



Universidad de Granada

ESTRATEGIAS ANTIDEPREDATORIAS DE LA CULEBRA VIPERINA (*Natrix maura*)

“Mimetismo Batesiano, Patrón Bilineado Y
Distancia de Huida.”

JAIRO STEPHEN AZOR ROMERO



TUTORES: JUAN MANUEL PLEGUEZUELOS GÓMEZ Y XAVIER SANTOS SANTIRÓ

PROYECTO FIN DE CARRERA DE CIENCIAS AMBIENTALES
DEPARTAMENTO DE ZOOLOGÍA
UNIVERSIDAD DE GRANADA



ÍNDICE

1	INTRODUCCIÓN.....	3-18.
	1.1 EL MIMETISMO COMO ESTRATEGIA ANTIDEPREDATORIA	
	1.2 OBJETIVOS	
	1.3 BIOLOGÍA DE LA ESPECIE	
	1.2.1. ESTRATEGIAS ANTIDEPREDATORIAS	
2	ZONA DE ESTUDIO.....	18-24.
	2.1 LOCALIZACIÓN Y CARACTERÍSTICAS	
	2.2 VEGETACIÓN	
	2.3 FAUNA ACOMPAÑANTE (PRESAS Y DEPREDADORES DE LA CULEBRA VIPERINA)	
3	MATERIAL Y MÉTODOS.....	25-30.
	3.1 TRABAJO DE LABORATORIO	
	3.2 TRABAJO DE CAMPO	
4	RESULTADOS.....	30-39.
5	DISCUSIÓN.....	39-43.
6	BIBLIOGRAFÍA.....	44-58.

1. INTRODUCCIÓN

1.1. EL MIMETISMO COMO ESTRATEGIA ANTIDEPREDATORIA

Los seres vivos a lo largo de su evolución han desarrollado múltiples estrategias para sobrevivir (Langkilde *et al.* 2004), las cuales dependen de un rango de factores tales como características: i) del depredador, como pueden ser la especie o tamaño (Lopez & Martin 2001; Persons & Rypstra 2001; Van Buskirk 2001; Bealor & Krekorian 2002); ii) del hábitat (si existen o no refugios: Duvall *et al.* 1990; Smith 1997; Labra & Leonard 1999); iii) del contexto en el que tienen lugar las relaciones entre especies, por ejemplo la presencia o no de crías (Clutton-Brock 1991), iv) de la propia especie, como pueden ser el tamaño, sexo, capacidad para escapar o defenderse (Keogh & DeSerto 1994; Passek & Gillingham 1997; Fox *et al.* 1998; Brown *et al.* 2001; Hanson & Coss 2001; Mori & Burghardt 2001; Williams *et al.* 2001; Head *et al.* 2002). También, han desarrollado señales de advertencia, entre las cuales se pueden distinguir:

i) Formas y comportamientos corporales, como es el caso de un grupo de arañas que imitan a hormigas, aumentando su parecido morfológico a éstas y haciendo los mismos movimientos con las patas, además de caminar en zigzag (Reiskind 1977). Pero el ejemplo más famoso fue observado por Henry Bates, hacia mediados del siglo XIX, en un grupo de larvas de mariposa que imitaban a serpientes. Cuando mariposas del género *Papilo* y polillas halcón (Sphingidae), en su último estado larvario, eran atacadas por un depredador, imitan a pequeñas víboras arbóreas, escondiendo sus cabezas e inflando el tórax o el abdomen (Bates 1862). Otro ejemplo en especies más evolucionadas ha sido descrito recientemente por Valkonen *et al.* (2011), quienes han demostrado, por primera vez, que la forma triangular de la cabeza de las víboras puede ser utilizada como una señal de peligro ante los depredadores, ya que los índices de ataque a modelos de plastilina con cabeza triangular eran significativamente menores que los registrados en modelos con cabeza estrecha, lo que pone de manifiesto que los depredadores asocian la forma de cabeza triangular con algún tipo de peligro.

Los ataques fundamentalmente van dirigidos a partes del cuerpo claves, como es la cabeza (especialmente los ojos) (Smith 1973, 1976; Curio 1976; Bonnet *et al.* 1999), sobre todo si se trata de serpientes venenosas (Brodie 1993), ya que de esta forma, tal y como apuntó Pough (1988) para las víboras, se anulaban posibles ataques que pudieran ocasionar lesiones severas o letales en los depredadores que las atacasen. Por esta razón,

muchas especies despliegan complejos comportamientos con la intención de dirigir los ataques del depredador de las partes más vulnerables (cabeza, ojos), hacia partes de menor vulnerabilidad (cola, cuerpo) (Arnold & Bennett 1984; Langkilde *et al.*, 2004; Greene 1988).

ii) Mecanismos de defensa química, como ocurre en muchas familias de escarabajos (*Carabidae*, *Chrysomelidae*, *Dytiscidae*, *Meloidae*, *Tenebrionidae*,...), que segregan sustancias, en algunos casos irritantes o venenosas, como medida antidepredatoria (Crowson, 1981).

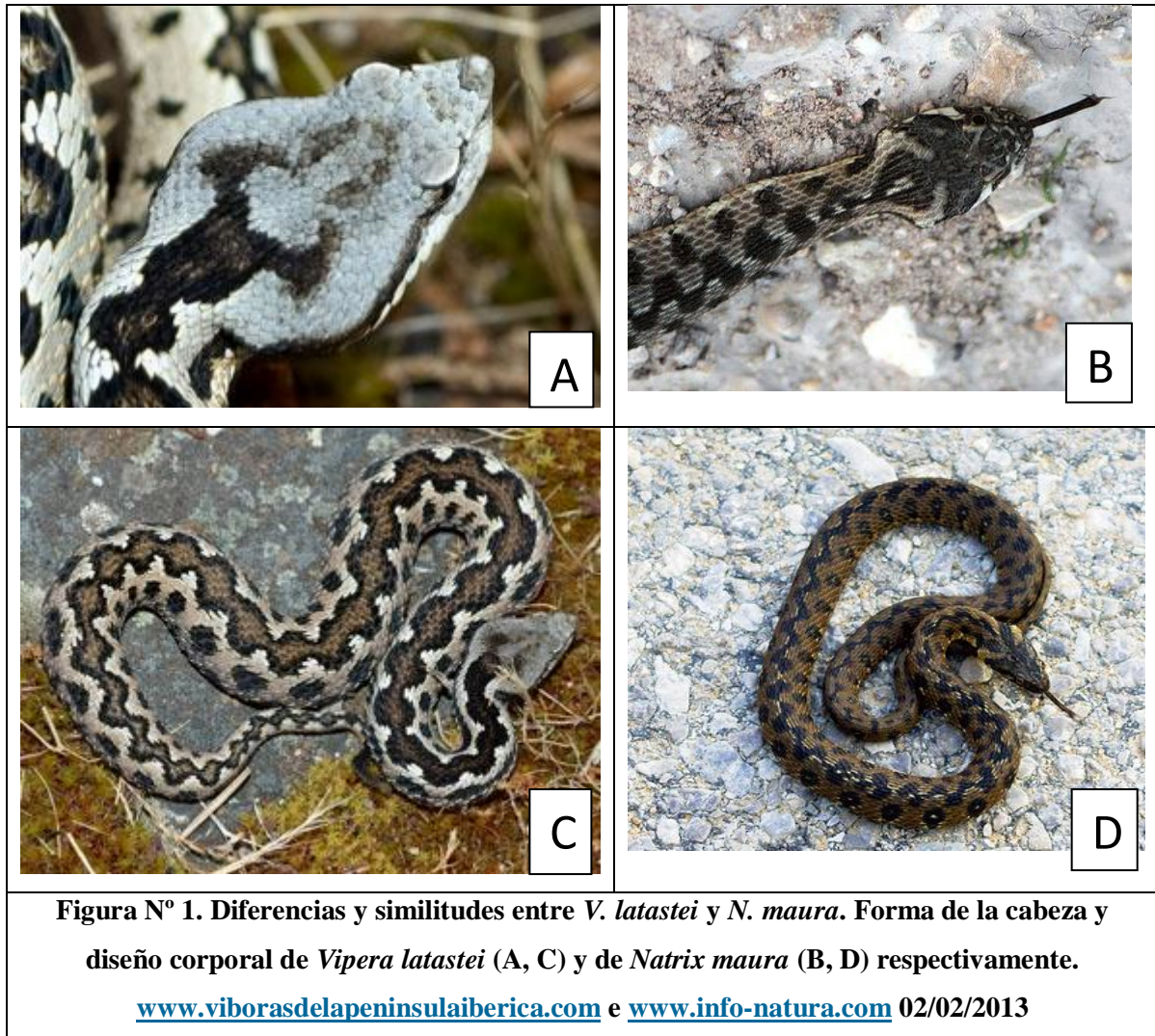
iii) Colores y diseños corporales, como es el caso de serpientes de coral que han desarrollado una gama de colores, que los depredadores asocian con peligro (Pfennig *et al* 2001). Las especies por lo general tratan de pasar desapercibidas para que sus presas o sus depredadores no los detecten fácilmente, pero algunas de ellas desarrollan estrategias con el efecto contrario, en las que algunos organismos presentan rasgos llamativos a los sentidos, destinados a alejar a sus depredadores, al crear en ellos temor (Sillén-Tullberg 1985; Guilford 1986; Rowe & Guilford 2000). Este mecanismo se conoce con el nombre de aposematismo. El temor de los depredadores a la hora de atacar a ese tipo de presas es adquirido mediante aprendizaje (Czaplicki *et al.* 1976; Goodale & Sneddon 1977) o de forma innata (Smith 1975; Pough 1988). Otro ejemplo, en el que se manifiesta este efecto aposemático es en las víboras (familia *Viperidae*). Esta característica es normalmente conocida y temida por sus depredadores (Wüster *et al* 2004; Niskanen & Mappes 2005; Valkonen *et al* 2011; 2011b).

Estas estrategias pueden ser imitadas por otras especies (Bates 1862; Müller 1867; Poulton 1890) y de las cuales todas ellas se benefician. En la naturaleza, junto al aposematismo, surge evolutivamente otro fenómeno conocido como mimetismo, una habilidad que poseen numerosas especies para asemejarse a otras o a su propio entorno para obtener alguna ventaja funcional. Existen dos tipos de mimetismo, que a veces pueden darse a la vez, que estudiaremos en este trabajo. Uno de ellos, el mimetismo mülleriano, consiste en que varias especies, a veces poco emparentadas, comparten un mismo rasgo evitable, como el veneno, y un mismo aspecto llamativo, lo que facilita el aprendizaje de esa asociación de rasgos por el depredador. Este fenómeno lo podemos

encontrar en todas las víboras del Paleártico Occidental, las cuales presentan la misma coloración en el dorso y un zigzag que avisa a sus depredadores de que son venenosas.

El otro tipo de mimetismo es el mimetismo batesiano, el de mayor interés en este estudio, que consiste en el hecho de que especies inofensivas "adoptan" el aspecto de otra peligrosa, y de esta forma ambas se protegen ante la depredación. (Bates 1862; Wallace 1870; Maynard 1998; Fisher 1999). Para que esta estrategia sea funcional las especies peligrosas deben estar o haber estado recientemente presentes, ya que sino el de predador no las reconocería y no las considera como tal (Wallace 1870; Maynard 1998). Muchas especies de serpientes no venenosas son conocidas por inflar su cabeza cuando son molestadas y este comportamiento ha sido descrito como una técnica de mimetismo batesiano con las víboras (Hailey & Davies 1986; Mattison 1995; Young et al. 1999; Arnold & Oviden 2002). Concretamente es conocido el caso de la familia natricidae y colubridae: *Natrix maura*, *N. natrix*, *Coronella austriaca* y *C. girondica* en la Península Ibérica, las cuales aplastan su cabeza cuando son molestadas, con la intención de asemejarse a las verdaderamente venenosas, lo que puede considerarse también como un ejemplo de mimetismo batesiano (Ruxton et al 2004; Speed 1993). Además, la primera de ellas, la culebra viperina (*N. maura*), especie protagonista en este trabajo, presenta un dibujo dorsal en zigzag, que recuerda al modelo de las víboras (Arnold & Burton 1978), mientras que en *N. natrix* y *Coronella* no aparece. Este dibujo dorsal en zigzag también ha sido estudiado como una estrategia de mimetismo batesiano (Andrén & Nilson 1981; Shine & Madsen 1994).

La función críptica y la aposemática del modelo en zigzag en víboras europeas han sido objeto de estudio en estudios anteriores (Andrén & Nilson, 1981; Wüster et al., 2004; Niskanen & Mappes, 2005) la mayoría de ellos empleando réplicas de plastilina, pero en la actualidad sigue abierta.



Este mimetismo batesiano con las víboras que realiza *N. maura* (ver Figura N° 1), además del diseño dorsal en ZZ (Figura N° 1, Imagen B y D), incluye el enrollamiento del cuerpo, el aplanamiento y triangulación de la cabeza y emisión de bufidos y ataques con la mandíbula cerrada, al mismo tiempo que hinchan visiblemente el cuerpo (Santos 2009).

La forma triangular de la cabeza (Imagen A, Figura N° 1), mecanismo antidepredatorio confirmado en ofidios del género *Vipera*, (Dell`Aglia, 2012), 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 (obs. Personal) y también es común el vómito de la presa caso que haya comido recientemente.

Natrix maura además puede presentar, un diseño dorsal diferente al de *V. latastei*, que está presente en *Rhinechis scalaris*. En ella el diseño dorsal está sujeto a un importante y elaborado cambio ontogénico (Pleguezuelos et al., 1990), común en las especies del género *Elaphe* (Schulz, 1996), que probablemente esté relacionado con distintas estrategias antidepredatorias (Pleguezuelos et al., 2007) a lo largo del desarrollo ontogénico de los individuos (Pleguezuelos et al., 2007), y existe la posibilidad de que esta misma interpretación ontogénica que se desarrolla en *R. scalaris* sea válida también para *Natrix maura*.

Pleguezuelos et al. (1990) establecen cuatro patrones ontogénicos de diseño y coloración para *R. scalaris*, centrándonos aquí en lo referente a lo relacionado con diseños dorsales:

- i) En los ejemplares recién nacidos dorsalmente aparecen barras oscuras, transversales, ensanchadas por los extremos (con forma de H), que no llegan a establecer contacto con las contiguas.
- ii) Cuando alcanzan una LHC aproximada de 400 mm, las manchas dorsales aparecen unidas por líneas dorsolaterales finas, de modo que el grosor de las líneas transversales es mayor que el de las longitudinales. El conjunto tiene la apariencia de una escalera, y es este diseño el que le da nombre a la especie.
- iii) Cuando alcanzan una LHC aproximada de 600 mm las dos líneas dorsolaterales son continuas y perfectamente definidas, de modo que su intensidad domina sobre la intensidad de las líneas transversales.
- iv) Cuando alcanzan una LHC aproximada de 800 mm en el dorso solo aparecen las dos líneas oscuras longitudinales, habiendo desaparecido las manchas transversales, así como las manchas del lateral del cuerpo.

Según observaciones en la naturaleza, los ejemplares neonatos y juveniles, con diseño dorsal en escalera y numerosas manchas oscuras, tienden a quedarse quietos ante los depredadores, probablemente confiando en su cripsis. Los ejemplares de mayor tamaño, sin machas negras en la cabeza y con sólo dos líneas dorsales, ante la misma situación

emprenden más frecuentemente la huida, probablemente confiando en que esas líneas confundan al depredador sobre el sentido de su huida.

Este mismo hecho puede darse en *Natrix maura*, lo cual será estudiado en este trabajo, formulándose como hipótesis de partida que los individuos juveniles tenderán a desarrollar un diseño dorsal en zigzag (ZZ) como *V. latastei*, confiando en la crípsis y en la función aposemática, y retardando la huída, mientras que los ejemplares de mayor tamaño optarán por un diseño bilineado (BL) como el presentado por *R. scalaris*, en individuos no juveniles, ofreciéndoles una mayor ventaja a la hora de realizar la huída, realizando ésta antes, al acercarse un depredador potencial.

1.2. OBJETIVOS

En resumen, y teniendo como base todo lo anteriormente expuesto, se abordan los objetivos a estudiar en este trabajo, los cuales irán encaminados a dar respuesta a las fuerzas selectivas que desarrolla *Natrix maura* en el sureste de la Península Ibérica, concretamente en la Charca de Suárez, término municipal de Motril (Granada), para lo cual se llevan a cabo las siguientes líneas de investigación:

i) Se estudiará si la abundancia de cada diseño dorsal se presenta con mayor frecuencia según el tamaño del ejemplar avistado, esperando registrar el ZZ en juveniles y el BL en colúbridos de mayor tamaño. Existiendo la posibilidad de presentarse un diseño u otro, se puede formular la hipótesis de que el patrón ZZ se favorezca cuando el individuo tenga un tamaño tan pequeño que no sea capaz de alcanzar la suficiente velocidad para huir de un depredador (Hailey & Davies, 1986; Langkilde *et al.*, 2004), y cuando alcancen tamaños mayores, podrán desarrollar mayores velocidades de huida que les otorgue cierta ventaja para escapar, además de confundir a los depredadores sobre el sentido en el que se desplaza, desarrollando ante esta situación el patrón BL. La explicación de que se presente un modelo dorsal u otro, se desconoce por ahora y no es objeto de estudio aquí, pero una hipótesis inicial sería que la especie recurra al diseño BL en ambientes estructuralmente más simples, y al ZZ en los estructuralmente más complejos.

ii) Conocer si existe diferencia en la distancia de huida en función del diseño dorsal presente. La hipótesis de partida es esperar que los diseños que presentan ZZ respondan con distancias de huida menores, que los de diseño BL, ya que en el caso del diseño aposemático, al igual que en *Vipera latastei*, su función es advertir a los depredadores de que no les ataquen, mientras que en el caso del BL es bien distinta, la de darles cierta ventaja a la hora de huir, tal y como ocurre en *R. scalaris* (Pleguezuelos et al. 2010). De corroborarse esto quedaría demostrado para el modelo dorsal ZZ su papel de cripsis, tanto para *Natrix maura*, como para la familia *Viperidae*. Se medirá la temperatura corporal de los ejemplares capturados, para eliminar la posibilidad de que la distinta distancia de huída sea debida a distinta temperatura corporal.

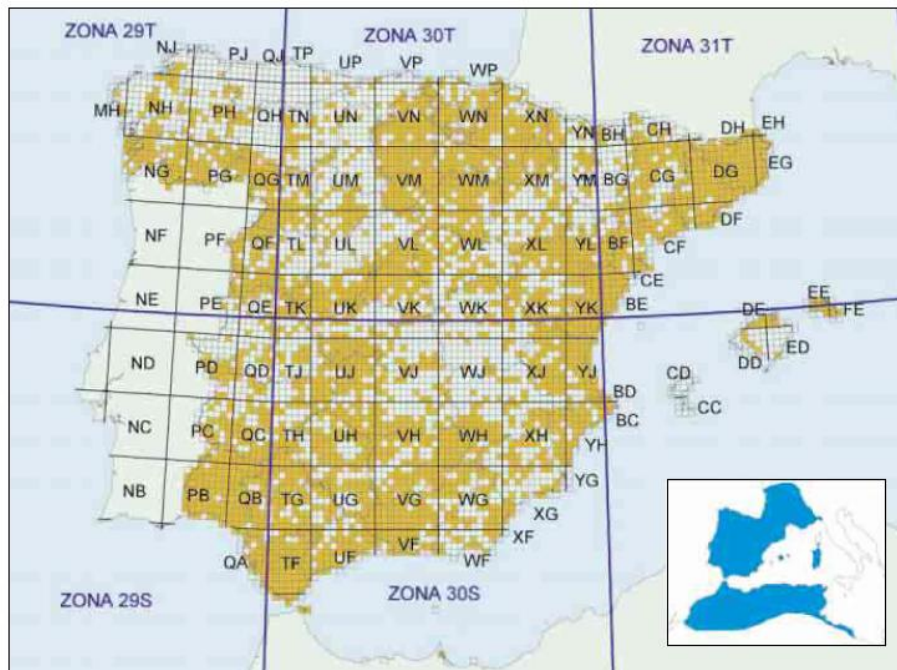
iii) Aumentar los conocimientos sobre el papel antidepredatorio que desarrolla la especie en función del diseño dorsal, mediante el empleo de réplicas de plastilina, esperando que la mayoría de los ataques sean registrados en los modelos de plastilina con diseño bilineal, debido a que los modelos con ZZ deben ser percibidos por lo depredadores como una señal de advertencia y/o cripsis.

iv) Comprobar si los ataques se realizan sobre las partes del animal más vulnerables, como la cabeza y los ojos (Smith 1973, 1976; Curio 1976; Bonnet *et al.* 1999; Pleguezuelos *et al.*, 2010) para dejar gravemente o incluso muerta a la presa (Langkilde *et al.*, 2004; Pough 1988).

1.3. BIOLOGÍA DE LA ESPECIE

La culebra viperina está distribuida tanto por el noroeste de África como por el suroeste de Europa, y presente entre los 0 y 1.950 m de altitud, aunque son especialmente abundantes los registros en la cota de 500- 600 msm (Pleguezuelos y Villafranca, 1997) (ver Figura N° 2 y N° 3). A partir de los 1200 m la especie se hace muy escasa, alcanzando el límite altitudinal peninsular en Sierra Nevada (1950 m) (Fernández Cardenete *et al.* 2000). Es una serpiente aglifa de hábitos acuáticos, que aparece en todo tipo de masas acuáticas continentales y está ampliamente distribuida por la Península Ibérica (Santos 2004).

Figura N° 2. Distribución de *Natrix maura* en la Península Ibérica. Tomado del Atlas y Libro Rojo de los Anfibios y Reptiles de España.



Es un colúbrido de talla mediana, con 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, 1997); 645 y 870 mm en Galicia (Galán y Fernández-Arias, 1993); 558 y 666 mm en el Delta del Ebro (Santos, datos no publicados); 630 y 719 mm en el río Valvanera, Salamanca (Jaén, 1988); 605 y 870 mm en Granada (Feriche, 1998), 635 y 865 mm en Huelva (González de la Vega, 1988). Los registros son mayores para los ejemplares observados en el Rif, Marruecos (929 mm de longitud total en una hembra, Fahd, 2001).

Aproximadamente una quinta parte de la longitud total representa la cola, relativamente más larga en machos (23% de la longitud total) que en hembras (19%) (Feriche *et al.*, 1993), lo que parece ser debido 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 distinto en las hembras y en cambio muy parecido en los machos (Feriche *et al.*, 1993), lo que permite el reconocimiento de ambos sexos en ejemplares sexualmente maduros.

La edad y talla de madurez sexual es distinta en machos y hembras; se alcanza en machos a los dos o tres años de vida y en hembras a los 4 o 5; con respecto a la talla corporal, la longitud hocico-cloaca, siendo las hembras mayores que los machos en todas las poblaciones, oscila entre 220 y 250 mm y 310 y 350 mm respectivamente, según la población estudiada (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 y la edad máxima se estimó entre los 15 años (Braña, 1997) y los 20 años (Pleguezuelos, com. pers.), llegando a edades máximas mayores en las hembras (20 años) que en machos (13 años) (Hailey y Davies, 1987a).

Se trata de una serpiente ovípara con una frecuencia de reproducción anual. El tamaño de la puesta (entre junio y julio) aumenta con el tamaño de la hembra y los huevos oscilan entre 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, 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).

La actividad de esta especie en la mayor parte de la Península Ibérica comienza en marzo (Crespo, 1973; Santos y Llorente, 2001a) a excepción de zonas frías donde no es activa hasta abril (Galán, 1988). La finalización de la actividad está 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.

La abundancia de culebras a lo largo de los meses muestra un mayor número de observaciones en primavera y otoño respecto al verano (Galán, 1988; Santos y Llorente, 2001a). 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).

Hay diferencias estacionales en la actividad desarrollada a lo largo del día por las culebras. En primavera y otoño la actividad diaria parece coincidir con máxima abundancia de ejemplares registrada en las horas centrales al ser las más calurosas del día (Galán, 1988; Santos y Llorente, 2001a). A diferencia de la primavera y el otoño, en verano se observa una 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 (Duguay y Saint Girons, 1966; Franco *et al.*, 1980; Galán, 1988; Hailey *et al.*, 1982; Pleguezuelos y Feriche, 2003).

En lo que respecta a su alimentación, 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. Como otros muchos ofidios, presenta una clara relación entre el tamaño de la presa y del depredador, y además, como característica propia de serpientes de hábitos acuáticos, las de mayor tamaño desprecian las presas más pequeñas. Los machos consumen mayor número de presas y relativamente más pequeñas que las hembras (Santos y Llorente, 1998) aunque tanto machos como hembras, consumen tamaños de presa muy grandes relativos a su tamaño corporal (Hailey y Davies, 1986c; Santos & García – Cardenete, 2006).

Su dieta se compone mayoritariamente de peces y anfibios, a los que hay que añadir el consumo de invertebrados (oligoquetos, hirudíneos, gasterópodos, insectos), principalmente en culebras inmaduras (Braña, 1998; Hailey y Davies 1986c; Pleguezuelos y Moreno, 1989, Vericad y Escarré, 1976)), y el ocasional consumo de reptiles como la salamanquesa común (*Tarentola mauritanica*) (Pleguezuelos y Moreno, 1989) y micromamíferos como la rata de agua (*Arvicola sapidus*) u otros (Pleguezuelos y Moreno, 1989; Vericad y Escarré, 1976).

El registro de peces consumidos por la culebra viperina incluye especies gran diversidad de familias entre las que destacan: *Blenniidae*, *Ciprinidae*, *Cobitidae*, *Poecilidae*, *Salmonidae* (Santos et al, 2009). La gama de anfibios también es muy variada 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 cultripes*, *Rana iberica*, *Rana perezi*, *Rana temporaria* y *Hyla arborea* (Santos 2009). Según estos datos, depreda sobre el 55% de las especies de anfibios presentes en España (16 sobre 29). La dieta de anfibios se completa con el consumo de larvas principalmente a cargo de las serpientes de pequeño tamaño (Santos et al, 2000), e incluso con puestas de huevos (Meijide y Salas, 1989; Valverde, 1967; Marangoni y Tejedo, 2002). Ceacero Herrador *et al.* (2006) han añadido a *Salamandra salamandra* a la lista de anfibios presa. La abundancia de cada presa varía notablemente a lo largo de la geografía peninsular y también fluctúa en función de distintos ecosistemas acuáticos ocupados.

La culebra viperina es depredada por un elevado número de animales. Entre ellos el grupo más numeroso corresponde a las aves, destacando los ardeidos (*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 como *Aquila adalberti*, *Athene noctua*, *Buteo buteo*, *Circaetus gallicus*, *Circus aeruginosus*, *Falco naumanni*, *Milvus migrans*, *Milvus milvus*, *Neophron percnopterus* (Valverde 1967; 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 *Porphyrio porphyrio* (Cramp, 1983), *Ciconia nigra* (Domínguez *et al.*, 1985), *Podiceps cristatus* (Isenmann, 2006), y *Ciconia ciconia* (Pleguezuelos, obs. pers.). Ente los depredadores mamíferos se encuentran: *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; Ruiz-Olmo, 1987, 1995). Finalmente también se ha detectado 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) y se ha observado depredación por *Mauremys leprosa* (Domínguez y Villarán, 2008).

1.3.1. ESTRATEGIAS ANTIDEPREDATORIAS

Entre sus estrategias antidepredatorias despliega un comportamiento defensivo complejo y variado. Debido a los escasos datos sobre estrategias defensivas de esta especie en el agua, nos centraremos en aquellos comportamientos que tienen lugar en tierra.

En el agua o en la orilla, 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 (Santos 2009). Pero el comportamiento defensivo más característico consiste en un mimetismo batesiano con las víboras.

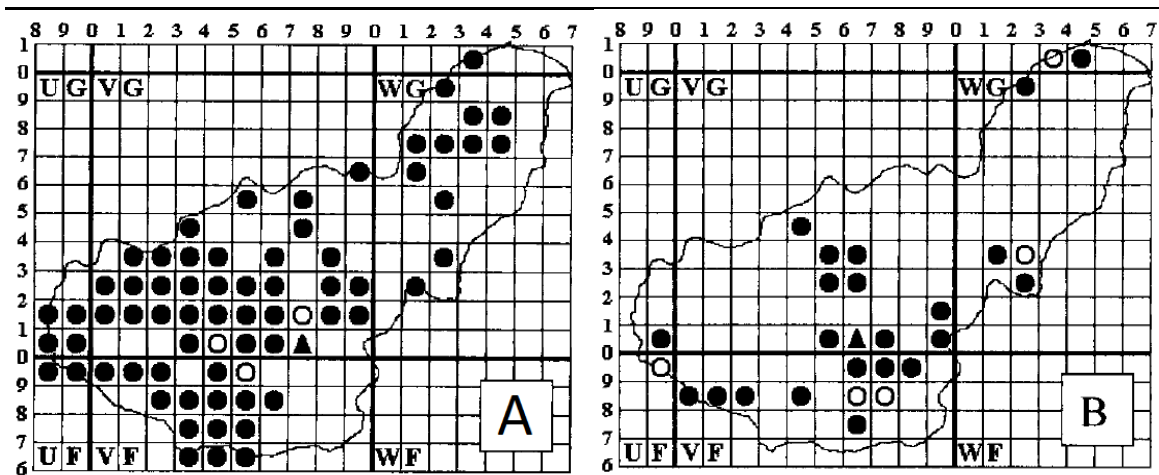


Figura Nº 3. Distribución de *Natrix maura* (A) y *Vipera latasti* (B) en la provincia de Granada. (Fernández Cardenete *et al.* 2000). Se ha localizado la variedad bilineata en dos localidades: Padul, VF49 y Motril, VF56 (Fernández Cardenete *et al.* 2000), correspondiendo esta última con la zona donde se va a llevar a cabo el estudio.

El mimetismo con las víboras incluye, además de un diseño dorsal en ZZ parecido al de las víboras, el enrollamiento del cuerpo y el aplanamiento y triangulación de la cabeza y emisión de bufidos al mismo tiempo que hinchaban visiblemente el cuerpo (Santos 2009). La triangulación de la cabeza y el modelo dorsal en ZZ son características presentes entre las víboras europeas (De Smedt 2001).

El diseño dorsal en ZZ consiste en una amplia banda oscura que se prolonga en forma de ZZ desde la parte posterior de la cabeza hasta la cola en posición mediodorsal, sobre

una gran variedad de colores de fondo, donde predominan tonos verdosos, pardos y oliváceos (ver Figura N° 4). En torno a 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. (Santos 2009). Este patrón en ZZ es uno de los recursos de esta especie para evitar a los ataques de sus depredadores de dos formas posibles, mediante la disuasión, creando en ellos temor, hecho que ha sido demostrado para las víboras (Wüster *et al.*, 2004; Niskanen and Mappes, 2005), o pasando inadvertidos, aun no demostrado.

Figura N° 4. Hembra adulta de *Natrix maura* var. *Bilineata*. De anfibios-reptiles-andalucia.org 03/02/2013



El diseño anterior puede verse sustituido por un diseño dorsal alternativo denominado diseño BL y cuyos individuos que presentan dicho diseño se incluyen dentro de la variedad *bilineata* (*Natrix maura* var. *Bilineata*). Éste consiste en dos bandas de color claro dispuestas dorsalmente, longitudinales y paralelas (Schätti, 1982) que lo presentan, en mayor medida, individuos adultos (de 3-4 años en adelante) (ver Figura N° 4), hecho que puede observarse también en *Rhinechis scalaris* (Santos 2009). Este diseño no se presenta en todas las poblaciones de la Península Ibérica, ni en la misma proporción, sino que predomina en zonas costeras, aumentando hacia el sur (Schätti, 1982), donde el entorno es mucho más seco y donde hay una mayor abundancia de

espacios abiertos, tal y como ocurre en el norte de Marruecos, con la que comparten una frecuencia similar de diseño (Schätti, 1982). Se han encontrado poblaciones muy cercanas con proporciones muy dispares en la proporción de ambos diseños, y casos de individuos que presentan ambos patrones, destacando uno sobre el otro. Sin embargo, la existencia de poblaciones muy próximas con frecuencias muy dispares dibuja un panorama más complejo que aún no ha sido estudiado en profundidad (ver Figura N° 5 y 6).

Figura N° 5. Proporción del diseño bilineal de *Natrix maura* para diferentes puntos dentro de su distribución global (Schätti, 1982).

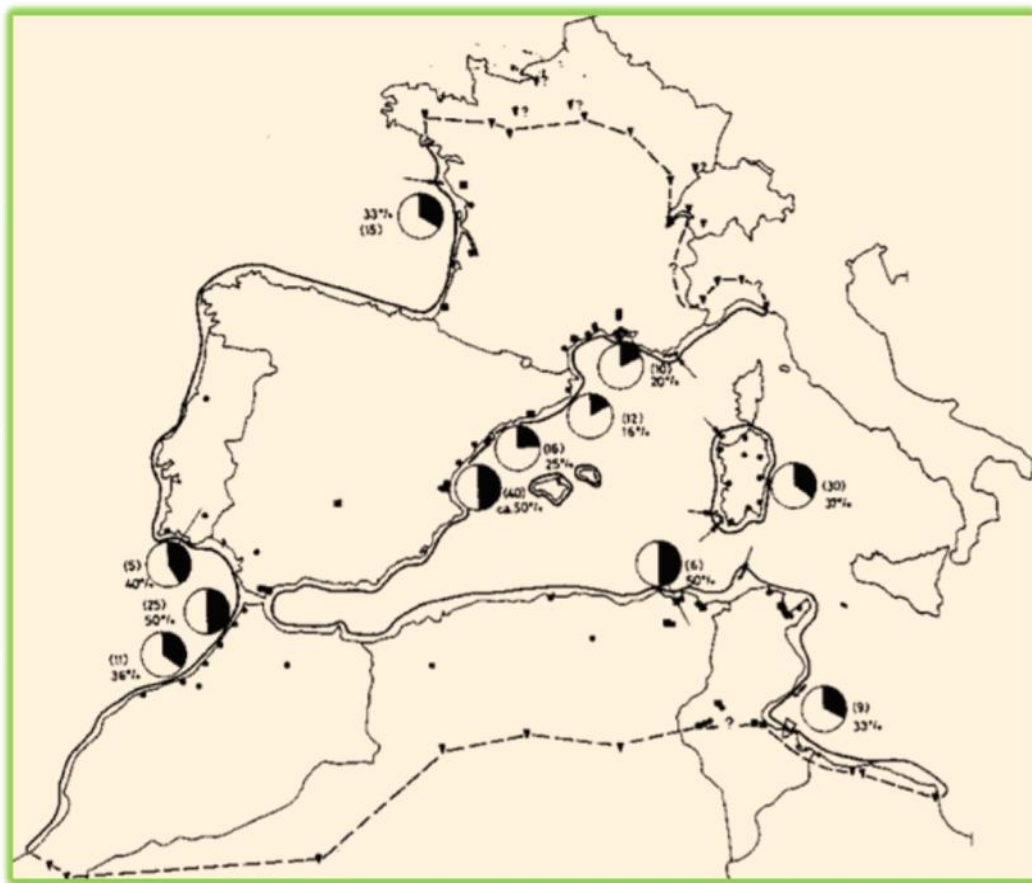
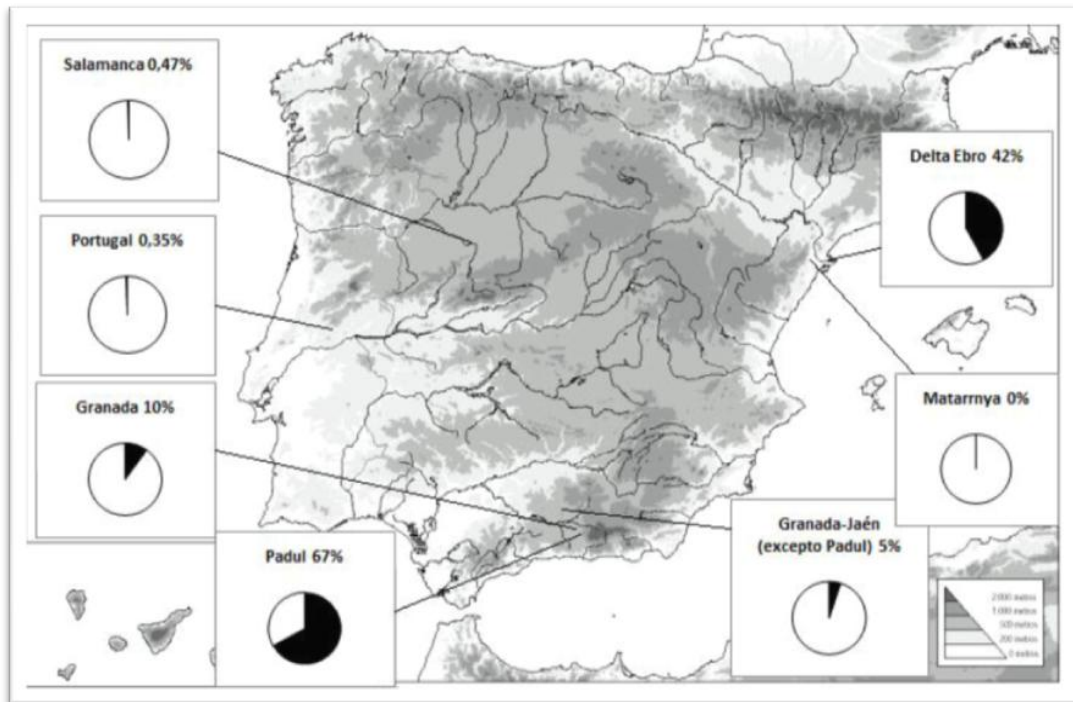


Figura N° 6. Mapa del porcentaje del patrón dorsal BL en *N. maura* para ciertas localidades de la Península Ibérica (Santos 2004).



En el entorno de nuestra zona de estudio (ver Figura N° 6), en la provincia de Granada, mientras que la proporción de este diseño no supera el 10%, en algunas poblaciones como las turberas del Padul, la mayoría de ejemplares muestra este diseño (Pleguezuelos y Feriche, 2003). De esta figura se puede deducir que el diseño bilineal aparece en poblaciones que habitan marismas, turberas, es decir, medios abiertos; y el patrón de ZZ en aquellas poblaciones propias de ríos y arroyos.

Parecidas conclusiones han sido descritas por Duguay y Saint Girons (1993) en Francia, donde el diseño BL pasa del 33% al 10% en poblaciones próximas, y además, es más frecuente en ejemplares adultos que en inmaduros (a partir de la primera muda) (Golder, com. pers. en Schätti, 1982), por lo que se concluye que la coloración rayada se establece progresivamente durante el crecimiento.

R. scalaris es un colúbrido en el que su diseño dorsal cambia durante su desarrollo ontogénico desde bandas transversales crípticas en los individuos de menor tamaño, a dos líneas longitudinales en los de mayor tamaño. Los individuos con bandas crípticas transversales no aparecen en la dieta del depredador aéreo más especializado en ofidios, el águila culebrera (*Circaetus gallicus*), mientras que los animales con diseño BL

constituyen el 40% de sus presas (Pleguezuelos *et al.*, 2010). Y entonces ¿Por qué hay individuos con patrón BL?

Los depredadores aéreos atacan desde el cielo y cuando localizan a un ejemplar de *Rhinechis scalaris*, (de mayor visibilidad cuanto mayor talla presente el ejemplar) lo primero que observan es su bilineado dorsal, el cual les confunde sobre el sentido en el que se desplazan éstas, dificultando la localización de su cabeza, que es la parte más vulnerable del animal (Pleguezuelos *et al.*, 2010), y además la parte del cuerpo que tienden a proteger si perciben un ataque hacia la misma (Langkilde *et al.*, 2004). De esta forma se convierte en una estrategia antidepredatoria para aquellos individuos que lo posean (en mayor frecuencia en individuos adultos) (Duguy y Saint Girons, 1993), pudiendo ser una adaptación a los espacios abiertos, que son frecuentes en las marismas y humedales que habita *N. maura*, asumiendo que en espacios abiertos los ejemplares de *Natrix maura* estarían más expuestos a depredación aérea que los ejemplares de espacios estructuralmente complejos.

2. ZONA DE ESTUDIO

2.1. LOCALIZACIÓN Y CARACTERÍSTICAS

El estudio ha tenido lugar en la zona húmeda denominada "Charca de Suárez", ubicada en el término municipal de Motril, en las proximidades de la playa de Poniente de dicho municipio. Dicho humedal ocupa una extensión de 14.65 has, limitada por urbanizaciones costeras y un polígono industrial. Está formada por 4 lagunas conectadas entre sí mediante una acequia perimetral, además de otra que cruza el humedal de norte a sur (ver Figura N° 7).

Figura N° 7.A. Mapa de la localización Motril dentro de la provincia de Granada y Andalucía.

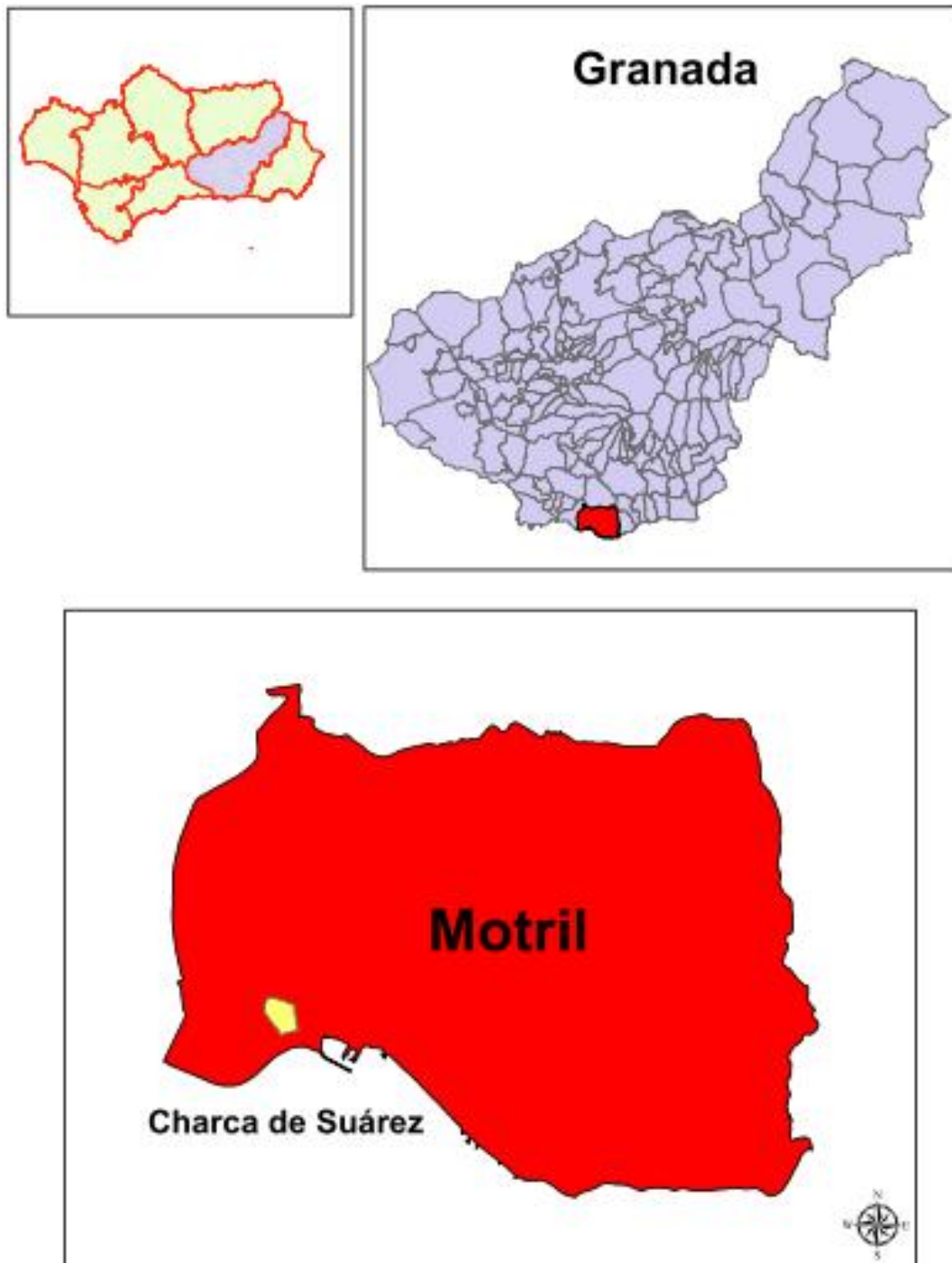
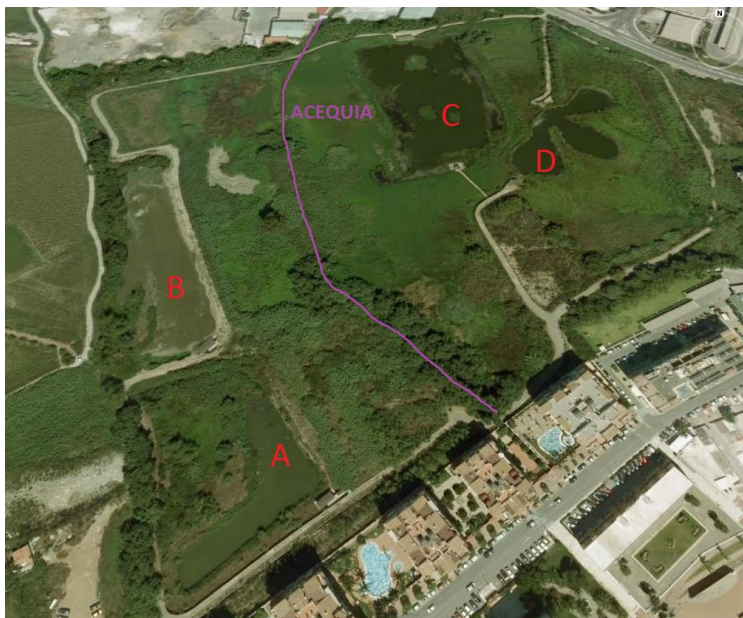


Figura Nº 8. Laguna del Lirio (A) situada en la esquina suroeste, Laguna del Taraje (B) al oeste, la Laguna de las Aneas, que se extiende desde el centro hasta el norte (C) y Laguna del Trébol (D) al este. Tomado de Google Earth el 30 de mayo de 2013.



En el año 2007 fue incluida en el Inventario de Humedales de Andalucía y, dos años más tarde, fue declarada Reserva Natural Concertada por la Junta de Andalucía. Considerada como el último reducto húmedo de la franja costera granadina, en la vega del río Guadalfeo, la Charca de Suárez constituye un lugar privilegiado para la invernada, nidificación y migración de aves acuáticas, así como para la reproducción de anfibios y reptiles, ya que su vegetación (aneales, juncales, carrizales, etc.), constituyen un refugio para estas especies, entre las que se encuentra nuestro colúbrido de interés.

2.2. VEGETACIÓN DE LA CHARCA DE SUÁREZ

En la Charca de Suárez se encuentran varias comunidades vegetales que se distribuyen en función de su cercanía al agua. Existe un predominio de los helófitos (plantas vivaces anfibias con las raíces sumergidas y cuyos tallos emergen y desarrollan hojas y flores en el medio aéreo) sobre el resto de hidrófitos (plantas acuáticas) debido al aumento de la colmatación y de la importante producción vegetal de estos ecosistemas.

La vegetación emergente resulta exuberante, con agua todo el año y potenciando a las especies freatofitas, que ocupan los bordes de la laguna, propios de aguas dulces. Dominan una importante comunidad de espadaña (*Typha latifolia*), anea (*Typha dominguensis*), carrizo (*Phragmites australis*), cañaveral (*Arundo donax*), esparganio (*Sparganium angustifolium*) y junco lacustre (*Scirpus lacustris*), junto a algunas manchas de cultivos tradicionales, como la caña de azúcar (*Saccharum officinarum*).

Asociados a ella y más próximos al agua, se desarrollan helófitos de menor porte que constituyen formaciones densas como el junco común (*Scirpus holoschoenus*), la juncacia marina (*Scirpus maritimus*), y el junco espinoso (*Juncus acutus*) y una importante población de lirio amarillo (*Iris pseudacorum*). También, destacan especies subacuáticas como el alga *Chara vulgaris longibracteata*, la espiga de agua (*Potamogeton pectinatus*) y la cama de ranas (*Ceratophyllum demersum*).

La entrada de aguas cargadas en nutrientes desde la cuenca favorece a algunas formaciones anfibia de gran porte y rápido crecimiento en aguas dulces a subsalinas, indicando el grado de eutrofia de sus aguas, donde destacan las especies como la lentejita de agua (*Lemna gibba*), el berro de agua (*Nasturtium officinalis*) y berro (*Apium nodiflorum*).

En cuanto al arbolado se puede apreciar la siguiente graduación: el sauce (*Salix neotrichina*) y las mimbreras (*Salix babylonica*) ocupan la franja más cercana al agua mientras que los álamos (*Populus alba*) se encuentran más alejados y los tarajes (*Tamarix gallica*) colonizan las zonas más áridas (Consejería de Medio Ambiente. Inventario de Humedales de Andalucía).

En términos generales, la zona de estudio se caracteriza por presentar una vegetación densa, la cual cubre la mayor parte del humedal, a excepción de caminos de acceso y pequeñas instalaciones como observatorios de aves acuáticas. Este carácter de medio cerrado, no es frecuente en el sureste peninsular, a lo que se une un elemento determinante para el desarrollo de las poblaciones de *N. maura*, como es la presencia de masas de agua dulce, proporcionando un hábitat óptimo para ésta.

2.3. FAUNA DE LA CHARCA DE SUÁREZ

Destacamos aquellas especies que guardan una mayor relación con *Natrix maura*, como son sus presas y las especies que depredan sobre ella.

I) PRESAS

Por un lado, los dos tipos de presas principales de la culebra viperina son anfibios y peces. Dentro la clase amphibia, en la charca de Suárez podemos encontrar: *Pleurodeles waltl* (gallipato), *Bufo bufo* (sapo común), *Bufo calamita* (sapo corredor), *Pelobates cultripes* (sapo de espuelas), *Rana perez* (rana común) e *Hyla meridionalis* (ranita meridional) (Santos 2009). Andalucía oriental, al ser una región más seca o de episodios de lluvias más irregulares, la proporción de este tipo de presas se encuentra en torno al 9% (Pleguezuelos y Moreno, 1989).

En cuanto a los peces presa destacan el cacho (*Squalius pyrenaicus*) y la carpa (*Cyprinus carpio*). A estos dos tipos de presas mayoritarias, cuyo porcentaje de cada una varía en función de la región peninsular estudiada (Braña, 1997; Galán, 1988; Bea *et al.*, 1994; Vericad y Escarré, 1976; Pleguezuelos y Moreno, 1989), hay que añadir el consumo de otras especies presentes en la zona como invertebrados (oligoquetos, hirudíneos, gasterópodos, insectos), que alcanza en Andalucía oriental el 72% de las presas (Pleguezuelos y Moreno, 1989), principalmente en culebras inmaduras (Hailey y Davies 1986c; Pleguezuelos y Moreno, 1989); y menos frecuente, el consumo de reptiles como la salamanquesa común (*Tarentola mauritanica*) y micromamíferos como la rata de agua (*Arvicola sapidus*) u otros (Pleguezuelos y Moreno, 1989).

II) DEPREDAORES

Por otro lado existe una alta diversidad de especies que depredan sobre *Natrix maura* en la Charca de Suárez, donde destacan principalmente las aves, mayoritariamente rapaces y ardeidas (ver Tabla 1). Especies de rapaces diurnas con mayor frecuencia de aparición serían el aguilucho lagunero (*Circus aeruginosus*), el ratonero europeo (*Buteo buteo*) y una rapaz nocturna, el mochuelo europeo (*Athene noctua*). A estas rapaces depredadoras de *Natrix maura* extraídas de Santos *et al.* 2004, hay que añadir otra, el cernícalo vulgar (*Falco tinnunculus*). La familia con mayor representación de especies depredadoras, tanto

en número como en ejemplares por especie, en la zona de estudio, son las ardeidas. Dentro de ella tenemos a la garza real (*Ardea cinerea*), la garza imperial (*Ardea purpurea*), la garcilla bueyera (*Bubulcus ibis*), la garcilla cangrejera (*Ardeola ralloides*), la garceta común (*Egretta garceta*), la (*Egretta alba*), garceta grande, el martinete (*Nycticorax nycticorax*) y el avetorillo común (*Ixobrychus minutus*); y también está presente entre las aves la familia raliidae, con el calamón (*Porphirio porphyrio*).

Entre los mamíferos, el jabalí (*Sus scrofa*) y el zorro (*Vulpes vulpes*) son las únicas especies conocidas que depreden sobre el colúbrido citado. El zorro, a pesar de no aparecer dentro de las especies de la tabla siguiente, se han registrado ataques mediante el estudio de excrementos (Fedriani 1996).

Entre las especies de reptiles que depreden sobre *N. maura*, se encuentra la culebra bastarda (*Malpolon monspessulanus*) y el galápagos leproso (*Mauremys leprosa*).

Tabla Nº 1. Depredadores de la culebra viperina (<i>Natrix maura</i>) en la Península Iberica (Santos <i>et al.</i> 2004).		
DEPREDADORES	PRESENTES EN LA CHARCA DE SUÁREZ	REFERENCIAS
Reptiles		
<i>Malpolon monspessulanus</i>	*	Díaz-Paniagua, 1976
Aves		
<i>Ardea purpurea</i>	*	Amat and Herrera, 1977; González-Martín, 1985
<i>Ardea cinerea</i>	*	Cuesta <i>et al.</i> , 1984
<i>Bubulcus ibis</i>	*	Ruiz, 1985
<i>Nycticorax nycticorax</i>	*	Pérez <i>et al.</i> , 1991; Martínez <i>et al.</i> , 1992
<i>Athene noctua</i>	*	Máñez, 1983

<i>Aquila adalberti</i>		Delibes, 1978
<i>Buteo buteo</i>		Valverde, 1967
<i>Circus gallicus</i>		Amores and Franco, 1981; Gil and Pleguezuelos, 2001
<i>Circus aeruginosus</i>	*	Gosálbez, 1977
<i>Milvus milvus</i>		Blanco <i>et al.</i> , 1987; Garzón, 1973
<i>Milvus migrans</i>		Delibes, 1975; Fernández-Cruz, 1973
<i>Neophron percnopterus</i>		Pérez-Chiscano, 1973
<i>Falco naumanni</i>		Franco and Andrada, 1976
<i>Ciconia ciconia</i>		Pleguezuelos, obs. pers.
<i>Ciconia nigra</i>		Domínguez <i>et al.</i> , 1985
<i>Porphyrio porphyrio</i>	*	Cramp, 1983
<i>Podiceps cristatus</i>		Isenmann, 2006
Mamíferos		
<i>Lutra lutra</i>		Ruiz-Olmo, 1995; Ruiz-Olmo <i>et al.</i> , 1989
<i>Martes foina</i>		Amores, 1980
<i>Sus scrofa</i>	*	Garzón <i>et al.</i> , 1984

3. MATERIAL Y MÉTODOS

3.1. TRABAJO DE LABORATORIO.

A la hora de realizar estudios experimentales con ofidios en condiciones naturales se encuentran grandes dificultades, por lo que en los últimos años, en estudios anteriores (Guimarães & Sawaya 2011; Andrén & Nilson, 1981; Bordie 1993; Bordie & Janzen 1995; Madsen 1987; Wüster et al 2004; Niskanen & Mappes 2005; Valkonen et al 2011; Pfennig et. al. 2001) se ha estandarizado el empleo de modelos de plastilina. El uso de esta técnica hace posible el registro, reconocimiento y clasificación de los ataques producidos por cualquier depredador, ya que en este material se quedan las marcas (picotazos, mordiscos, arañazos) producidas por éstos (Brodie 1993). El hecho de poder identificar el depredador que produce tales marcas, es muy importante, ya que en el caso de ataques de mamíferos, los resultados obtenidos estarían condicionados por el olor que desprende los modelos de plastilina, atrayéndolos hacia los mismos (Rangen et al. 2000).

Los modelos fueron elaborados a partir de un molde, siendo el tamaño elegido para los modelos el tamaño medio de los ejemplares de *N. maura* en el área de estudio, 355 mm de longitud hocico-cloaca (LHC) (n=292), obtenido a partir de la colección de esta especie disponible en el Departamento de Zoología de la Universidad De Granada.

El color empleado fue el más repetido en los ejemplares silvestres de la zona de estudio, teniendo en cuenta una gran variación de coloraciones, ha sido una mezcla entre marrón, verde oliva y blanco en proporciones 10:5:1, respectivamente.

El número de modelos de plastilina (marca JOVI®) obtenidos fue de 36, 12 modelos para cada patrón para cada uno de los patrones, ZZ y BL, y otros 12 para establecer un modelo control. Los modelos control (C) no tenían ningún patrón, los modelos de ZZ tenían dibujados en el dorso el patrón típico de la especie que imita al de la víbora (*V. latastei*) desde la base de la cabeza (10 mm de anchura) hasta la cola (5 mm), con un rotulador negro (Edding 500® – permanent marker), y el modelo BL tenía dos bandas dorsales amarillentas de 2 mm obtenidas al mezclar blanco, verde y amarillo, en proporción 5:2:1 (ver Figura N° 9).

Figura Nº 9. Modelos dorsales de plastilina

3.2. TRABAJO DE CAMPO.

Básicamente en la Charca de Suárez se llevarán a cabo dos actuaciones: la distribución de los modelos en zonas estratégicamente establecidas para estudiar la depredación que sufren según el tipo de modelo y la observación de ejemplares silvestres para conocer la distancia de huida en función del patrón que presentan a través de transectos determinados.

Se llevó a cabo durante 15 días, entre el 6 de Mayo y el 26 de Junio, y en días laborables, fecha en la cual la especie presenta una elevada actividad en la Península Ibérica, sobre todo en las horas centrales del día (Galán, 1988; Santos y Llorente, 2001a). Se evitaron los fines de semana, ya que la Charca de Suárez recibe mayor número de visitas en esos días, las cuales perturban la dinámica diaria de las especies presentes allí, afectando a los resultados obtenidos.

Los modelos fueron colocados en las orillas de las diferentes zonas húmedas que forman este humedal, colocando cada 8 m aproximadamente un modelo para que fueran sucesos independientes, y siguiendo una serie alternada C-ZZ-BL (Figura Nº 11) y sucesiva durante los 10 días que duró la parte experimental del estudio. Cada uno de los días, los modelos se colocaron entre las 9:00 y 10:00 horas de la mañana y se retiraron

entre las 19:00 y 20:00 h de la tarde, aunque hubo días que permanecieron por la noche, de forma que se mantuvieran expuestos el mayor tiempo posible, permaneciendo, en términos generales, unas 10 h cada día. Cada día los modelos se chequearon dos veces: a las 10 de la mañana y a las 19:00 de la tarde, momento en el cual se llevó a cabo la comprobación de si había ataques registrados y, en caso de deterioro o pérdida de algún modelo, éstos se reconstruyeron o sustituyeron para la siguiente jornada. Para evitar esto, los modelos fueron rociados diariamente con un repelente de insectos (Autan[®]), para disuadir a los depredadores mamíferos como *Vulpes vulpes* o insectos (Valkonen et al 2011), antes de ser colocados en el humedal.

Además, cada réplica fue anclada al suelo o a árboles/arbustos para evitar que pudieran perderse, ya que en estudios anteriores (Niskanen & Mappes 2005), los ataques que sufrieron fueron tan fuertes que se encontraron desplazados varios metros de su posición original y, en algunos casos, partidos en fragmentos.

Para el anclaje de los modelos con la intención de evitar posibles desplazamientos o pérdidas de éstos por parte de depredadores, se utilizará sedal de pesca, al que se le insertarán cruces metálicas de 5 mm de diámetro cada 5 cm de sedal aproximadamente, introduciendo sedal y cruces ventralmente en el interior del modelo, a lo largo del cuerpo hasta aproximadamente a la cloaca, a partir de la cual el sedal saldrá del modelo y se fijará en el medio. Esto solamente se realizó los tres primeros días de campo, ya que no hubo movimiento ni pérdida de modelos, ya que el acceso de grandes mamíferos al área de estudio era reducido.

Figura Nº 10. Zonas de colocación de los modelos.



En cuanto a la detección de los ataques registrados en los modelos, en caso de haber más de un ataque/marca en una misma réplica, fue contabilizado como un único registro, debido a la imposibilidad de contabilizar ataques de diferentes depredadores. Si los ataques eran efectuados por mamíferos, no eran considerados, puesto que éstos podrían ser atraídos por el olor desprendido de los modelos de plastilina (Rangen *et al.*, 2000; Valkonen y Mappes, 2012).

Figura nº 11. Ubicación in situ de cada modelo



El transecto recorrido para la localización de ejemplares silvestres era de 1000 m, y se realizó por las orillas de las diferentes zonas húmedas y caminos perimetrales del humedal, en zonas despejadas de vegetación elevada para disponer de buena visualización. Una vez que un individuo de *N. maura* era observado, se identificaba el diseño dorsal presentado por éste, y una vez hecho esto, se avanzaría hacia él hasta que comenzara a huir, midiendo y anotando la distancia entre el observador, que actúa como depredador potencial, y el colúbrido, la presa, con ayuda de una cinta métrica, con la hipótesis de partida de que los ejemplares con patrón de ZZ confiarían en su función mimética, pasando desapercibidos y por lo tanto aguantarían más que los del patrón BL, a la hora de comenzar la huida.

Durante los 15 días, los transectos eran recorridos dos veces al día, durante las horas centrales (14:00 y 16:00), coincidiendo con los periodos diarios de mayor temperatura, los cuáles debían ser los de máxima actividad de la especie, para la fecha elegida, en este caso, primavera.

Además, tras cada avistamiento se anotaba la temperatura ambiente para comprobar si la actividad era dependiente de la temperatura (Galán, 1988; Santos y Llorente, 2001a), además de la temperatura del ejemplar capturado, comparándolas ambas, para testar que todos los ejemplares mantenían una temperatura corporal similar, eliminando posibles interpretaciones de que los ejemplares con modelo dorsal ZZ estaban a una temperatura inferior que los que presentaban patrón BL, que les redujera la capacidad de huida. De presentarse este hecho y no habiendo diferencia significativa entre temperaturas de ambos diseños, se podrá confirmar que el modelo ZZ desarrolla un completo mimetismo batesiano con *V. latastei*, Además de que los individuos con patrón BL realizan la huida antes que los de ZZ.

4. RESULTADOS

i) MODELOS DORSALES

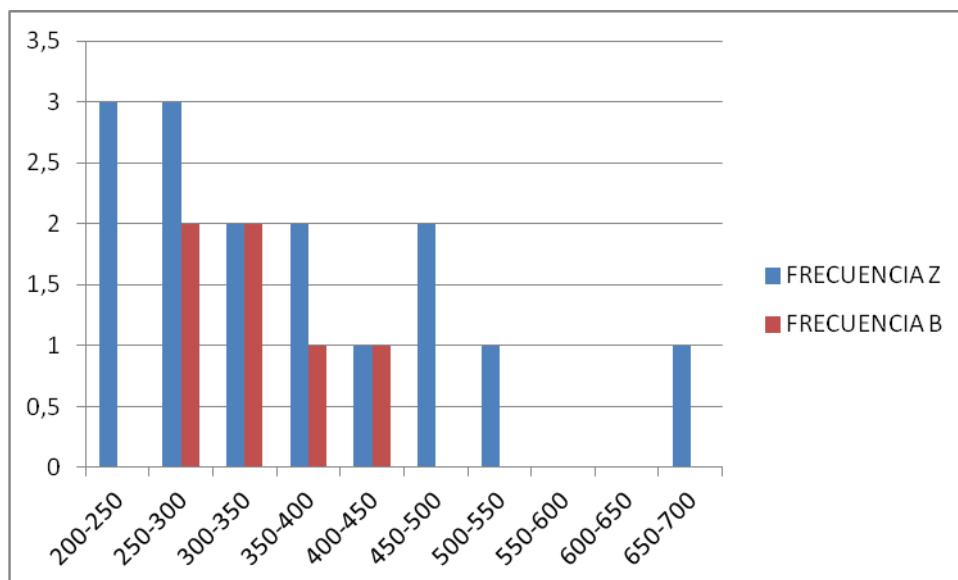
Se puede apreciar que los ejemplares con diseño BL no presentan longitudes corporales mayores que los ejemplares con modelo dorsal ZZ, como se suponía en la hipótesis inicial, sino que se encuentran en longitudes intermedias, ocupando los ejemplares con diseño ZZ todo el rango muestral.

	Por grupos		Todo el conjunto muestral
	BL	ZZ	
Nº de muestras	20	6	14
Rango	208-698	250-439	208-698
Media	356,8	333,7	352,5
Desv. típ.	117,84	84,17	137,71

Tabla Nº 2. Medidas de dispersión para el diseño dorsal (ZZ o BL) presentado en función de la longitud hocico cloaca (LHC) alcanzada para los ejemplares de nuestra zona de estudio.

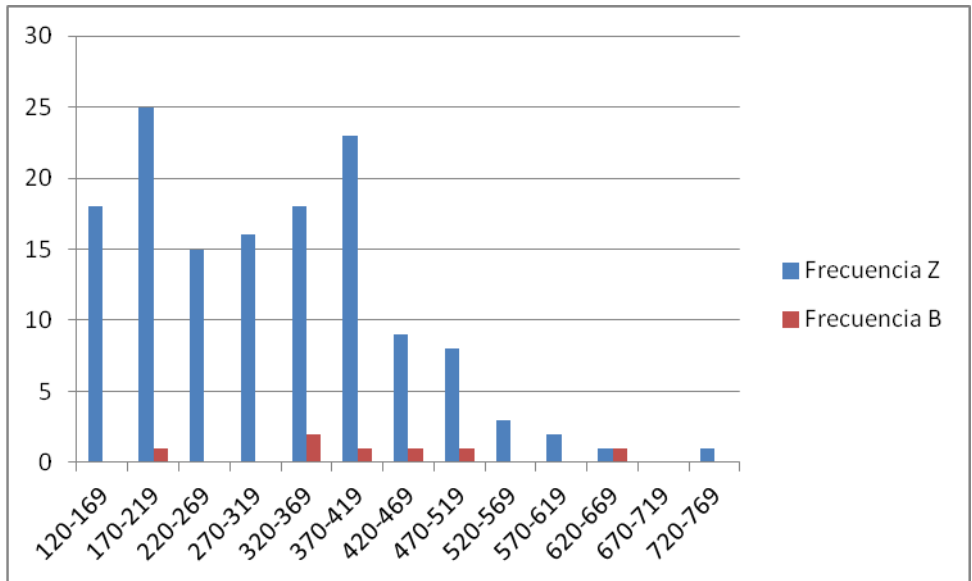
La comparación entre los diseños dorsales ZZ y BL en función del tamaño del ejemplar se realizó mediante un test de medias para variables no paramétricas, debido al bajo número de ejemplares avistados para el caso de los BL. La U de Mann Witney obtuvo que las diferencias no eran significativas “(M-W U test, U = 40,0, Z = 0,16, n [ZZ] = 14, n [BL] = 6, p < 0,86)”, sin mostrar una dominancia de un diseño u otro en función del tamaño.

De los 20 avistamientos, el 70 % presentaban el diseño dorsal (14/20) y el 30% restante el BL (6/20). La frecuencia del modelo ZZ parece ser más abundante, quizás debido al hecho de que los ejemplares BL sean más huidizos, lo que dificulta su localización. No se establece una relación entre el tamaño y el diseño dorsal presentado (ver Gráfica N° 1).



Gráfica N° 1. Frecuencia de aparición de los modelos dorsales ZZ y BL en la zona de estudio.

Estos resultados anteriores han sido comparados con los obtenidos por X. Santos en la provincia de Granada (ver Gráfica N° 2 y Tabla N° 3; datos no publicados) y se deduce lo mismo que en nuestro estudio, no existiendo relación entre el tamaño corporal y el diseño presente “(M-W U test, U = 9,50, Z = 0,621, n [ZZ] = 139, n [BL] = 7, p < 0,105)”.



Gráfica N° 2. Frecuencia de aparición de los modelos dorsales ZZ y BL en la provincia de Granada (Santos, datos no publicados)

	Por grupos		Todo el conjunto muestral
	BL	ZZ	
N° de muestras	7	139	146
Rango	171-660	124-762	124-762
Media	399	309,5	314
Desv. típ.	148,58	124,83	126,94

Tabla N° 3. Medidas de dispersión para el diseño dorsal (ZZ o BL) presentado en función de la longitud hocico (SLV) cloaca alcanzada para los ejemplares de la provincia de Granada.

Figura N° 12. Comparativa de diseños dorsales desarrollados en *Natrix maura* en función del patrón presente sobre ejemplares de la zona de estudio.

Avistamiento N° 5. *Natrix maura* patrón ZZ.



Avistamiento N° 10. *N. maura* patrón BL.



ii) DISTANCIA DE HUIDA

En la Charca de Suárez se han podido avistar un considerable número de ejemplares de *N. maura*, de los cuales se ha obtenido que los ejemplares con diseño dorsal BL desarrollan una huída más temprana que los ejemplares con diseño dorsal en ZZ (ver Tabla N° 3).

Tabla N° 4. Características de los ejemplares avistados					
Avistamiento	Diseño dorsal	Tª. Amb (C°)	T. Corp. (C°)	LCH (mm)	Dist. Huida (m)
1	<i>ZZ</i>	27.8		300-350	1,5
2	<i>ZZ</i>	27.3		250-300	1
3	<i>ZZ</i>	30.2		250-300	1
4	<i>BL</i>	28.5		250-300	2
5	<i>ZZ</i>	28.4		490	0
6	<i>ZZ</i>	24.1		250-300	2
7	<i>ZZ</i>	22.1		242	0
8	<i>BL</i>	20.6		330	5
9	<i>ZZ</i>	24.0	30.0	536	0,5
10	<i>BL</i>	24.4	30.8	308	3
11	<i>ZZ</i>	23.8		400-450	1,5
12	<i>ZZ</i>	21.8	24,7	208	1
13	<i>ZZ</i>	21.8		200-250	2
14	<i>ZZ</i>	23.5	26.7	318	0,1
15	<i>ZZ</i>	20.2	22.7	698	1
16	<i>BL</i>	20.2	27.2	439	4
17	<i>ZZ</i>	32		350-400	1
18	<i>BL</i>	31		350-400	3
19	<i>BL</i>	32.0		250-300	3
20	<i>ZZ</i>	30.0	28,5	368	0,1

GRUPOS	n	RANGO (m)	DH MEDIA (m)	DESV. TÍPICA
TOTAL	20	0,1-5	1,65	1,36
ZZ	14	0,1-2	0,929	0,66
BL	6	2-5	3,33	1,03

Tabla N° 5. Medidas de dispersión para la distancia de huida en función del modelo dorsal (ZZ o BL) presentado por los ejemplares de nuestra zona de estudio.

La distancia de huida de los animales de distinto diseño dorsal (BL y ZZ) fue diferente “(M-W U test, $U = 1,00$, $Z = -3,38$, $n [ZZ] = 14$, $n [BL] = 6$, $p < 0,0007$)”, siendo mayores en los ejemplares con diseño dorsal BL.

No hubo diferencia en la temperatura ambiental a la cual se detectaron ejemplares con los dos diseños (diseño ZZ, media = 25,5 C°, rango = 21,8-32,0C°, desviación típica = 3,72, n 14; diseño BL, media = 27,0, rango = 20,2- 32,0C°, desviación típica = 5,14, n = 6; M-W U test, $U = 27,0$, $Z = -0,41$, $n [ZZ] = 14$, $n [BL] = 6$; $p < 0,68$). Al no poder capturar todos los ejemplares que observamos en este experimento, se ha conseguido un tamaño de muestra muy bajo para la temperatura corporal, particularmente para el grupo BL; en cualquier caso, la media para ZZ es de 26,6 C°, el rango es de 22,7-30,0 C°, y la desviación típica es de 2,68 (n = 5) y para 29,0 C°, 27,2-30,8 C°, y 2,54 (n = 2), respectivamente. A pesar de que la n es reducida, se ha obtenido que no había diferencia significativa entre las temperaturas corporales de ambos diseños (M-W U test, $U = 2,0$, $Z = -1,16$, $n [ZZ] = 5$, $n [BL] = 2$; $p < 0,24$) (ver tabla N° 5 y 6).

	BL		ZZ		TOTAL	
	T° amb (C°)	T° corp (C°)	T° amb (C°)	T° corp (C°)	T° amb (C°)	T° corp (C°)
N	6	2	14	5	20	7
Rango	20,2-32,0	27,2-30,8	21,8-32,0	22,7-30,0	20,2-32,4	22,7-30,8
Media	27,0	29	25,5	26,6	25,6	27,2
Desv. tip	5,14	2,54	3,72	2,68	4,0	2,8

Tabla N° 6. Medidas de dispersión para la Temperatura corporal y ambiental de los ejemplares avistados en la zona de estudio.

De los 20 ejemplares avistados, 10 fueron capturados, presentando 7 de ellos el modelo ZZ y 3 el BL. Las 7 capturas con dibujo dorsal ZZ fueron localizadas en movimiento, entre unos 5 y 20 m, cruzando un camino o en el agua, y al detectar al observador, quedaron inmóviles poniendo en función la estrategia de cripsis. Comenzaron su huida una vez que se intentaban capturar, y una vez capturadas, tras la liberación adquirirían una disposición recogida en forma defensiva en ovillo (ver Figura N° 12. Avistamiento N° 5), tal y como se comporta *V. latastei* cuando se siente amenazada, además de emitir bufidos, fluidos nauseabundos por la cloaca y triangulando la cabeza (Santos 2009). En cambio, los otros 3 ejemplares capturados con diseño BL fueron avistados a distancias menores (4 m) y en ninguno de los casos permanecieron inmóviles, sino todo lo contrario, apresuraron la marcha con la intención de escapar (Figura N° 12. Avistamiento N° 10), emitiendo bufidos y triangulando la cabeza, pero sin adoptar la forma defensiva en ovillo como el modelo ZZ. Tan solo realiza amagos de adoptarla pero sin mantenerla durante un tiempo (Figura N° 12. Avistamiento N° 10.), y sólo ante acercamientos por parte del observador hasta llegar a tocarlas. Estos comportamientos muestran como los ejemplares de *N. maura* que presentan el modelo ZZ llevan a cabo un mimetismo completo con *V. latastei*: triangulación de la cabeza, diseño dorsal, emisión de bufidos, estrechamiento corporal a la altura de la cloaca bastante marcado y disposición corporal defensiva, de los

cuales, la forma defensiva no era adoptada por el patrón BL. Todo ello teniendo presente que la diferencia de temperatura corporal registrada en función del diseño dorsal presente para los ejemplares capturados no era significativa (ver Tabla N° 6), lo que descarta que esta diferencia pueda ser atribuida a diferencias de actividad en función de la temperatura alcanzada por los ejemplares de los dos patrones, haciéndolos más o menos activos.

iii) MODELOS ATACADOS

Durante los 15 días que se llevó a cabo el estudio en la charca de Suárez se obtuvieron 510 n, con 170 para cada tipo de diseño. Los 5 días últimos, solo se colocaron 10 réplicas por diseño, retirándose las series 1 y 12 debido a que en las zonas de colocación se estaban realizando trabajos de mantenimiento, y la presencia de los operarios condicionaría los resultados.

Por aves fueron atacados 24 modelos (Tabla N° 7), donde quedaban marcados los picotazos (Figura N° 13), 5 de los modelos desaparecieron, y las causas no pudieron ser determinadas. Un total de 54 modelos fueron atacados por rata común (*Rattus rattus*), especie que dejaba marcados sus incisivos en la plastilina (Tabla N° 14).

De los 24 registros de ataques por aves, 13 fueron realizados sobre réplicas de patrón C, 7 sobre ZZ y 4 sobre BL y ataques en la cabeza han sido registrados en los modelos de diseño C y ZZ, 2 para el primero y 1 para el último (Figura N° 15).

Tabla N° 7. Ataques totales registrados.			
Modelo atacado	Picotazo	Roído	Desaparecido
C	13	22	1
ZZ	7	22	-
BL	4	10	2
	24	54	3

Se comprobó si los ataques a los tres tipos de modelos difería de la hipótesis nula (no hay diferencias entre los tres tipos de modelos en la tasa de ataques) mediante un test χ^2 .

Para los ataques por picotazo se obtiene que no hay diferencia significativa (frecuencias observadas en comparación con las esperadas), Chi-Square = 3.25, df = 2, p = 0.196) en función

del diseño dorsal presente, deduciéndose que los depredadores atacan indiferentemente un patrón u otro.

Para los modelos roídos por rata, tampoco hay diferencia significativa (frecuencias observadas en comparación con las esperadas) entre los tres tipos de modelos (C,ZZ y BL) Chi-Square = 4.547368 df = 2, p = 0.103), lo que da a entender que las ratas atacan los tres modelos de forma indiferente, explicación que pueda encontrarse en el olor desprendido por la plastilina, ya que estos animales se guían por el olor. Un depredador no aéreo depreda sobre los tres tipos de modelo de manera indistinta, esto sirve para suponer que nuestros tres tipos de modelo no están sesgados por otras características distintas al diferente patrón dorsal.

Figura N° 13 . Imágenes de modelos de atacados por aves.

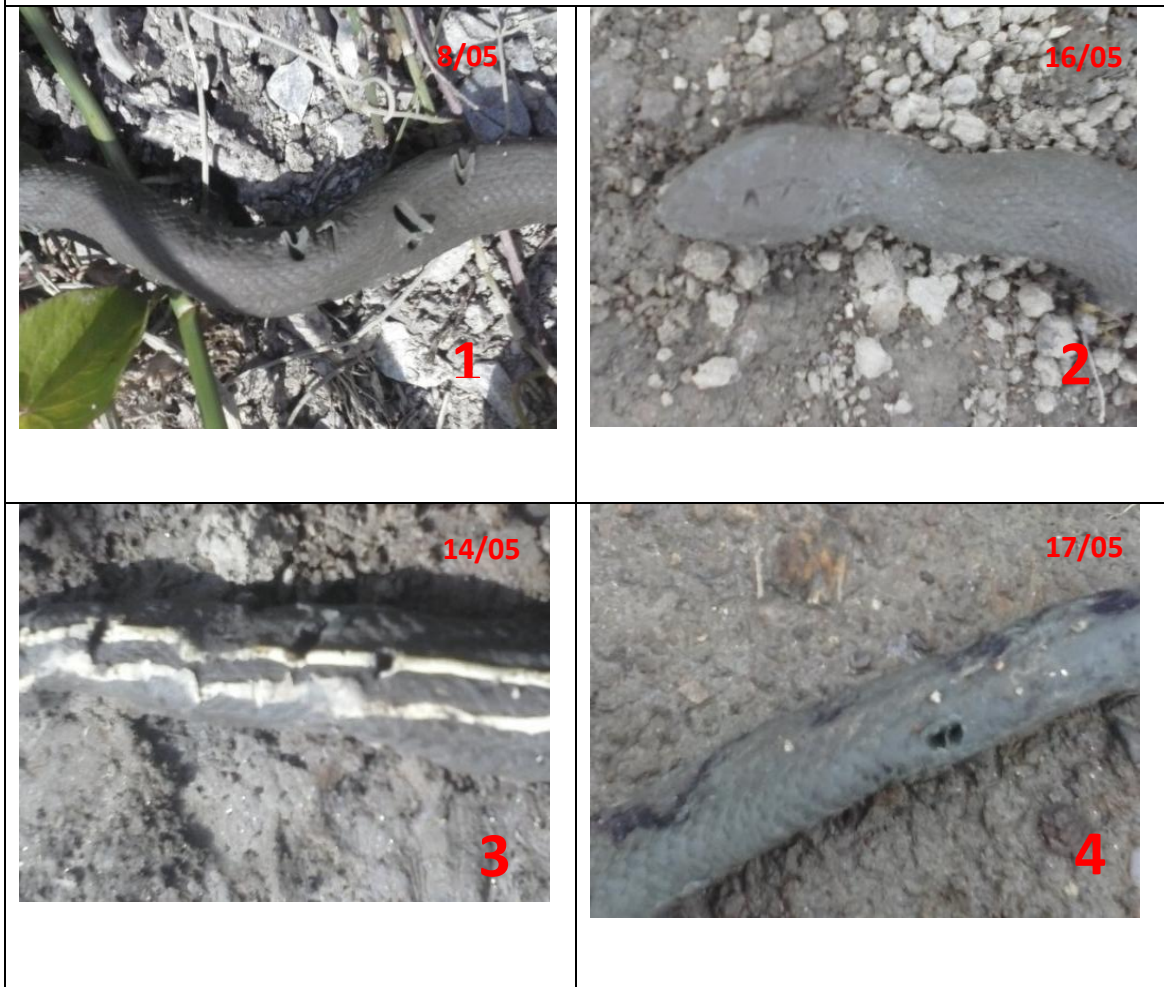


Figura N° 14. Imágenes de modelos de atacados por rata.



5. DISCUSIÓN

El diseño más abundante en la Charca de Suárez se correspondería con el de ZZ por el tipo de estructura vegetal presente, algo compleja. También está presente el patrón BL, ya que éste aumenta hacia zonas costeras y hacia el sur de la Península Ibérica, donde hay mayor abundancia de espacios abiertos (Schätti, 1982). Luego, a pesar de encontrarnos en el sur de España, lo que supondría una presencia mayor del patrón BL, el hecho de que esta zona de estudio en concreto sea una zona que apenas tiene espacios abiertos, puede explicar una mayor presencia del otro modelo dorsal, además de que, se

debe tener en cuenta de que se han encontrado poblaciones muy cercanas con proporciones muy dispares en la proporción de ambos diseños (Schätti, 1982) (ver Figura N° 5 y 6). Este fenómeno se repite en los resultados obtenidos al analizar los datos tomados por X. Santos para la provincia de Granada (datos no publicados) (ver Gráfica N° 2 y Tabla N° 3).

Otra explicación podría ser que exista es un patrón de hábitat, con el ZZ en zonas de vegetación compleja, y BL en zonas húmedas abiertas. En la zona de estudio ambos modelos están presentes, a pesar de que los ejemplares con modelo dorsal BL fueron avistados en menor proporción que los que presentaban el diseño ZZ. Ésto puede ser debido a su mayor rapidez a la hora de huir, con lo que el patrón ZZ pueda ser avistado más fácilmente.

El hecho de que tanto un diseño como otro esté presente en la misma localidad da a entender que las poblaciones de la especie son capaces de generar individuos con los dos diseños, y éstos se verán favorecidos o no por la estructura del hábitat y las comunidades de depredadores presentes. (Pyron & Burbrink, 2009). Teniendo esto presente, para los ejemplares de mayor tamaño, podría ser más efectivo un diseño BL, que favorezca su huida, en lugar de un comportamiento estático. Para ejemplares de tamaños inferiores, el diseño ZZ, puede actuar como crípsis y/o aposematismo, y en caso de que el animal sea descubierto le queda una segunda defensa, la disuasión del ZZ.

El papel disuasivo del ZZ ha sido demostrado en diversas especies de víbora europeas (Wüster *et al.*, 2004; Niskanen and Mappes, 2005) pero el críptico solo se supone. Si se demuestra que los ejemplares de *N maura* con patrón ZZ mantienen una distancia menor hacia el depredador potencial, quedaría demostrado su papel de crípsis para *Natrix maura*, y por extensión se podría aplicar a la familia *Viperidae*.

En lugares sin presencia de víbora podría favorecerse la aparición del diseño bilineal, puesto que el aposematismo no posee la misma eficacia que cuando ambas especies existen en el territorio (Pfennig *et al.*, 2001). Parece ser que el diseño BL es propio de los wetlands, aunque no exclusivo, ya que son zonas más abiertas que el resto de hábitats donde está presente la especie.

En relación a las diferencias a la hora de realizar la huida (ver Tabla N° 5), los ejemplares que presentaron diseño dorsal ZZ respondieron con distancias de huida menores, que los de diseño BL, ya que en el caso del diseño aposemático, al igual que en *Vipera latastei*, su función es advertir a los depredadores de que no les ataquen, mientras que en el caso del BL es bien distinta, la de darles cierta ventaja a la hora de huir, tal y como ocurre en *R. scalaris* (Pleguezuelos et al. 2010). Así que basándonos en los resultados estadísticos obtenidos al comparar las distancias de huida experimentadas por los dos tipos de diseños dorsales se puede decir que los ejemplares con diseño dorsal BL huyen antes que los de ZZ.

La temperatura corporal de los ejemplares capturados era similar independientemente del diseño dorsal presente, eliminando la posibilidad de que la distinta distancia de huida sea debida a distinta temperatura corporal que les condicione la huida. Este hecho da a entender que la culebra viperina realiza un mimetismo batesiano con *Vipera latastei*, llevando a cabo ambos diseños dorsales: triangulación de la cabeza, emisión de bufidos, y adquiriendo, además, aquellos individuos de patrón ZZ, un enrollamiento corporal defensivo, desarrollando por completo ese mimetismo batesiano.

En cuanto al tamaño y diseño presentado por los ejemplares avistados (ver Gráfica N° 1 y Tabla N° 2) aparecen contradicciones en relación a nuestras hipótesis iniciales y con los resultados obtenidos por otros autores. Según esto, los ejemplares adultos desarrollarían un patrón dorsal BL como el presente en la culebra de escalera (*Rhinechis scalaris*), mientras que los ejemplares de menor tamaño desarrollarían un mimetismo batesiano con la víbora hocicuda (*Vipera latastei*). De esta forma, aceptando que estos diseños dorsales puedan otorgar a sus poseedores ciertas ventajas frente a sus potenciales depredadores, sobre todo en relación a la velocidad adquirida a la hora de huir, ya que ejemplares pequeños no alcanzarían velocidades grandes, por lo que optan por la cripsis o el aposematismo, y ejemplares de tamaño mayor pueden adquirir mayores velocidades; esas dos líneas dorsales producen confusión sobre el sentido de desplazamiento y dificultan la localización de su parte más vulnerable, la cabeza (Smith 1973, 1976; Curio 1976; Bonnet et al. 1999; Langkilde et al., 2004; Pleguezuelos et al., 2010).

En los ataques por aves, no se cumple la hipótesis de partida, la cual suponía que las réplicas de patrón BL serían las más atacadas, al no llevar a cabo este patrón una función de cripsis, y estos ataques deberían ir dirigidos hacia la cabeza, con la intención de aturdir/la/matarla lo más rápido posible (Smith 1973, 1976; Curio 1976; Bonnet *et al.* 1999; Langkilde *et al.*, 2004).

Un depredador no aéreo (p.e. rata) no guiado por el diseño dorsal de la presa, ataca a los modelos por igual, independientemente de su diseño dorsal. Comprobado esto, nuestro sistema de estudio es razonable para testar ataques diferenciales por depredadores aéreos, y descartando los resultados derivados roedores.

El alto número de ataques (por aves) registrados sobre el patrón C, pueda ser debido a su alto parecido con la culebra de collar (*Natrix natrix*), presente en la zona de estudio y los depredadores los atacan creyendo que se trata de esta especie. En los ataques registrados sobre el modelo Z, puede influir el hecho anteriormente comentado, de que en la actualidad no esté presente la víbora hocicuda (*V. latastei*) en esta distribución, y los depredadores no asocien ese modelo con el peligro. Otra posibilidad puede ser que las víboras hocicudas no están en los wetlands, y esa podría ser la razón de la abundancia de otros diseños (el BL) en ellos. La posible explicación de un menor registro de picotazos sobre el diseño BL, puede estar en el color de las dos líneas dorsales empleadas en la elaboración de estas réplicas, siendo, quizás, demasiado claras, por lo que resaltan bastante del verde oliva de fondo, no produciendo el engaño en los depredadores. En caso de repetir este estudio, convendría aumentar la proporción de verde a la hora de obtener el color de la plastilina para la elaboración de estas líneas dorsales, evitando, de esta forma, esa coloración tan destacada.

Las conclusiones a las que se han llegado en este trabajo sobre las estrategias antidepredatorias desarrolladas por *Natrix maura* han sido las siguientes:

- i) Hay un efecto de la ontogenia en la aparición del diseño BL, el cual apenas aparece en los animales pequeños, y sí en adultos.
- ii) Ambos diseños llevan a cabo un mimetismo batesiano con *Vipera latastei*, triangulación de la cabeza, emisión de bufidos, adquiriendo, además, aquellos

individuos de patrón *ZZ*, un enrollamiento corporal defensivo desarrollando ese mimetismo batesiano en su máximo grado.

iii) La distancia de huida de ejemplares de *Natrix maura* con diseño dorsal BL es mayor a la realizada por los que presentan los individuos con modelo *ZZ*, no habiendo diferencia significativa de temperatura corporal entre ambos diseños dorsales. Hasta ahora no se ha podido demostrar que el diseño *ZZ* sirva de cripsis para los vipéridos; si admitimos que *N maura* mimetiza a las víboras y que las *N maura* con diseño *ZZ* confían en su cripsis frente a un posible depredador, no sólo demostramos que el patrón *ZZ* sirve de cripsis para ella, sino por extensión, para la familia *Viperidae* (Wüster et al 2004; Niskanen & Mappes 2005; Valkonen *et al* 2011; 2011b).

iv) La mayoría de los ataques realizados sobre las réplicas de plastilina fueron registrados sobre aquellas que carecían de diseño dorsal. Al menos en este estudio, la depredación de *Natrix maura* no se ve influenciada por el modelo dorsal presentado, atacando indiferentemente a ambos diseños dorsales, posiblemente atribuido al pequeño tamaño muestral. También puede influir el hecho de que en la actualidad, *Vipera latastei* no esté presente en la zona estudiada, y los depredadores hayan podido perder el temor hacia ella.

v). Los ataques en la cabeza fueron escasos, siendo el cuerpo la parte del animal más atacada.

6. 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.

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., Franco, A., (1981). Alimentation et écologie du circaete Jean-le-Blanc dans le sud de l'Espagne. *Alauda* 49: 59-64.

Amores, F., (1980). Feeding habits of the stone marten, *Martes foina* (Erxleben, 1777) in south western Spain. *Säugetiere Mitteleuropas* 28: 316-322.

Andrén, C. & Nilson, G. 1981 Reproductive success and risk of predation in normal and melanistic colour morphs of the adder, *Vipera berus*. *Biol. J. Linn. Soc.* 15, 235–246.

Arnold EN, Burton JA (1978) A field guide to the reptiles and amphibians of Britain and Europe. Finnish edition Viitanen, P. Koskela, P. and Lindholm, E. 1981 Kustannusosakeyhtiö Tammi, Helsinki.

Arnold, E. N. & Oviden, D. V. 2002. *Reptiles and amphibians of Europe*. Princeton University Press, Princeton.

Arnold, S. J. & Bennett, A. F. 1984: Behavioral variation in natural populations. III. Antipredator displays in the garter snake *Thamnophis radix*. *Anim. Behav.* 32, 1108—1118.

Bates HW (1862) Contributions to an insect fauna of the Amazon valley. *Lepidoptera: Heliconidae*. *Trans Linn Soc Lond* 23: 495–566.

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.

Bealor, M. T. & Krekorian, C. O. 2002: Chemosensory identification of lizard-eating snakes in the desert iguana, *Dipsosaurus dorsalis* (Squamata: Iguanidae). *J. Herpetol.* 36, 9—15.

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. Estación Central Ecol.* 16: 93-97.

Bonnet, X., G. Naulleau, and R. Shine. 1999. The Dangers of Leaving Home: Dispersal and Mortality in Snakes. *Biological Conservation.* 89: 39-50.

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.

Brodie III, E. D. 1993 Differential avoidance of coral snake patterns by free-ranging avian predators in Costa Rica. *Evolution* 47, 227–235.

Bordie ED, Janzen FD (1995) Experimental studies of Coral Snake mimicry: generalized avoidance of ringed patterns by free-ranging avian predators. *Funct Ecol* 9: 186–190.

Brown, G. E., LeBlanc, V. J. & Porter, L. E. 2001: Ontogenetic changes in the response of largemouth bass (*Micropterus salmoides*, Centrarchidae, Perciformes) to heterospecific alarm pheromones. *Ethology* 107, 401—414.

Bruno, S. & Maugeri, S. (1992): Guía de las serpientes de Europa. Omega

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.

Clutton-Brock, T. H. 1991: The Evolution of Parental Care. Princeton Univ. Press, Princeton, NJ.

Consejería de Medio Ambiente. Inventario de Humedales de Andalucía. Charca de Suárez. Término Municipal de Motril (Granada)

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.

Cramp S (1985) Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa, vol IV. 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.

Crowson, R. A. 1981. The Biology of the Coleoptera. Academic Press.

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. In: Actas II Congreso Iberoamericano de Conservación y Zoología de Vertebrados, Cáceres, pp. 189-195.

Curio, E. 1976. The Ethology of Predation. Springer Verlag, New York.

Czaplicki, J. A., Borrebach, D. E. & Wilcoxon, H. C. 1976 Stimulus generalization of illness-induced aversion to different intensities of coloured water in Japanese quail. Anim. Learn. Behav. 4, 45–48.

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 Vertebrata* 5: 35-60.

Dell`Aglia, D.D., Toma, T.S.P., Muelbert, A.E., Sacco, A.G. & Tozetti, A.M. (2012) Head triangulation as anti-predatory mechanism in snakes. *Biota Neotrop.* 12(3):

De Smedt J (2001) Die europäischen Vipern. Artbestimmung, Systematic, Haltung und Zucht. Johan De Smedt, Füssen

Díaz-Paniagua, C., (1976). Alimentación de la culebra bastarda (*Malpolon monspessulanus*, Ophidia, Colubridae) en el S.O. de España. *Doñana, Acta Vertebrata* 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.

Duguy, R., Saint-Girons, H. (1966). Cycle annuel d'activité et reproduction de la couleuvre vipérine *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.

Duvall, D., Goode, M. J., Hayes, W. K., Leonhardt, J. K. & Brown, D. G. 1990: Prairie rattlesnake vernal migration: field experimental analyses and survival value. *Nat. Geog. Res.* 6, 457—469.

Dumont, M. (1979). Elevage et reproduction de *Natrix maura*. *Bul. Soc. Herpétol. Franc.*, 12: 7- 10.

Fahd, S. (2001). Biogéographie, Morphologie et Ecologie des ofidiens du Rif (Nord du Maroc). Tesis doctoral, Universidad de Tetuán, Marruecos.

Fedriani, J. M., (1996). Dieta anual del zorro, *Vulpes vulpes*, en dos hábitats del Parque Nacional de Doñana. Doñana, *Acta Vertebrata*, 23 (2), 1996 143-152.

Fernández Cardenete, J. R., Luzón Ortega, J. M., Pleguezuelos, J. M. y tierno de Figueroa, J. M., 2000. Revisión de la distribución y conservación de los anfibios y reptiles en la provincia de Granada (España). *Zool. Baetica*, 1130-4251 (2000), vol. 11, 77-104.

Ferliche, M., Pleguezuelos J. M., Cerro, A. (1993). Sexual dimorphism and sexing of Mediterranean colubrids based on external characteristics. *J. Herpetol.*, 27: 357-362.

Ferliche, 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.

Ferliche, M. (1998). Ecología de la reproducción en colúbridos del sureste de la Península Ibérica. Tesis doctoral, Universidad de Granada.

Fernández-Cruz, M., (1973). Sobre la alimentación del milano negro (*Milvus migrans*) en la estación ornitológica de “El Borbollón” (Cáceres). *Ardeola* 19: 337-343.

Fisher, R. A. *The Genetical Theory of Natural Selection. A Complete Variorum Edition* (Oxford University Press, New York, 1999).

Fox, S. F., Conder, J. M. & Smith, A. E. 1998: Sexual dimorphism in the ease of tail autotomy: *Uta stansburiana* with and without previous tail loss. *Copeia* 1998, 376—382.

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. (1988). Segregación ecológica en una comunidad de ofidios. *Doñana, Acta Vert.*, 15: 59-78.

Galán, P., Fernández-Arias, G. (1993). Anfibios e réptiles de Galicia. Edicións Xerais, Vigo. 501 pp

Garzón, J., (1973). Contribución al estudio del estatus, alimentación y reproducción de las Falconiformes en España Central. *Ardeola* 19: 279-330.

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. In: II Reunión Iberoamericana de Conservación y Zoología de Vertebrados, Cáceres, pp. 466-475.

Gil, J.M., y Pleguezuelos, J.M. (2001). Prey and prey-size selection by the short-toed eagle (*Circaetus gallicus*) during the breeding season in Granada (south-eastern Spain). *J. Zool.*, 255:131-137.

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. Lic. thesis, Departament de Biologia Animal, Universidad de Barcelona, Barcelona, Spain.

Goodale, M. A. & Sneddon, I. 1977 The effect of distastefulness of the model on the predation of artificial Batesian mimics. *Anim. Behav.* 25, 660–665.

Gosálbez, J., (1977). Herpetofauna i mastofauna del delta de l'Ebre. Treballs de l'Institut Catalan d'Historia Natural 8: 303-312.

Greene, H. W. 1988: Antipredator mechanisms in reptiles, Vol. 16. In: Biology of the Reptilia (Gans, C. & Huey, R. B., eds). Alan R. Liss., New York, pp. 1—152.

Guilford, T. 1986 How do 'warning colours' work? Conspicuousness may reduce recognition errors in experienced predators. Anim. Behav. 34, 286–288.

Guimarães, M. & Sawaya, R. J. 2011. Pretending to be venomous: is a snake's head shape a trustworthy signal to a predator? Journal of Tropical Ecology 27:437–439.

Hanson, M. T. & Coss, R. G. 2001: Age differences in arousal and vigilance in California ground squirrels (*Spermophilus beecheyi*). Dev. Psychobiol. 39, 199—206.

Head, M. L., Keogh, J. S. & Doughty, P. 2002: Experimental evidence of an age-specific shift in chemical detection of predators in a lizard. J. Chem. Ecol. 28, 541—554.

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. (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. (1987d). Growth, movement and population dynamics of *Natrix maura* in a drying river. *Herpetol. J.*, 1: 185-194.

Hailey, A. & Davies, P. M. C. 1986. Effects of size, sex, temperature and condition on activity metabolism and defence behaviour of the viperine snake, *natrix maura*. *Journal of Zoology* 208:541–558.

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: 428.

Jaén, M. J. (1988). Ecología de *Natrix maura* (Linnaeus, 1758) en el río Valvanera (Salamanca). Tesis de Licenciatura. Universidad de Salamanca.

Keogh, J. S. & DeSerto, F. P. 1994: Temperature dependent defensive behavior in three species of North American colubrid snakes. *J. Herpetol.* 28, 258—261.

Labra, A. & Leonard, R. 1999: Intraspecific variation in antipredator responses of three species of lizards (*Liolaemus*): possible effects of human presence. *J. Herpetol.* 33, 441-448.

Langkilde, T., Shine, R. & Mason, R.T. (2004). Predatory Attacks to the Head vs. Body Modify Behavioral Responses of Garter Snakes. *Ethology* 110, 937-947.

Lopez, P. & Martin, J. 2001: Chemosensory predator recognition induces specific defensive behaviours in a fossorial amphisbaenian. *Anim. Behav.* 62, 259—264.

Madsen T (1987) Are juvenile grass snakes, *Natrix natrix*, aposematically coloured? *OIKOS* 48: 265–267.

Máñez, M., (1983). Espectro alimenticio del mochuelo común (*Athene noctua*) en España. *Alytes* 1: 275-290.

Marangoni, F., Tejedo, 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.

Mattison C (1995) *The encyclopedia of snakes*. Blandford. A Cassel Imprint, Wellington House, London.

Maynard Smith, J. *Evolutionary Genetics* (Oxford University Press, Oxford, 1998).

Gittleman, J. L. & Harvey, P. H. 1980 Why are distasteful prey not cryptic? *Nature* 286, 140–150.

Meijide, M., Salas, R. (1989). Observaciones sobre el comportamiento depredativo de algunos colúbridos ibéricos en estado salvaje. *Doñana, Acta Vert.*, 16: 329-332.

Mori, A. & Burghardt, G. M. 2001: Temperature effects on anti-predator behaviour in *Rhabdophis tigrinus*, a snake with toxic nuchal glands. *Ethology* 107, 795—811.

Müller F (1897) *Ituna* and *Thyridia*: a remarkable case of mimicry in butterflies. *Proc Entomolog Soc Lond* XX–XXIX.

Niskanen M, & Mappes J (2005) Significance of the dorsal zigzag pattern of *Vipera latastei gaditana* against avian predators. *J Anim Ecol* 74: 1091–1101.

Passek, K. M. & Gillingham, J. C. 1997: Thermal influence on defensive behaviours of the Eastern garter snake, *Thamnophis sirtalis*. *Anim. Behav.* 54, 629—633.

Pérez-Chiscano, J.L.,(1973). Sumario informe sobre la alimentación de rapaces en el noreste de la provincia de Badajoz. *Ardeola* 19: 331-336.

Pérez, J.J., de Lope, F., Turégano, B., de la Cruz, C., (1991). La alimentación de los pollos de martinete (*Nycticorax nycticorax*) en Extremadura. *Ardeola* 38: 277-287.

Persons, M. H. & Rypstra, A. L. 2001: Wolf spiders show graded antipredator behavior in the presence of chemical cues from different sized predators. *J. Chem. Ecol.* 27, 2493—2504.

Pfennig, D. W., Harcombe, W. R. & Pfennig, K. S. 2001 Frequency-dependent Batesian mimicry. *Science* 410, 323.

Pleguezuelos, J.M., Feriche, M., García-Peña, H. (1990). Caractères externes et coloration chez *Elaphe scalaris* (Schinz, 1822) (Squamata, Colubridae) de la Péninsule Ibérique. *Bull. Soc. Herpétol. Fr.*, 55: 24-39.

Pleguezuelos J. M., R. Márquez y M. Lizana, (eds.) 2002. *Atlas y Libro Rojo de los Anfibios y Reptiles de España*. Dirección General de Conservación de la Naturaleza-Asociación Herpetologica Española (2ª impresión), Madrid, 587 pp.

Pleguezuelos, J.M., Feriche, M., Reguero, S., Santos, X. (2010): Patterns of tail breakage in the ladder snake (*Rhinechis scalaris*) reflect differential predation pressure according to body size. *Zoology* 113:269–274.

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., Sá-Sousa P., Pérez-Mellado V., Marquez R., Cheylan M., Corti C. 2006. *Rhinechis scalaris*. In: IUCN 2006. 2006 IUCN Red List of Threatened Species.

Pleguezuelos J.M., Fernández-Cardenete J.R., Honrubia S., Feriche M., Villafranca C. (2007). Correlates between morphology, diet and foraging mode in the Ladder Snake *Rhinechis scalaris* (Schinz, 1822). *Contributions to Zoology*, 76 (3): 179-186.

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., 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.

Pough, F. H. 1988 Mimicry of vertebrates: are the rules different? *Am. Nat.* 131, No Suppl. 67–102.

Poulton EB (1890) *The colours of animals: their meaning and use especially considered in the case of insects.* Kegan, Trench, Trubnes & Co. Ltd, London.

Pyron, R.A. y Burbrink, F.T. (2009): Body size as a primary determinant of ecomorphological diversification and the evolution of mimicry in the lampropeltine snakes (Serpentes: Colubridae). *Evol. Biol.* 22:2057–2067.

Rangen SA, Carl RG, Hobson KA (2000) Visual and olfactory attributes of artificial nests. *The Auk* 117: 136–146.

Reiskind J (1977) Ant-Mimicry in Panamian Colubionid and Salticid Spiders (Araneae: Colubionidae, Salticidae). *BIOTROPICA* 9: 1–8.

Rowe, C. & Guilford, T. 2000 Aposematism: to be red or dead. *Trends Ecol. Evol.* 15, 261–262.

Rowe C (1999) Receiver psychology and the evolution of multi-component signals. *Anim Behav* 58: 921–931.

Ruxton GD, Sherratt TN, Speed MP (2004) *Avoiding attack: the evolutionary ecology of crypsis, warning signals and mimicry.* Oxford University Press.

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., Jordán, G., Gosálbez, J., (1989). Alimentación de la nutria (*Lutra lutra* L., 1758) en el nordeste de la Península Ibérica. Doñana, *Acta Vertebrata* 16: 227-237.

Ruiz-Olmo, J., (1995). The reptiles in the diet of the otter (*Lutra lutra* L., Carnivora, Mammalia) in Europe. In: *Scientia Herpetologica*, pp. 259-264. Llorente, G.A., Montori, A., Santos, X., Carretero, M.A., Eds., Universitat de Barcelona, Barcelona.

Ruiz, X., (1985). An analysis of the diet of Cattle Egrets in the Ebro Delta. *Ardea* 73: 49-60.

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.

Salvador, A., Pleguezuelos, J. M. (2002). *Reptiles Españoles*. Canseco Editores, Talavera de la Reina.

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. (2000). *Ecología de la culebra viperina, Natrix maura (Linnaeus, 1758), en el Delta del Ebro*. Tesis Doctoral. Universitat de Barcelona.

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., 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. (2004). Culebra viperina - *Natrix maura*. En: Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles. Carrascal, L. M., Salvador, A. (Eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid. <http://www.vertebradosibericos.org>

Santos, X. (2009). Culebra viperina – *Natrix maura*. En: Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles. Salvador, A., Marco, A. (Eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid. <http://www.vertebradosibericos.org/>

Schulz, K.D. (1996). *A Monograph of the Colubrid Snakes of the Genus Elaphe Fitzinger*. Koeltz, Havlickuv.

Schätti, B. (1982). Bemerkungen zur ökologie, verbreitung und intraspezifischen variation der vipernatter, *Natrix maura* (Linné, 1758) (Reptilia, Serpentes). Rev. Suisse Zool., 89: 521-542.

Shine, R. & Madsen, T. 1994 Sexual dichromatism in snakes of the genus *Vipera*: a review and a new evolutionary hypothesis. J. Herpetol. 28, 114–117.

Sillén-Tullberg, B. 1985 Higher survival of an aposematic than of a cryptic form of a distasteful bug. Oecologia 67, 411–415.

Smith, D. G. 1997: Ecological factors influencing the antipredator behaviors of the ground skink, *Scincella lateralis*. Behav. Ecol. 8, 622—629.

Smith, S. M. 1973 A study of prey-attack behaviour in young loggerhead shrikes, *Lanis ludovicianus* L. Behaviour 44, 113–141.

Smith, S. M. 1976 Predatory behaviour of young turquoise-browed motmots, *Eumomota superciliosa*. Behaviour 56, 309–320.

Smith, S. M. 1975 Innate recognition of coral snake pattern by a possible avian predator. Science 187, 759–760.

Speed MP (1993) Müllerian mimicry and the psychology of predation. Anim Behav 45: 571–580.

Valkonen, J.K. & Mappes, J. (2012). Comments on Guimarães & Sawaya. Pretending to be venomous: is a snake's head shape a trustworthy signal to a predator?. *Journal of Tropical Ecology*, 28, pp 123-124 doi:10.1017/S0266467411000575

Valkonen, J. K., Niskanen, M., B. Jörklund, M. & Mappes, J. 2011b. Disruption or aposematism? Significance of dorsal zigzag pattern of european vipers. *Evolutionary Ecology* 25:1047–1063.

Valkonen, J.K., Nokelainen, O., Mappes, J., (2011). Antipredatory Function of Head Shape for Vipers and Their Mimics. *PLoS ONE* 6(7): e22272. doi:10.1371/journal.pone.0022272

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

Van Buskirk, J. 2001: Specific induced responses to different predator species in anuran larvae. *J. Evol. Biol.* 14, 482—489.

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

Wallace, A. R. Contributions to the Theory of Natural Selection (Macmillan, London, 1870).

Williams, J. L., Snyder, W. E. & Wise, D. H. 2001: Sex-based differences in antipredator behavior in the spotted cucumber beetle (Coleoptera: Chrysomelidae). *Environ. Entomol.* 30, 327—332.

Wüster W, Allum CSE, Bjargardóttir IB, Bailey KL, Dawson KJ, *et al.* (2004) Do aposematism and Batesian mimicry require bright colours? A test, using European viper markings. *Proc R Soc B* 271: 2495–2499.

Young, B. A., Laor, J. & Solomon, J. 1999. The comparative biomechanics of an ophidian defensive behaviour: head triangulation in hognose snake (*heterodon*) and an egg-eating snake (*dasypeltis*). *Journal of Zoology* 248:169–177.