspis* (L.). *Vie et Milieu*, 8: 265-286.
- Saint-Girons, H. (1971). Les vipers d'Europe occidentale. Pp. 609-636. En: *La grande Encyclopédie de la Nature. Les Reptiles, vol XI*. Bordas. Paris.

- Saint-Girons, H. (1974). Le cycle sexual de *Vipera aspis* (L.) en montagne. *Vie et Milieu*, 23: 309-328.
- Saint-Girons, H. (1975a). Coexistence de *Vipera aspis* et de *Vipera berus* en Loire-Atlantique: un probleme de competition interspecifique. *Terre et Vie*, 29: 590-613.
- Saint-Girons, H. (1975b). Observations préliminaires sur la thermorégulation des vipères d'Europe. *Vie et Milieu*, 25: 137-168.
- Saint-Girons, H. (1976). Les différents types de cycles sexuels des mâles chez les vipères européennes. *C.R. Acad. Sci.*, 282: 1017-1019.
- Saint-Girons, H. (1977). Caryotypes et évolution des Vipères européennes. *Bull. Soc. Zool. Fr., Paris*, 102 (1): 39-52.
- Saint-Girons, H. (1978a). Morphologie externe comparée et systématique des vipères d'Europe (Reptilia, Viperidae). *Rev. Suiss. Zool.*, 85: 565-595.
- Saint-Girons, H. (1978b). Thermoregulation comparée des vipères d'Europe. Etude biotelemetrique. *La Terre et La Vie*, 32: 417-440.
- Saint-Girons, H. (1979). Les cycles alimentaires des vipères européennes dans des conditions semi-naturelles. *Ann. Biol. Anim., Biochimie Biophys.*, 19: 125-134.
- Saint-Girons, H. (1980a). Biogéographie et évolution des vipères européennes. *C.R. Soc. Biogeogr.*, 496: 146-172.
- Saint-Girons, H. (1980b). Modifications sélectives du régime des vipères (Reptilia, Viperidae) lors de la croissance. *Amphibia-Reptilia*, 1: 127-136.
- Saint-Girons, H. (1980c). Le cycle des mues chez les vipères européennes. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 105: 551-559.
- Saint-Girons, H. (1981). Cycle annuel et survie de quelques vipères d'Europe. Influence des temperatures exceptionnellement élevées de l'année 1976. *Vie et Milieu*, 31: 59-64.
- Saint-Girons, H. (1982). Reproductive cycles of male snakes and their relationships with climate and female reproductive cycles. *Herpetologica*, 38: 5-16.
- Saint-Girons, H. (1990a). Croissance, maturité sexuelle et variations ontogéniques des périodes d'alimentation et des mues chez deux vipères hybrides (*Vipera aspis* x *Vipera seoanei*) dans des conditions semi-naturelles. *Bull. Soc. Herp. Fr.*, 54: 62-68.
- Saint-Girons, H. (1990b). Morphologie compare des hybrids de *Vipera seoanei* Lataste, 1879 x *Vipera aspis* (L.). *Amphibia-Reptilia*, 11: 197-200.
- Saint-Girons, H. (1992). Strategies reproductrices des viperidae dans les zones temperees fraiches et froides. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 117: 267-278.
- Saint-Girons, H. (1994). Les risqué de prédation liés à la reproduction chez un Viperidae ovovivipare, *Vipera aspis* L., d'après les observations visuelles. *Amphibia-Reptilia*, 15: 413-416.
- Saint-Girons, H. (1997). Utilisation de l'espace vital par *Vipera aspis* (Reptilia, Viperidae) dans une region de Bocage de l'ouest de la France. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 84: 5-14.
- Saint-Girons, H. (2004). *Vipera aspis* (Linnaeus, 1758). Pp. 386-387. En: Gasc, J.-P., Cabela, A., Crnobrnja-Isailovic, J., Dolmen, D., Grossenbacher, K., Haffner, P., Lescure, J., Martens, H., Martínez-Rica, J. P., Maurin, H., Oliveira, M.E., Sofianidou, T. S., Veith, M., Zuiderwijk, A. (1997). *Atlas of amphibians and reptiles in Europe*. Réédition. Patrimoines naturels, 29. Societas Europaea Herpetologica and Museum National d'Histoire Naturelle, Paris . 516 pp.
- Saint-Girons, H., Detrait, J. (1992). Etude electrophoretique des venins de Viperinae du Genre *Vipera*: Variations des proteinogrammes et implications phylogenetiques. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 117 (4): 399-412.

- Saint-Girons, H., Duguy, R. (1992). Evolution de la masse corporelle et de la masse relative de corps gras, des ovaires et des oeufs au cours des cycles reproducteurs chez *Vipera aspis*. *Amphibia-Reptilia*, 13: 351-364.
- Saint-Girons, H., Duguy, R., Detrait, J. (1983). Le vipères du Sud du Massif central: morphologie externe et venins. *Bull. Soc. Hist. Nat., Toulouse*, 119: 81-86.
- Saint-Girons, H., Naulleau, G. (1981). Poids des nouveau-nés et stratégies reproductrices des vipères européennes. *La Terre et la Vie*, 35: 597-616.
- Salvador, A., Castroviejo, J., Castroviejo, S., Garzón-Heydt, J., Mejide, M.W., Viedma, M.G. (1970). Primeras notas sobre la herpetofauna del Macizo Ibérico septentrional. *Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat. (Sec. Biol.)*, 68: 123-133.
- Santos, X., Martínez-Freiría, F., Pleguezuelos, J.M., Roca, V. (2006). First helminthological data on Iberian vipers: Helminth communities and host-parasite relationships. *Acta Parasitol.*, 51: 130-135.
- Sarkar, N.K., Devi, A. (1967). Enzymes in snake venoms. Pp. 167-217. En: Bucherl, W. (Ed.) *Venomous Animals and Their Venoms. Vol. I*. Masson. Paris .
- Saviozzi, P., Zuffi, M.A.L. (1997). An Integrated Approach to the Study of the Diet of *Vipera aspis*. *Herpetol. Rev.*, 28: 23-24.
- Street, D. (1979). *The reptiles of northern and central Europe*. BT Batsford LTD. London .
- Szyndlar, Z., Rage, J.C. (2002). Fossil record of the true vipers. Pp. 419–444. En: Schuett, G.W., Höggren, M., Douglas, M.E., Greene, H.W. (Eds.). *Biology of the Vipers*. Eagle Mountain Publishing, Eagle Mountain, Utah .
- Tourneville, A. (1881). Etude sur les vipères du groupe *ammodytes-aspis-berus*. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 6: 38-72.
- Trutnau, L., Böhme, W., Joger, U. (2005). *Vipera (Vipera) aspis*. Pp. 151-185. En: Joger, U., Stümpel, N. (Eds.), *Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas; Band 3/II B, Schlangen (Serpentes) III Viperidae*. AULA-Verlag, Wiebelsheim.
- Tu, A.T., Homma, M., Hong, B. (1969). Hemorrhagic, myonecrotic, thrombotic and proteolytic activities of viper venoms. *Toxicon*, 6: 175-178.
- Ursenbacher, S., Conelli, A., Golay, P., Monney, J.-C., Zuffi, M.A.L., Thiery, G., Durand, T., Fugamalli, L. (2006a). Phylogeography of the asp viper (*Vipera aspis*) inferred from mitochondrial DNA sequence data: Evidence for multiple Mediterranean refugial areas. *Mol. Phylogen. Evol.*, 38: 546-552.
- Ursenbacher, S., Carlsson, M., Helfer, V., Tegelström, H., Fumagalli, L. (2006b). Phylogeography and Pleistocene refugia of the adder (*Vipera berus*) as inferred from mitochondrial DNA sequence data. *Mol. Ecol.*, 15: 3425–3437.
- Vives-Balmaña, M.V. (1984). *Els amfibis i els rèptils de Catalunya*. Ketres. Barcelona.
- Vives-Balmaña, M.V. (1990). *Contribució al coneixement de la fauna herpetològica de Catalunya*. Institut d'Estudis Catalans. Barcelona.
- Zaldivar, C., Verdú, J., Irastorza, M.T., Fuente, M.E. (1988). Contribución al atlas provisional de anfibios y reptiles de la Comunidad Autónoma de La Rioja. *Rev. Esp. Herpetol.*, 3: 41-53.
- Zuffi, M.A.L. (1999). Activity patterns in a viviparous snake, *Vipera aspis* (L.), from Mediterranean central Italy. *Amphibia-Reptilia*, 20: 313-318.
- Zuffi, M.A.L. (2002). A critique of the systematic position of the asp viper subspecies *Vipera aspis aspis* (Linnaeus, 1758), *Vipera aspis atra* Meisner, 1820, *Vipera aspis francisciredi* Laurenti, 1768, *Vipera aspis hugyi* Schinz, 1833 and *Vipera aspis zinnikeri* Kramer, 1958. *Amphibia-Reptilia*, 23: 191-213.

Zuffi, M.A.L., Bonnet, X. (1999). Italian subspecies of the aspic viper, *Vipera aspis*: patterns of variability and distribution. *Ital. J. Zool.*, 66: 87-95.

Zuffi, M.A.L., Gentili, A., Cecchinelli, E., Pupin, F., Bonnet, X., Filippi, E., Luiselli, L.M., Barbanera, F., Dini, F., Fasola, M. (2009). Geographic variation of body size and reproductive patterns in Continental versus Mediterranean asp vipers, *Vipera aspis*. *Biol. J. Linn. Soc.*, 96: 383–391.

Zuffi, M.A.L., Macchia, M., Ioalé, P., Giudici, F. (1999). Winter activity in a coastal population of *Vipera aspis* (Reptilia, Viperidae). *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 54: 365-374.