

R. 11711

TD-545

**ECOLOGIA DE DOS ESPECIES DE COLUBRIDOS *Malpolon monspessulanus*
Y *Elaphe scalaris* EN DOÑANA (HUELVA).**

**Memoria que presenta M^a Carmen Blázquez Moreno
para optar al grado de Doctor en Biología**

Sevilla, Mayo 1993

Fdo. El doctorando

M.C. Blázquez

Fdo. El tutor

Dr. José Carlos García Gómez

Profesor titular Dpto.

Fdo. El director de la Tesis

Dr. José A. Valverde Gómez

Profesor de Investigación CSIC

**DPTO DE BIOLOGIA Y FISILOGIA ANIMAL
UNIVERSIDAD DE SEVILLA**

ECOLOGIA DE DOS ESPECIES DE COLUBRIDOS *Malpolon monspessulanus*
Y *Elaphe scalaris* EN DOÑANA (HUELVA).

UNIVERSIDAD DE SEVILLA
SECRETARÍA GENERAL

Queda registrada esta Tesis Doctoral
al tomo 23 número 76 del libro
correspondiente.

Sevilla, 15 ABR. 1998

El Jefe del Negociado de Tesis,

Alvarado Affre

M^a Carmen Blázquez Moreno
Estación Biológica de Doñana
C.S.I.C., Sevilla.

INDICE

INTRODUCCION	1
LAS ESPECIES OBJETO DE ESTUDIO	
<i>Malpolon monspessulanus</i>	7
<i>Elaphe scalaris</i>	9
EL AREA DE ESTUDIO	15
METODOLOGIA	17
PATRONES DE ACTIVIDAD	
INTRODUCCION	31
MATERIAL Y METODOS	32
RESULTADOS	
<i>Malpolon monspessulanus</i>	37
<i>Elaphe scalaris</i>	49
COMPARACION Y DISCUSION DE LOS RESULTADOS	59
ACTIVIDADES DE TERMORREGULACION	
INTRODUCCION	64
MATERIAL Y METODOS	66
RESULTADOS	
<i>Malpolon monspessulanus</i>	70
<i>Elaphe scalaris</i>	92
COMPARACION Y DISCUSION DE LOS RESULTADOS	111
ECOLOGIA ESPACIAL	
INTRODUCCION	117
MATERIAL Y METODOS	119
RESULTADOS	
<i>Malpolon monspessulanus</i>	124
<i>Elaphe scalaris</i>	160
COMPARACION Y DISCUSION DE LOS RESULTADOS	187

ECOLOGIA REPRODUCTIVA

INTRODUCCION	193
ANTECEDENTES	196
MATERIAL Y METODOS	198
RESULTADOS	
1. Fenología de la reproducción	
<i>Malpolon monspessulanus</i>	199
<i>Elaphe scalaris</i>	208
2. Actividades asociadas a la reproducción	
<i>Malpolon monspessulanus</i>	214
<i>Elaphe scalaris</i>	220
3. Productividad	
<i>Malpolon monspessulanus</i>	227
<i>Elaphe scalaris</i>	239
COMPARACION Y DISCUSION DE LOS RESULTADOS	249
CONCLUSIONES	260
AGRADECIMIENTOS	265
REFERENCIAS	266
APENDICES	283

INTRODUCCION

El presente trabajo versa sobre la ecología espacial, temporal y térmica de dos especies de culebras en un entorno mediterráneo, la culebra bastarda o de Montpellier (*Malpolon monspessulanus*) y la culebra de escalera (*Elaphe scalaris*). Ambas pertenecen a la Subfamilia Colubrinae, Familia Colubridae, Superfamilia Colubroidea, Orden Serpentes, Clase Reptilia.

El estudio de los Ofidios tiene considerable interés desde los puntos de vista filogenético, evolutivo, ecológico y comportamental. El origen del grupo y sus relaciones filogenéticas con lacértidos, amphisbenidos y geckónidos no están muy claros. Según la hipótesis más aceptada, pudieron originarse a partir de los lacértidos, siendo los varánidos sus parientes más cercanos. Las primeras formas serpentiformes datarían del período Cretácico. Otras opiniones sugieren un ancestro común, del que se originarían Lacértidos y Ofidios. En este caso el origen habría que buscarlo un poco antes, en la transición Paleozoico-Mesozoico (ver revisión en Rage, 1987).

Dentro de las serpientes, el grupo de los Colubroideos es uno de los más recientes, procediendo las formas más antiguas que se conocen del Eoceno. La Familia Colubridae no aparece hasta un poco más tarde, durante el Oligoceno. Probablemente el grupo se originó en Asia y de ahí se dispersaron a todo el mundo. La forma alargada, la reducción de miembros y las características de los ojos y oídos de las serpientes probablemente fueran adaptaciones a hábitos de vida semi-subterránea ya en las formas más primitivas (Rage, 1987).

En la actualidad, las serpientes presentan una distribución cosmopolita y se han integrado en casi todas las comunidades faunísticas, desde los trópicos hasta latitudes verdaderamente extremas, y desde el nivel del mar hasta casi 2000 m de altitud. En los distintos medios han adquirido papeles más o menos especializados, en función de sus características morfológicas y fisiológicas y de la organización del ecosistema. Además de especies con hábitos terrestres epigeos existen formas subterráneas y arborícolas y especies que viven en el mar o en los ríos. En cuanto a su alimentación hay serpientes muy especializadas, que se alimentan casi exclusivamente de un solo tipo de presa (e.g. huevos de aves; Scalon y Shine, 1988) y otras formas más generalistas, aunque siempre dentro de la más estricta carnivoría. Las hay diurnas y nocturnas y con toda una gama

de hábitos intermedios. Existen serpientes venenosas y no venenosas, solitarias y comunales, pequeñas (con menos de 20 cm) y enormes, con más de 9m.

Dentro de tal diversidad, la Familia Colubridae es una de las más extensas en cuanto al número de generos vivos. Se distribuye prácticamente por todo el mundo, excepto Nueva Zelanda y las tierras más septentrionales de América del Norte y Eurasia (ver figura 1) (Steward, 1971). Incluye tantos morfos distintos que no existe un acuerdo general sobre las subdivisiones o Subfamilias que la constituyen. Como en toda la Superfamilia Colubroidea, las Colubridae tienen un solo pulmón funcional, el derecho, no presentan vestigios de cintura pelviana y los dientes de veneno, cuando existen, son acanalados y carecen por tanto de un surco cerrado. En las especies venenosas el veneno se produce normalmente en la glándula de Dubernoy, aunque muchos géneros han perdido la capacidad de producirlo (McDowell, 1987).

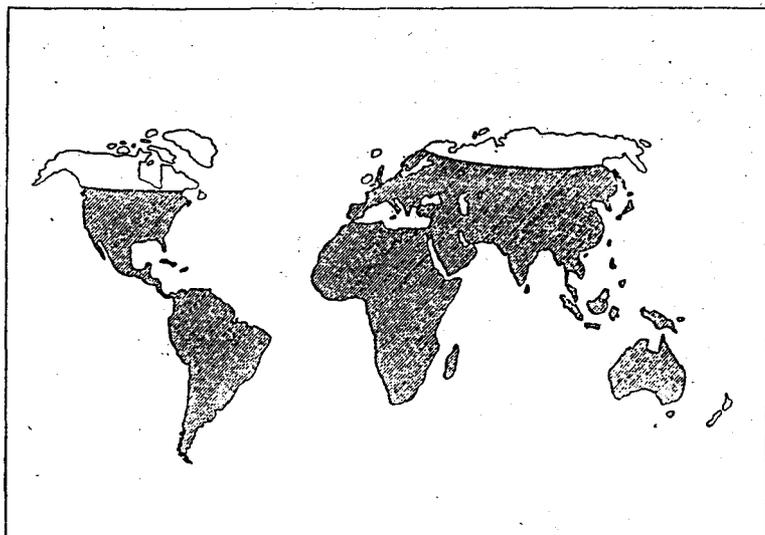


Figura 1

Mapa de la distribución mundial de la Familia Colubridae (de Steward, 1971).

La cabeza de los Colubridae suele ser ancha y cubierta de placas cefálicas, el cuello poco marcado, la pupila redondeada (algunas especies la tienen vertical u ovalada) y las escamas ventrales tan anchas como el cuerpo. En cuanto a la reproducción, son generalmente ovíparas (Salvador, 1985). Suelen ser de hábitos diurnos.

En comparación con otros grupos de vertebrados, e incluso de reptiles, las serpientes han sido relativamente poco estudiadas. Además de su historia fósil, la distribución geográfica, los aspectos morfológicos y la sistemática, han sido los aspectos que tradicionalmente han despertado más atención.

Los estudios encaminados a conocer las características que definen ecológica y comportamentalmente a las serpientes han comenzado en fechas más recientes, debido sobre todo a la discreción de sus hábitos y a la consiguiente dificultad de su observación en la naturaleza. Así, aspectos tan importantes como la termorregulación, la alimentación, el crecimiento, la reproducción o los movimientos, han sido tradicionalmente abordados antes en Saurios, Quelonios o Cocodrilos que en Ofidios.

El estudio del comportamiento de las serpientes dentro de la comunidad de vertebrados donde se incluyen es muy interesante, entre otras cosas porque debido a la gran variación de tamaño que experimentan desde que nacen hasta que mueren y a su lento crecimiento, pasan a lo largo de su vida de ser presa de animales más grandes a ser importantes predatoras. Ello supone una variación ontogenética del regimen alimenticio, que para las edades jóvenes está constituido preferentemente por invertebrados, mientras que para los adultos lo constituyen básicamente mamíferos o aves de tamaño medio (gazapos, pollos de aves, etc) (Valverde, 1967; Pleguezuelos et al., 1989; 1990).

Debido a su forma de vida y a que sus poblaciones se caracterizan por su baja densidad, los primeros estudios sobre ecología de ofidios necesitaron períodos de observación muy largos en el tiempo (Fitch, 1963; Fitch y Fleet, 1970). Posteriormente, la técnica del radio-rastreo permitió seguimientos más contínuos y controlados de individuos concretos, lo que proporcionaba mucha más información en menos tiempo (Weatherhead, 1989; Weatherhead y Charland, 1985; Wheaterhead y Hoysak, 1988; Madsen, 1984, 1987; Tiebout y Cary, 1987; Reinert y Zappalorti, 1988; Parker y Brown, 1972; Slip y Shine, 1988a, 1988b;).

Existen 2700 especies de colúbridos, de las cuales sólo 27, pertenecientes a 4 familias, viven en Europa (Arnold y Burton, 1982). Dentro de la Familia Colubridae las subfamilias representadas en Europa son: Natricinae, o culebras de agua y Colubrinae, que incluye a las dos especies objeto de nuestro estudio: Malpolon monspessulanus (Hermann, 1804) y Elaphe scalaris (Schinz, 1822).

En la Península Ibérica viven 13 especies de ofidios, 10 colúbridos y tres de vipéridos. De todas ellas, M. monspessulanus, que vive en casi toda nuestra geografía, es posiblemente la que alcance mayor tamaño (2200 mm, Salvador, 1985). Por otro lado, junto a Macroprotodon cucullatus, mucho más pequeña, es la única culebra ibérica capaz de inocular veneno a sus presas. Ambas especies lo hacen mediante dientes especiales situados en la parte proximal de la mandíbula superior. Como hemos dicho, el veneno se produce en la glándula de Dubernoy, que es una de la glándulas salivares supralabiales modificada (McDowell, 1987).

En cuanto al Género Elaphe, dos especies viven en la Península: E. longissima, distribuida en la franja norte del país, y E. scalaris, que se encuentra prácticamente en toda nuestra geografía, excepto en algunas zonas del norte y noroeste (norte de Galicia, País Vasco y región Cantábrica) (Salvador, 1985).

Hasta ahora, en nuestro país se han realizado escasos trabajos de ecología de Ofidios a partir de observaciones de campo. Un estudio de la ecología espacial y trófica de una comunidad (Galán, 1988), y un trabajo muy completo sobre termorregulación, morfología y autoecología de Natrix maura realizado en Alicante (Hailey y Davies 1985, 1986a, 1986b, 1986c, 1987a, 1987b, 1987c). El resto de los estudios sobre serpientes en España se han basado en ejemplares de colección, ya sea para estudios de morfobiometría (Pleguezuelos y Moreno, 1989; Feriche, 1989; Feriche et al., 1991), alimentación (Díaz Paniagua, 1976; Escarré y Vericad, 1981; Pleguezuelos y Moreno, 1990; Honrubia et al., 1990), o ciclos reproductores (Feriche, 1989; Moreno et al., 1991).

Otro tipo de trabajos, basados en observaciones de animales vivos, han sido de tipo biogeográfico, como distribución de citas (Alvarez López, 1934; Schall y Pianka, 1977; Bea, 1981; Castián et al., 1982; Arribas Amo, 1982; Martínez Rica, 1983; Pérez Mellado, 1983; Salvador, 1985; Bas, 1982, 1986; Vives Balmaña, 1984), o reseñas generales sobre biología (Valverde, 1967; Salvador, 1985). En la actualidad se están llevando a cabo trabajos de autoecología de Natrix maura en el Delta del Ebro (X.

Santos, com. pers.) y de Elaphe scalaris en Sierra Morena (Jaen) (S. Honrubia, com. pers.).

Esta tesis constituye la primera aproximación al estudio del comportamiento de serpientes en su hábitat que se lleva a cabo en nuestro país. A partir de observaciones directas en el campo y de animales seguidos con radio-emisores, hemos intentado obtener información sobre cuatro aspectos básicos de la biología de M. monspessulanus y E. scalaris: la actividad estacional y diaria; la capacidad termorreguladora; las características de sus movimientos y algunos parámetros de su biología reproductora.

LAS ESPECIES OBJETO DE ESTUDIO

Malpolon monspessulanus (Hermann, 1804)

El Genero Malpolon (Fitzinger, 1826) es biespecífico, de origen norteafricano y distribución perimediterránea, faltando sólo en la Península Itálica, Córcega, Cerdeña, Sicilia y las Islas Baleares; se extiende desde la Península Ibérica por el oeste hasta el suroeste asiático (Armenia, Georgia), por el este.

La especie Malpolon moilensis (Reuss 1834) presenta como caracteres folidóticos una fórmula caudal de 10/39 a 10/55, tiene una sola escama loreal, 8 supralabiales y 6 infralabiales. Su coloración es gris amarillenta con moteado pardo irregular, más acentuado en los jóvenes. El área de distribución de M. moilensis incluye Marruecos al sur del Gran Atlas y se extiende hacia el este por el sur de Túnez hasta la Península Arábiga y en una franja que va desde Mauritania hasta Níger (le Berre, 1989).

La especie M. monspessulanus, por el contrario, presenta una fórmula caudal de 10/26 a 10/38 y tiene 2 escamas loreales y de 8 a 10 supralabiales. La coloración típica es pardo-verdoso oscuro, más o menos uniforme. Se distinguen dos subespecies: La subespecie típica, M.m. monspessulanus (Hermann, 1804), tiene 19 filas de escamas dorsales, color verdoso-pardusco cuando adultas, y una mancha negra en el dorso que comienza justo detrás de la cabeza y se prolonga a veces hasta la mitad del cuerpo. Se distribuye en la porción occidental del área de la especie (P. Ibérica, Sur de Francia y Norte de Africa hasta Argelia). La subespecie M.m. insignitus (Geofroy St-Hilaire, 1827) tiene solamente 17 filas de escamas dorsales y no presenta mancha oscura dorsal. Vive en el este, desde Albania y Grecia hasta el mar Caspio, Azerbaidzhan y Dagestan (ver figura 2).

Los animales objeto de nuestro estudio corresponden a M.m. monspessulanus. Se trata de una culebra larga y esbelta, con cuello marcado y cabeza alargada. Son características la frontal hundida y las cejas prominentes, que le dan a su expresión un aspecto amenazador. Los ojos son pardos, con la pupila redondeada. La distribución de las escamas cefálicas es como sigue: 1 preocular y 2 postoculares, temporales 2+3 ó 2+4, 8 supralabiales, de las que la 4 y 5 tocan el ojo. Las escamas dorsales son lisas.

Posee de 160 a 189 escamas ventrales y de 68 a 102 escamas subcaudales (Salvador, 1985).

La coloración es pardo verdosa, muy moteada de negro amarillo y blanco en los juveniles y casi uniforme en los adultos, que típicamente presentan una mancha negra en la parte anterior del dorso, desde la nuca hasta casi la mitad del cuerpo.

Aunque en la introducción de cada capítulo se se detallará la información que sobre ese aspecto se tiene de las culebras bastardas, podemos resumir aquí los siguientes aspectos.

En cuanto a su biología y ecología se tiene información sobre su régimen alimenticio (Díaz Paniagua, 1976; Escarré y Vericad, 1981; del Junco, 1974a; del Junco, 1974b; Garzón, 1974; Mellado, 1974a; Mellado, 1974b; Valverde, 1974; Bruno, 1977; López Jurado y dos Santos, 1979). Según esta información las culebras bastardas tienen una variación ontogénica de la dieta. Los ejemplares más jóvenes se alimentan fundamentalmente de pequeños reptiles, incluso de insectos, mientras que en la dieta de los mayores ya se encuentran pequeños homeotermos.

La información general (Bruno, 1967; Salvador, 1985; Barbadillo, 1987; Arnold y Burton, 1982; Naulleau, 1984; González de la Vega, 1988) la describe como una especie de hábitos diurnos, y termófila, amante de los espacios abiertos e incluso de sitios áridos. De movimientos rápidos y agresiva.

Sobre su biología reproductiva, se sabe que son animales longevos, que alcanzan la madurez sexual entre el tercer y cuarto año. Según Plegezuelos y Moreno (1989), no existe dimorfismo sexual en cuanto al tamaño exceptuando que los machos viven más y son más largos que las hembras. Es la única especie de colúbrido holártico de la Zona Templada cuyos machos presentan un ciclo espermatogénico vernal (Cheylan et al, 1981). De la fenología del ciclo reproductor solo se sabe que las puestas y el nacimiento de los juveniles parecen darse en las mismas fechas que se estiman para otras serpientes mediterráneas (Alvárez, 1974, González de la Vega, 1988; Hailey, 1982). Los tamaños de puesta según la bibliografía oscilan entre 4 y 19 huevos (Salvador, 1985; Hailey, 1982).

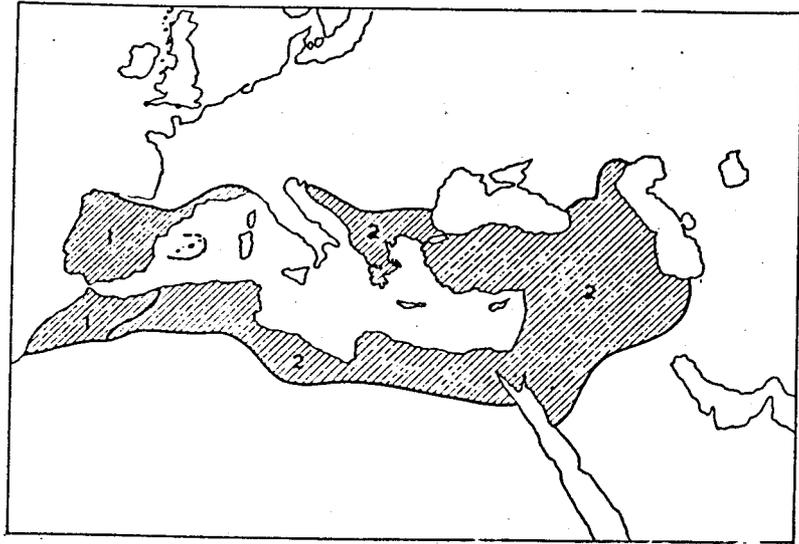


Figura 2

Mapa de la distribución geográfica de Malpolon monspessulanus (de Steward, 1971)

- 1 Corresponde la subespecie M. m. monspessulanus.
- 2 Corresponde a la subespecie M. m. insignitus.

Elaphe scalaris (Schinz, 1822)

El Género Elaphe (Fitzinger, 1833) incluye unas 40 especies, distribuídas por Europa, Asia y Norteamérica. Son serpientes relativamente poco esbeltas, con cuello poco marcado, ojos amarillentos de pupila redondeada y escamas dorsales normamente lisas (a veces con una ligera quilla) y con ápices picudos. Los bordes de las escamas ventrales son angulosos, lo que les ayuda a apoyarse cuando trepan. Las hay con hábitos desde cavadores hasta arborícolas. En Europa viven seis especies distribuídas en 10 subespecies (Steward, 1971).

La especie E. scalaris está presente solamente en la Península Ibérica y la costa mediterránea francesa hasta cerca de Italia. Se le encuentra también en las islas Hyères (Arnold y Burton, 1982) y en Menorca, donde ha sido introducida (Mayol, 1985) (Ver figura 3) (Steward, 1971).

La longitud máxima que alcanzan los adultos es de 1600/1800 mm. La cabeza es puntiaguda y la escama rostral llega a colocarse entre las internasales. La disposición de las escamas cefálicas es como sigue: 1 preocular y 2-3 postoculares, temporales 2+3 o 2+4, 7 u 8 supralabiales, de las que la 4 y 5, o bien la 5 y 6, bordean el ojo. Las escamas dorsales se disponen en 27 filas. Posee de 201 a 220 ventrales y de 48 a 68 subcaudales. La coloración dorsal de los adultos es marrón casi uniforme con dos bandas negras que discurren paralelas a ambos lados, unidas en los jóvenes por travesaños horizontales, formando un dibujo típico de escalera. En los adultos desaparecen los travesaños, quedando sólo las bandas longitudinales (Salvador, 1985).

Sobre las costumbres y la biología de esta especie, la información disponible se resume en las revisiones de Cheylan y Guillaume (en prensa) y de Pleguezuelos (en prensa). Datos complementarios sobre su dieta se encuentran en Valverde (1967); Calderón, 1977; Escarré y Vericad (1981); López-Jurado y dos Santos (1979); Según estos autores la especie tiene preferencia por los homeotermos y más del 50% de sus presas son pequeños mamíferos, en todas las edades.

Frecuenta hábitats heterogeneos, de bosquetes o cultivos mediterráneos o matorral abierto (Pleguezuelos, en prensa). Se le considera diurna, pero ha sido señalada su actividad nocturna en numerosas ocasiones, incluso en noches de tiempo desapacible (Cheylan, 1986);

Según Feriche (1989) las culebras de escalera alcanzan la madurez sexual entre los tres y cuatro años, antes en los machos que en las hembras. La especie presenta dimorfismo sexual en el sentido de que los machos tienen la cabeza más ancha y la cola más larga y gruesa que las hembras. No se conocen los ciclos gonadales de ninguno de los dos sexos, aunque se supone que los machos tienen espermatogénesis estival y la ovulación de las hembras se da a principios de Junio (Feriche, 1989). Los tamaños de puesta estimados oscilan entre 4 y 15 huevos (González de la Vega, 1988; Cheylan y Guillaume, en prensa).

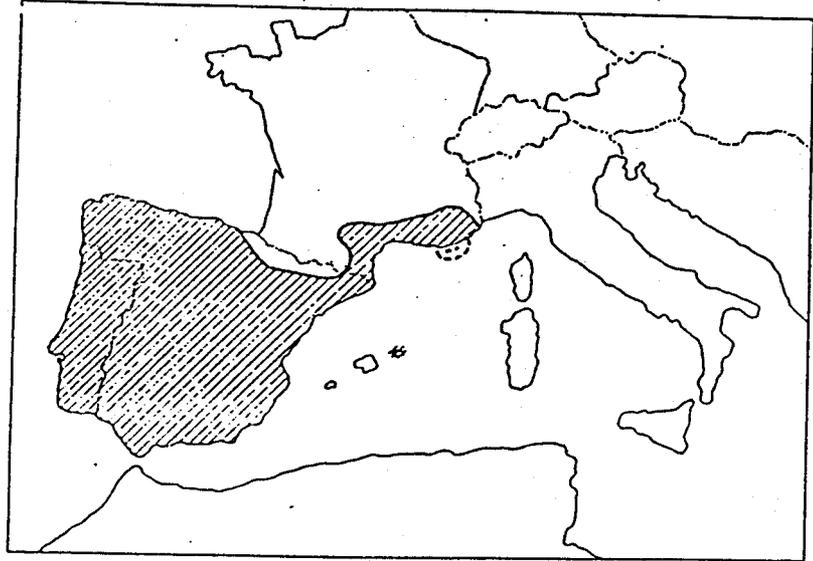


Figura 3

Mapa de la distribución geográfica de la especie Elaphe scalaris. (Steward, 1971).

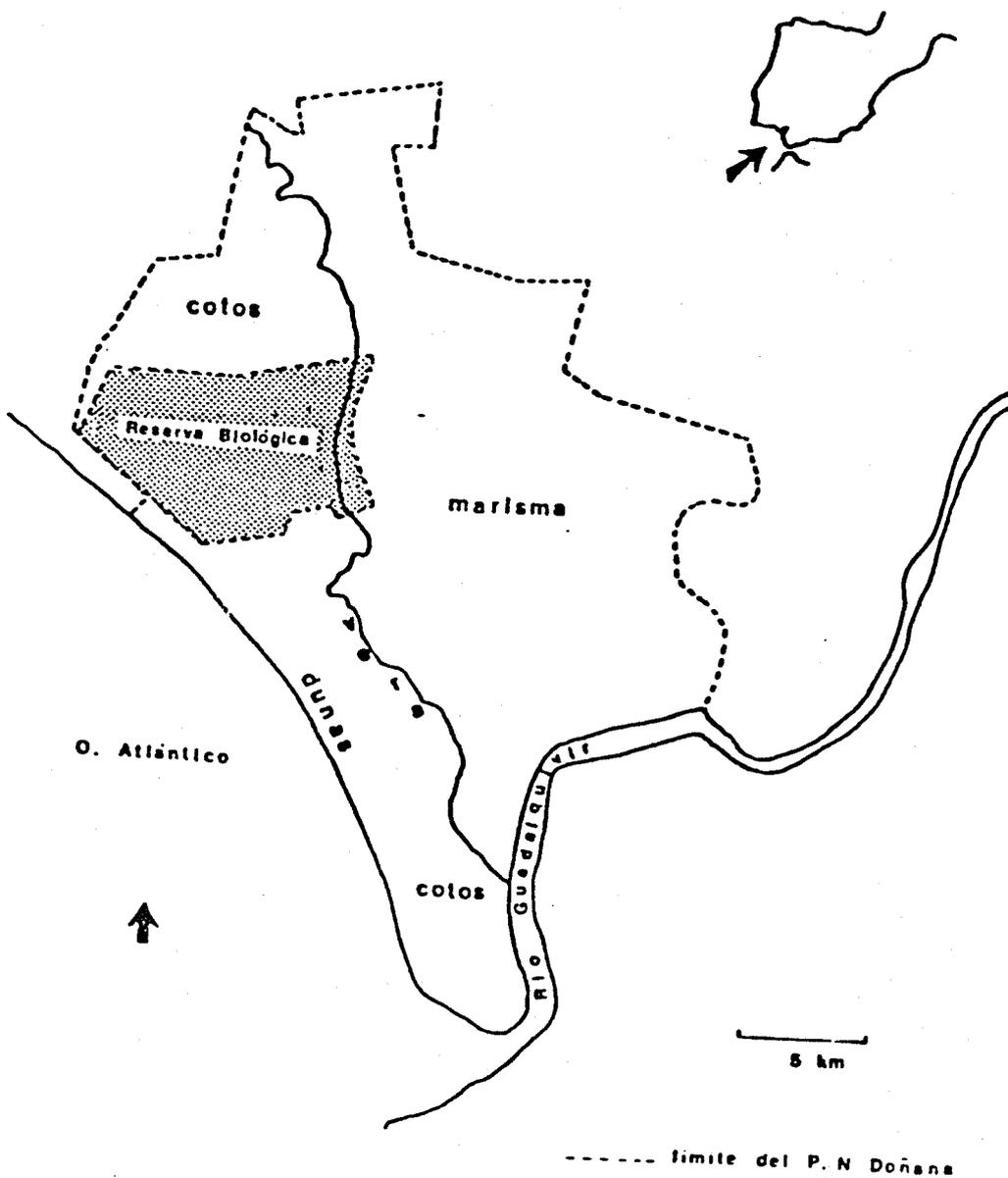


Figura 4

Mapa del Parque Nacional de Doñana. La zona sombreada corresponde a la Reserva Biológica, donde se situaba nuestro área de estudio.



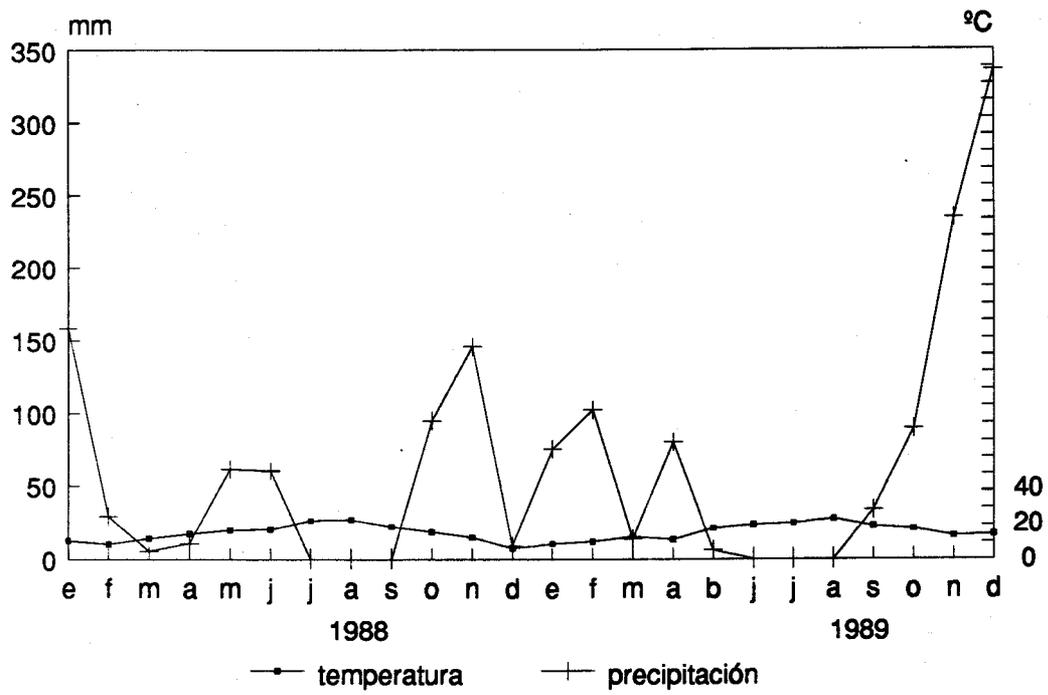


Figura 5

Precipitaciones mensuales y temperaturas medias mensuales durante los años 1988 y 1989.

EL AREA DE ESTUDIO

Nuestro trabajo se llevó a cabo en la Reserva Biológica de Doñana, situada en el corazón del Parque Nacional del mismo nombre. Tan solo durante los meses de abril y mayo de 1988 trabajamos además en El Acebuche, área próxima a la Reserva.

Doñana (37° 7', 36° 48'N; 6° 12', 6° 30'O) se enclava en el SO de la Península Ibérica, en las arenas y marismas que bordean la margen derecha del río Guadalquivir en su desembocadura (ver figura 4). El Parque Nacional ocupa unas 50.000 ha y ha sido objeto de numerosos trabajos descriptivos, tanto en lo que se refiere a su geología (Siljeström, 1985), como a sus elementos botánicos (Rivas Martínez et al., 1980; Galiano y Cabezudo, 1976), ecológicos (Allier y cols, 1974; Amat et al., 1974) y faunísticos (Valverde, 1960, 1967; Rogers y Myers, 1980; entre otros).

El área incluye básicamente tres tipos de ecosistemas: las dunas móviles de arena suelta, en la zona más cercana al mar; la marisma, en el área que circunda al río, y la zona de arenas estabilizadas por la vegetación, entre los dos sistemas anteriores. Una descripción ecológica detallada de cada zona en la Reserva Biológica puede verse en Allier et al. (1974). No obstante, a continuación esbozaremos algunas características de cada una de ellas.

Las dunas se forman en la playa y avanzan hacia el interior debido al empuje del viento. Se pueden observar varios frentes dunares, entre los que se intercalan valles dunares o "corrales", como se les denomina en la zona. La vegetación de tales corrales depende de la profundidad a que se encuentre la capa freática. En las zonas en que el agua se encuentra más próxima a (0.5-2 m) la superficie aparecen bosquetes de Pinus pinea y matorral higrofito de Calluna vulgaris, Erica scoparia, etc.; donde la capa freática se localiza algo más profunda (entre 1-3 m), además de los pinos aparece matorral de Halimium halimifolium y Stauracanthus genistoides. En los más secos (capa freática aún más profunda; mas de 3 m en verano), que son también los más estables y antiguos, aparecen especies de crecimiento lento, como las sabinas, Juniperus phoenicea. Las dunas propiamente dichas apenas presentan vegetación, apareciendo a lo sumo matas de barrón, Ammophila arenaria.

La marisma permanece la mitad del año inundada y la otra mitad seca. Tiene suelo arcilloso y la especie vegetal más abundante es Scirpus maritimus.

El tercer ecosistema importante -y el más trascendente para nuestro trabajo- son las arenas estabilizadas. En ellas, también dependiendo de la profundidad de la capa freática, se presentan distintos tipos de matorral. El más higrofito, llamado localmente "monte negro", se caracteriza por la abundancia de brezales (Erica umbellata, E. scoparia, Calluna vulgaris) y otras especies como Rubus ulmifolius, Phillyrea angustifolia, etc. En zonas más secas aparece el "monte blanco", matorral que cuenta como especie dominante con el jaguarzo, Halimium halimifolium, y donde abundan asimismo Stauracanthus genistoides y Cistus salvifolius.

Además de estos tres sistemas fundamentales, tienen gran relevancia los dos ecotonos en las zonas de contacto entre las dunas y el área de arenas estabilizadas, por un lado, y las arenas estabilizadas y la marisma, por otro. En el primero se forman una serie de lagunas más o menos salobres rodeadas de praderas, juncuales y brezales. En el segundo aparece la "Vera", franja de terreno en la que afloramientos de agua procedente de la capa freática dan lugar a la presencia de praderas húmedas, helechales, juncuales, brezales y zarzales, junto a grandes alcornoques más bien aislados, sin llegar a conformar un bosque (Allier, et al. 1974). Estas dos zonas son probablemente las de mayor diversidad faunística del Parque.

El clima de Doñana es mediterráneo con influencia atlántica, dándose inviernos lluviosos y poco rigurosos y veranos secos y cálidos. La media anual de precipitaciones se sitúa en torno a los 530mm, siendo los meses más lluviosos los correspondientes al período Noviembre-Febrero y los más secos los del intervalo Mayo-Septiembre (Andreu, 1987).

Las temperaturas medias oscilan entre los 10.5°C de Enero y los 24.6°C de Julio y Agosto. Las temperaturas mínimas del invierno se sitúan entre 0 y 3°C y las máximas del verano entre 30 y 34°C (ver figura 5). Estos datos proceden de la estación meteorológica Los Mimbrales (37° 5' N, y 6° 30' O), en las proximidades del Parque, y son medias que corresponden al período 1974-1989. Como veremos más adelante, el seguimiento de las culebras objeto de estudio ha tenido lugar básicamente en la zona de matorral de arenas estabilizadas y el ecotono entre éstas y la marisma ("Vera").

METODOLOGIA

Resumimos en este apartado los aspectos más generales de la metodología utilizada. Ello no es óbice para que en cada uno de los capítulos subsiguientes se detalle más precisamente la metodología empleada.

El trabajo de campo se llevó a cabo desde Marzo de 1988 a Octubre de 1989, con especial incidencia en los meses de mayor actividad de las culebras (de Marzo a Octubre de los dos años). Las distintas fases del trabajo fueron:

TRAMPEO

Se realizó durante las dos temporadas indicadas arriba, en dos zonas distintas. Una estación de trapeo se situó en una zona de "monte blanco", con jaguarzos y matorral espinoso (*H. halimifolium*, *S. genistoides*), cercano a una franja de brezos y a una laguna temporal rodeada de juncas. La otra estación de trapeo se situó en un helechal en la Vera, con algunas zonas de jaguarzo y manchas de brezos y zarzas; cercana a ella existía un cercado de 1 ha, ocupado por gramíneas anuales de unos 60 cm de altura.

A la primera zona de trapeo la denominaremos a lo largo del texto zona I o "Rodrigo Pérez", y a la segunda Zona II o "Peralitos". A todos los efectos, el área de El Acebuche, mencionada en el apartado anterior, será asimilada a la zona I, de la que es muy similar. Además algunas de las culebras de escalera se siguieron en otra zona de monte blanco, también similar al Acebuche y a la Zona I, pero situada unos 4 Km al N de ésta. Este lugar se denominará Zona III.

Ya en 1945 Imler (en Woodbury, 1956) sugirió el empleo de trampas de tipo nasa (con entradas en forma de embudo), combinadas con vallas metálicas, para la captura de anfibios y reptiles. Después trampas de este tipo fueron utilizadas por Dargan y Stickel en 1949 y Woodbury et al. en 1951 (ver Woodbury, 1956). Algo más tarde, Fitch (1951) modificó el método de Imler, haciendo las trampas cilíndricas y cerrando

sus extremos con embudos desmontables. No utilizó vallas interceptoras, sino que colocaba las trampas en sendas naturales usadas por las serpientes.

El sistema de trampeo utilizado es este estudio, basado en los anteriores, es básicamente el mismo descrito por Campbell y Christman (1982), ligeramente modificado por Clawson et al. (1984) (ver figura 6). Cada brazo de una estación de muestreo consta de una valla interceptoras de hierro galvanizado fijada al suelo, de 50 cm de altura y 7 m de longitud. En los extremos de la valla y en el centro van colocados unos tubos de P.V.C. negros, de 20 cm de diámetro y de 1.5 y 1 m de longitud respectivamente. Los tubos llevan fijado en uno de sus extremos un embudo de malla metálica que hace las veces de nasa y en el otro extremo una tapadera móvil para sacar los ejemplares o dejar la trampa abierta cuando cesa el muestreo. Los tubos colocados en el centro de la valla llevan embudos en las dos puntas, uno de ellos fijo y el otro desmontable.

Una trampa completa, o estación de muestreo, consta de cuatro de estos brazos colocados en cruz, dejando una separación en el centro de 15 m. Se constituye así un cuadrado de 30 m de lado (ver figura 6).

Este tipo de trampas, que combina vallas interceptoras con trampas de caída o de tipo nasa, no es exclusivo para capturar ofidios, sino que se usa para capturar cualquier vertebrado pequeño que se mueva por la zona. Así, por ejemplo, se ha utilizado para censar las poblaciones de anfibios y reptiles de zonas determinadas: si la valla se coloca rodeando un campo, un lugar de hibernación o una laguna, pongamos por caso, con trampas en uno sólo de sus lados, se pueden detectar diferencias de abundancia de herpetos dentro y fuera del "cercado" (Woodbury, 1956; Brown y Parker, 1972, 1982). Se ha usado también con gran eficacia en censos de poblaciones de grandes zonas, usando en este caso vallas más largas, de hasta 100 m, con trampas cada 10-12 m aproximadamente (Campbell y Christman, 1982; Vogt y Hine, 1982).

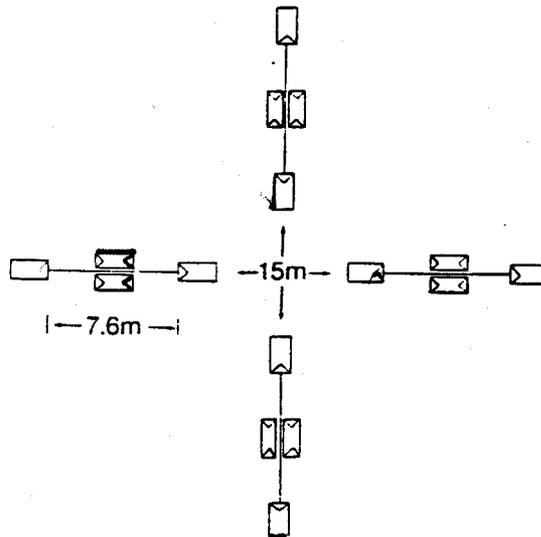


Figura 6

Sistema de trapeo utilizado durante este trabajo (Clawson et al., 1984). Un sistema completo, como se explica en el texto consta de cuatro brazos de 7.6 m. de longitud, dispuestos en cruz, dejando en el centro una separación de 15 m. Los brazos constan cada uno de una valla interceptora lisa, fijada al suelo y de 0,50 m de altura. En cada extremo de la valla, y en el centro se disponen trampas con entrada en embudo (ver texto para más detalles).

MARCAJE

Una vez capturados, los individuos eran identificados, medidos y pesados. Las medidas que tomábamos eran Longitud total (Lt); Longitud cabeza-cloaca (Lcc), y por sustracción, Longitud de la cola (L cola), en mm. El peso se medía con balanzas de tipo Pesola de 1 g de precisión. Cuando era posible se sexaban, por evaginación de los hemipenes o mediante la introducción de una pequeña sonda.

Tan sólo consideramos dos clases de edad: juveniles, que incluía los ejemplares de un invierno o menos (Lt máxima 500 mm), y adultos, todos los restantes; dentro de los adultos, distinguíamos aquellos que todavía presentaban librea juvenil (sobre 1000 mm de Lt en M.monspessulanus y sobre 800 mm en E.scalaris) de los que ya mostraban la coloración definitiva.

El marcaje individual de los ejemplares se realizó mediante recorte de las escamas ventrales (Brown y Parker, 1976) o más raramente de escamas caudales (Blanchard y Finster, 1933); Este método consiste en cortar y quitar con unas tijeras un fragmento de la escama y de la dermis que recubre, de forma que al regenerar la escama quede una cicatriz visible. Permite llevar un código de numeración y asignar un número individual a cada ejemplar, que podrá ser identificado, así como sus mudas, al menos durante dos años. Elegimos las escamas ventrales porque son más grandes y fáciles de cortar y porque se evita el peligro de perder la marca si el animal pierde la cola.

Otra forma adicional de marcaje, que hemos utilizado, sólo con los adultos, ha sido la implantación de emisores de radio miniaturizados, base del seguimiento denominado telemetría.

Uno de los primeros trabajos donde se emplearon emisores para el marcaje y seguimiento de culebras fue realizado por Fitch y Shirer (1971), quienes estudiaron las relaciones espaciales de una comunidad de culebras en Kansas (USA). Más tarde, este método se ha hecho casi imprescindible en estudios de ecología espacial de ofidios, siendo numerosas las referencias bibliográficas al respecto (Reinert y Cundall, 1982; Madsen 1984; Weatherhead y Anderka, 1984; Plummer, 1990; Ciofi y Chelazzi, 1991).

Las frecuencias de emisión de los transmisores son determinadas a criterio del investigador, siendo el rango de las utilizadas bastante amplio (entre 26 y 160 Mhz). Las frecuencias más altas proporcionan mayor alcance a la señal, pero las ondas de baja frecuencia tienen mayor poder de penetración (siendo deseables, por tanto, cuando los portadores permanecen habitualmente escondidos). Otro factor del que depende el alcance o rango de las ondas es, por supuesto, la potencia emisora (el equipo de baterías que lleve). Los diseñados para animales pequeños (culebras en nuestro caso) no pueden ni deben ser grandes ni pesados. Una regla general es que el peso del emisor completo no debe alcanzar en ningún caso el 5% del peso del animal a marcar, para no interferir en sus movimientos, actividad o apetito (Garland y Arnold, 1984, Fitch y Shirer, 1971; Lutterschmidt y Reinert, 1990).

Las antenas de los emisores también influyen en el alcance de la señal. En el caso de las serpientes se ha optado por diferentes soluciones: emisores sin antena y con poco alcance (Madsen, 1984), con antena enrollada en torno al "cuerpo" del emisor, formando un paquete compacto (Henderson et al., 1976), o con antena de tipo látigo saliendo del "cuerpo" (Reinert y Cundall, 1982; Weatherhead y Anderka, 1984), que son las que consiguen mayor distancia de emisión. En los dos primeros casos se puede forzar a las serpientes a tragárselos o pueden ser implantados subcutáneamente, práctica que resulta obligatoria en el tercer caso (Madsen, 1984). Ultimamente se ha intentado colocar los emisores externamente, con una inserción subcutánea (Ciofi y Chelazzi, 1991).

El equipo utilizado para nuestro trabajo fue suministrado por la casa Mini-Mitter (Oregon, USA). Se trata de emisores compactos (con antena enrollada) que trabajan en 27 Mhz. Los modelos utilizados pesaban 3.8, 8.5, 11 y 13 g, por lo que no pudimos marcar individuos de menos de 95 g de peso. Todos ellos llevaban incorporado un sensor que medía la temperatura del interior de la cavidad donde estaban alojados. Usamos dos tipos de emisores:

a) SIMPLES (3.8 y 8.5 g).- El emisor en sí va dentro de una cápsula de plástico de dos valvas que se puede abrir para renovar las baterías; todo ello está recubierto por una capa de parafina estéril que impide que los fluidos internos del animal penetren en el mismo. Las baterías son pilas planas de óxido de plata.

b) COMPACTOS (11 y 13 g).- Carecen de valvas de plástico, de manera que la parafina envuelve directamente al circuito y una pila de litio de 850 mah. Tienen mayor vida que los anteriores.

Se utilizó un receptor modelo CH-12 de la misma casa, con capacidad de recibir la señal de hasta 12 emisores distintos. En la práctica, la máxima distancia a que pudieron ser localizadas las serpientes portadoras de emisor fue de 60 m.

Normalmente las culebras capturadas fueron manejadas manualmente, sin necesidad de una inmovilización especial. En el caso de aquellas a las que se decidió incorporar un emisor, cierta inmovilización era imprescindible. Ello suele conseguirse sometiendo a los animales a bajas temperaturas (aproximadamente 4°C durante 45'; Weatherhead y Anderka, 1984) y en la mayoría de los casos mediante anestésicos (Madsen, 1984; Larsen, 1987). En este estudio intentamos inicialmente la implantación subcutánea de emisores y el uso de anestésicos (siguiendo a Madsen, 1984), pero debido a diferentes problemas (los de mayor incidencia fueron: muerte del animal durante la operación, malas cicatrizaciones o enquistamiento posterior de los emisores y en consecuencia falta de movilidad y de apetito de los individuos) optamos por forzar a las serpientes a ingerir los emisores.

El pequeño paquete recubierto de parafina (1.8 cm de diámetro y 4.5 cm de longitud) fue fácilmente deglutido por todos los individuos, sin que aparecieran en ningún caso problemas de regurgitación. La capa de parafina, además de facilitar la ingestión, protege al emisor de los jugos gástricos mientras dura su paso por el tubo digestivo.

Los emisores incorporan un circuito interno sensible a las variaciones térmicas del medio que circunda al propio emisor. La sensibilidad de los emisores era de 1°C. Previamente a su colocación dentro del animal era necesaria una calibración, ya que el número de pulsos/minuto es quien proporciona la estimación de la temperatura, al ser proporcional a ésta.

La calibración se hizo sumergiendo el emisor, ya completamente listo para ser ingerido (sellado con una capa de parafina), en agua a distintas temperaturas, y contando -una vez que se había estabilizado (para lo que son precisos unos 2')- el número de pulsos/minuto en cada uno de los casos. Todas las calibraciones fueron llevadas a cabo por la misma persona. Después de cada seguimiento, cuando la culebra

había expulsado el emisor, se volvía a calibrar para comprobar si el desgaste de las baterías había alterado la relación entre el ritmo de las pulsaciones y la temperatura ambiental.

TOMA DE DATOS

El seguimiento individual de cada ejemplar marcado comenzó justo en el momento de soltar al individuo, lo que se llevó a cabo en todos los casos en el punto de captura.

Puesto que el alcance de la señal es pequeño y los ofidios son muy sensibles a las vibraciones del sustrato, la toma de datos requiere un cuidado especial, a fin de no perder a ejemplares que se desplacen largas distancias en poco tiempo, y de no molestarlos una vez encontrados.

Se intentó localizar a los individuos marcados al menos una vez al día. En cada registro o "localización" anotábamos:

a) La fecha y hora solar (GMT).

b) La temperatura corporal, (T_c , en adelante), contando el número de pulsos por minuto del emisor (ver arriba). Simultáneamente a la temperatura corporal se tomaban la temperatura del sustrato (T_s) a la sombra en un sitio próximo y lo más parecido posible al que ocupaba la culebra, y la temperatura del aire (T_a) a la sombra y, aproximadamente, a un metro de altura (Marcelini y Jenssen, 1989; Schwaner, 1989). Para ello se utilizó un termómetro digital de precisión 0.1°C .

c) El lugar exacto, refiriéndolo en distancia en metros y orientación en grados a la localización anterior o bien a una de las estacas de señalización, con las que previamente habíamos cuadrículado el área de estudio (en cuadrados de 20×20 m). Para ello nos servimos de una cinta métrica y una brújula. A cada localización le fue asignado un número de orden desde el punto de suelta. Posteriormente señalamos todas las localizaciones correspondientes al seguimiento de cada animal sobre un mapa de la zona de estudio.

d) La actividad de la serpiente, clasificada en una de las cuatro categorías que definiremos en el capítulo de actividad. Si el animal estaba a la vista, se registraba también su postura.

e) Algunas características meteorológicas reseñables (viento, lluvia, nubosidad, etc...).

Se procuró en todo momento tardar menos de cinco minutos en cada registro; para ello se señalaba el lugar con cinta adhesiva de colores y posteriormente se registraba la localización, cuando el individuo se había desplazado a otro lugar.

MATERIAL UTILIZADO

En este apartado, que en cierta manera podría considerarse ya un apartado de resultados, resumimos los frutos del trampeo y anticipamos el número de ejemplares de que se ha dispuesto para la realización de este trabajo. Ello no obsta para que en cada uno de los capítulos posteriores, que responden más exactamente a los objetivos de la tesis, se detalle el material correspondiente.

Los resultados del trampeo pueden verse en la tabla 1; Hay que señalar que durante Abril y Mayo de 1988, como dijimos, el muestreo se realizó en "el Acebuche", zona distinta de las dos descritas, aunque de matorral semejante al de la Zona I y por tanto asimilable a ella.

Calculamos dos índices de Diversidad de Shannon (H') para cada zona: uno con el número total de capturas (considerando cada recaptura como un ejemplar diferente) y otro con el número real de individuos distintos capturados (o sea, sin considerar las recapturas). Ambos índices y la efectividad de cada trampa, medida como n^0 total de capturas/día, se detallan en la tabla 2.

En ambos casos aparece la (Zona II, Peralitos) como una zona más diversa que el matorral de jaguarzos. El Acebuche presenta valores más bajos del índice cuando no se tienen en cuenta las recapturas, probablemente porque el tiempo de muestreo fue

menor. El lugar con mayor efectividad en el trapeo fue sin embargo El Acebuche y el que menos ejemplares rindió por día de muestreo fue zona II. Las recapturas han sido escasas, siendo las más frecuentes de anuros y lagartijas (Tabla 1).

Hemos de señalar también que la mayoría de las capturas de serpientes fueron de culebras bastardas, que presentaron incluso recapturas dentro del mismo año. Le siguieron en importancia las culebras viperinas y las de escalera (de los seis ejemplares capturados de esta especie, dos eran juveniles).

Teniendo en cuenta el total de capturas, incluyendo las recapturas, se obtienen los porcentajes por grupos y años que se exponen en la Tabla 3.

La Tabla 3 se muestra el número de especies distintas registrado en cada estación de muestreo fue de 10 (Acebuche, 1988), 10 (9 anfibios y reptiles y 1 mamífero; Zona I, 1988), 11 (10 anfibios y reptiles y 1 mamífero; Zona I, 1989) y 11 (9 anfibios y reptiles, 1 mamífero y 1 ave; Zona II, 1989).

De las especies de anfibios y reptiles terrestres presumiblemente presentes en la zona, no se capturaron: Discoglossus galganoi, Pelodytes punctatus, Bufo bufo, Rana perezi, Blanus cinereus, Chalcides chalcides, Hemidactylus turcicus, Tarentola mauritanica, Coluber hippocrepis, Macroprotodon cucullatus, Emys orbicularis y Mauremys leprosa.

La ausencia de alguna de ellas puede justificarse porque se desplazan rara vez fuera del agua, como es el caso de los anfibios (excepto el sapo común, bastante terrestre) y galápagos. Otras, como los geckos, porque se encuentran más cerca de las casas que en el campo. Así, de toda la herpetofauna susceptible de caer en las trampas, solamente 5 especies no han sido capturadas: (B. bufo, B. cinereus, Ch. chalcides y dos serpientes: C. hippocrepis, que es muy escasa en la zona, y M. cucullatus). Por ello no es descabellado afirmar que este tipo de trampas resulta adecuado para muestrear la herpetofauna terrestre de una zona (Vogt y Hine, 1982), ya que se evitan los sesgos inherentes al observador. Quizás el único inconveniente es que depende de la movilidad de los individuos.

En cuanto a las especies de más interés para nosotros, se puede resumir diciendo que capturamos 32 M. monspessulanus en las trampas, de ellas 29 adultas y 3 juveniles, y 6 E. scalaris (4 adultos y 2 juveniles). A ellas hay que sumar 8 culebras

bastardas (5 adultos en 1988 y 2 adultos y 1 juvenil en 1989) y 23 culebras de escalera (11 adultos y 1 juvenil en 1988 y 11 adultos en 1989) cogidas a mano en el área de estudio. De todas ellas se siguieron con emisor 21 M. monspessulanus (13 hembras y 8 machos) y 14 E. scalaris, (6 machos y 8 hembras).

Además de los individuos capturados y seguidos en e campo, se examinaron los ejemplares de la zona que se encuentran depositados en la colección de la Estación Biológica de Doñana. Estos ejemplares proporcionaron información sobre fechas de alimentación y de ovulación, fundamentalmente. Más detalles del material utilizado se darán en capítulos posteriores.

Tabla 1

Rendimiento de las trampas en cada una de las zonas, en los dos años de muestreo. Se detalla el número de capturas, y el número de individuos distintos a que corresponden.

Las abreviaturas corresponden a las siguientes especies: Pc:Pelobates cultripes; Bc:Bufo calamita; Hm:Hyla meridionalis; Plw:Pleurodeles waltl; Ae:Acanthodactylus erythrurus; Ph:Podarcis hispanica; Psa:Psammodromus algirus; Psh:Psammodromus hispanicus; Ll:Lacerta lepida; Chb:Chalcides bedriagai; Cg:Coronella girondica; Es:Elaphe scalaris; Mm:Malpolon monspessulanus; Nm:Natrix maura; Nn:Natrix natrix; Vl:Vipera latastei; Tg:Testudo graeca; Ap:Anthus pratensis; Crr:Crocidura russula; Oc:Oryctolagus cuniculus

Tabla 1

ESPECIE	ACEBUCHE	ZONA 1 (88)	ZONA 1 (89)	ZONA 2 (89)
N° cap/N° ind				
Anfibios				
Pc	8/6	-	-	2/2
Bc	19/8	1/1	-	7/7
Hm	-	1/1	-	2/2
Plw	-	-	-	1/1
Reptiles				
Saurios				
Ae	10/4	-	1/1	-
Ph	39/11	-	-	-
Psa	7/2	13/9	26/21	6/5
Psh	-	3/3	4/4	1/1
LI	1/1	-	1/1	-
Chb	-	1/1	1/1	-
Ofidios				
Cg	1/1	1/1	1/1	-
Es	1/1	2/2	-	3/3
Mm	3/3	9/7	5/4	15/14
Nm	-	3/2	6/6	-
Nn	-	-	4/4	-
VI	1/1	-	-	-
Quelonios				
Tg	-	-	1/1	-
Aves				
Ap	-	-	-	1/1
Mamíferos				
Crr	-	1/1	4/4	1/1
Oc	-	-	-	3/3
TOTALES:	90/47	35/28	54/48	42/40

Tabla 2

Lugar/año	H' N total Capturas	H' Individuos distintos	Efectividad
Acebuche	1.64	0.17	1.53
Z.I /88	0.18	1.92	0.32
Z.I /89	1.74	1.85	0.25
Z.II/89	1.98	2.01	0.20

Tabla 2: Valores del índice de diversidad de Shannon (H') calculados en cada estación de trampeo. Se ha calculado tanto para el total de capturas como teniendo en cuenta solo las capturas de individuos distintos, sin considerar las recapturas. También se da un índice de efectividad, medido como n° capturas/día.

La denominación de las zonas de trampeo es: Acebuche= Zona del Acebuche (Abril-Junio, 1988); Z.I/88=Zona I (Junio-Noviembre 1988); Z.I/89= Zona I (Marzo-Noviembre 1989); Z.II/89= Zona II (Marzo-Noviembre, 1989).

Tabla 3

Lugar/año	Anfi	Quel	Lacer	Ofid	Insect	Lagom	Aves
Aceb/88	30.0	-	63.3	6.7	-	-	-
Z.I /88	5.7	-	48.6	42.9	2.9	-	-
Z.I /89	-	1.9	61.1	29.6	7.4	-	-
Z.II/89	28.6	-	16.7	42.9	2.4	7.1	2.4

Tabla 3: Se representa el porcentaje de capturas que corresponden a cada uno de los grupos capturados por estación de muestreo y temporada.

Aceb: Acebuche; Z.I:Zona I; Z.II:Zona II;

Anfi: Anfibios; Quel:Quelonios; Lacer:Lacértidos; Ofid:Ofidios; Insect:Insectívoros; Lagom:Lagomorfos; Aves:Aves.

PATRONES DE ACTIVIDAD

INTRODUCCION

En los animales endotermos se identifica habitualmente actividad con movimiento y se entiende como un concepto opuesto al de descanso. Sin embargo, hablar de actividad en ectotermos es algo más complicado. Considerando que los animales ectotermos no tienen siempre la opción de estar activos o inactivos, sino que dependen de la climatología, se hace necesaria una referencia a las condiciones externas, en especial la temperatura, que al condicionar la temperatura interna limitan la posibilidad de efectuar movimientos o llevar a cabo procesos metabólicos complejos (Heatwole, 1976; Gibbons y Semlitsch, 1987). En ectotermos es conveniente, entonces, diferenciar entre los períodos de inactividad que se detectan como estados de torpor, asociados a temperaturas corporales (T_c) bajas (hibernación, descanso diario, etc.) (Jacob y Painter, 1980; Gibbons y Semlitsch, 1987) y los restantes, en los que el animal se muestra inactivo pese a darse todas las condiciones precisas para que pudiera desarrollar actividad.

Dentro de los límites de temperatura corporal que permiten la actividad, se pueden distinguir estados diferentes, como son los movimientos, el asoleamiento y el descanso (Burger y Zappalorti, 1989).

Muchas de las actividades que realiza un reptil están encaminadas a adecuar su temperatura interna al nivel que necesita para poder realizar otras, existiendo estudios muy concretos en los que se precisan los umbrales de T_c (mínima y máxima) para cada tipo de actividad (ver por ejemplo, Huey et al., 1989). Tales temperaturas límites no han sido determinadas, ni fisiológica ni comportamentalmente, en las dos especies objeto de nuestro estudio. Sin embargo, a partir de observaciones de los individuos seguidos con emisor hemos podido estimar unas temperaturas mínimas y máximas para cada tipo de comportamiento, en la zona y durante el tiempo que abarcó nuestro estudio (ver capítulo de termorregulación). Contando con tal información, nuestros objetivos en este capítulo son:

1- Determinar para ambas especies objeto de estudio el período anual de inactividad obligada o torpor invernal debido a temperaturas ambientales desfavorables.

2- Durante el periodo anual favorable para la actividad, determinar la pauta de torpor diario por bajas temperaturas ambientales.

3- Con los individuos potencialmente activos, estimar el reparto diario de actividades y su evolución a lo largo de los meses.

MATERIAL Y METODOS

Contamos con información procedente de individuos adultos de las dos especies seguidos mediante radio-emisores. El número de ejemplares marcados, así como el número de localizaciones por meses, puede verse en las tablas 4 y 5. A partir de tales observaciones, hemos podido determinar los rangos de T_c de ambas especies (ver capítulo de termorregulación).

Tabla 4

Mes	hembras			machos		
	n	n local	(% local)	n	n local	(% local)
Abril	1	3	(1.6)	1	2	(3.1)
Mayo	3	26	(14.2)	3	34	(52.3)
Junio	4	25	(13.7)	4	25	(38.4)
Julio	4	30	(16.4)	1	4	(6.2)
Agosto	1	21	(11.5)			
Sept	1	8	(4.4)			
Octubre	1	67	(36.6)			
Nov-Dic	1	3	(1.6)			
Total	16	183	100	9	65	100

Tabla 4: Número de ejemplares de M. monspessulanus seguido con emisores cada mes, y número de localizaciones conseguido de cada uno de ellos. Entre paréntesis se indica qué porcentaje de localizaciones, del total de cada sexo, corresponde a cada mes.

Tabla 5

Mes	hembras			machos		
	n	n local	(% local)	n	n local	(% local)
Marzo	1	46	(50)			
Abril	1	9	(9.7)	1	29	(45.3)
Mayo	1	3	(3.3)	1	18	(28.1)
Junio	2	7	(7.6)	3	6	(9.4)
Julio	3	27	(29.4)	1	11	(17.2)
Total	8	92	100	6	64	100

Tabla 5: Número de ejemplares de E. scalaris seguido con emisores cada mes, y número de localizaciones conseguido de cada uno de ellos. Entre paréntesis se indica qué porcentaje de localizaciones, del total de cada sexo, corresponde a cada mes.

Para cumplir con los objetivos de este capítulo es necesario definir en primer lugar los tipos de actividad o los distintos estados que vamos a considerar en cada individuo. Así, hemos diferenciado:

Estados de torpor: aquéllos en los que las serpientes tienen una $T_c < 21^\circ\text{C}$. Se asocian con práctica inmovilidad y permanencia en refugios. Dentro de esta categoría aparece el torpor invernal o hibernación, en los meses más fríos del año (Gregory et al. 1987), y el torpor diario, usual durante las horas más frías del día (Peterson, 1987).

Estados de potencial actividad: durante el resto del tiempo consideramos que las serpientes están potencialmente activas, pudiendo encontrarse en alguna de las cuatro situaciones básicas siguientes:

1.-**Escondidas**: denominamos así a los ejemplares que permanecen ocultos dentro de madrigueras o bajo la vegetación. Esta situación puede ser de corta duración (menos de un día), identificándose entonces con el descanso o como medida para evitar el sobrecalentamiento, o de varios días (Barbour et al., 1969; Rose, 1981; Weatherhead y Hoysak, 1989). En estos casos la T_c puede ser casi constante en torno a los 24°C (por ejemplo en los días que corresponden a estados de mudas (Fitch y Shirer, 1971; ver también capítulo de termorregulación) o variable, desde los 22 a casi los 40°C , siguiendo la variación de la temperatura del aire (T_a , en adelante).

2.-**Asoleándose**: Cuando los individuos están total o parcialmente expuestos a la radiación solar (asoleamiento en sentido estricto; Burger y Zappalorti, 1989).

3.-**Mantenimiento**: Cuando los individuos se encuentran a la sombra, medio-escondidos (visibles por el observador), generalmente con altas T_c . Este comportamiento va encaminado a evitar sobrecalentamientos (Huey et al., 1989) o puede atribuirse a descansos, etc; nosotros lo hemos llamado "actividades de mantenimiento".

4.-**En movimiento**: cuando localizamos a las culebras desplazándose de un lugar a otro.

Al estimar la proporción de tiempo dedicada a cada tipo de actividad, no consideramos tiempo real, sino frecuencia de aparición de cada una de las categorías en nuestros muestreos. La unidad de muestreo fueron las localizaciones puntuales de

menos de cinco minutos.

Además de utilizar el radio-seguimiento, complementariamente hemos estimado las pautas circunuales de actividad a través de:

1. El índice de captura en las trampas (ver metodología general), que proporciona una estima de la movilidad de los individuos de la zona. La relación entre el índice de capturas y las condiciones de humedad y temperatura ambientales se testó mediante la correlación de rangos de Spearman.

2. Como una estima orientativa, recogimos información de las observaciones casuales de serpientes en el campo, aún teniendo en cuenta que es una información sesgada debido a que el número de observadores fluctúa con los meses y las horas.

3. Consultamos también, como estima de la frecuencia de aparición mensual de individuos, las fechas de captura de los ejemplares de la zona que se encuentran depositados en la colección de la Estación Biológica de Doñana, C.S.I.C.

Como resumen de este apartado podemos señalar que: la época de inactividad anual se estimó mediante el registro de la aparición de individuos (en las trampas, en los avistamientos, en las capturas a mano, y con los ejemplares de la colección de la EBD) durante todos los meses del año; la inactividad diaria (torpor diario) se estimó mediante radio-rastreo a partir de los animales localizados escondidos con T_c menor de 21°C ; el reparto temporal de actividades se obtuvo también a partir de las localizaciones de los individuos marcados con emisor.

RESULTADOS

Malpolon monspessulanus

1. Período anual de inactividad.

Tratamos de determinar, en primer lugar, en qué meses del año se encuentran serpientes potencialmente activas en la zona, y cuáles, en cambio, corresponden a períodos de hibernación o torpor.

En la tabla 6 se exponen los resultados del trampeo, las observaciones casuales y las fechas de colecta de los ejemplares de la zona, de la colección de la Estación Biológica de Doñana, distribuidos por meses.

El promedio de ejemplares capturados en las trampas fue de $\bar{x}=2.1\pm 2.9$ individuos/mes, $n=15$ meses (Abril-Octubre de 1988 y Marzo-Octubre de 1989), considerando todas las estaciones de muestreo y años. A mano se capturaron una media de 0.4 ± 0.7 individuos/mes, $n=18$ meses (Marzo-Noviembre de 1988 y Marzo-Noviembre de 1989). No se ha detectado una relación significativa entre el número de capturas mensuales de *M. monspessulanus* en las trampas y las temperaturas y/o precipitaciones medias mensuales; sí existió una relación significativa entre el número de capturas mensuales de *M. monspessulanus* en las trampas de la zona I, sólo en 1988, y el número capturas de presas potenciales (número de otros anfibios y reptiles capturados mensualmente en la trampa; ver tabla 7).

En los meses de menor frecuencia de aparición de individuos (Noviembre-Marzo) la mayoría de los ejemplares encontrados fueron de pequeño tamaño (tabla 6), indicando que la actividad generalizada de los adultos es más importante en el período Marzo-Octubre.

Ni en los ejemplares colectados ni en los analizados por Díaz Paniagua (1976) de Doñana, aparecen restos de comida desde finales de Octubre hasta mediados de Marzo.

Tabla 6

Mes	Ind. coleccion	Observ.	Trampeo	Total	%
Enero	0	0	-	0	0
Febrero	1 (675)	1	-	2	1.1
Marzo	2 (1, de 560)	10	1	13	7.1
Abril	3	3	2	8	4.4
Mayo	24	20	7	51	28
Junio	23	24	12	59	32.4
Julio	9	10	2	21	11.5
Agosto	7	2	1	10	5.5
Septi	3	3	3	9	4.9
Octubre	3	2	1(875)	6	3.3
Noviem	1 (750)	1	0	2	1.1
Diciem	1 (1000)	0	-	1	0.5
Totales	77	76	29	182	

Tabla 6. Distribución mensual del número de ejemplares de M. monspessulanus del área de estudio que están en la colección de la Estación Biológica de Doñana, observados casualmente y trampeados para este trabajo; Entre paréntesis se indica el tamaño, LCC en mm, de los ejemplares de los meses con menor abundancia.

Tabla 7

Zona I/88	TA	PP	Otras capturas
<u>M. m</u> r	0.43	0.38	0.71
P	n.s	n.s	0.04
n	8	8	8

Zona I/89	TA	PP	Otras capturas
<u>M. m</u> r	0.14	0.11	0.22
P	n.s	n.s	n.s
n	9	9	9

Zona II/89	TA	PP	Otras capturas
<u>M. m</u> r	0.22	0.49	0.22
P	n.s	n.s	n.s
n	9	9	9

Tabla 7: Resultados del análisis de correlación de rangos de Spearman (r), entre el número de individuos de M. monspessulanus capturados en las trampas y la temperatura mensual media del aire (TA), la precipitación mensual total (PP), y el número de otros anfibios y reptiles capturados en el mismo período de tiempo. n=número de meses considerados (Marzo-Noviembre). Este último mes no completo

Las primeras mudas, consideradas como primeros signos de actividad generalizada (Aleksuk y Gregory, 1974; Andrén, 1986) aparecen en el campo a finales de Marzo (obs pers.). No se han observado individuos en Enero, que es el mes más frío, con 10.5°C de temperatura ambiental media. El único animal radio-marcado que se siguió durante estos meses fue una hembra (Lcc 875) capturada en Noviembre, mientras se asoleaba, que permaneció desde el 18 de Noviembre hasta al menos el 11 de Diciembre (fecha de nuestra última visita antes de febrero) enterrada profundamente entre las raíces de un Halimium, con Tc entre 14.3 y 19°C. A mediados de Febrero ya había dejado el refugio.

Todo ello nos lleva a pensar que al menos en los animales más grandes se da un período de hibernación más o menos rigurosa, que ocuparía los meses de Diciembre y Enero y parte de otros meses próximos, como Noviembre, Febrero, e incluso los primeros días de Marzo. En estos meses la actividad, cuando existe, es esporádica. Desde mediados de Noviembre a mediados de Marzo, las observaciones de individuos en el campo son muy escasas, correspondiendo en su mayoría a individuos jóvenes, que toman el sol en los días buenos, pero que aparentemente no comen ni mudan.

1.2 Períodos anuales de máxima actividad

La actividad anual es claramente unimodal, presentando un máximo en los meses de Mayo y Junio, que suman entre los dos el 59.9% de las observaciones de Culebras Bastardas. Julio, uno de los meses más cálidos y secos del año (25.1°C de temperatura media y 0 mm de precipitación), es el tercer mes en importancia de observaciones (11.5%). La frecuencia de apariciones va decreciendo en los meses anteriores y posteriores, para llegar a los mínimos ya señalados del período invernal (ver tabla 6 y figura 7).

2. **Período diario de inactividad**

Aún durante la época favorable del año las serpientes no siempre están activas, sino que aparecen diariamente períodos de inactividad con bajas temperaturas corporales, asociados al descanso (Rose, 1981; López Jurado, 1987; Peterson, 1987; Huey y cols, 1989). En la tabla 8 se detalla el porcentaje de serpientes inactivas (con

Tc < 21°C) en cada una de las horas del día en los distintos meses. Esta tabla muestra que el mayor porcentaje de animales inactivos y torpes (Tc < 21°C) corresponde a las primeras horas de la mañana en todos los meses. Esta situación reflejaría el descanso nocturno, siendo Julio el mes en que menos desciende la Tc durante la noche. En Mayo y en Octubre se detectaron individuos que permanecían inactivos durante casi toda la jornada, tanto de día como de noche.

También en la tabla 8 se ha representado el número de localizaciones en que los individuos poseían Tc mayor que 21°C y menor de 24°C. Estas situaciones, como veremos en el siguiente apartado, representan estados de inactividad "relativa".

Hay que señalar que durante la noche la mayor parte del tiempo permanecían inactivas. Aunque no hicimos seguimientos nocturnos regulares, en 62 ocasiones, desde Abril a Octubre, localizamos culebras bastardas radiomarcadas tanto en la noche de un día determinado como al amanecer del día siguiente. Tan sólo en 3 de estas ocasiones (menos del 5% del total) la culebra rastreada se había movido de sitio durante el periodo nocturno. Ello ocurrió una vez a principios de Mayo, y dos a finales de Junio.

Frecuencia anual de aparición de *M.monspessulanus*

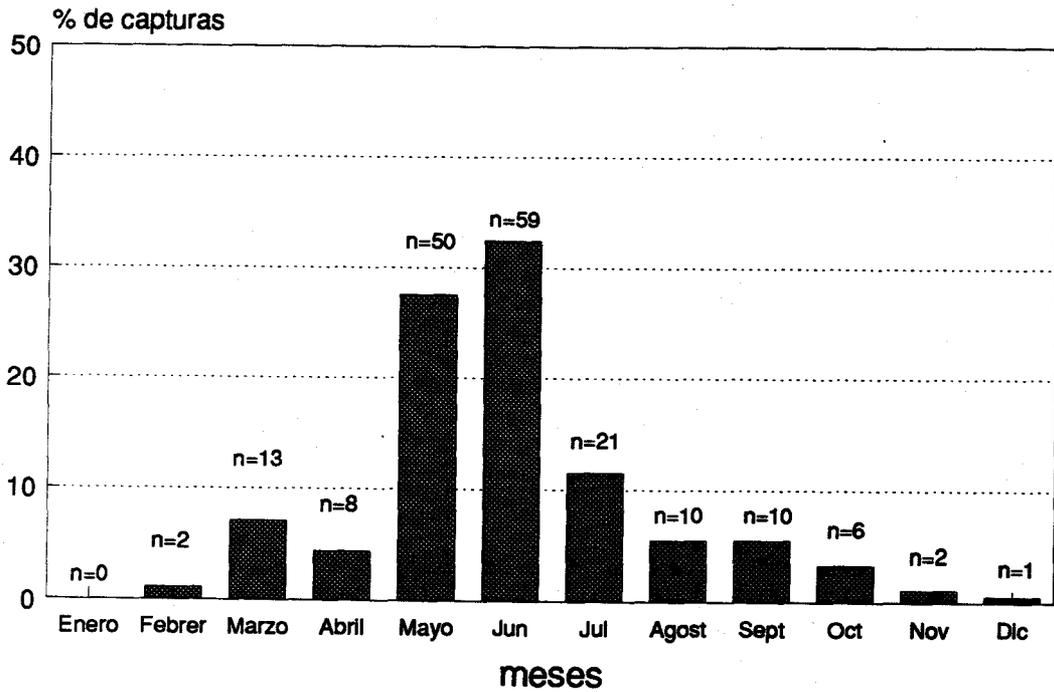


Figura 7

Representación gráfica de la frecuencia anual de aparición de individuos de *M. monspessulanus* en el área de estudio. Se han tenido en cuenta tanto las observaciones casuales, como las capturas en las trampas y los individuos de la zona que se encuentran en la colección de la EBD. Eje x= meses; Eje y=porcentaje ejemplares capturados + ejemplares de la colección; n=número absoluto de individuos.

Tabla 8

HORA	MAYO	JUNIO	JULIO	AGOSTO	OCTUBRE
antes 7	-	4;100%	1;33.3%	1;100%	-
	-	-	(2;66.7%)	-	-
7-8	3;100%	1;50%	-	1;25%	-
	-	(2;100%)	-	(3;75%)	-
8-9	6;54.5%	2;25%	-	-	7;63.6%
	-	-	-	-	(11;100%)
9-10	-	-	-	-	2;28.6%
	-	-	-	-	(7;57.1%)
10-11	-	-	-	-	2;25%
	-	-	-	-	-
11-12	-	-	-	-	1.14.3%
	-	-	-	-	(7;28.6%)
12-13	-	-	-	-	-
	-	-	-	-	(1;16.7%)
13-14	1;16.7%	-	-	-	-
	-	-	-	-	-
14-15	-	-	-	-	-
	-	-	-	-	-
15-16	1;33.3%	-	-	-	-
	-	-	-	-	-
16-17	-	-	-	-	-
	-	-	-	-	(1;20%)
17-18	-	-	-	-	-
	(1;33.3%)	-	-	-	(2;28.6%)
18-19	-	-	-	-	-
	(3;75%)	-	-	-	-
19-20	-	-	-	-	-
Totales:	18.3%	14%	2.9%	9.5%	17.9%
	(6.7%)	(4%)	(5.9%)	(14.3%)	(43.7%)

Tabla 8: Número de veces que encontramos individuos de *M. monspessulanus* con $T_c \leq 21^\circ\text{C}$ (T_c mínima a la que se observó actividad). Al lado aparece el porcentaje que representa ese número sobre el total de localizaciones disponibles de esa categoría (mes y hora). Debajo, y entre paréntesis, se indican los números y porcentajes de individuos con menos de 24°C (T_c mínima a la que se observó movimiento). Cuando no se indica (-) significa que para esa categoría no tenemos datos de bajas T_c . Los totales expresan el porcentaje que esas localizaciones representan sobre todas las localizaciones del mes.

Tabla 9

Mes/Act(%)	Asol	Manten	Mov	Esc	todos
Mayo	3 (6.1)	7 (14.3)	7 (14.3)	32 (65.3)	49
Junio	4 (9.3)	1 (2.3)	9 (20.9)	29 (67.4)	43
Julio	3 (9.4)	1 (3.1)	13 (40.6)	15 (46.9)	32
Agosto	2 (10.5)	-	3 (15.8)	14 (73.7)	19
Septi	-	-	-	7 (100)	7
Oct	3 (5.5)	1 (1.8)	3 (5.5)	48 (87.3)	55
Total	15	10	35	145	205

Tabla 9: Número de localizaciones mensuales de M. monspessulanus, dedicadas a cada tipo de actividad. Al lado se expresa, entre paréntesis, el porcentaje que supone sobre el total de las localizaciones del mes. Asol=asoleamiento, Manten=mantenimiento, Mov=movimiento, Esc=escondidas.

3. Reparto temporal de actividades

Teniendo en cuenta solamente los individuos que presentaron T_c superiores a 21°C , hemos clasificado las observaciones según los tipos definidos arriba (ver métodos), esto es: escondidas, cuando las encontramos quietas y profundamente ocultas, asoleándose, en actividades de mantenimiento y moviéndose. Los resultados se pueden ver en la tabla 9.

Como vemos, aún dentro del rango de T_c óptimas, en casi todos los meses más del 50% de las veces que localizamos a las culebras las encontramos escondidas, siendo Julio el mes con menor porcentaje (46.9%) y Octubre el que lo presenta más elevado (87.3%). Por otro lado, como vemos en la tabla 8, entre los animales escondidos hay que diferenciar tres grupos: los de $T_c < 21^\circ\text{C}$, que tratábamos en el apartado anterior, y se clasifican como inactivos (y no se han considerado en la tabla 9); aquéllos con T_c entre 21 y 24°C , que, en principio, parece ser el límite inferior en que se efectúan movimientos (ver cap. de termorregulación); corresponderían a estados de enfriamiento o de calentamiento después o antes de la actividad normal. En la tabla 8 se observa también que estas situaciones (que aparecen entre paréntesis debajo de las localizaciones de $T_c \leq 21^\circ\text{C}$) aparecieron a últimas horas de la tarde durante Marzo, y a primeras horas de la mañana en Junio, Julio y Agosto. Ya en Octubre aparecen durante todo el día, constituyendo más de la mitad de las localizaciones de culebras escondidas; y por último (tabla 8), los que poseyendo T_c suficiente para desarrollar cualquier tipo de actividad, optan por permanecer escondidos.

La segunda actividad en importancia es el movimiento que supone un 17% del total de las localizaciones y que es mayor en Junio y Julio y mínimo en Octubre.

El porcentaje de localizaciones de asoleamientos y de actividades de mantenimiento fueron muy similares en todos los meses, oscilando entre el 5-10% en el primer caso y entre el 2-4% en el segundo, aunque en el mes de Mayo se dió un espectacular 14% de localizaciones de mantenimiento, que corresponden en su mayoría a mecanismos para evitar un sobrecalentamiento (Peterson, 1987; Huey y cols, 1989).

En cuanto a la distribución horaria de los tipos de actividad, representada en la figura 8, va variando con los meses. Durante el mes de Mayo, asoleamientos y movimientos ocupan prácticamente todas las horas de luz. En Junio faltan datos de las

primeras horas de la tarde, mientras que en el resto del día el asoleamiento se produce temprano por la mañana, y los movimientos ocurren prácticamente en todas las horas.

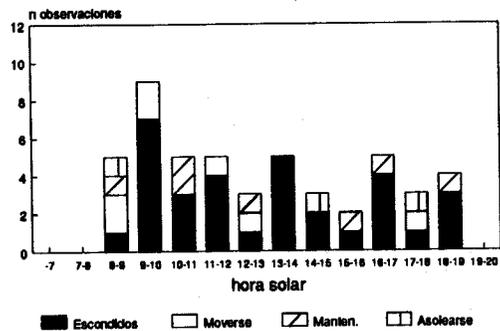
A partir de Julio, las culebras pasan las horas calurosas del mediodía escondidas y la actividad se torna bimodal, ocupando las primeras horas de la mañana y las últimas de la tarde. Continúan ocurriendo los asoleamientos por la mañana y los movimientos durante el resto del día. En Agosto se detectó poca actividad: algunos movimientos por la mañana y asoleamientos a última hora de la tarde, permaneciendo las culebras escondidas durante la mayor parte del tiempo. En Septiembre obtuvimos solamente 7 localizaciones de una serpiente que permanecía escondida, por lo que no se ha incluido en la figura.

Por último, durante el mes de Octubre las actividades que requieren T_c más altas se desplazan a las horas del mediodía, pasando las culebras bastardas el resto de la jornada escondidas bajo la vegetación.

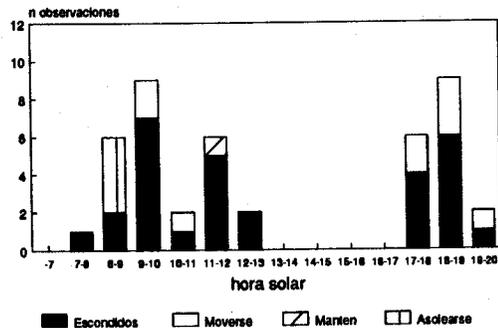
Figura 8

Frecuencia horaria, por meses, de cada tipo de actividad en las localizaciones de individuos de M. monspessulanus seguidos radio-telemétricamente. El seguimiento abarca el período Mayo Octubre de 1988 y 1989.

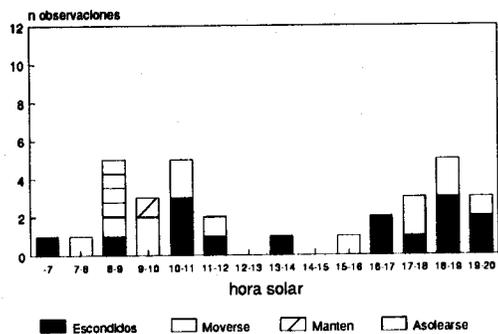
Mayo



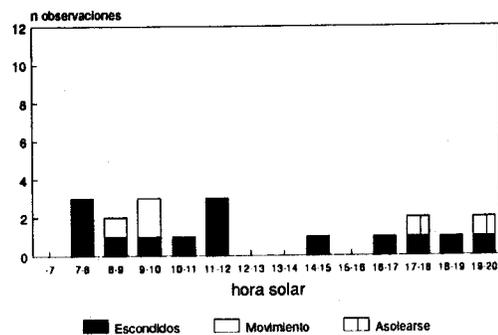
Junio



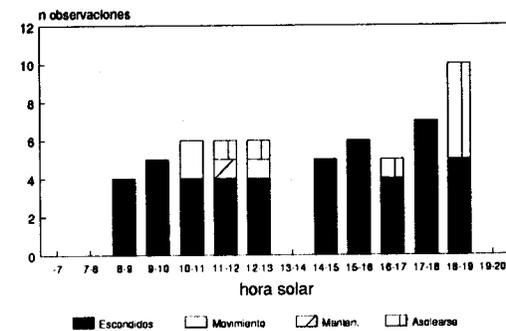
Julio



Agosto



Octubre



Elaphe scalaris

1. Período anual de inactividad

Como en la especie anterior, nos servimos de los resultados del trapeo, las observaciones casuales y las fechas de captura de los ejemplares de la zona depositados en la colección de la EBD para determinar los meses del año en que las Culebras de Escalera son generalmente activas y aquéllos en los que permanecen inactivas. Los resultados obtenidos se detallan en la tabla 10.

Hemos de señalar que, como ya veíamos en los resultados de los trapeos (capítulo de metodología general), esta especie, por alguna razón desconocida, no caía frecuentemente en las trampas, aunque no era raro encontrarla por las zonas de trapeo.

El índice medio de capturas en las trampas fue de 0.5 ± 0.6 individuos/mes, considerando todas las estaciones de muestreo y años ($n=15$ meses ver arriba en M. monspessulanus). El mismo índice de las capturas a mano es algo mayor, 1.3 ± 1.4 individuos/mes, ($n=18$ meses).

En primer lugar, cabe señalar que se observaron individuos adultos durante todo el año, siendo los meses de menor frecuencia los de más calor (Julio, Agosto y también Septiembre) y los de más frío (Diciembre, Enero y Febrero). El número de observaciones es tan bajo en verano como en invierno (figura 9).

Analizando los individuos procedentes de la colección de la E. B. de Doñana, se encuentran individuos con alimento en el tracto digestivo a partir del mes de Abril. Las primeras mudas, acontecen en la segunda quincena de Mayo (observ. personal, en Doñana).

Como ocurría con la culebra bastarda, también en este caso la actividad es claramente unimodal, apareciendo el 40% de los ejemplares durante el mes de Junio. Ello implica una marcada diferencia con respecto a los meses que le siguen en nivel de actividad (Mayo, en torno al 20%, y Abril, en torno al 10%).

Estos datos concuerdan con la información de Pleguezuelos (en prensa) y de

Cheyland y Guillaume (en prensa). Ambos autores atribuyen las salidas de Enero y Febrero a esporádicos asoleamientos y no a una actividad normal.

2. Período diario de inactividad

En la Tabla 11 detallamos, por horas, el número de veces que encontramos a los individuos inactivos y el porcentaje que representa sobre el total de localizaciones del mes. En la primera observación se ha representado en número, y porcentaje, de localizaciones de individuos con $T_c \leq 21^\circ\text{C}$, y debajo entre paréntesis aparece el número y porcentaje de localizaciones de T_c entre 21 y 24°C .

Durante Marzo y Abril el torpor nocturno dura aproximadamente desde las 19.00 h.s hasta más o menos las 9.00 h.s de la mañana siguiente, apareciendo además individuos inactivos prácticamente en todas las horas del día. En Mayo solamente registramos inactividad en las primeras horas de la mañana. En Junio todos los individuos marcados mantuvieron una $T_c > 21^\circ\text{C}$ durante las horas de control. Por último, durante el mes de Julio solo aparece algún individuo inactivo aislado. Estos últimos casos corresponden en general a culebras escondidas en madrigueras durante los días previos a una muda, momento en el que normalmente mantienen una T_c en torno a los $22\text{-}23^\circ\text{C}$, aunque en alguna ocasión las hemos localizado más frías (ver capítulo de termorregulación).

Según nuestros datos, la culebra de escalera es una especie fundamentalmente diurna. Solamente en un caso de 71 (1.41%) desde Marzo a Julio se observó desplazamiento nocturno por parte de una culebra de escalera, y solamente uno de los avistamientos de Doñana (correspondiente a un ejemplar de Lcc 900 mm) se realizó de noche, a las 21.30 h.s de un día de finales de Junio. Pese a ello, hay que recordar que se ha registrado actividad nocturna en varias ocasiones, tanto en nuestro área de estudio (Valverde, 1967) como en el Sur de Francia (Cheylan, 1986). Los desplazamientos nocturnos, según Cheylan (1986), serían característicos de la especie, ya que no se limitan a las horas siguientes al crepúsculo ni a las calurosas noches de verano. Por otro lado, no parece que sean más frecuentes en individuos jóvenes que en adultos. Tampoco Cheylan (1986) da como razón plausible el que se muevan en busca de comida si no la encontraron durante el día, aunque citando a Saint-Girons (1980) la señala como una motivación posible en los animales más jóvenes.

Frecuencia anual de aparición de *E. scalaris*

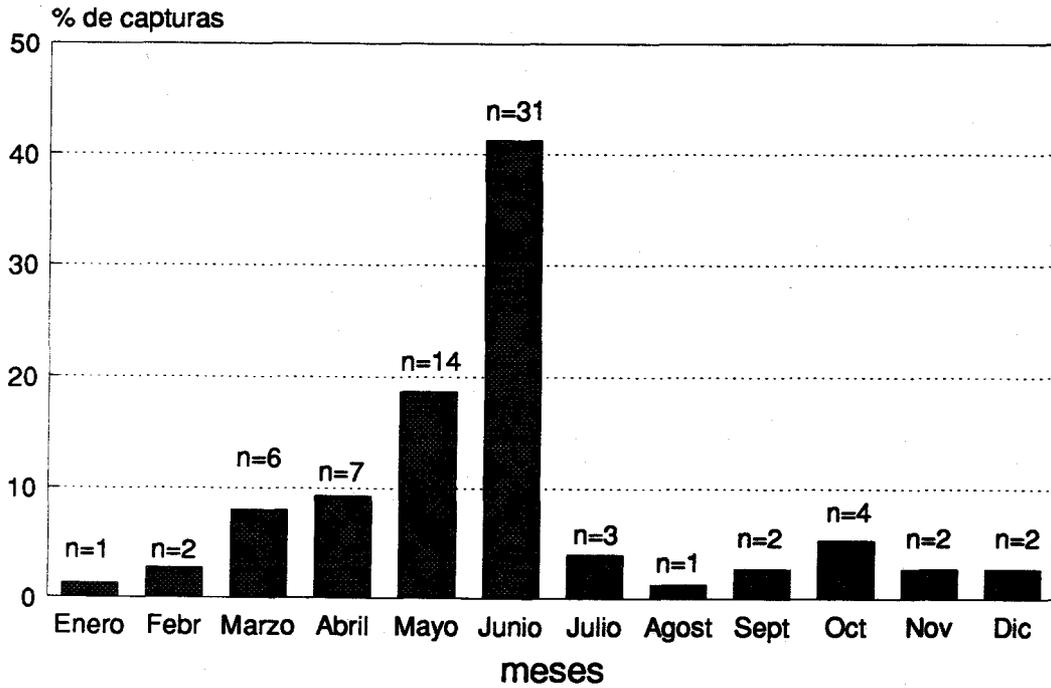


Figura 9

Representación gráfica de la frecuencia anual de aparición de individuos de *E. scalaris* en el área de estudio. Se han tenido en cuenta tanto las observaciones casuales, como las capturas en las trampas y los individuos de la zona que se encuentran en la colección de la EBD. Eje x= meses; Eje y=porcentaje ejemplares capturados + ejemplares de la colección; n=número absoluto de individuos.

Tabla 10

Mes	Ind. coleccion	Observ.	Trampeo	Total	%
Enero	1	0	-	1	1.3
Febrero	1	1	-	2	2.7
Marzo	5	1	0	6	8.0
Abril	3	3	1(310)	7	9.3
Mayo	6	8	0	14	18.7
Junio	12	17	2	31	41.3
Julio	2	0	1	3	4.0
Agosto	0	1	0	1	1.3
Septi	2	0	0	2	2.7
Octubre	1	1	2(1, de 320)	4	5.3
Noviem	1	1	0	2	2.7
Diciem	2	0	-	2	2.7
	36	33	6	75	100

Tabla 10. Distribución mensual del número de ejemplares de E. scalaris del área de estudio que están en la colección de la Estación Biológica de Doñana, observados casualmente y trampeados para este trabajo; Entre paréntesis se indica el tamaño, LCC en mm, de los ejemplares de los meses con menor abundancia.

Tabla 11

HORA	MARZO	ABRIL	MAYO	JUNIO	JULIO
7-8	-	-	-	-	-
	-	-	-	(1;100%)	(4;80%)
8-9	2;100%	4;80%	2;100%	-	1;2%
	-	-	-	(1;50%)	(2;40%)
9-10	7;70%	8;100%	3;60%	-	-
	(9;90%)	-	(4;80%)	-	(2;33.3%)
10-11	3;60%	1;50%	-	-	-
	(4;80%)	-	-	(2;66.7%)	(1;50%)
11-12	1;16.7%	2;40%	-	-	1;50%
	(3;50%)	(3;60%)	-	-	(2;100%)
12-13	1;25%	-	-	-	-
	-	-	-	-	-
13-14	-	-	-	-	-
	-	-	-	-	-
14-15	2;25%	-	-	-	-
	(4;25%)	-	-	-	-
15-16	-	3;75%	-	-	-
	(1;25%)	-	-	-	-
16-17	1;25%	-	-	-	-
	(2;25%)	(1;33%)	-	-	(1;14.3%)
17-18	1;100%	-	-	-	-
	-	(1;14.3%)	-	-	(2;100%)
18-19	1;100%	1;100	-	-	-
	-	-	-	(1;50%)	(1;50%)
19-20	-	-	-	-	-
	-	-	-	-	(1;33.3%)
Total	41.3%	50%	23.8%	0	5.7%
	(50.5%)	(13.2%)	(19%)	(38.5%)	(45.7%)

Tabla 11: Número de veces que encontramos individuos de *E. scalaris* con $T_c \leq 21^\circ\text{C}$ (T_c mínima a la que se observó actividad). Al lado aparece el porcentaje que representa ese número sobre el total de localizaciones disponibles de esa categoría (mes y hora). Debajo, y entre paréntesis, se indican los números y porcentajes de individuos con menos de 24°C (T_c mínima a la que se observó movimiento). Cuando no se indica (-) significa que para esa categoría no tenemos datos de bajas T_c . Los totales expresan el porcentaje que esas localizaciones representan sobre todas las localizaciones del mes.

3. Reparto temporal de actividades

Como en la especie anterior, hemos considerado cuatro categorías: estar escondidas, asolearse, actividades de mantenimiento y movimientos. Los resultados se muestran en la tabla 12 y en la figura 10.

Excepto en el mes de Mayo, a los individuos potencialmente activos ($T_c > 21^\circ\text{C}$) se les localizó más del 75% de las veces escondidos en todos los meses de seguimiento. La siguiente actividad más frecuente resultó ser el movimiento asociado a un 13.6% de localizaciones, mientras que los asoleamientos y actividades de mantenimiento representan un porcentaje mínimo.

Creemos que los resultados del mes de Mayo, que difieren bastante del resto, pueden estar sesgados por la influencia de un alto número de localizaciones de asoleamiento correspondientes a 7 días de digestión de uno de los machos marcados.

Los individuos escondidos aparecen en numerosas ocasiones con T_c inferiores a 24°C (ver tabla 11), lo que, como decíamos al hablar de las Culebras Bastardas, se puede interpretar como correspondiente a situaciones de pre o post actividad.

La distribución horaria de cada tipo de actividad (figura 10), no parece variar mucho a lo largo de los meses. En líneas generales, asoleamientos y movimientos son más frecuentes por la mañana que por la tarde, mientras que durante las horas centrales del día las culebras de escalera suelen permanecer escondidas.

En el mes de Marzo, las localizaciones de individuos escondidos se distribuyen a lo largo de todo el día (tabla 11) y muchas de ellas están asociadas a T_c inferiores a 24°C , lo que sugiere que las culebras no llegan a conseguir en todo el día la T_c necesaria para moverse y mantener una actividad completa.

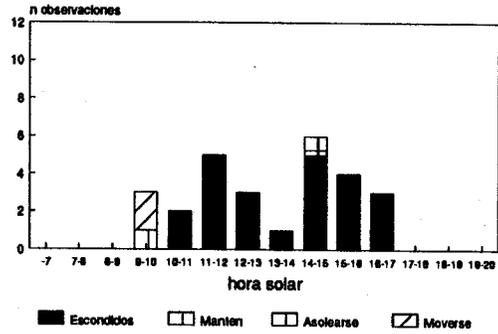
En Abril baja el porcentaje de localizaciones de individuos escondidos, y sobre todo baja el número de localizaciones de $T_c < 24^\circ\text{C}$. En Mayo solo aparecen individuos con bajas T_c antes de las 10.00 h.s, indicando que las culebras van alcanzando, cada vez más rápidamente, un nivel óptimo de temperatura y por ende de actividad. Por último, durante Junio y Julio prácticamente no encontramos culebras con menos de 21°C , y sólo algunas de las escondidas, a primera y última hora del día, o

durante todas las horas cuando atravesaban una fase de muda, presentaron $T_c < 24^\circ\text{C}$ (ver capítulo de termorregulación).

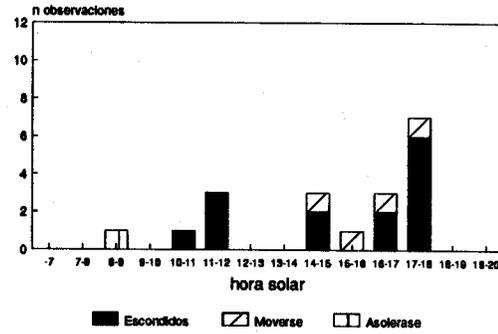
Figura 10

Frecuencia horaria, por meses, de cada tipo de actividad en las localizaciones de individuos de E. scalaris, seguidos radio-teleméricamente. El seguimiento abarca el período Mayo Octubre de 1988 y 1989.

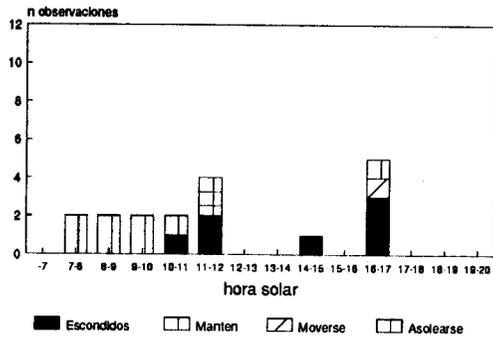
Marzo



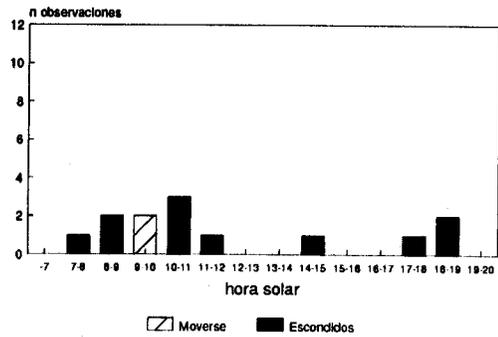
Abril



Mayo



Junio



Julio

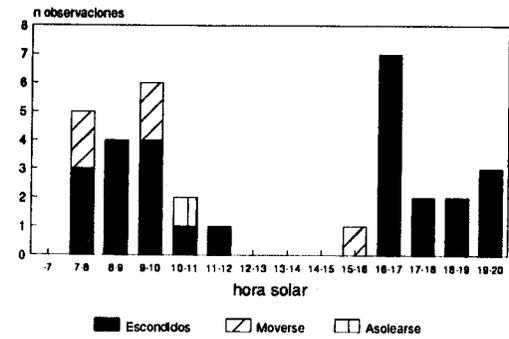


Tabla 12

Mes/Act(%)	Asol	Manten	Mov	Esc	todos
Marzo	1 (3.7)	1 (3.7)	3 (11.1)	22 (81.5)	27
Abril	1 (5)	0	4 (20)	15 (75)	20
Mayo	8 (50)	2 (12.5)	1 (6.25)	5 (31.3)	16
Junio	0	0	2 (15.4)	11 (84.6)	13
Julio	1 (3)	0	5 (15.2)	27 (81.8)	33
Totales	11	3	15	80	109

Tabla 12: Número de localizaciones mensuales de E. scalaris, dedicadas a cada tipo de actividad. Al lado se expresa, entre paréntesis, el porcentaje que supone sobre el total de las localizaciones del mes. Asol=asoleamiento, Manten=mantenimiento, Mov=movimiento, Esc=escondidas

COMPARACION Y DISCUSION DE LOS RESULTADOS

Aunque no parecen existir tendencias filogenéticas que determinen los ciclos de actividad de los vertebrados ectotermos, muy influenciados por el ámbito geográfico, cada especie posee unos patrones característicos, tanto de actividad anual como circadiana, que suele mantener más o menos constantes dentro de su área de distribución (Gibbons y Semlitsch, 1987).

Nuestro estudio es una aportación al conocimiento de tales ciclos en dos especies de colúbridos terrestres que tienen una distribución prácticamente mediterránea. En este apartado comparamos los resultados obtenidos con ambas especies y discutimos brevemente su significado biológico.

1 Actividad anual

Ambas especies presentan un ciclo anual de actividad, con un corto período de hibernación que ocupa los dos meses más fríos, y un máximo de actividad en primavera-principios de verano. También en ambas existe un período de escasa actividad a finales de verano, antes del nacimiento de los juveniles. Este tipo de patrón es característico de especies de serpientes ovíparas de las zonas templadas (Dalrymple y cols, 1991). Entre las especies de culebras de áreas templadas se ha prestado especial atención al fenómeno de la hibernación, tanto en sus aspectos relacionados con la termorregulación (ver capítulo correspondiente; también, Lillywhite, 1987) como con el comportamiento. En zonas como Doñana, donde la estacionalidad térmica no es demasiado marcada, al menos en términos relativos, el período de torpor invernal, aunque existe (probablemente como parte del ciclo endógeno de las especies; Naulleau, 1975), no está bien definido y tiene límites difusos. Ello implica el que no aparezcan las manifestaciones comportamentales conspicuas que preceden y siguen a la hibernación en otras especies que viven en climas más fríos (i.e migraciones pre y post hibernación, agregaciones para evitar el congelamiento o para facilitar los apareamientos de la siguiente estación, etc; ver revisión en Gregory et al., 1987).

En las dos especies registramos actividad esporádica en los días más soleados

del invierno. Como dijimos en el apartado de resultados, algunos autores (Cheylan y Guillaume, en prensa; Pleguezuelos, en prensa) no consideran tales apariciones como auténtica actividad, puesto que los animales suelen limitarse a asolearse; pensamos que para dilucidar las razones que impulsan a las culebras a exponerse al sol en invierno haría falta un estudio más preciso de las temperaturas corporales de los individuos en esos días. Una de las razones esgrimidas para este tipo de exposiciones, al menos en vipéridos, es la posibilidad de que sirvan para acelerar el ciclo gonadal (Andrén, 1986). Sin embargo, ello no parece necesario en un lugar como Doñana, donde la estación favorable es muy larga. No obstante, es una posibilidad a tener en cuenta en el caso de M. monspessulanus, cuya maduración de espermátidas ocurre en primavera (Cheylan et al., 1981).

Además de la pausa invernal, se observa en ambas especies un receso estival que no creemos pueda considerarse como una verdadera diapausa en el sentido de Valverde (1967), sino simplemente como un mecanismo para evitar sobrecalentamientos. Así lo sugiere el hecho de que en este tiempo no cesan las mudas (obs. pers) ni creemos que se reduzca considerablemente la frecuencia de alimentación (datos de la colección de la E.B.D.).

Uno de los principales problemas que plantea el hecho de que el período anual de actividad sea tan largo como en el caso de las especies objeto de estudio es que se puede dar una situación de stress en los períodos en que los animales son activos y los recursos alimenticios escasos. Esta situación es extrema en las regiones de clima subtropical (Dalrymple et al., 1991). Se ha propuesto que los vertebrados ectotermos pueden salvar la situación bajando el límite superior de la T_c a la que son activos (Spotila y Standora, 1985) y distribuyendo mejor las actividades en el tiempo. De esta forma aparecerían las hipotermias voluntarias diarias (Reichenbach y Dalrymple, 1986).

No creemos que una situación extrema de este tipo ocurra en Doñana, aunque habría que determinar con precisión los rangos de T_c para cada tipo de actividad, tanto en nuestra zona de estudio como en otros lugares con estacionalidad más marcada. Una reducción del límite superior de T_c interna podría provocar el receso estival, si bien el único indicio de ello podría ser la hipotermia diaria que por otra parte no creemos que sea voluntaria, sino dependiente del descenso de la temperatura ambiental (Andrews y Kenney, 1990), como veremos más adelante.

2 Actividad diaria

Ambas especies presentan actividad durante las horas de luz y son prácticamente inactivas, coincidiendo con un descenso térmico, durante la noche. Este patrón se mantiene, a grandes rasgos, en todos los meses de la estación favorable. La duración del período nocturno de inactividad forzosa, por bajas temperaturas ambientales, es mayor en los meses más fríos y menor en los más cálidos, llegando casi a desaparecer en Julio. Esto se interpreta como un ajuste a la temperatura ambiental de las horas de potencial actividad. Aunque de hecho, las evidencias de actividad nocturna, aún en verano son muy escasas en las dos especies, como veíamos.

Este tipo de comportamiento es normal en las especies ectotérmicas de las zonas templadas (Huey et al., 1989). A pesar de ello, ninguna de las dos especies estudiadas llega a desplazar totalmente su actividad a las horas que siguen a la puesta del sol en los meses de más calor, como ocurre en otras muchas especies (ver revisión en Gibbons y Semlitsch, 1987).

Además de las razones térmicas que acabamos de mencionar, otras dos motivaciones suelen inducir a los movimientos nocturnos de animales fundamentalmente diurnos: evitar a los predadores y buscar alimento (Cheylan, 1986; Gibbons y Semlitsch, 1987).

En cuanto a evitar predadores, los adultos de estas dos grandes culebras no tienen en la zona más amenaza que las grandes rapaces y los meloncillos (Valverde, 1967), y durante el día les basta con permanecer ocultas entre el matorral para ponerse a salvo. Por lo que respecta a la alimentación, ambas parecen tener tendencia a realizar la búsqueda de presas durante el día: M. monspessulanus porque caza ya sean reptiles, fundamentalmente al acecho, ya pollos de aves en los nidos, ya crias de micromamíferos o de conejo dentro de las madrigueras (Valverde, 1967; Díaz Paniagua, 1976; Vericad y Escarré, 1976; Pleguezuelos, 1986). En cuanto a E. scalaris porque, aunque merodeadora y comedora de homeotermos (López-Jurado y Dos Santos, 1979; Honrubia et al., 1990; Vericad y Escarré, 1976; Pleguezuelos, en prensa), probablemente encuentra más fácil capturarlos en el nido o en las huras durante el día, sobre todo a aquellas de sus presas exhiben actividad nocturna.

Nuestros datos, contrariamente a los de Cheylan (1986), muestran un mayor porcentaje de actividad nocturna en las Culebras Bastardas que en las de Escalera.

3 Reparto temporal de actividades

Nuestros resultados muestran que existe un ajuste de la actividad a la variación de la temperatura ambiental (ver también cap. de termorregulación), en el sentido de que durante la primavera, a principios de verano, y en otoño, las actividades locomotoras y de asoleamiento ocupan las horas centrales del día, mientras que en pleno verano se desplazan hacia las primeras horas de la mañana y las últimas de la tarde. Este desplazamiento temporal del horario de actividad es más acusado en M. monspessulanus que en E. scalaris.

Es habitual entre los ectotermos, y en cazadores no merodeadores (Mushinsky, 1987), pasar escondidos hasta un 50% del tiempo de potencial actividad (Huey et al., 1989). De nuestros datos se desprende que ambas especies pasan, en general algo más tiempo escondidas (70.7% de las localizaciones de M. monspessulanus y 73.4% de las localizaciones de E. scalaris). En ambas especies la siguiente actividad en importancia es el movimiento (17.1% de las localizaciones de M. monspessulanus y 13.7% de las localizaciones de E. scalaris), algo por debajo del 20% que se suele estimar en otros colúbridos (Burger y Zappalorti, 1989). Las localizaciones de individuos tomando el sol o en actividades de mantenimiento son bastante escasas en las dos especies (entre el 7-10% de asoleamiento directo y entre 3-5% de permanencia en la sombra) Ambos porcentajes son algo más bajos de lo observado en otras especies de colúbridos (Burger y Zappalorti, (1989).

Si asumimos que las localizaciones reflejan la actividad de los individuos, estos resultados indicarían que no existen diferencias significativas en el tiempo que dedican a cada actividad las dos especies que estudiamos. Ambas parecen pasar más tiempo escondidas, en detrimento de actividades de asoleamiento-mantenimiento. Sin embargo, probablemente muchas de las localizaciones "escondidas", sobre todo las acompañadas de mayor T_c y las de animales bajo la vegetación, no en el interior de huras, correspondan a estados de Mantenimiento. Este caso es más notable en E. scalaris (comparar tablas 8 y 11), que termorregula a T_c más bajas (ver cap. de termorregulación).

Como señalan Gregory et al. (1987), la realización de movimientos implica un gasto de energía, y por lo tanto no es una tarea que se realice sin un motivo justificado, máxime si el organismo que la lleva a cabo es un ectotermo que necesita tomar energía calorífica del sol para mantener su metabolismo a niveles de óptimo

rendimiento.

Uno de los motivos para realizar movimientos es sin duda la búsqueda de alimento; otros son la búsqueda de refugios y todos aquellos relacionados con actividades sociales, como encontrar una pareja en época de reproducción, la defensa de territorios, las migraciones, etc.. (Rose, 1981) Todas estas causas están también presentes, con mayor o menor grado de intensidad, en las necesidades de las culebras que estudiamos.

Por el contrario situaciones que implican sedentarismo suelen ir acompañadas bien de mayor tiempo de asoleamiento, como preparación para las mudas, o maduración de los huevos oviductales durante la preñez, o bien de uso de refugios, por ejemplo en situaciones de tiempo desapacible, en los últimos días antes de la ecdisis (cuando tanto la visión como los reflejos están debilitados), o en estados de torpor por exceso de peso, como los días que suceden a una comida abundante o los últimos días de gravidez.

El conjunto de estas situaciones hace que las serpientes no se muevan a diario, sino que presenten bucles de días de movimiento con otros de práctica inactividad (Rose, 1981; Gibbons y Semlitsch, 1987;) (ver capítulo de movimientos).

Como hemos visto, en julio se registra un incremento de los movimientos de la culebra bastarda. Estimamos que ello es en parte debido a la selección de los lugares de puesta por parte de las hembras grávidas (ver cap. de reproducción). El incremento menor observado en junio podría atribuirse a la búsqueda de pareja, aunque no se han observado individuos en esta situación. Por el contrario, en el caso de la culebra de escalera no se han detectado cambios mensuales en la frecuencia de aparición de localizaciones en movimiento, probablemente debido a su condición de cazador activo durante todo el tiempo, y también porque durante la época de la ovoposición (Julio) seguimos a varios individuos que mudaban, pero no a hembras grávidas.

ACTIVIDADES DE TERMORREGULACION

INTRODUCCION

La característica forma alargada de los ofidios plantea problemas fisiológicos fundamentales (Huey, 1982) que requieren soluciones especiales. Por ejemplo, la gran relación Superficie/Volumen exige una gran especialización para mantener la temperatura corporal. Como los otros reptiles, los ofidios son ectotérmicos y precisan fuentes externas de energía para elevar su temperatura corporal hasta los niveles que requieren las distintas actividades. Las serpientes poseen también mecanismos fisiológicos para aumentar su temperatura corporal (Bartholomew, 1982; Harlow y Grigg, 1984), pero la endotermia continua no es factible por la rápida pérdida de calor resultante del citado índice Superficie/Volumen y la conductancia térmica de los animales activos, o al menos no enrollados apretadamente sobre sí mismos (Lillywhite, 1987).

La regulación de la temperatura en reptiles no es, lógicamente, un fin en sí mismo, sino que se trata de un proceso fisiológico y comportamental con alto valor de supervivencia, porque afecta directamente a características ecológicas, fisiológicas y reproductoras.

Desde la década de los 60, y a partir sobre todo de trabajos con Saurios tropicales y/o nocturnos (ver Huey, 1982), se descubrió que no todos los reptiles termorregulaban con igual precisión, sino que, junto a algunos que podían considerarse termorreguladores activos con márgenes estrechos de temperaturas corporales preferidas para cada tipo de actividad (Heatwhole, 1976), existían otros termoconformistas, con termorregulación imprecisa y "euritermos", que pueden incrementar las horas de actividad potencial aún a costa de prescindir de las presumibles ventajas fisiológicas de una termorregulación más precisa. Sin embargo, una mayor precisión termorreguladora supone un ahorro de tiempo y energía (Huey, 1982).

No conocemos ningún trabajo publicado hasta el momento acerca de las temperaturas preferidas o la capacidad termorreguladora de las dos especies objeto de



nuestro estudio. Así pues, conocidos estos antecedentes, nuestros objetivos en lo que respecta a este capítulo fueron:

1-Determinar el rango de temperaturas corporales que exhibían las dos especies, así como los ritmos de variación mensuales y circadianos.

2-Relacionar las temperaturas corporales con cada tipo de actividad observada, entendiendo por tipos de actividad las que señalábamos en el capítulo correspondiente: permanecer escondidas, asolearse y moverse, fundamentalmente.

3-Analizar la capacidad termorreguladora de ambas especies, comparando sus temperaturas corporales con las del sustrato y el ambiente.

MATERIAL Y METODOS

1.- Metodología de análisis

A lo largo de este capítulo analizaremos la relación entre la temperatura corporal (T_c) y las del suelo (T_s) y el aire (T_a) en las dos especies objeto de estudio.

La capacidad termorreguladora se determina mediante la relación entre la temperatura del cuerpo de un animal y la del ambiente en que se encuentra (estimada a partir de la del aire o del suelo) (Huey, 1982). Así, los animales homeotermos, con gran capacidad termorreguladora, mantienen valores de la pendiente de regresión próximos a cero (su temperatura corporal permanece aproximadamente constante pese a los cambios de la temperatura ambiental), mientras que los animales poiquilotermos, con capacidad de termorregulación limitada, mantienen valores de la pendiente próximos a uno (su temperatura corporal varía acompañando a la ambiental).

Este planteamiento general ha permitido hipotetizar a algunos autores (ej. Huey, 1982) que en el caso concreto de los reptiles (donde a priori cabe esperar pendientes próximas a uno), un ajuste extremo en este sentido (pendientes iguales a uno) denotaría termoconformidad, mientras que un desajuste, aún cuando fuera limitado, supondría cierta capacidad termorreguladora.

Por otra parte, van Damme et al. (1987), trabajando con *L. viridis*, demostraron que otro indicador de la capacidad termorreguladora de un reptil puede ser el valor de la intersección de la recta de regresión con el eje de ordenadas, pudiendo darse el caso de individuos que aún conservando una pendiente próxima a 1 puedan mantener la temperatura de su cuerpo significativamente por encima de la temperatura ambiental (lo que indicaría también termorregulación activa).

Sin embargo, en aquellos climas donde las variaciones de temperatura ambiental son destacadas, diaria o estacionalmente, a lo largo del período de actividad de los reptiles, la hipótesis más razonable es que los buenos termorreguladores tenderán a mantener su temperatura corporal más caliente que la del entorno cuando ésta es fría, y más fría cuando ésta es demasiado caliente. Para testar esta hipótesis con nuestras culebras, hemos analizado la regresión de la diferencia $T_c - T_a(s)$ como variable

dependiente respecto a $T_a(s)$ como variable independiente. En este caso la hipótesis nula (la especie es completamente termoconformista) supondría que $T_c = T_a(s)$, por tanto la diferencia sería constantemente igual a cero y la pendiente de la regresión también. De cumplirse la afirmación de van Damme et al. (1987), ya mencionada, $T_c - T_a(s)$ sería constante y la pendiente de la regresión, de nuevo, sería igual a cero.

En ambos casos, una pendiente de regresión negativa indicaría la capacidad termorreguladora de la especie, independientemente del valor de intersección de la recta.

2.- Material utilizado

Malpolon monspessulanus

Contamos con 21 Culebras Bastardas marcadas con radio-emisores que han dado información de su T_c . De ellas, 13 eran hembras y 8 machos. En total obtuvimos 246 registros de T_c , de los cuales 181 corresponden a hembras y 64 a machos. Los tiempos de seguimiento van desde Abril a Octubre en 1988, y desde Marzo a Agosto en 1989. Hubo además una hembra que se siguió desde mediados de Noviembre del 88 hasta Febrero de 1989, pero sus localizaciones no fueron continuas.

La distribución de los registros obtenidos a lo largo de los meses se muestra en la Tabla 13.

Elaphe scalaris

Hemos utilizado 156 registros de T_c correspondientes a 14 culebras de escalera y repartidos entre los meses de Marzo y Septiembre de los dos años de estudio. Del total de observaciones, 88 corresponden a hembras y 68 a machos. Las observaciones se reparten por meses como se muestra en la Tabla 14

Tabla 13

Mes	<u>M. monspessulanus</u>			
	Hembras		Machos	
	N	(%)	N	(%)
Abril	4	(2.21)	1	(1.56)
Mayo	28	(15.47)	32	(50)
Junio	22	(12.15)	28	(43.75)
Julio	31	(17.13)	3	(4.69)
Agosto	21	(11.60)	-	
Septi	8	(4.42)	-	
Octubre	67	(37.02)	-	
Total	181		64	

Tabla 13: Distribución por meses de las localizaciones de Tc de M. monspessulanus.

N=número de localizaciones de cada sexo en cada mes. (%)=Porcentaje que representa del total.

Tabla 14

	<u>E. scalaris</u>			
	Hembras		Machos	
	N	(%)	N	(%)
Marzo	46	(52.27)	-	
Abril	9	(10.24)	29	(42.65)
Mayo	2	(2.27)	19	(27.93)
Junio	7	(7.95)	6	(8.82)
Julio	24	(27.27)	11	(16.18)
Agosto	-		-	
Septi	-		-	
Octubre	-		3	(4.41)
Total	88		68	

Tabla 14: Distribución por meses de las localizaciones de Tc de E. scalaris. N=número de localizaciones de cada sexo en cada mes. (%)=Porcentaje que representa del total.

RESULTADOS

Malpolon monspessulanus

1. Rango de temperaturas corporales

En la Tabla 15 hemos detallado los valores medios, la desviación típica y el rango, en °C, de las temperaturas corporales de todos los adultos radio rastreados de culebra bastarda.

Las Tc medias de machos y hembras fueron significativamente distintas ($t=2.1$, $P=0.03$). Las temperaturas extremas mínima y máxima rondaron en ambos sexos los 14°C y los 40°C, respectivamente.

Como dijimos, las temperaturas ambientales (Ta y Ts) fueron tomadas en el mismo tiempo y lugar en que se medía la Tc del animal. Sus valores también pueden verse en la Tabla 15. No hubo diferencias significativas entre las medias de la Ta y la Ts ($t=0.25$, $P>0.05$).

2. Variación mensual de la temperatura corporal

En la tabla 16 se detalla la variación mensual de las medias de las Tc de ambos sexos. La variación de las Tc medias mensuales es significativa, en general (ANOVA, $F=6.29$, $P<0.001$, $g.l=243$) y en las hembras (ANOVA, $F=11.69$, $P<0.001$, $g.l=179$). Estas variaciones se describen con un poco más de detalle a continuación.

Tenemos datos de seguimientos desde principios de Mayo hasta la primera quincena de Octubre. La Tc media mensual va subiendo desde la primavera hasta el verano, para decaer más tarde. Los valores mínimos se dan en Octubre, Septiembre y

Mayo y los máximos en Junio y Julio.

Comparando por meses, la diferencia de la Tc media global es significativa entre Mayo y Junio ($t=3.3$, $P<0.001$). A partir de entonces (Julio-Agosto- Septiembre) las medias de los meses no registran diferencias significativas entre sí. En Septiembre tenemos muy pocos datos. La Tc media es 3°C inferior a la del mes de Agosto y prácticamente igual a la que se observó en el único ejemplar (una hembra) seguido durante la primera quincena del mes de Octubre.

Separando por sexos, las hembras de Junio mantuvieron una Tc media superior a la de las hembras del resto de los meses. La diferencia es significativa en todas las comparaciones ($t=3.7$ $P<0.001$, con las hembras de Mayo y $t=4.1$, $P<0.001$, con las hembras de Julio). Estas altas temperaturas corporales de junio se atribuyen al estado de gravidez (ver capítulo de reproducción; también Shine, 1980; Madsen 1984).

En lo que se refiere a los machos, la mayoría fueron capturados y rastreados en Mayo y Junio (tabla 13). Se observa que los seguidos en Mayo mostraron Tc significativamente más bajas que los de Junio ($t=2.4$, $P=0.01$). En Julio obtuvimos tres localizaciones, con una Tc media de 28.2°C , similar a la del mes anterior.

Por meses, se detectaron diferencias significativas entre las Tc medias de los dos sexos en Mayo ($t=3.5$, $P<0.001$) y en Junio ($t=3.4$, $P<0.001$). Siempre las hembras mostraron Tc superiores (aproximadamente 4°C) a las de los machos.

Durante los primeros 12 días del mes de Octubre se marcó y siguió con emisor una hembra, que permaneció quieta y escondida la mayor parte del tiempo. Su Tc media no fue significativamente distinta a la registrada en Septiembre, ni a la que presentaban los individuos de Mayo, pero si resultó inferior a la de las serpientes de Agosto ($t=2.8$, $P=0.005$).

Tabla 15

	n	media	d.tipica	rango
hembras	181	29.1	5.47	14.3-39.5 (25.2)
machos	64	27.3	6.88	14-40 (26)
Ta	250	26.7	4.28	11.4-38.7 (27.3)
Ts	242	26.6	4.86	16.5-39.5 (23)

Tabla 15 : Temperaturas (en °C) corporales medias de todas las M. monspessulanus seguidas con emisor. Se han separado las Temperaturas de machos y hembras. También aparecen los valores a las correspondientes temperaturas medias del aire (Ta) y del suelo (Ts), tomadas a la vez que las temperaturas de los individuos. n=número de localizaciones.

Tabla 16

MES	sexo	Tc °C (x ±d.t)	todos	t	P entre sexos
Mayo	hembras	30.8± 4.5(n=26)	27.8±5.9(n=58)	3.5	***
	machos	25.3±6.8(n=32)			
Junio	hembras	35.1±3 (n=20)	31.9±5.5(n=48)	3.4	***
	machos	29.6±6.7(n=28)			
Julio	hembras	30.8±4.1(n=31)	30.5±4.1(n=34)		n.s
	machos	28.2±3.6(n=3)			
Agosto	hembras		29.8±5.3(n=21)		
Septiembre	hembras		26.5±3.1(n=8)		
Octubre	hembras		26.3±4.9(n=67)		
<hr/>					
Total:		Tc Mayo < Tc Junio--Tc Julio--Tc Agosto--Tc Sept--Tc Oct			
		t=3.3 ***			
Hembras:		Tc Mayo < Tc Junio > Tc Julio--Tc Agosto--Tc Sept--Tc Oct			
		t=3.7 *** t=4.1 ***			
Machos:		Tc Mayo < Tc Junio--Tc Julio			
		t=2.4 **			

Tabla 16: Variación mensual de las Tc medias de machos y hembras de *M.monspessulanus*. n=n² de observaciones. Las diferencias se testaron mediante t de Student. * = P<0.05; ** = P<0.01; *** =P<0.001.

3. Relación de la temperatura corporal con la actividad

Es interesante relacionar las temperaturas corporales de los animales con la actividad que realizaban en cada momento. Considerando las Tc medias, cabe señalar que, en general, solamente existen diferencias significativas entre las Tc medias de las serpientes localizadas escondidas ($x=28.0 \pm 6.1$, $n=180$) y asoleándose ($x=31.4 \pm 4.8$, $n=16$; $t=2.1$, $P=0.03$).

Las culebras localizadas tomando el sol presentaron temperaturas entre los 28.5 y los 36.7°C en Mayo-Agosto, y entre 22 y 35°C en el mes de Octubre. En realidad, suponemos que, especialmente durante Mayo-Agosto, empiezan a tomar el sol con temperaturas más bajas, pero deben hacerlo tan escondidas que no fuimos capaces de detectarlas; seguramente en varias de las ocasiones en las que las consideramos como "en mantenimiento" o escondidas, estaban en realidad en situaciones de asoleamiento.

Las Tc de asoleamiento más altas corresponden de nuevo a hembras grávidas en los días previos a la ovoposición (ver capítulo de reproducción).

En cuanto a las serpientes localizadas en movimiento, exhibieron Tc desde 24 hasta 38.7°C ($x=29.9 \pm 3.7$, $n=38$). Este resultado sugiere la existencia de un umbral mínimo para comenzar la realización de movimientos (Heatwhole, 1976).

Las observaciones que clasificamos como escondidas correspondieron a un amplio rango de temperaturas corporales, puesto que hubo serpientes con Tc=14°C y otras con Tc=38.7°C. En este caso, el rango abarca desde animales lógicamente inactivos (14°C), hasta otros con temperatura suficiente como para realizar cualquier tipo de actividad.

Cuando se localiza a una serpiente escondida puede ser que se encuentre en refugios subterráneos (madrigueras de conejo o huras de micromamífero). En estos casos suelen mantener una Tc casi constante (entre 20-22°C), tan solo uno o dos grados por encima de la temperatura en el interior de la hura (que se sitúa entre 17-22°C). Además, no están activas, aunque tienen la Tc suficiente para salir fuera. Otras veces están escondidas entre la vegetación, ocultas a la vista de los predadores, y, simplemente, no se están moviendo, pero su Tc varía a lo largo del día, puesto que el refugio no está tan aislado térmicamente como los anteriores (así, el sol que se filtra por el follaje, el suelo arenoso que se calienta muy rápidamente, o el aire, van

calentando progresivamente al animal, no directamente expuesto al sol; de igual forma, pierde Tc por la noche)

Las hembras seguidas durante el mes de Junio fueron las que mostraron una Tc media más alta en todas sus actividades y a lo largo de todo el período de muestreo. Como decíamos arriba, se trata de un mecanismo comportamental propio de las hembras grávidas, que se da también en otras especies de reptiles ovíparos (Shine, 1980; Madsen, 1984).

4. Variación diaria de la temperatura corporal

En el apéndice 1 se detallan las Tc de los distintos individuos a lo largo del día, por meses y actividades. En la figura 11 hemos representado las variaciones circadianas de las temperaturas corporales y de las temperaturas ambientales.

En la tabla 17 hemos resumido las temperaturas corporales medias extremas (máximas y mínimas) de las serpientes en cada mes de seguimiento señalando el intervalo horario en el que dieron. También hemos calculado las tasas medias de subida (desde primeras horas de la mañana hasta llegar a una Tc de 30°C) y de bajada de la Tc (desde Tc=30°C hasta el mínimo registrado a última hora de la tarde). Estas tasas se expresan en °C/hora.

A continuación expondremos los principales resultados mes a mes.

MAYO

Los enfriamientos nocturnos son aquí más acusados que en el resto del año (14°C es la Tc mínima registrada antes de las 8 h.s) y las subidas de la Tc por la mañana las más rápidas. Las Tc máximas se alcanzan entre las 11 y las 12.00 h.s. Existe una especie de meseta térmica o zona estable, en las horas centrales del día, en torno a los 30°C, para empezar a descender también rápidamente a partir de las 18.00 h.s.

Prácticamente desde las 9.00 h.s las Tc se separan de las T ambientales, manteniéndose aproximadamente 5°C por encima de ellas en promedio durante todo el día.

Los asoleamientos (o la permanencia entre sol/sombra, incluida en "actividades de mantenimiento") se dan durante todo el día, mientras que los movimientos son más frecuentes por la mañana. Incluso antes de las 9. h.s. se llegan a observar individuos en movimiento (con más de 25°C de Tc).

Tabla 17

	MAYO	JUNIO	JULIO	AGOSTO	OCTUBRE
Tc mín	15.7±1.5	19±2.2	21.8±1.9	19.5	20.5±1.6
(h.s)	antes 8	antes 7	antes 7	antes 7	antes 9
n	3	4	3	1	11
Tc máx	33.8±1.3	37.5±3.5	36	35	33.6±2.9
(h.s)	(10-11h)	(10-11h)	(13-14h)	(16-17h)	(14-15h)
n	5	2	1	1	5
Tasa subida hasta Tc=30°C	7.1	5.6	4.2	4.3	2.9
(h.s)	(9-10h)	(8-9h)	(8-9h)	(8-9h)	(11-12)
Tasa bajada desde Tc=30°C	3.2	-	-	2.7	1
(h.s)	(17-19h)			(19-20h)	(17-19h)

Tabla 17: Temperaturas medias (máximas y mínimas) de M. monspessulanus, registradas a lo largo de los meses de seguimiento. Debajo, entre paréntesis se indica el intervalo horario a que corresponden. También aparecen las tasas medias de subida, desde el mínimo hasta llegar a una Tc de 30°C; debajo entre paréntesis se indica la hora a la que suelen alcanzar los 30°C.; y de bajada desde los 30°C hasta la última Tc registrada por la noche. Las tasas de subida y bajada de la Tc se dan en °C/hora. n=número de localizaciones de cada caso. (h.s)=hora GTM.

JUNIO

Los enfriamientos nocturnos son menos acusados (la Tc mínima registrada fue 16°C, antes de las 7.00 horas) y el ascenso térmico de las primeras horas del día no llega a ser tan rápido como en el mes anterior. La Tc media de 30°C se alcanza entre las 8 y las 9.00 horas, una hora antes que en Mayo.

Las Tc máximas se alcanzan entre las 11 y las 13.00 (rozan los 37°C) y se mantienen por encima de los 33°C durante casi todo el día. A partir de las 19.00 horas se estabilizan alrededor de los 30°C.

A partir de las 9.00 h.s las Tc son en promedio 6-7°C superiores a las temperaturas ambientales. Después de las 17.00, la Ts (que ha subido durante el día) es similar a la Tc (que comienza a bajar). Los movimientos y los asoleamientos se dan por la mañana, hasta el mediodía.

JULIO

Durante este mes, el descenso térmico nocturno es menor que en los meses anteriores (la Tc mínima registrada antes de las 7.00 fue de 20.5°C). La Tc media de 30°C se alcanza también en torno a las 9.00 horas, con una tasa de subida, en general, más lenta que en Junio.

Las Tc máximas se sitúan en torno a los 36°C, que se alcanzan a partir de las 14.00 horas.

Durante la mayor parte del día las Tc permanecen más o menos estables, cerca de los 33°C. Por la tarde, después de las 17.00, las Tc empiezan a bajar, situándose por debajo de las temperaturas del suelo. No obstante, ello ocurre lentamente, ya que a las 20.00 todavía se sitúan en torno a los 30°C. Durante este mes, la Tc media máxima del mediodía es ligeramente inferior a la temperatura del aire a la misma hora. En las horas centrales del día, mientras Ta empieza a bajar y Ts sube, las serpientes parecen mantener estable su Tc, al menos hasta las 17.00 horas. Los asoleamientos y movimientos se registran por la mañana, antes de las 12.00 y a partir de las 16.00 horas.

AGOSTO

Prácticamente se repite la situación del mes anterior, con bajadas nocturnas algo más acusadas que en Julio (19.5°C de T_c mínima, antes de las 7.00 horas). La tasa de subida es similar y las máximas también son semejantes. Asimismo, mantienen una especie de meseta térmica en las horas centrales del día, con T_c alrededor de los 33°C .

Como principal diferencia con los dos meses anteriores, se registra un descenso más acusado de la T_c al atardecer, situándose la T_c media de las 20.00 horas en 27.8°C .

La situación de T_c respecto a T_a y T_s es la misma que se venía repitiendo en los meses precedentes. A las 12.00 h.s. se igualan las temperaturas medias del suelo y de las serpientes.

En este mes, la actividad locomotora y de asoleamiento registrada es bastante escasa.

De los últimos días del mes de SEPTIEMBRE contamos con 6 localizaciones de una hembra que permanecía escondida, la misma que luego prolongó su seguimiento hasta los primeros días de octubre, por lo que la consideramos en el siguiente mes.

OCTUBRE

Los datos de termorregulación de este mes corresponden a una hembra rastreada intensivamente desde los últimos días de Septiembre hasta mediados de Octubre. En la figura 11 se observa que durante el período de seguimiento las temperaturas ambientales superaban los 30°C a mediodía.

La T_c mostraba descensos nocturnos moderados (20.5°C de media, antes de las 9:00 h) y las máximas diarias eran más tardías que en meses anteriores, ocurriendo entre las 14 y las 15.00 horas. Las tasas de cambio de la T_c muy lentas, tanto por la mañana como al atardecer.

Es destacable que las T_c no superan a las temperaturas ambientales hasta las 15.00 h. (período en que la T_c alcanza su máximo), presentando ambas luego tasas de descenso similares, con lo que T_c se sigue manteniendo unos 2°C por encima de T_a y T_s .

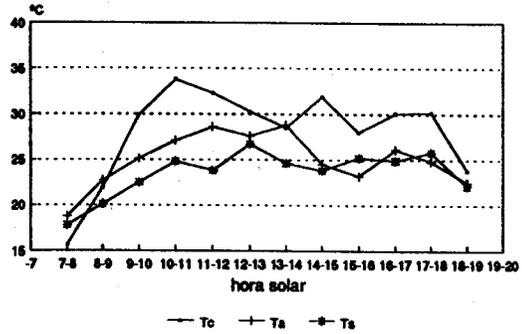
La respuesta térmica de la culebra bastarda en este mes sugiere que el animal no termorregulaba activamente, sino que presentara un calor específico más alto que el aire y el sustrato, por lo cual tardara más en calentarse y en enfriarse.

Los asoleamientos y movimientos ocurrieron principalmente entre las 10 y las 13.00 horas.

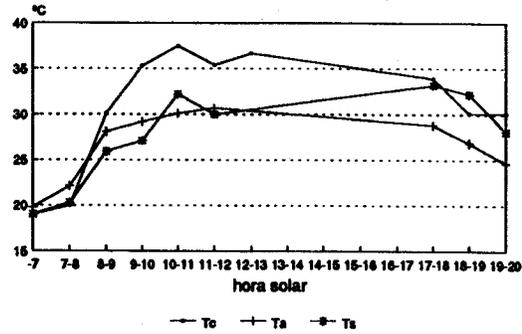
Figura 11

Representación de las Tc, Ta y Ts medias horarias de todos los individuos de M. monspessulanus seguidos con emisores internos desde Mayo a Octubre. Tc=Temperatura corporal. Ta=Temperatura del aire. Ts=Temperatura del suelo.

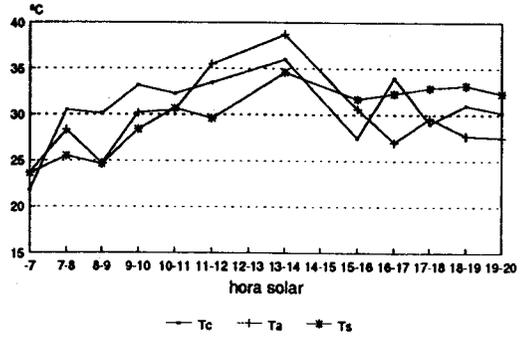
Mayo



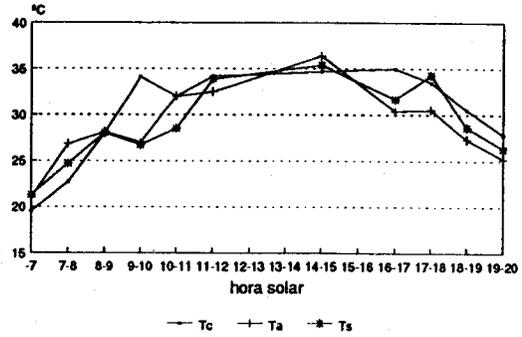
Junio



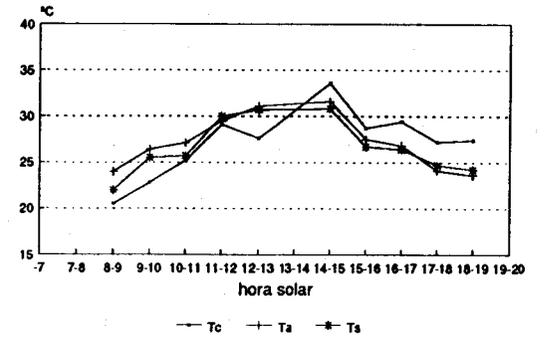
Julio



Agosto



Octubre



5. Capacidad termorreguladora

Las relaciones de la temperatura corporal de las Culebras Bastardas con las temperaturas ambientales, tanto del aire como del suelo, son muy estrechas, como cabría esperar de cualquier ectotermo (ver figuras 12 y 13).

Al establecer una regresión entre las T_c y las correspondientes T_a y T_s , tanto considerando a todos los individuos conjuntamente como analizándolo por sexos, encontramos relaciones positivas y muy significativas (ver Tabla 18).

Las T_c de las hembras tienen pendientes más alejadas de 1 que las de los machos, y coeficientes de correlación más bajos, tanto en su relación con la T_a como con la T_s .

También en la tabla 19 hemos recogido el valor del eje de ordenadas en el punto de corte de las rectas de regresión, y también en este caso las hembras presentaron valores más alejados de cero que los machos. Como dijimos, según van Damme et al. (1987) este valor, por sí mismo, ya indica una cierta capacidad de regular la T_c , en relación con la temperatura ambiental que figura en el eje de abscisas.

En los siguientes análisis de regresión -como explicábamos en métodos- figurará como variable dependiente precisamente esa diferencia $T_c - T_a(s)$ detectada en el análisis precedente, mientras que la independiente seguirá siendo la temperatura del aire o del suelo, en cada caso.

Nuestra hipótesis nula (no hay termorregulación) es que tal diferencia debe mantenerse constante o ser inexistente (lo que equivaldría a una recta de regresión de pendiente igual a 0).

Tabla 18

Relación de las Tc con la Ta

		Todos	Hembras	Machos
Tc/Ta	coef. corrl	0.58	0.52	0.69
	pendiente	0.81	0.68	1.2
	Inters. Y	6.7	10.6	-3.5
	g.l	240	177	62
	P	0.0000	0.0000	0.0000
Tc-Ta/Ta	coef. corrl	-0.16	-0.28	0.16
	pendiente	-0.19	-0.32	0.2
	g.l	240	177	62
	P	0.012	0.0001	n.s

Relación de las Tc con la Ts

		Todos	Hembras	Machos
Tc/Ts	coef. corrl	0.57	0.50	0.73
	pendiente	0.71	0.58	1.006
	Intersec Y	9.81	13.25	1.98
	g.l	234	174	59
	P	0.0000	0.0000	0.0000
Tc-Ts/Ts	coef. corrl	-0.28	-0.38	0.006
	pendiente	-0.29	-0.42	0.006
	g.l	234	174	59
	P	0.00001	0.0000	n.s

Tabla 18: Resultados del análisis de regresión

1.- Entre la temperatura del aire (Ta) o la temperatura del suelo (Ts), como variables independientes y Tc como variable dependiente.

2.-Entre la temperatura del aire (Ta) o la temperatura del suelo (Ts) como variables independientes y las diferencia (Tc-Ta) o (Tc-Ts) como variables dependientes.

Ta=temperatura aire. Ts=temperatura suelo. Tc=temperatura corporal de M. monspessulanus. De todos los individuos (Todos); solamente de los machos (machos) o sólo de las hembras (hembras).

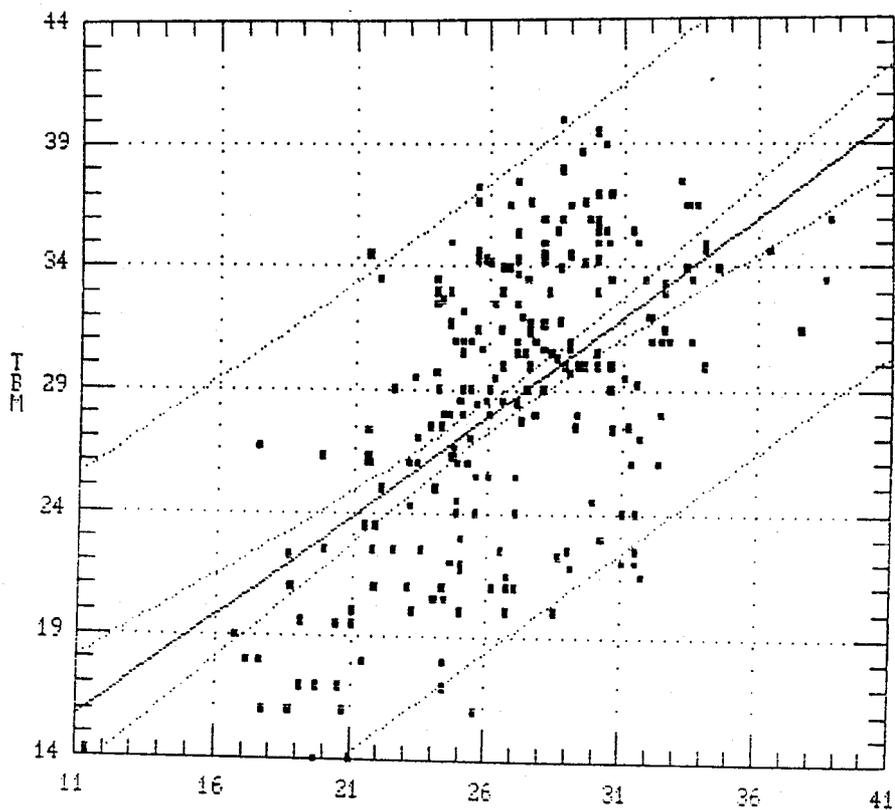


Figura 12

Recta de regresión entre la Temperatura corporal (T_c), en ordenadas, de todos los individuos de *M. monspessulanus* y la Temperatura del aire (T_a), en abcisas (medida al mismo tiempo que la T_c , a la sombra y aproximadamente a 1 m de altura sobre el suelo).

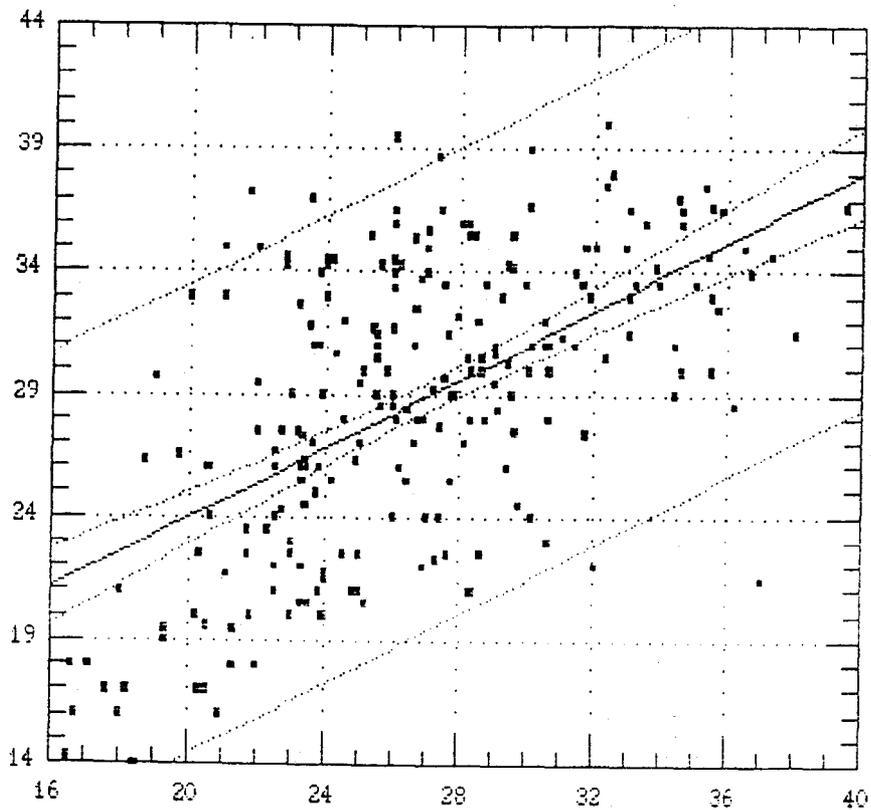


Figura 13

Recta de regresión entre la Temperatura corporal de todos los individuos de M. monspessulanus, en ordenadas y la Temperatura del suelo T_s , en abscisas (medida al mismo tiempo, a la sombra y en un lugar lo más cerca y lo más parecido al sitio dónde se encontraba el individuo).

Los resultados de las nuevas regresiones Tc-Ta(s) se detallan asimismo en la tabla 19. Se observa que las hembras se apartan significativamente de la hipótesis nula (figuras 14 y 15), mientras que los machos no (figuras 16 y 17). Asimismo, debido en parte al mayor número de hembras, cuando se analizan conjuntamente todos los individuos también se alejan significativamente de la hipótesis nula.

Así pues, los resultados muestran que, en principio, las hembras son capaces de mantener un cierto control de su Tc, al menos mientras ésta se mantiene dentro de ciertos márgenes. En otras palabras, son capaces de mantenerse más cálidas que el ambiente cuando las temperaturas ambientales son bajas y más frescas cuando hace más calor. El punto de inflexión se sitúa en torno a los 32°C y los 34°C de Ta y Ts, respectivamente. Con T ambientales más bajas, la Tc de las hembras es más alta, y con T ambientales mayores, ellas tienden a enfriarse (Figuras 14 y 15).

Las relaciones (Tc-Ta/Ta) en el caso de los machos, muestra que ellos, con respecto a la Ta, tienden a mantener una diferencia positiva favorable a Tc. Cuando las T ambientales son altas, la diferencia es prácticamente nula, y cuando las temperaturas ambientales son bajas la temperatura corporal puede situarse hasta 3° por encima. Otra tendencia que se observa en la regresión Tc-Ts/Ts, es que pueden mantener una Tc más o menos constante y casi siempre unos 2° por arriba de la Ts, con pendiente prácticamente igual a 0 (0.006). Ya habíamos visto, al analizar la relación Tc/Ts, que en este sexo el valor de la intersección era bastante bajo (1.98) y la pendiente muy cercana a 1. Todo ello mueve a pensar que los machos termorregulan peor que las hembras, de manera que su Tc responde más directamente a las variaciones de la temperatura ambiental, aunque estos resultados deben interpretarse con cautela pues podrían estar afectado por el bajo número de registros (tabla 18).

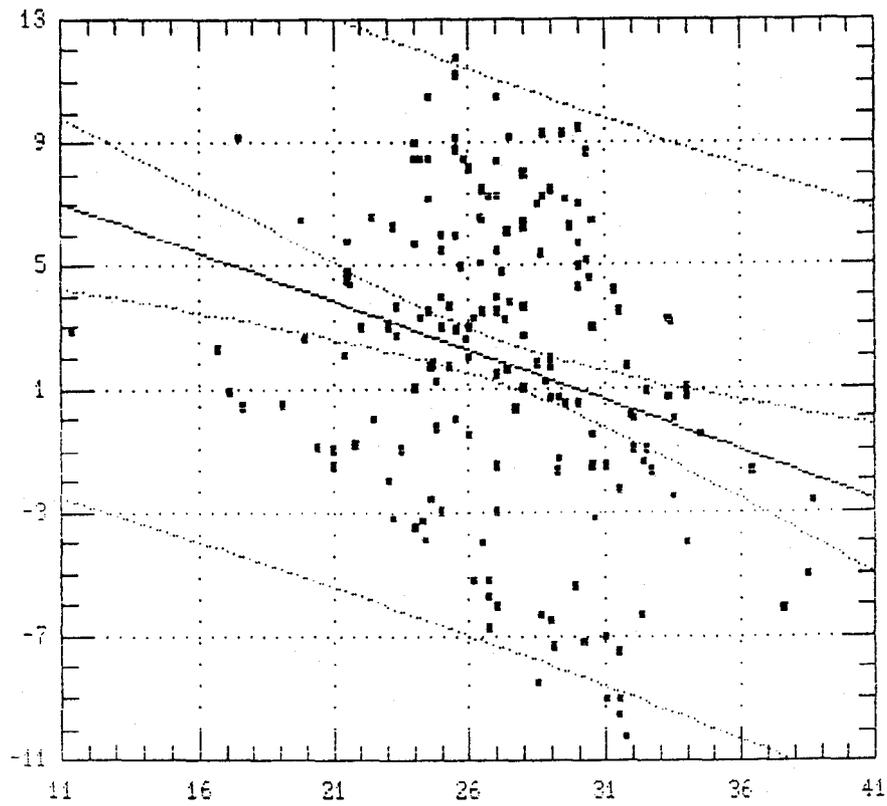


Figura 14

Recta de regresión entre la diferencia ($T_c - T_a$), como variable dependiente, en ordenadas y la T_a , en abscisas, como variable independiente, de las hembras de M. monspessulanus.

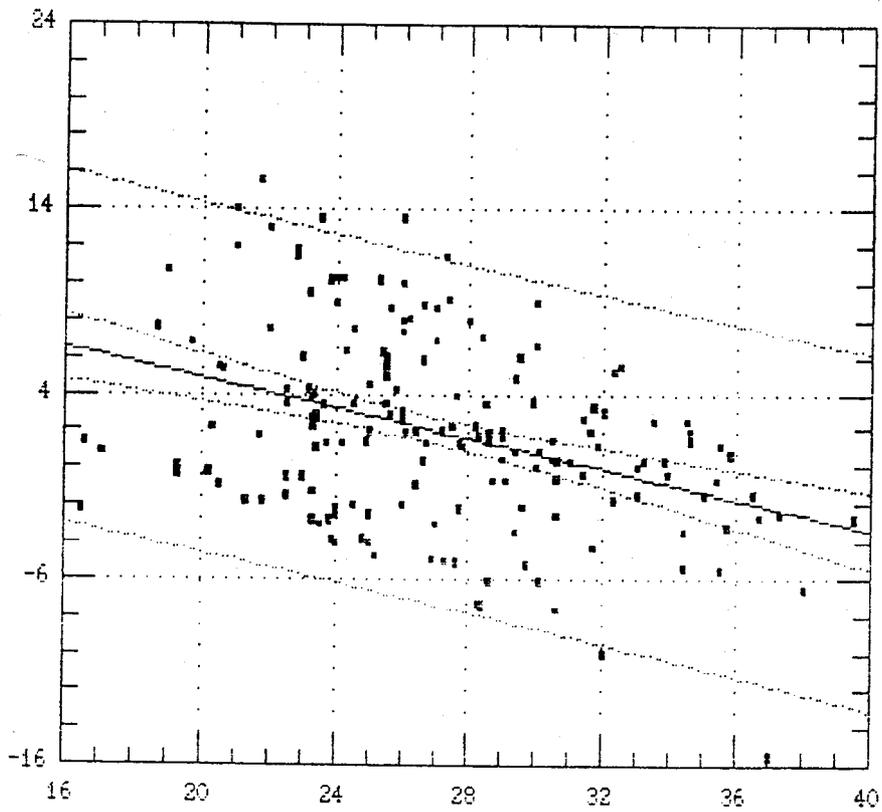


Figura 15

Recta de regresión entre la diferencia ($T_c - T_s$), en el eje de ordenadas, como variable dependiente, y la T_s , en el eje de abscisas, como variable independiente, de las hembras de M. monspessulanus.

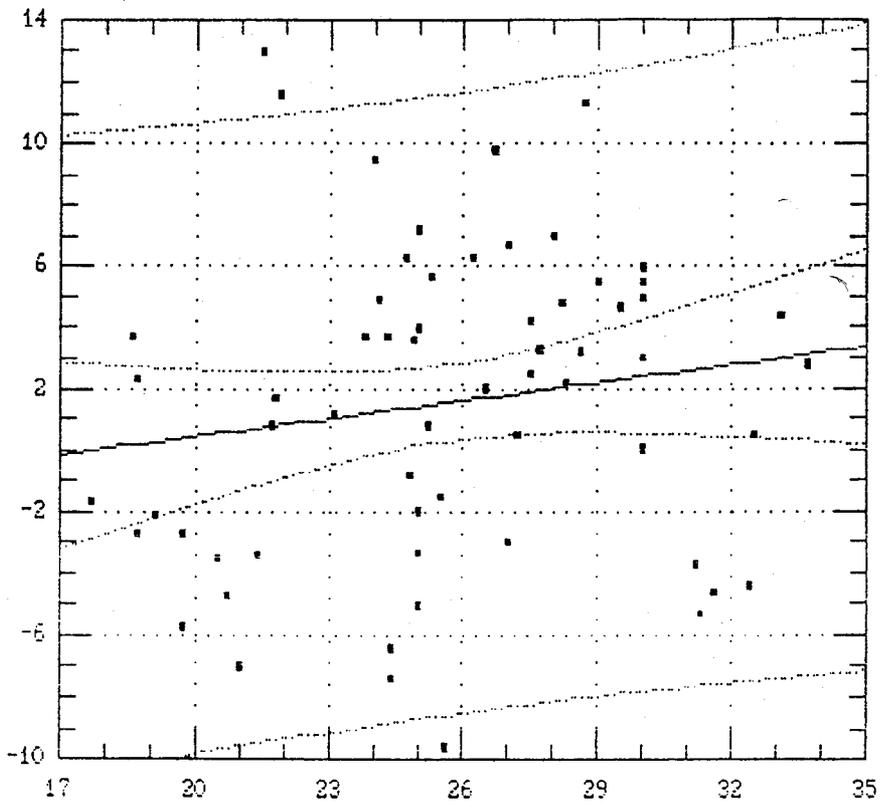


Figura 16

Recta de regresión entre la diferencia ($T_c - T_a$), en ordenadas, como variable dependiente, y la T_a , como variable independiente, en abscisas, de los machos de *M. monspessulanus*.

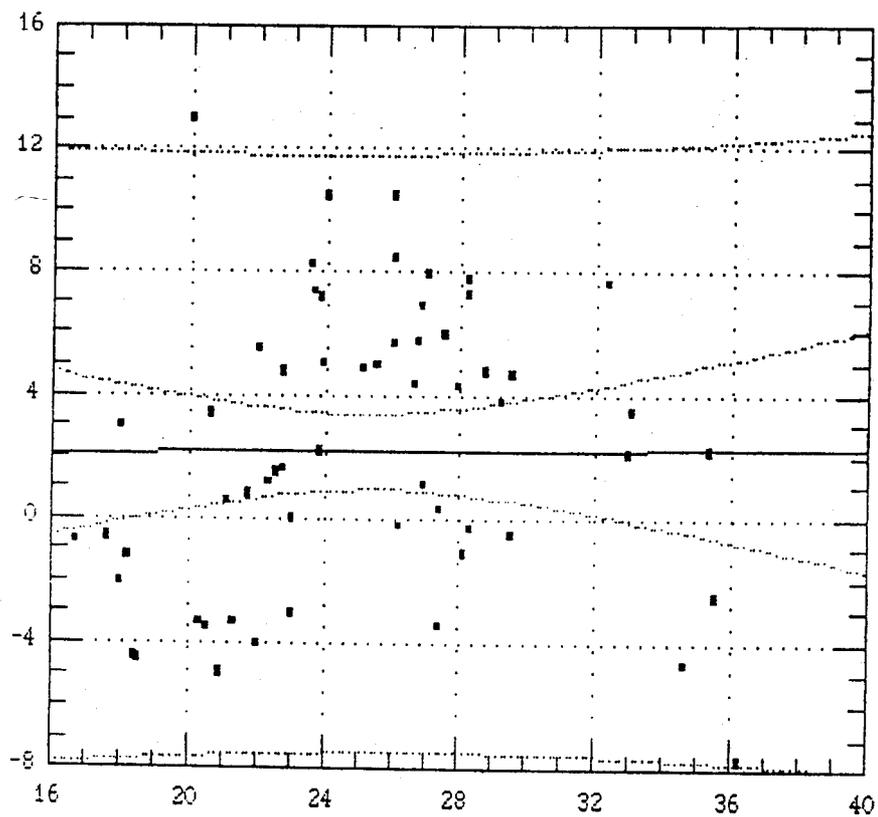


Figura 17

Recta de regresión entre la diferencia ($T_c - T_s$), en ordenadas, como variable dependiente, y la T_s , en abscisas, como variable independiente, de los machos de M. monspessulanus.

Elaphe scalaris

1. Rango de temperaturas corporales

Las temperaturas corporales medias de las culebras de escalera se detallan en la tabla 19. Como se ve, las hembras muestran una temperatura media algo inferior a la de los machos, tanto en la media como en los valores extremos, y también menor que las del aire y el suelo. Los valores de los dos sexos son significativamente distintos entre sí ($t=2.23$, $P=0.027$), aunque este resultado debe tomarse con cautela ya que está muy influido por el gran número de observaciones de una hembra seguida durante el mes de Marzo y Abril, con tiempo desapacible y temperaturas ambientales bajas. Asimismo, las temperaturas del aire y del suelo difieren significativamente entre sí ($t=2.62$, $P= 0.009$).

2. Variación mensual de la temperatura corporal

Se siguieron individuos adultos de culebras de escalera entre Marzo y Julio. Las Temperaturas corporales medias mensuales, separadas por sexos, se detallan en la Tabla 20.

La variación de las T_c medias mensuales es significativa en el total de individuos (ANOVA, $F=4.6$, $g.l=155$, $P<0.001$) y en las hembras (ANOVA, $F=6.93$, $g.l=87$, $P<0.0001$).

Los resultados se pueden resumir de la siguiente forma: Las temperaturas corporales medias de las hembras de Marzo y Abril son más bajas que en los meses siguientes. Entre las hembras, las que corresponden al mes de Junio son las que presentan la T_c media mensual más alta ($28\pm 2.8^\circ\text{C}$; ver tabla 19). La diferencia es significativa respecto a las hembras de Abril ($t=5.1$, $P<0.001$), Marzo ($t=3.4$, $P=0.001$), y Julio ($t=4.2$, $P<0.001$).

En machos, las únicas diferencias significativas entre las Tc medias de meses consecutivos se dieron entre los de Junio y Julio ($t=22.2$, $P=0.03$). En este caso, las Tc medias de Julio fueron casi 4°C superiores a las de Junio.

Dentro del mismo mes, los machos tuvieron una Tc superior a la de las hembras en Abril ($t=2.15$, $P=0.03$) y en Julio ($t=3.5$, $P=0.001$). Sin embargo, en el mes de Junio fueron las hembras las que mostraron las Tc más altas ($t=2.7$, $P=0.02$). La diferencia de Tc de Abril puede no ser tal, sino un resultado sesgado como consecuencia de la diferencia del tamaño de muestra.

Como en la especie anterior, creemos que la diferencia favorable a las hembras en el mes de Junio puede deberse al estado de gravidez. La diferencia del mes de Julio la atribuimos a que la mayoría de las hembras rastreadas atravesaron un período de muda durante su seguimiento, permaneciendo varios días escondidas.

Tabla 19

	n	media±d.típica		rango
hembras	88	22.63	4.32	10-31.5
machos	68	24.35	4.66	14.5-32.5
Ta	157	24.58	4.14	12-38.5
Ts	156	23.05	6.03	13.2-41.5

Tabla 19: Temperaturas (en °C) corporales medias de todas las E. scalaris seguidas con emisor. Se han separado las Temperaturas de machos y hembras. También aparecen los valores a las correspondientes temperaturas medias del aire (Ta) y del suelo (Ts), tomadas a la vez que las temperaturas de los individuos. n=número de localizaciones.

Tabla 20

MES	sexo	Tc °C (x±d.t)	todos	t	P
			entre sexos		
Marzo-----	hembras	22.1±4.4 (n=46)	22.1±4.4 (n=46)		
Abril-----	hembras	18.6±4.1 (n=9)	21.7±5.2 (n=38)	2.2	*
	machos	22.7±5.2 (n=29)			
Mayo-----	hembras	26.8±1.1 (n=2)	25.6±4 (n=21)		
	machos	25.5±4.2 (n=19)			
Junio-----	hembras	28±2.8 (n=7)	26.1±3.4(n=13)	2.7	*
	machos	23.8±2.7 (n=6)			
Julio-----	hembras	23.3±2.5 (n=24)	24.5±2.7(n=35)	3.9	***
	machos	27.2±3 (n=11)			
=====					
Total:	Tc Marzo--Tc Abril < Tc Mayo--Tc Junio--Tc Julio t=2.9 ***				
Hembras:	Tc Marzo < Tc Abril=== <Tc Junio > Tc Julio t=2.1 * t=5.2 *** t=4.2 ***				
Machos:	Tc Abril--Tc Mayo--Tc Junio < Tc Julio t=2.3 *				
=====					

Tabla 20: Variación mensual de las Tc medias de machos y hembras de E. scalaris. n=nº de observaciones. Las diferencias se testaron mediante t de Student. * = P<0.05; ** = P<0.01; *** = P <0.001.

3. Relación de la temperatura corporal con la actividad

Encontramos que, en general, la Tc de las culebras localizadas en movimiento ($x=27\pm 3.4$, rango 19.4-31.8, $n=16$) era más alta que la de aquellas que tomaban el sol ($x=23.6\pm 3.3$, rango 19.5-30.5, $n=12$) ($t=2.6$, $P=0.001$) o que permanecían escondidas, ($x=22.8\pm 4.6$, rango 10-32.5, $n=125$) ($t=3.5$, $P=0.0005$).

En el apéndice II se detallan las temperaturas y las actividades en intervalos de una hora. La Tc preferida para moverse es a partir de los 24°C, siendo el registro de 19.4°C, de una hembra activa de Marzo, único. No detectamos diferencias entre las temperaturas correspondientes a localizaciones de asoleamiento y culebras escondidas.

Como decíamos al referirnos a la especie anterior, algunas veces se ve a las culebras tomar el sol protegidas bajo la vegetación, pero otras los individuos empiezan a recibir el calor del sol muy escondidas en los refugios nocturnos, lo que dificulta discernir si se asolean o no. En alguna ocasión, en las mañanas de abundante rocío, hemos encontrado a las culebras de escalera encaramadas a la vegetación, recibiendo directamente el calor del sol y del aire, aisladas de la arena húmeda.

Durante el mes de Julio, dos hembras experimentaron períodos de muda, permaneciendo los días previos inactivas en el interior de una hura de conejos y manteniendo mientras tanto Tc casi constantes. Las Tc medias en dichos períodos fueron:

- de la hembra número 9: $Tc=22.8\pm 1.10C$. (21.5-24.5, $n=8$)
- de la hembra número 5: $Tc=22.0\pm 0.70C$. (21.0-22.6, $n=6$)

La temperatura dentro de las madrigueras fue de $26.6\pm 0.50C$, $n=8$ y de $22.9\pm 0.50C$, $n=6$, respectivamente.

4. Variación diaria de la temperatura corporal

Los valores medios de la Tc y las temperaturas ambientales a lo largo del día se han representado en las figura 18 y en el apéndice II. Las características de las Tc medias mensuales se detallan en la tabla 21.

A continuación describiremos mes a mes la variación de las Tc de los individuos radio-rastreados:

MARZO

La variación de la Tc sigue bastante fielmente la de la Ta, manteniéndose unos 4°C por encima de la Ts, que también sigue un patrón de cambio similar.

La temperatura corporal más baja registrada fue de 13°C entre las 9-10 h. La tasa de subida es de 2.5°C por hora en las primeras dos horas, y es mantenida hasta alcanzar las Tc máximas. Estos máximos se dan entre las 13 y las 16 horas. Entonces se superan los 25°C y se llegan a alcanzar los 28°C. Se registraron asoleamientos y movimientos por la mañana, entre las 9 y las 10 h.s, y primeras horas de la tarde.

ABRIL

En Abril se observa la misma pauta que en el mes anterior, subiendo un poco las Tc mínimas registradas (son de casi 18°C alrededor de las 8 h). La tasa de subida matinal es similar a la del mes de Marzo, con lo que la Tc a las mismas horas es más alta, alcanzándose a mediodía los 25°C.

Los individuos en movimiento se localizaron entre las 14 y las 18 horas. Sólo en una ocasión vimos a una serpiente tomando el sol antes de las 9 h.

En este mes las Tc de las culebras en movimiento fueron significativamente más elevadas que las de las escondidas ($t=2.38$, $P=0.008$). Una de las razones de esta diferencia en nuestros resultados es que un macho permaneció escondido cuatro días dentro de una hura de conejos, manteniendo una Tc constante de 17.5°C (La temperatura en la entrada de la hura esos días era $Ta=22.3\pm 2.4$ y $Ts=19\pm 1.8$).

MAYO

Siguen subiendo las Tc mínimas respecto a los meses anteriores. Las tasas de subida son más rápidas, como son también más altas las Tc máximas, que se alcanzan en las primeras horas de la tarde (14-15 h). A partir del mediodía, la Tc va aumentando las diferencias con la Ta y Ts. La mayoría de los asoleamientos se observaron entre las 8 y las 12 h.s, y casi todos correspondían a un individuo en fase de digestión, que permanecía al sol hasta que su Tc rondaba los 27°C, pasando luego a enrollarse en la sombra. La Tc máxima que se registró a este individuo fueron 28.5°C, ya en la sombra.

JUNIO

Aparecen valores más altos de la Tc mínima, mientras que las tasas de subida fueron más lentas que en Mayo. Los máximos de mediodía tampoco superan los 30°C, pero ello es debido a la falta de datos de las primeras horas de la tarde, cuando probablemente aparecerían temperaturas más elevadas. Una diferencia respecto a los meses anteriores es que por la tarde las serpientes pierden Tc más rápidamente que el suelo. Los únicos movimientos que se detectaron ocurrieron entre las 9 y las 11 horas.

A pesar de que corresponde al período de gravidez (González de la Vega, 1988; Pleguezuelos, en prensa; ver también capítulo de reproducción) y de que la Tc media de las hembras fue la más alta registrada, no localizamos a ninguna culebra de escalera tomando el sol.

JULIO

Las Tc mínimas de este mes son las mayores registradas. Se mantienen las máximas de 30°C, que se alcanzan algo más tarde que en los meses anteriores, ya que la tasa de subida es la más lenta de todas las detectadas. La Tc se mantiene en casi todas las horas del día por debajo de la Ta. Observamos movimientos, temprano por la mañana, hasta las 10 h.s, así como en las primeras horas de la tarde. La tasa de descenso de la Tc durante este mes fue la más lenta registrada.

Durante todos los meses de verano se observaron culebras de escalera en movimiento por la noche (entre las 20 y las 00 h.s), pero siempre en observaciones casuales de animales no marcados. Ninguno de los individuos rastreados registró cambios de emplazamiento entre la última localización de la tarde y la primera del día

siguiente.

AGOSTO SEPTIEMBRE Y OCTUBRE

Durante AGOSTO Y SEPTIEMBRE, como ya se comentó, no se siguieron culebras de escalera con radio-emisores. En OCTUBRE contamos tan solo con tres observaciones de un macho que expulsó el emisor al día siguiente de marcarlo. Su Tc media fue de $23.6 \pm 5.10C$.

Tabla 21

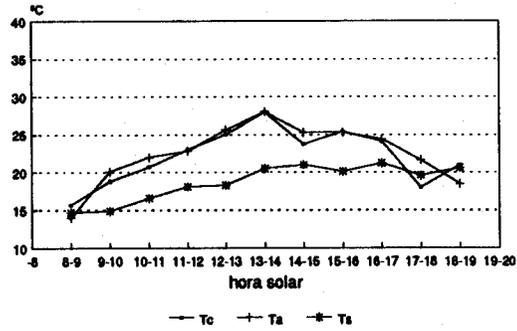
	MARZO	ABRIL	MAYO	JUNIO	JULIO
Tc mín	15.7	17.9±2.3	20±0.4	22	23.4±1.7
(h.s)	antes 9	antes 9	antes 9	antes 8	antes 8
n	1	5	2	1	5
Tc máx	28	26.2±1.4	30.5	30	30.5
(h.s)	(13-14)	(17-18)	(14-15)	(14-15)	(15-16)
n	1	3	1	1	1
Tasa subida	2.5	2.3	3.8	1.2	1.0
hasta las 11h					
(Tc a las 11h)	(20.7)	(22.5)	(27.6)	(25.5)	(26.5)
Tasa bajada	1.6	2.6	-	2.5	0.8
(h.s)	(17-19)	(17-19)		(18-19)	(17-20)

Tabla 21: Temperaturas medias (máximas y mínimas) de E. scalaris, registradas a lo largo de los meses de seguimiento. Debajo, entre paréntesis se indica el intervalo horario a que corresponden. También aparecen las tasas medias de subida, en las primeras horas de la mañana y de bajada en las últimas horas de la tarde. Las tasas de subida y bajada de la Tc se dan en °C/hora. n=número de localizaciones de cada caso. (h.s)=hora GTM.

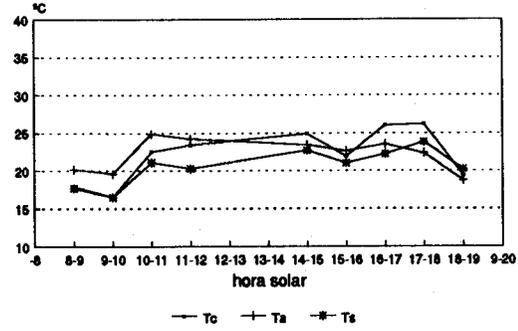
Figura 18

Representación de las Tc, Ta y Ts medias horarias de todos los individuos de E. scalaris seguidos con emisores internos desde Marzo a Julio. Tc=Temperatura corporal. Ta=Temperatura del aire. Ts=Temperatura del suelo.

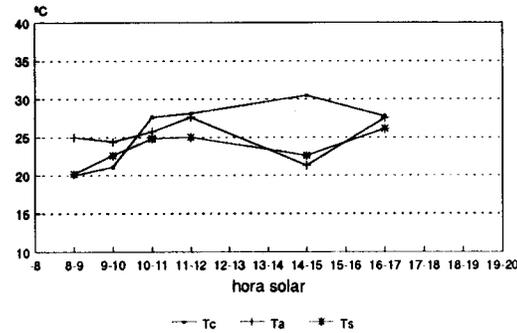
Marzo



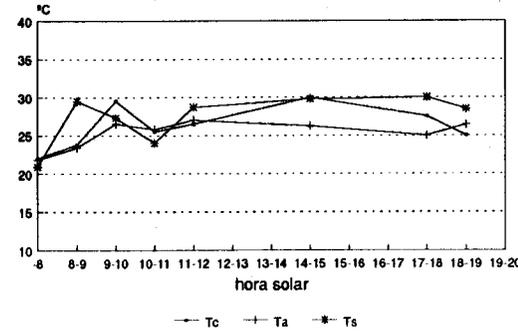
Abril



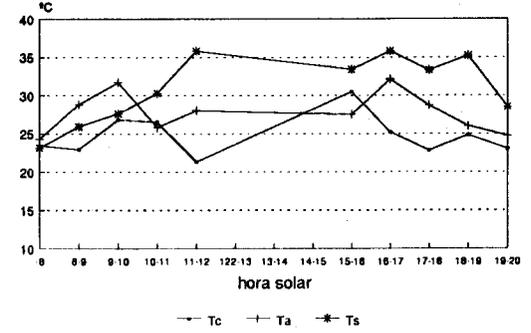
Mayo



Junio



Julio



5. Capacidad termorreguladora

La relación de las temperaturas corporales con la temperatura del aire y con la del suelo fue muy estrecha y altamente significativa, como era de esperar y ya ocurrió con la especie anterior (tabla 22). Los valores de intersección de las rectas de regresión con el eje de ordenadas son altos en los dos sexos, mayores cuando se utiliza T_s como variable independiente. Los coeficientes de correlación son similares para ambos sexos y para ambas temperaturas ambientales (ver figuras 19 y 20).

Cuando pasamos a testar la relación de las diferencias $T_c - T_a(s)$ con la correspondiente temperatura ambiental, vemos que, a diferencia de lo ocurrido con la especie anterior, tanto las hembras (figuras 21 y 22) como los machos (figuras 23 y 24) mantienen una franja de T_c relativamente independiente de las variaciones de las temperaturas ambientales. Los análisis fueron en todos los casos significativos, con pendientes negativas y alejadas de cero (ver resultados en la tabla 22). Los puntos de inflexión se sitúan en las hembras entre los 20 y 23°C de T_a y T_s , respectivamente y en los machos entre los 23.5 y 26°C de T_a y T_s .

Tabla 22

Relación de las Tc con la Ta

		Todos	Hembras	Machos
Tc/Ta	Coef. correl	0.60	0.64	0.52
	pendiente	0.66	0.62	0.63
	Inters. Y	7.3	7.9	8.5
	g.l	154	86	67
	P	0.00	0.000	0.000
Tc-Ta/Ta	coef. correl.	-0.36	-0.42	-0.34
	pendiente	-0.34	-0.35	-0.37
	g.l	154	86	67
	P	0.000	0.00006	0.005

Relación con la Ts

		Todos	Hembras	Machos
Tc/Ts	coef. correl.	0.50	0.42	0.59
	pendiente	0.38	0.27	0.57
	Intersec Y.	14.68	16.49	10.89
	g.l	154	86	66
	P	0.000	0.00006	0.0000
Tc-Ts/Ts	coef. correl.	-0.68	-0.77	-0.48
	pendiente	-0.62	-0.73	-0.43
	g.l	153	86	66
	P	0.000	0.000	0.00004

Tabla 22: Resultados del análisis de regresión

1.- Entre la temperatura del aire (Ta) o la temperatura del suelo (Ts), como variables independientes y Tc como variable dependiente.

2.-Entre la temperatura del aire (Ta) o la temperatura del suelo (Ts) como variables independientes y las diferencia (Tc-Ta) o (Tc-Ts) como variables dependientes.

Ta=temperatura aire. Ts=temperatura suelo. Tc=temperatura corporal de E. scalaris. De todos los individuos (Todos); solamente de los machos (machos) o sólo de las hembras (hembras).

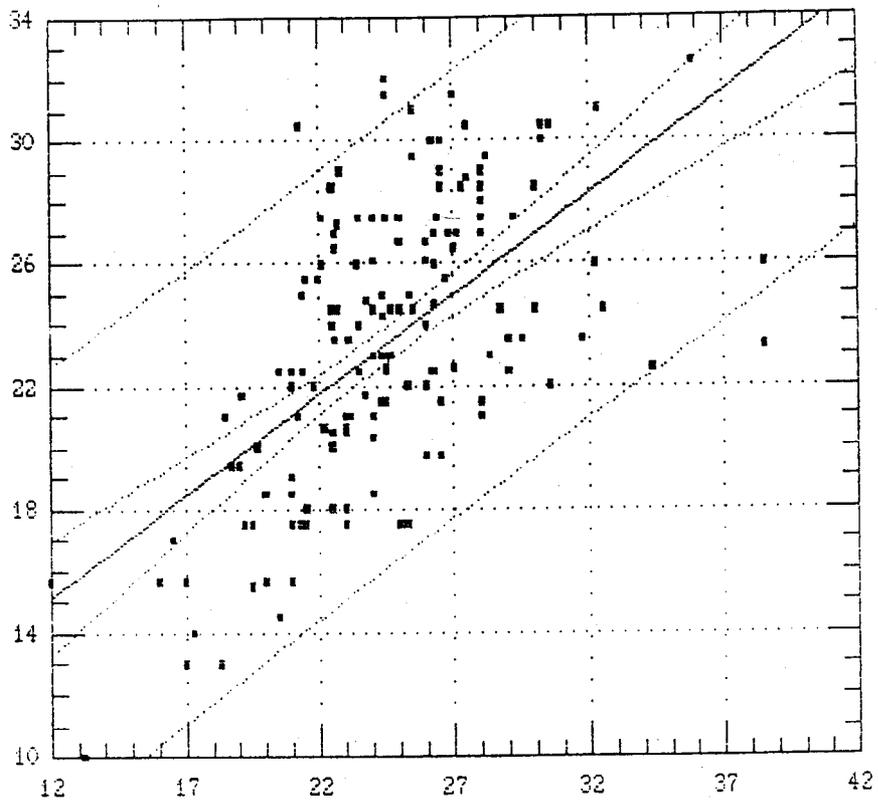


Figura 19

Recta de regresión entre la Temperatura corporal (T_c), en ordenadas, de todos los individuos de *E. scalaris* y la Temperatura del aire, T_a , en abscisas, (medida al mismo tiempo que la T_c , a la sombra y aproximadamente a 1 m de altura sobre el suelo).

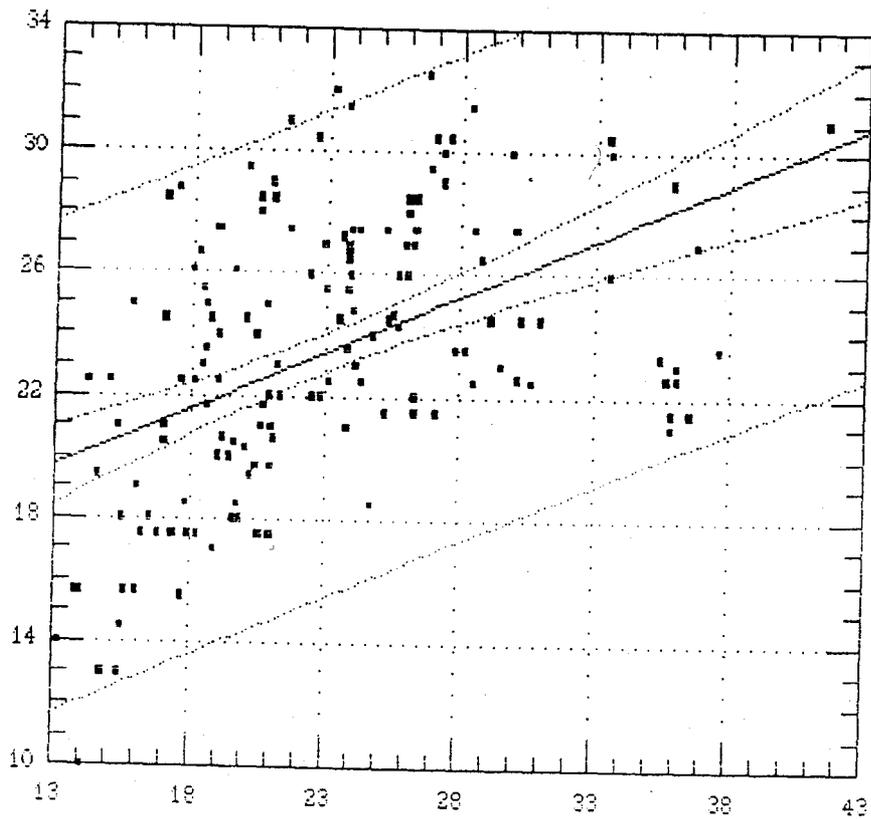


Figura 20

Recta de regresión entre la Temperatura corporal (T_c), en ordenadas, de todos los individuos de *E. scalaris* y la Temperatura del suelo, T_s , en abcisas, (medida al mismo tiempo que la T_c , a la sombra y aproximadamente a 1 m de altura sobre el suelo).

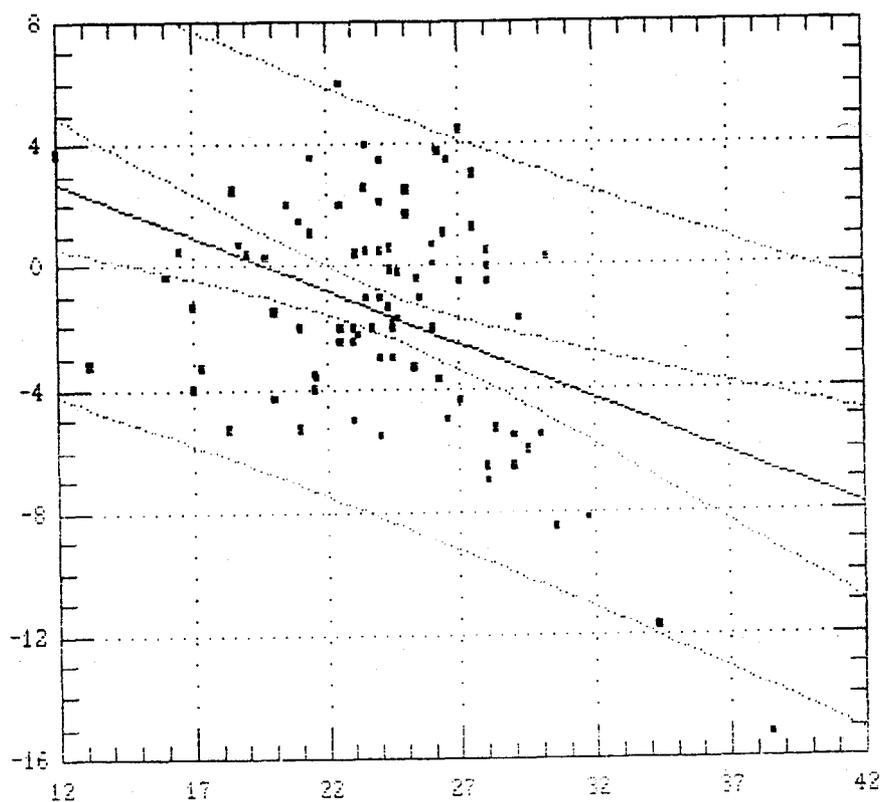


Figura 21

Recta de regresión entre la diferencia ($T_c - T_a$), como variable dependiente, en ordenadas, y la T_a , como variable independiente, en abcisas, de las hembras de E. scalaris.

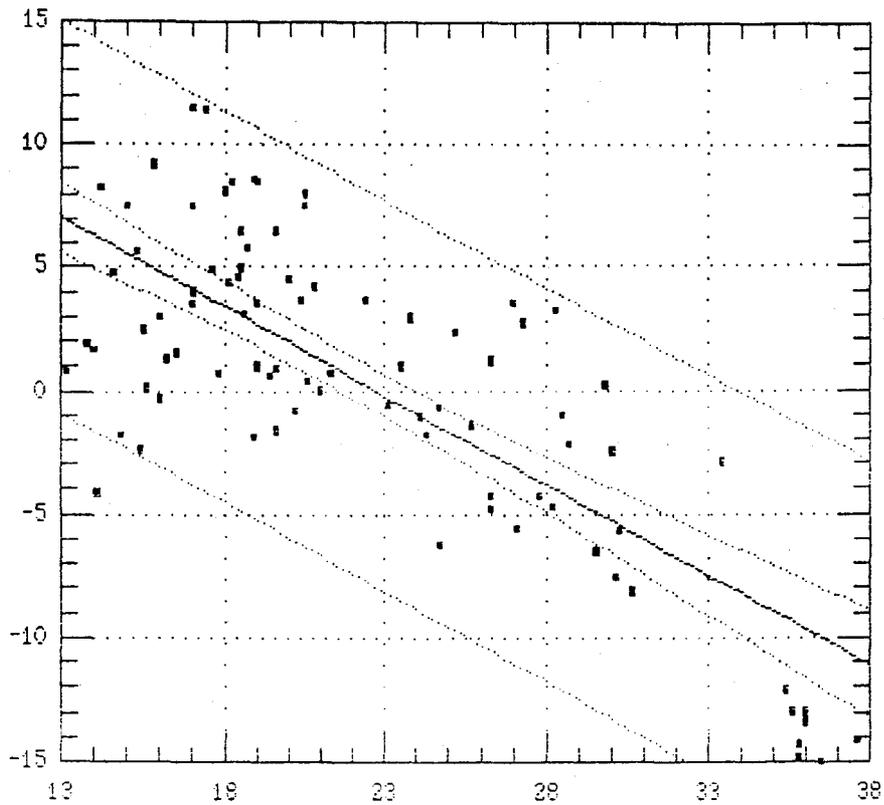


Figura 22

Recta de regresión entre la diferencia ($T_c - T_s$), como variable dependiente, en ordenadas, y la T_s , como variable independiente, en abcisas, de las hembras de E. scalaris.

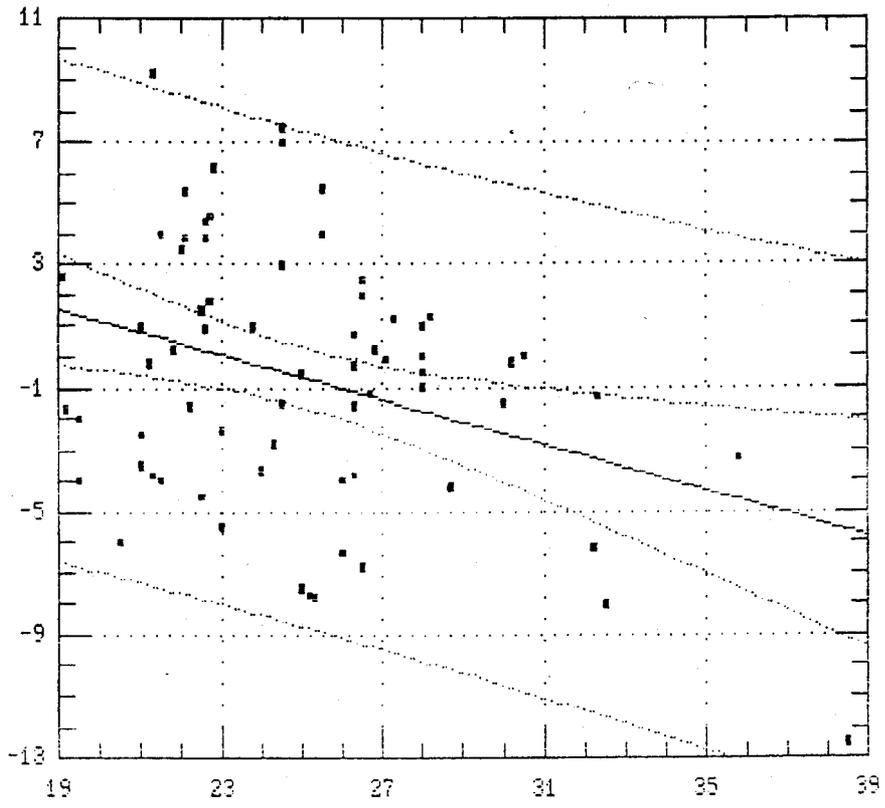


Figura 23

Recta de regresión entre la diferencia ($T_c - T_a$), como variable dependiente, en ordenadas, y la T_a , en abscisas, como variable independiente, de los machos de *E. scalaris*.

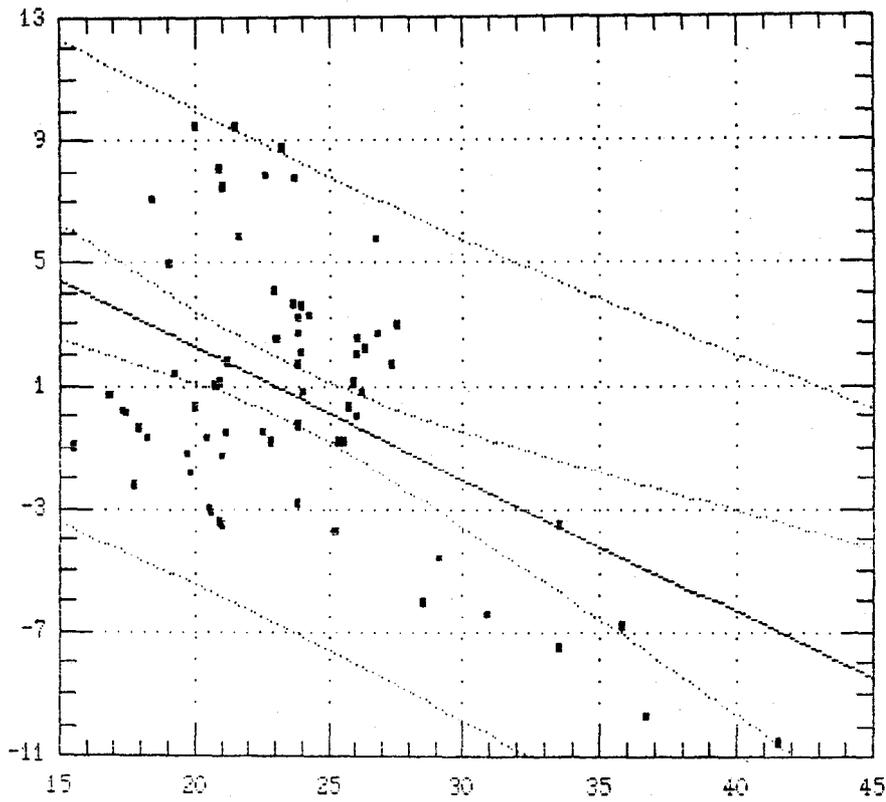


Figura 24

Recta de regresión entre la diferencia ($T_c - T_s$), como variable dependiente, en ordenadas, y la T_s , como variable independiente, en abscisas, de los machos de E. scalaris.

COMPARACION Y DISCUSION DE LOS RESULTADOS

Las dos especies que tratamos comparten gran parte de su distribución geográfica, y del tipo de hábitat. Sin embargo hemos visto a lo largo de capítulo que existen diferencias entre sus temperaturas corporales. En este apartado se comparan con más detalle las Tc de las dos especies en relación con cada uno de los puntos tratados.

1 Rango de temperaturas corporales

En general, las temperaturas medias de las culebras bastardas (28.6 ± 5.9) son más elevadas que las de las culebras de escalera (23.4 ± 4.5 , $t=9.4$, $P<0.001$). Esta diferencia significativa se mantiene en hembras (M. monspessulanus 29.1 ± 5.5 ; E. scalaris 22.6 ± 4.3 ; $t=9.7$, $P<0.001$) y en machos (M. monspessulanus 27.3 ± 6.9 ; E. scalaris 24.4 ± 4.7 ; $t=2.9$, $P<0.001$).

Quizás esta diferencia se pueda atribuir a los diferentes modos de vida asumidos generalmente para ambas. Así, se asume que M. monspessulanus prefiere espacios abiertos, dónde encuentra abundantes presas (fundamentalmente reptiles) a las que caza al acecho (Valverde, 1967; MC Blázquez, obs. pers.). Esta estrategia le permitiría permanecer mucho tiempo tomando el sol, y gastar poca energía en la consecución del alimento (Rose, 1981; Peterson, 1987). Por el contrario, E. scalaris parece preferir zonas de sotobosque con abundancia de micromamíferos y nidos de aves, a los que captura metiéndose en sus madrigueras (Cheylan y Guillaume, en prensa, MC Blázquez, obs. pers.). Obviamente, este cazador merodeador debe pasar menos tiempo tomando el sol, y además gastar más energía en conseguir comida que la especie anterior.

En ambas especies el rango de Tc preferidas no llega a la franja 30-35°C, que mantienen otras especies heliotérmicas de espacios abiertos (Lillywhite, 1980; 1987).

2 Variación mensual de la temperatura corporal

Las hembras grávidas del mes de Junio fueron el grupo que presentó la temperatura corporal media más elevada en ambas especies, hasta 6.5°C más que el resto en las culebras bastardas y unos 4.5°C en las culebras de escalera. Esta mayor temperatura corporal de las hembras grávidas, reseñada otras veces (Firth y Turner, 1982; Gier et al., 1989, Huey et al., 1989, Blázquez, m.s en preparación) probablemente influyó en que las variaciones mensuales de la Tc fueran significativas en las hembras de las dos especies y no en los machos. La gravidez, como veremos más adelante lleva incluso a un cambio en la estrategia termorreguladora de los individuos.

Así, se confirma la capacidad termorreguladora de los individuos, de forma que son capaces de mantener sus temperaturas corporales dentro de un rango, a pesar de las variaciones mensuales de la temperatura ambiental.

3 Relación de la temperatura corporal con la actividad

Las culebras bastardas presentaban las mayores Tc medias cuando tomaban el sol y las mínimas cuando permanecían escondidas. Por el contrario, las culebras de escalera tenían las Tc más altas cuando las encontramos en movimiento.

Las diferencias significativas entre las temperaturas corporales de las dos especies se mantuvieron en las culebras escondidas (M.monspessulanus 28.6±6.1; E.scalaris 22.8±4.6; t=8.1, P<0.001), y en las que tomaban el sol (M. monspessulanus 31.4±4.8; E. scalaris 23.6±3.3; t=4.8, P<0.001). No hubo diferencias significativas entre los individuos en movimiento de una y otra especie, debido a que se trata de la actividad más costosa energéticamente (Rose, 1981; Gibbons y Semlitsch, 1987), aunque en E. scalaris la Tc media se mantuvo 2°C por debajo de la de M.monspessulanus. Tampoco hubo diferencias entre los individuos localizados en actividades de mantenimiento. De todas las comparaciones, se puede concluir que M.monspessulanus presenta una Tc media de 4.8°C±2 superior a E. scalaris.

Este resultado solamente confirma que Elaphe scalaris termorregula a niveles más bajos que M. monspessulanus, no sólo en general, sino también en cualquier tipo de actividad considerada, excepto en el movimiento.

Este hecho parece confirmar la aseveración de que los rangos de temperaturas óptimas, son en gran medida una característica filogenética de la especie (Lilliwhite, 1987), aunque matizada por infinidad de factores tanto externos (como las propias temperaturas ambientales, el ritmo circadiano de luz y temperatura, la estacionalidad, la altitud etc..) como internos (variaciones individuales debidas al sexo, la edad y la condición física, o la actividad, por citar algunos). De hecho quizás en esta diferencia de temperaturas esté influyendo el origen de ambas especies. Así el género Malpolon tiene un origen y una distribución prácticamente sahariana, mientras que el género Elaphe, se distribuye en la región eurosiberiana y en Norteamérica (Steward, 1971).

En cualquier caso, la termorregulación y sus variaciones interespecíficas o interindividuales se presenta como un fenómeno tremendamente complejo, dependiente de procesos metabólicos y comportamentales y base a su vez de otros aspectos fisiológicos y de actividad que requieren estudios mucho más precisos, de lo que muestran nuestro resultados.

3.1 Termorregulación durante procesos fisiológicos especiales

En cuanto a la regulación del calor interno en procesos fisiológicos especiales, como períodos de muda, digestiones, o estados de gravidez, podemos decir que en general las culebras requieren para ellos mayores temperaturas corporales que para las actividades que llamamos "normales", excepto quizás el movimiento (Gibson y Falls, 1979; Lillywhite, 1980; Sanders y Jacob, 1981; ver también Lillywhite, 1987), aunque no siempre ocurre así (Peterson, 1987).

Es normal que en condiciones de baja movilidad con alto riesgo de predación (por ejemplo en digestiones o en estados de gravidez), el metabolismo funcione óptimamente, con objeto de resolverlas lo más rápidamente posible (Shine, 1980; Madsen, 1984.). Ello implica estados de hipertermia (Lysenko y Gillis, 1980; Peterson, 1987). Las mudas, por el contrario, requieren una primera fase de Tc altas, mientras se

forma la nueva piel. Esta es la causa de las frecuentes localizaciones de asoleamiento. Más tarde hay unos días -usualmente entre 6 y 9- en que se produce el reemplazo "físico" de la epidermis; durante este tiempo los animales permanecen escondidos, puesto que no necesitan comer, y su capacidad defensiva está mermada ya que tienen reducida la visión (mientras se forma la nueva piel, la lente rígida que protege los ojos aparece semi-transparente dándose la apariencia de "ojos lechosos"; Madsen, 1984). No tenemos datos precisos de todos estos estados en las especies objeto de estudio, pero podemos hacer un resumen general.

Las dos culebras bastardas que localizamos mudando se mantuvieron 8 días quietas, escondidas de la vista de los posibles predadores, entre vegetación de gramíneas altas, y tomando el sol. Sus Tc medias fueron de 25.7 ± 7.9 y de 32.3 ± 5.7 . Las Ta medias fueron de 25.5 ± 2.9 y 25.7 ± 2.8 , respectivamente. En estos casos, la hipertermia conseguida por el asoleamiento, daba paso a enfriamientos nocturnos, dándose oscilaciones considerables de la temperatura corporal diaria.

Por el contrario, las culebras de escalera localizadas en fase de muda, permanecieron profundamente escondidas en el interior de sendas madrigueras de conejo, y por ello con Tc casi constantes y muy inferiores a las Ta del exterior. La duración de éste fue de 8 y 9 días respectivamente. Las Tc medias fueron de 22.2 ± 0.8 y de 22.8 ± 0.9 , mientras las Ta eran de 28.8 ± 3.2 y 28.6 ± 4.3 . En este caso mantener la temperatura corporal sin grandes cambios, no era tanto un mecanismo termorregulador activo del individuo, como algo facilitado por la constancia térmica del interior de la madriguera.

Cabe la posibilidad de que este diferente comportamiento se deba a que hayamos observado la primera parte del proceso (en la que se está "fabricando" activamente la nueva epidermis), que requiere un metabolismo alto (Maderson, 1984; 1985) en las culebras bastardas y la segunda parte (la "sustitución"), que necesita de un ambiente húmedo, (Murphy y Campbell, 1987) y menor requerimiento energético en las culebras de escalera.

No conseguimos localizar ninguna culebra bastarda con evidencias de estar realizando una digestión; Sí tuvimos oportunidad de registrar la variación de la Tc de una culebra de escalera en ese estado; permaneció 7 días quieta, tomando el sol, y su Tc media fue de $25.5^{\circ}\text{C} \pm 3.8$, mientras la Ta era de 26.5 ± 2 .

En cuanto a los estados de gravidez, hemos visto que se asocian con hipertermia en ambas especies (6.5°C, en las culebras bastardas y 4.5°C en las culebras de escalera). Aunque este estado se comentará más ampliamente en el capítulo dedicado a la biología reproductiva, señalamos aquí que la hipertermia ayuda a madurar los huevos, más rápidamente (Rose, 1981), que en algunas especies las hembras la consiguen dedicando más tiempo a tomar el sol (ver Shine, 1980; Rose, 1981), y que nosotros hemos detectado un cambio en la estrategia termoreguladora, al menos en las hembras de M. monspessulanus rastreadas en estas condiciones (ver más abajo).

4 Capacidad termorreguladora

La capacidad termorreguladora la hemos observado en dos formas diferentes:

1.- Puede ocurrir que la Tc de los individuos vaya siguiendo las variaciones de las temperaturas ambientales, pero manteniéndose siempre más cálidos que el suelo o el aire y manteniendo más o menos constante la diferencia (van Damme et al. 1987). Es el caso de los machos y de las hembras grávidas de M. monspessulanus, (Blázquez, ms en preparación). No sabemos cómo se comportan las hembras grávidas de E. scalaris, en el campo ya que los pocos registros de su Tc, se obtuvieron en los últimos días antes de poner, ya en el laboratorio.

2.- O bien los individuos tienden a mantener su temperatura corporal dentro de un rango determinado, más o menos independiente de las variaciones de las temperaturas ambientales. Esta opción es la que Huey (1982) llamó termorregulación activa. La muestran las hembras de M. monspessulanus (todas en conjunto, y las no-portadoras de huevos en particular) y todas las E. scalaris. Este tipo les permite llevar a cabo procesos metabólicos como digestiones o locomoción con altas tasas de eficiencia (Stevenson et al., en Peterson, 1987). Asimismo esta estrategia es importante durante los períodos menos cálidos, ya que permite que la Tc de los individuos no sea tan dependiente de la Ta. (Peterson, 1987).

Independientemente del mecanismo que hayamos detectado en cada grupo, ambas especies se mantienen más alejadas de la temperatura del sustrato que de la temperatura del aire, y aún más las culebras de escalera que las culebras bastardas (ver valores de

intersección con el eje Y en las tablas 19 y 24), lo que indica que no se trata de especies tigmotérmicas, sino que son heliotérmicas y tienden a coger o perder calor corporal por convección. (Heatwhole, 1976). Este resultado está de acuerdo con la idea de que existe una termorregulación activa, mediante selección de microhábitats con determinada T_a y refuta el punto de vista apuntado por Avery (1982), de que las serpientes sean termorreguladores imprecisos.

ECOLOGIA ESPACIAL

INTRODUCCION

El objetivo de este capítulo es describir la biología espacial de los adultos de ambos sexos de M. monspessulanus y E. scalaris. Con biología (o ecología) espacial queremos significar la determinación de los patrones de movimiento e índices de movilidad, así como la posible existencia de una zona de uso habitual o "área de campeo".

El concepto de área de campeo ha sido ampliamente utilizado en la literatura. Se trata de un término definido en principio para estudios con mamíferos (Burt, 1943), que luego pasó a utilizarse también referido a otros animales, entre ellos los reptiles. Se ha ido haciendo más común a medida que avanzaban, y se perfeccionaban, los trabajos con animales marcados radio-teleméricamente, que permiten un seguimiento continuado de los individuos.

El área de campeo, como señalan Gregory et al., (1987), es una expresión que integra las localizaciones y movimientos de un animal en un intervalo de tiempo considerado. Sin embargo, hay cierta confusión respecto a la definición del término. Intuitivamente se concibe como la zona donde un animal realiza sus movimientos habituales y por tanto repite localizaciones, y ello parece implicar la existencia de un refugio o un sitio al que retornar (ver Barbour et al., 1969). Pero con frecuencia no existe tal refugio, o éste se encuentra lejos (por ejemplo cuando se estudian las áreas de campeo "de verano" de especies que migran desde un lugar de hibernación a otro de búsqueda de alimentos u otros recursos: Gregory y Steward, 1975; Brown y Parker, 1976); en este caso se definen como áreas de campeo lugares habituales de uso en una época del año y no se consideran los viajes de migración.

De acuerdo con Gregory et al., (1987), la "etiqueta" área de campeo describe la superficie que un animal usa en sus actividades diarias normales en el tiempo que se considere. Por supuesto, tal superficie puede cambiar de localización, forma y tamaño con el tiempo, y dentro de ella, en determinados momentos, se pueden usar unos

lugares más que otros.

Nuestros seguimientos, debido a los problemas que se exponen mas abajo, fueron tan cortos que, salvo en uno o dos casos, sólo nos permiten calcular áreas parciales. Por ello, no hablaremos de áreas de campeo en el sentido clásico del término, sino de superficies recorridas en períodos de tiempo determinados. Existen en la literatura de los últimos años abundantes trabajos sobre movimientos y ecología espacial de reptiles, y también de serpientes terrestres (Madsen, 1984; Tiebout y Cary, 1987; Reinert y Zappalorti, 1988; Burger y Zappalorti, 1988, 1989; Plummer, 1990; Cioffi y Chelazzi, 1991; ver revisión en Gregory et al., 1987, y Macartney et al., 1988). No conocemos, sin embargo, ningún estudio referido a la biología espacial de las especies que nos ocupan.

Stanner (1989) puso a punto un sistema de seguimiento telemétrico continuo para M. monspessulanus en Israel. Con especies afines, Naulleau (1987) estudió movimientos y uso del hábitat de Elaphe longissima en Francia, y otros investigadores han abordado el tema con Elaphe obsoleta (Weatherhead y Charland, 1985; Weatherhead y Hoysak, 1989) en Canada y Estados Unidos (Fitch, 1963).

En los ejemplares seguidos con radio-emisor, en Doñana, se observan patrones de actividad similares a otras especies, esto es, grupos de días consecutivos en los que el animal realiza al menos un desplazamiento diario, seguidos de otros grupos de días en los que permanece prácticamente inmóvil (Barbour et al., 1969; Fitch y Shirer, 1971; Weatherhead y Hoysak, 1989). Partiendo de esta primera observación, centramos el análisis de los movimientos en los siguientes puntos:

- 1) Estimar la longitud de los desplazamientos realizados.
- 2) Estimar la duración de los períodos de movilidad e inmovilidad.
- 3) Estimar el alejamiento del punto de suelta.

MATERIAL Y METODOS

El estudio de los desplazamientos se llevó a cabo con 15 culebras bastardas, realizándose en total 17 seguimientos, de los que 5 correspondieron a la primavera (2 machos y 3 hembras), 10 al verano (4 machos y 6 hembras), y 2 al otoño (1 hembra que se siguió en los primeros días de Octubre y otra entre Noviembre y Febrero). En el caso de la culebra de escalera, se hicieron 9 rastreos de 8 ejemplares distintos, de los que 3 correspondieron a la primavera (1 macho y 2 hembras) y 6 al verano (2 machos y 4 hembras)

Consideramos primavera desde Marzo hasta mediados de Junio, verano desde entonces hasta mediados de Septiembre, y otoño a la última parte de Septiembre, Octubre y Noviembre.

1.- Longitud de los desplazamientos

La forma más sencilla de estimar la longitud de cada movimiento fue midiendo la distancia, en línea recta, entre localizaciones sucesivas, por lo que determinamos que un desplazamiento era tan largo como la distancia que unía las dos localizaciones de inmovilidad que señalaban su principio y su fin (pasando, claro está, por todas las localizaciones intermedias) (López Jurado, 1987; Lillywhite, 1982).

Para cada individuo se calculó, además, la distancia total recorrida (D_t , en adelante) en el tiempo que portó el emisor. Para ello, medimos y sumamos la distancia en metros y en línea recta entre localizaciones sucesivas (Reinert y Zappalorti, 1988).

Mediante este método de estimación de los desplazamientos no podemos saber cuanto tiempo tardaba un individuo en recorrer una distancia concreta ya que, en ocasiones, no era posible la localización diaria de las serpientes marcadas. Así hemos trabajado solamente con los desplazamientos realizados en un plazo conocido (fijado en dos días como máximo). Aunque se indican otras evidencias de desplazamientos que no supimos en cuanto tiempo fueron realizados (por falta de localizaciones intermedias) y

que osciló entre dos y veinte días. Estos movimientos si se han indicado en las tablas como "movimientos no controlados".

Calculamos la diferencia entre las varianzas en la longitud de los movimientos de las dos especies en ambos sexos y en las dos estaciones mediante el test de Levene (van Valen, 1978), y las diferencias de las longitudes medias recorridas mediante un test U de Mann-Whitney.

Posteriormente, dividimos todos los desplazamientos en categorías, para caracterizar las clases más frecuentes. Estas categorías fueron: de menos de 10 m, de 10 a 50 m, de 50 a 100 m, de 100 a 150 y de más de 150 m (Slip y Shine, 1988). Las diferencias entre las frecuencias de cada categoría no se testaron estadísticamente debido al bajo número de muestra.

2.- Índices de movilidad y períodos de movilidad/inmovilidad

Calculamos, para cada individuo, dos índices de movilidad cuantificados en metros/día. El primero (m_1) se obtuvo como la razón entre Dt y el número total de días de marcaje. Para calcular el segundo (m_2), se dividió Dt entre el número de días en que realmente se observó movimiento, considerando movimiento cuando se observaron desplazamientos de más de 5 m. (Fitch y Shirer, 1971; Reinert y Zappalorti, 1988; Weatherhead y Hoysak, 1989).

Comparamos las varianzas de ambos índices de movilidades globales, m_1 y m_2 , entre primavera y verano, y entre sexos sin considerar la estación, mediante el test de Levene y los valores medios de dichos índices mediante la prueba t de Student (Sokal y Rohlf, 1969).

Cada seguimiento individual fue desdoblado en los grupos de días consecutivos con tasas de movimiento (metros/día) parecidas apareciendo la secuencia de períodos de movilidad e inmovilidad de cada individuo (tablas 25, para M. monspessulanus, y 32, para E. scalaris). Para cada especie comprobamos si había diferencias en las varianzas de la duración de los períodos, o de las movilidades asociadas a ellos, entre estaciones y sexos, mediante el citado test de Levene, y entre las medias respectivas mediante el

test t de Student.

3.- Alejamiento del punto de suelta

El alejamiento progresivo y diario desde el punto en el que se iniciaron los seguimientos es un fenómeno que se constata en casi todos los casos. Por ello se ha utilizado dicho alejamiento como un indicador de la fidelidad de los individuos a un área determinada (Slip y Shine, 1988). Siguiendo a estos autores, se ha realizado un análisis de regresión entre el número de días de seguimiento de todos los ejemplares y las distancias al punto de suelta o localización "cero". A fin de asegurar la independencia de las localizaciones usadas para el análisis, hemos tomado la distancia al punto de suelta al final de cada día de seguimiento, sin tener en cuenta las localizaciones intermedias ni la del primer día de control.

4.- Estima de las superficies utilizadas

Se han estimado las superficies ocupadas por el conjunto de localizaciones de cada individuo, utilizando para ello dos métodos distintos: 1) el Mínimo Polígono Convexo (MPC, en adelante) y 2) El determinante (Ell, en adelante).

La naturaleza de cada una de las áreas así definidas se explica a continuación. Los cálculos de las áreas se hicieron utilizando un programa de simulación por ordenador (SEAS -Spatial Ecology Analysis System- University of Wisconsin-Madison. Dpt of Wildlife Ecology). Los dos tipos de métodos que se usan habitualmente para representar las localizaciones espaciales de los animales y para calcular sus áreas de campeo son los polígonos y los basados en distribuciones de probabilidad (Rose, 1982). Entre los primeros, el más utilizado es el Mínimo Polígono Convexo (MPC), cuyas principales ventajas son: la sencillez de cálculo, la precisión (si el número de localizaciones es suficientemente alto) y el hecho de que está basado sólo en localizaciones concretas. El principal inconveniente es que es muy sensible al número de localizaciones, de forma que cuando hay pocas puede proporcionar una estima

sesgada. Se calcula dibujando las localizaciones sobre un plano y uniendo las más externas con una línea que forme el mínimo polígono convexo que las contenga. (Jenrich y Turner 1969, en Rose, 1982).

Aunque se sabe que utilizando datos de desplazamientos de reptiles el método del MPC es sensible a tamaños de muestra inferiores a 10-20 observaciones (Rose, 1982; Slip y Shine, 1988), con una tendencia a sobrevalorar la superficie realmente utilizada, se trata del método más usado en la bibliografía para estudios de áreas de campeo en serpientes (ver por ejemplo Macartney et al., 1988; Reinert y Zapalorti, 1988; Slip y Shine, 1988; Madsen, 1984; Weatherhead y Hoysak, 1989).

La segunda categoría incluye métodos que calculan el área que teóricamente podría haber usado un animal en un período dado. Su principal ventaja es que las estimas pueden ser fiables incluso con número bajo de localizaciones. Se basan en una distribución teórica de probabilidad, asumiéndose que los puntos siguen esa distribución y que los movimientos son al azar (Rose, 1982). Un ejemplo es el método estadístico del determinante (Jenrich y Turner, 1969; Turner et al., 1969) propuesto para corregir los errores que con tamaños de muestra bajos origina el MPC. En el modelo se supone que los puntos se distribuyen de forma normal bivariante. Se calcula a partir del determinante de la matriz de covarianza de las localizaciones, y dibuja una elipse con el 95% de confianza alrededor de la localización media de todas ellas. Para ello asume igualmente que la probabilidad de encontrar a un individuo en el centro de su área de campeo, es mayor que la de encontrarlo en la periferia (Rose, 1982).

Cuando el tamaño de muestra es pequeño, este método se suele usar para complementar al MPC, al que sirve como factor de corrección: sólo hay que tener cuidado en testar que las localizaciones cumplan los dos supuestos enunciados arriba (distribución normal bivariante de las localizaciones y movimientos al azar). Según explican Slip y Shine (1988), y Gregory et al., (1987), los movimientos de un animal implican un gasto energético y por lo tanto se hacen en función de alguna necesidad, como buscar alimento, sol, refugio, pareja, evitar competidores y enemigos etc... Ello implica que suponer que son totalmente al azar represente a su vez que también los recursos se distribuyen al azar y que el medio es homogéneo, lo cual rara vez es cierto (y aún en el caso de que lo fuera, sería muy difícil de comprobar).

En los casos en que se aplica la elipse como factor de corrección, sin comprobar las dos condiciones se produce una sobreestima del área calculada (Rose 1982, Gregory

et al., 1987). De todas formas, si el número de localizaciones es muy bajo, el método va a dar una superficie sobrevalorada, y conforme vaya creciendo el número de puntos la elipse se hará más pequeña y más ajustada al área real que recorrió el animal.

Hemos contrastado la normalidad de las localizaciones, pero debido al bajo número de ellas por individuo, y a la baja probabilidad de que los movimientos se produzcan al azar, la estima de la elipse se da solo como valor orientativo.

Las diferencias entre las varianzas de los tamaños de las áreas utilizadas (MPC) en seguimientos primaverales y veraniegos, entre machos y hembras, y entre individuos de las dos zonas de estudio, se testó mediante el test de Levene, y las diferencias entre los valores medios de cada caso por medio de una *t* de Student.

Calculamos también un índice superficie recorrida/número de días de marcaje, como una medida más de la tasa de movimiento, y comprobamos mediante el test de correlación de Spearman si dependía del tamaño del individuo (medido como LCC).

RESULTADOS

El tiempo de seguimiento de cada animal depende en gran medida de las condiciones fisiológicas del mismo en el momento del marcaje y de las condiciones ambientales, no siendo siempre factible el remarcaje. Por lo tanto, no ha existido uniformidad en cuanto al número de días de control radio-telemétrico de los individuos.

Malpolon monspessulanus

Hemos analizado la forma de moverse de las culebras bastardas en base a los tres objetivos reseñados en la introducción. Pasamos a exponer a continuación los resultados obtenidos en relación con cada uno de ellos.

1.- Longitud de los movimientos

Seguimos a 17 individuos adultos (15 individuos distintos) durante un período que osciló entre 3 y 30 días ($\bar{x} \pm d.t = 12.3 \pm 7.7$). Las características principales de cada seguimiento individual se reflejan en la tabla 23. Las distancias totales recorridas tuvieron un valor medio de $194.0 \text{ m} \pm 106.3$, con un rango de 47-507 m. Estos valores extremos correspondieron respectivamente a un individuo seguido en Nov-Diciembre y a una hembra grávida que aparentemente buscaba un lugar apropiado donde depositar sus huevos. La máxima distancia registrada entre localizaciones, no necesariamente sucesivas, de cada individuo tuvo una media de $127.21 \text{ m} \pm 68.37$ ($n=17$ seguimientos, rango 47-301).

Tabla 23

Ind.	D.recorr	Alej. max entre loc	Alej final loc cero	Alej máx loc cero	metros/dia m_1	m/dias móviles m_2	Period-mov.asociada
PRIMAVERA							
10	137	79	69	69	15.22	34.25 (4)	1 dia mov- 34 3 dia Q - 0 3 dia mov- 34.33 2 dia Q - 0
12	270.5	123	104	173	12.88	39.87 (4)	(14 dias-111m) 7 dia mov- 22.78
2	222	96	94	96	10.09	19.50 (4)	1 dia mov- 67 1 dia Q - 0 (5 dias -144m) 15 dia Q - 0.73 (8 dias laboratorio)
2	73	55	47	55	8.11	18.25 (4)	2 dia Q - 3 1 dia mov- 56 6 dia Q - 1.83
16	197	122.5	63	122.5	24.62	65.66 (3)	8 dia mov- 24.62
3	304	180	110	180	38	37.75 (4)	1 dia Q - 2 (4 dias -153m) 3 dia mov- 50.33

Ind.	D.recorr	Alej. max entre loc	Alej final loc cero	Alej máx loc cero	metros/dia m ₁	m/dias móviles m ₂	Period-mov.asociada
VERANO							
18	268.5	301	290	301	17.90	27.16 (3)	1 dia mov- 77 (12 dias -187m) 2 dia mov- 52.25
17	218.5	150	133	150	18.21	39.50 (3)	(10 dias -123.5 2 dia mov- 47.5
19	507	220	21	192.5	46.10	66.80 (5)	5 dia mov- 64.8 (4 dias -163) 2 dia Q - 0
23	177	206	177	206	44.25	44.25 (4)	4 dia mov- 44.25
24	131	72	64.5	64.5	43.66	43.66 (3)	3 dia mov- 43.66
5j	170.5	72	72	72	11.36	34.10 (5)	11 dia Q - 2.45 4 dia mov- 35.87
6	170	155	155	155	24.29	62.5 (2)	2 dia mov- 32.5 (4 dias -45m) 1 dia mov- 60
7	145	85	85	85	-	72.5 (2)	1 dia Q - 0 (7 dias -72m) (12 dias -73m)
26	164.84	125	125	125	32.97	32.97 (5)	5 dia mov - 32.97

Ind.	D.recorr	Alej. max entre loc	Alej final loc cero	Alej máx loc cero	metros/día m_1	m/días móviles m_2	Period-mov.asociada
OTOÑO							
5oc	95.5	74	68	74	6.82	19.5 (4)	6 día Q - 11 (2 días -17.5m) 6 día Q - 4.92
50	47	47	47	47	1.80	47.0 (1)	26 día Q - 1.80

Tabla 23. Secuencias de movimiento de los individuos de Malpolon monspessulanus, seguidos con radio-emisor. De cada uno de los seguimientos individuales se han calculado las características que se detallan a continuación. Señalamos que todas las distancias están expresadas en metros, y se han calculado midiendo con una cinta métrica la línea recta que unía las localizaciones de reposo de las culebras.

Ind. Se refiere al número de identificación de cada ejemplar.

D. recorr. Metros totales recorridos durante todo el rastreo, entre localizaciones sucesivas.

Alej. máx entre loc. Distancia entre los dos puntos más alejados entre sí del recorrido de cada animal.

Alej. final loc. cero. Distancia entre la primera localización y la última.

Alej. máx loc. cero. Distancia entre la localización más alejada y el punto del suelta.

metros/día m_1 . Índice de movilidad que resulta de dividir la distancia total recorrida entre el número total de días de seguimiento.

m/días móviles m_2 . Índice de movilidad expresado como la razón entre la distancia total recorrida (menos los metros recorridos en tiempos no controlados, que se indican en los períodos entre paréntesis) y el número de días en que se observó movimiento. Estos días es el número que se indica al lado entre paréntesis.

Period-mov. asociada. Etapas de días consecutivos en las que se puede desglosar cada seguimiento individual en base a la movilidad observada en cada una de ellas. El índice de movilidad se calcula como la razón entre la distancia recorrida en esa etapa y la duración en días de la misma.

Hemos representado en la figura 25 la distribución de los desplazamientos de ambos sexos en primavera y verano. En este caso hemos considerado todos los desplazamientos observados a partir de los dos metros de longitud.

Las gráficas de la parte inferior de la figura representan los movimientos observados en los individuos que permanecieron más de dos días sin localizar.

Una de las características de los movimientos diarios es que no superaron los 80 m de longitud, salvo en el caso de una hembra grávida a punto de efectuar la puesta, que recorrió 178 m el 26 de Junio. Sin embargo, en los individuos que se perdieron sí que constatamos movimientos de más de 100 m (el 80 % de los de primavera y el 44.4% de los de verano, ver figura 25). Suponemos que se perdieron porque se movieron más de lo que alcanzaba nuestro receptor. Aunque claramente los individuos se pueden mover más de 100m, no debe ser un hecho demasiado frecuente, puesto que no se han detectado en demasiadas ocasiones (ver tabla 24).

En la tabla 24 se resumen las longitudes medias de los desplazamientos observados. Se han separado por sexos y estaciones. Se consideran los valores diarios y los obtenidos en dos días sucesivos cuando la localización intermedia fué imposible de determinar. Cuando el número de localizaciones intermedias fue superior, las distancias se incluyeron en la tabla como movimientos no controlados.

A partir de estos resultados podemos decir que las hembras, en principio, no cambian las dimensiones de sus movimientos entre la primavera y el verano, no detectándose diferencias significativas en las longitudes medias de los desplazamientos cortos (máx. 2 días) de ambas estaciones (qué se sitúan en torno a los 35 m.) ($Z=0.65$, $n_1=12$, $n_2=35$, n.s) ni en sus varianzas ($t=0.41$, $n_1=12$, $n_2=35$, n.s). Tampoco hubo diferencias en el total de movimientos observados ($Z=1.03$, $n_1=15$, $n_2=39$, n.s; Levene test $t=0.02$ $n_1=15$, $n_2=39$ n.s;)

Por el contrario, los machos parecen desplazarse mayores distancias en verano que en primavera ($Z=1.95$, $n_1=13$, $n_2=8$, $P=0.05$). Este resultado probablemente sólo esté reflejando el acúmulo de movimientos menores de 10 m que efectuó uno de los machos seguidos en Abril. Pese a ello, las varianzas de los movimientos no llegaron a ser significativamente distintas en primavera y verano ($t=0.64$, $n_1=13$, $n_2=8$, n.s.)

Dentro del mismo período de tiempo no observamos diferencias significativas en

la longitud de los desplazamientos de machos y hembras ($Z=1.7$ $n_1=12$, $n_2=13$ $P=0.07$, en primavera y $Z=0.8$ $n_1=35$, $n_2=8$, $P=0.3$, en verano; ver también tabla 24). Como ya hemos señalado, los movimientos que no controlamos en el tiempo tuvieron en todos los casos valores próximos a los 100 m (ver figura 25).

En la figura 26 hemos representado los desplazamientos observados en cada estación agrupados en clases según su longitud: de menos de 10 m, de 10-50 m, de 50-100 m, de 100- 150 y de más de 150m. Aunque hemos visto que no existen diferencias significativas en las longitudes de los desplazamientos de ambos sexos a lo largo de las estaciones, la figura nos permite apreciar algunos matices de los movimientos.

En primavera la clase más frecuente es la que recoge los movimientos muy cortos, de menos de 10m; pero, como vimos, este resultado está reflejando en gran medida el seguimiento de un macho que, durante el mes de Abril, apenas se movía. El resto de los movimientos de los machos superaron los 50m. Sin embargo, en la misma época, algo más del 50% de los desplazamientos de hembras corresponden a distancias entre 10 y 50m.

Durante el verano, la clase más frecuente es la de 10-50m, donde se agrupan aproximadamente el 60% de los movimientos de ambos sexos. Con respecto a los meses anteriores, las hembras han aumentado el número de desplazamientos cortos (de menos de 10m) y disminuído el de los de más de 50m, apareciendo, sin embargo, viajes de más de 150m que no se daban en primavera. No hemos obtenido ningún registro de desplazamientos de machos que superaran los 150m, y tanto en primavera como en verano todos los desplazamientos de éstos superiores a 100 m se realizaron en más de dos días (ver fig. 25).

En cuanto a las dos hembras seguidas durante el otoño, cabe destacar que, igual que ocurrió con el primer individuo marcado en primavera, casi todos sus movimientos fueron de menos de 10m (ver tabla 23).

Tabla 24**Primavera**Hembras

Movimientos(2 días)	$x=35.1 \pm 22.9$	$n=12$ mov.	rango(3-71m)
Mov no controlados	$x=96.8 \pm 61.5$	$n=3$ mov.	rango(29.5-150m)
Total	$x=47.4 \pm 40$	$n=15$ mov.	rango(3-150m)

Machos

Movimientos(2 días)	$x=21.9 \pm 29.5$	$n=13$ mov.	rango(2-69m)
Mov no controlados	$x=111.7 \pm 42.9$	$n=3$ mov.	rango(63-128m)
Total	$x=38.8 \pm 47.4$	$n=16$ mov.	rango(2-128m)

VeranoHembras

Movimientos(2 días)	$x=33 \pm 32.3$	$n=35$ mov.	rango(6-178m)
Mov no controlados	$x=101.8 \pm 92.2$	$n=4$ mov.	rango(2-187m)
Total	$x=40 \pm 45.3$	$n=39$ mov.	rango(2-187m)

Machos

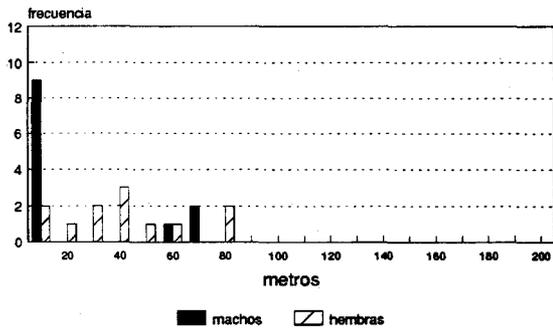
Movimientos(2 días)	$x=38.7 \pm 25.9$	$n=8$ mov.	rango(14-67m)
Mov no controlados	$x=98.8 \pm 36.5$	$n=4$ mov.	rango(72-150m)
Total	$x=58.7 \pm 40.8$	$n=12$ mov.	rango(14-150m)

Tabla 24.- Longitudes medias de los desplazamientos observados en los individuos de M. monspessulanus que se siguieron con emisor. Se han separado por sexos y estaciones de seguimiento. n=número de seguimientos de cada clase (período y sexo). Rango=longitudes mínima y máxima de los movimientos de cada clase).

Figura 25

Distribución de los desplazamientos observados en los individuos de M. monspessulanus seguidos con radio-emisores. En la parte superior de la figura aparecen los movimientos realizados en tiempos cortos (máximo dos días). En la parte inferior aparecen los movimientos en los que no se pudo determinar con precisión el tiempo que los animales tardaron en realizarlos (ver texto para detalles). Se consideró un movimiento a la distancia en línea recta que unía dos localizaciones sedentarias consecutivas.

movimientos primavera



movimientos verano

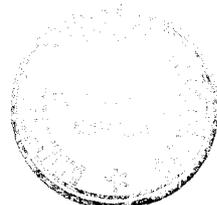
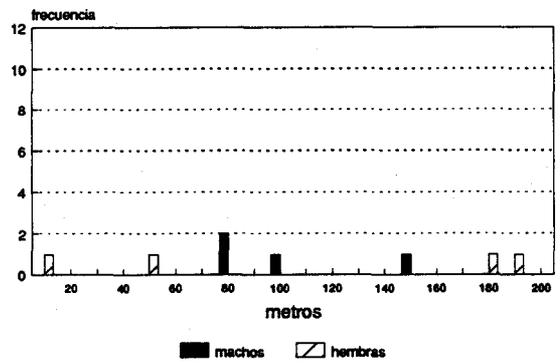
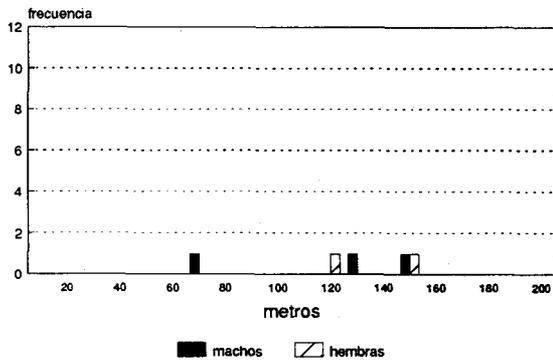
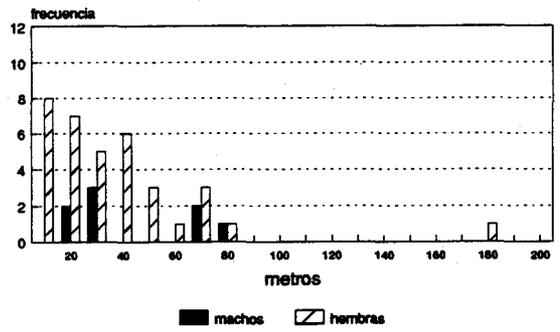
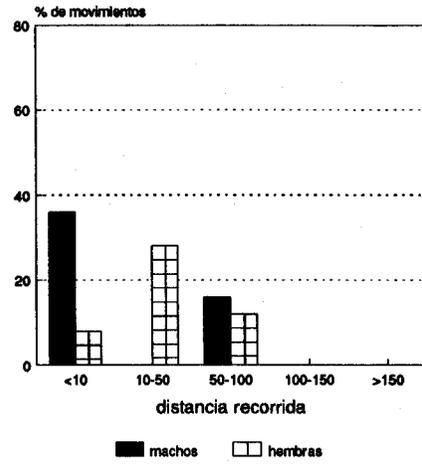


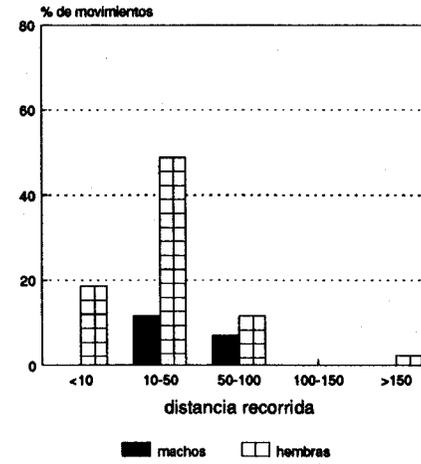
Figura 26

Frecuencia de los tipos de movimiento observados en los individuos de M. monspessulanus seguidos con emisor. Aparecen solo los desplazamientos realizados en tiempos controlados (máximo dos días).

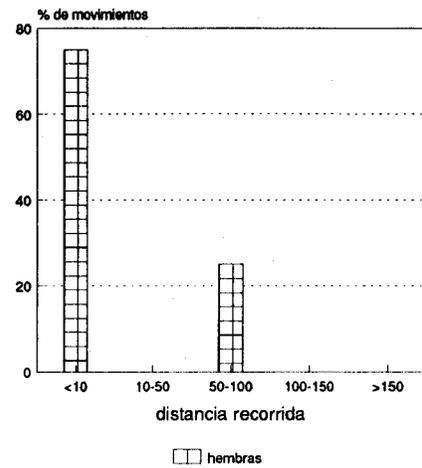
movimientos primavera



movimientos verano



movimientos otoño



2.- Índices de movilidad y períodos de movilidad/inmovilidad

Las tasas medias de movimiento de todos los individuos fueron de $m_1 = 22.3 \pm 14.6$ m/día de seguimiento. Y $m_2 = 41.5 \pm 16.9$ m/días de seguimiento con desplazamientos de más de 5 m. En la tabla 23 se daban los valores de las movilidades m_1 y m_2 de cada individuo. En la tabla 25 se dan los valores medios de estos índices en los seguimientos de primavera y verano, en ambos sexos. Entre la primavera y el verano los dos índices de movilidad global no tuvieron varianzas significativamente distintas (test de Levene, $t=1.05$, $P=0.31$ para m_1 y $t=0.11$ $P=0.9$, para m_2). Tampoco se apreciaron diferencias significativas entre sus valores medios ($t=1.69$ para m_1 y $t=0.96$ para m_2 , $P>0.05$ en ambos casos).

Considerando conjuntamente los datos de cada sexo en las dos estaciones, no se detectaron diferencias significativas entre las varianzas o los valores medios de machos y hembras, ni para m_1 ni para m_2 . Por escasez de datos, no analizamos por separado los movimientos de cada sexo en cada estación.

Como la mayoría de los reptiles de zonas templadas, nuestras culebras pasaban gran cantidad de tiempo escondidas en refugios (Huey et al., 1989), a veces días enteros.

Por otro lado, la alternancia de períodos móviles y no móviles exhibida por M. monspessulanus y también por E. scalaris, ha sido descrita entre los patrones de movimiento de algunas otras especies de ofidios (Barbour et al., 1969, Weatherhead y Charland, 1985; Slip y Shine, 1988). En la tabla 26 se ha calculado la duración media, en días, de ambos tipos de períodos, y las medias de las movilidades, en metros/día (tipo m_1), asociadas a cada período. Para hacerlo hemos agrupado previamente a los individuos por estaciones. No se hizo separación por sexos debido al bajo número de muestra.

Comparamos las varianzas y las medias de la duración, en días, de todos los períodos en primavera y en verano. Un resumen de los resultados puede verse en la tabla 27.

En primavera contamos 7 períodos con movilidad y 7 de inmovilidad, con una duración media de 3 a 4.5 días. No existieron diferencias significativas en las medias o

en las varianzas de las duraciones respectivas.

En verano registramos 3 períodos de inmovilidad, con una duración media de 4-5 días, y 10 períodos de días de movimiento, con una duración media de 3 días. La diferencia entre la duración de unos y otros tampoco fue significativa ($t=0.98$). Sin embargo, en esta época, la duración de los períodos de movimiento fue menos variable (varianza=2.32, $n=10$ períodos) que la de los de inmovilidad (varianza=30.33, $n=3$ (test de Levene, $t=4.38$ $P=0.001$), aunque este resultado está claramente afectado por la diferencia entre el número de observaciones de unos y otros.

En cuanto a las movilidades asociadas a cada tipo de período podemos señalar que en ningún caso se detectaron diferencias significativas entre los índices de movilidad ($m/\text{día}$, m_2) de primavera y verano. En los períodos de inmovilidad, la media de movimientos diarios es de 1-1.5 m en las dos estaciones, y en los de movimiento de 40-50 m (ver tablas 26 y 27).

No hemos comparado ni la duración de los períodos ni la movilidad observada en las dos estaciones anteriores con las correspondientes a las hembras de otoño, debido a que sólo tuvimos dos culebras marcadas después de Septiembre. Además, existió una clara diferencia entre ellas, ya que mientras la hembra 5 se movía esporádicamente, la hembra 50 se mantuvo 25 días en estado de semiletargo.

Tabla 25

	m_1		m_2		Individuos rastreados
	(metros/n días segui)		(metros/n días mov)		
	($\bar{x} \pm d.t$)	n	($\bar{x} \pm d.t$)	n	
primav	18.2 \pm 11.3	77	35.8 \pm 17.2	23	6
verano	29.8 \pm 13.7	72	43.9 \pm 14.1	32	8
machos	21.1 \pm 14.6	55	37.4 \pm 19.6	18	5
hembras	26.9 \pm 13.6	94	42.1 \pm 13.6	37	9

Tabla 25.- Valores medios de los índices m_1 y m_2 , que mostraron los individuos de M. monspessulanus (según los valores obtenidos en la tabla 25) seguidos en primavera y en verano, y para cada sexo, independientemente de la época de seguimiento. n= número de días con los que se calculó el valor medio. Ni al comparar sexos, ni al comparar estaciones se detectan variaciones significativas.

Tabla 26

Duración (días)				Movilidad (metros/día)			
Estación	Media±d.típ (Rango)	N	Períodos	Media±d.típ (Rango)	Ndías	N I	

Períodos Inmovilidad

Primavera	4.3±5.0	(1-15)	7	1.1±1.2	(0-3)	15	6
Verano	4.7±5.5	(1-11)	3	1.5±1.3	(0-2.45)	14	8
Otoño	12.7±11.5	(6-26)	3	5.9±4.7	(1.80-11)	38	2

Periodos Movilidad

Primavera	3.4±2.9	(1-8)	7	41.3±16.7	(22.8-67)	24	6
Verano	2.9±1.5	(1-5)	10	49.0±14.6	(32.5-77)	29	8

Tabla 26.- Duración media, en días, de los períodos de Inmovilidad (grupos de días consecutivos en los que los individuos se movieron menos de 5 m) y movimiento observados en los individuos de M. monspessulanus en cada estación de seguimiento. Los índices medios de movilidad asociados a cada uno se expresan al lado, en metros. N Períodos; se refiere al número de períodos observados de cada clase. N días; se refiere al número de días totales con los que se ha calculado el índice de movilidad; N I; es el número de individuos rastreados en cada estación. Los cálculos se hicieron a partir de las etapas observadas en los seguimientos individuales de cada estación. (Tabla 23).

Tabla 27

Tipo período	Duración (días)		Movilidad asociada (m/día)		
	(Levene) varianzas	(Student-t) medias	(Levene) varianzas	(Student-t) medias	(n ₁ ,n ₂)
I pri/Mo pri	0.98 n.s	0.38 n.s	-	-	(7,7)
I ver/Mo ver	4.38 **	0.98 n.s	-	-	(3,10)
I pri/I ver	0.28 n.s	0.10 n.s	0.94 n.s	0.47 n.s.	(7,3)
Mo pri/Mo ver	1.89 n.s	0.48 n.s	1.01 n.s	0.68 n.s.	(7,10)

Tabla 27.- Resultados de los test de Levene (comparación de varianzas) y de Student (comparación de medias) de la duración de los períodos de movilidad e inmovilidad en primavera y verano; y de los índices de movilidad asociados a cada período, en individuos radio-rastreados de M. monspessulanus. Los tipos de período que se comparan se indican mediante: I (inmovilidad), Mo (Movimiento); pri (primavera) y ver (verano); (n₁, n₂) se refiere al número de períodos comparados, el número de días de cada período se detalla en la tabla 25. El nivel de significación esta dado al 0.05%.

3.- Alejamiento del punto de suelta

Hemos visto en la tabla 23 que el máximo alejamiento entre localizaciones casi siempre coincide con el alejamiento máximo de la localización inicial. Ello nos llevó a medir durante cada día del rastreo este alejamiento progresivo desde la localización cero. Los alejamientos máximos desde el punto inicial oscilaron entre los 47 y los 301 m, teniendo un valor medio de $127.5m \pm 68.2$ ($n=17$ seguimientos individuales). Por estaciones, estos valores medios, su desviación estándar, su rango y su tamaño de muestra fueron $159.9m \pm 52.4$ (55-180), $n=6$ individuos seguidos en primavera; $150.11m \pm 75.8$ (64.5-301), $n=9$ en verano; y $60.5m \pm 19.1$ (47-74), $n=2$ hembras seguidas en otoño.

Los alejamientos finales a partir del punto de suelta son algo más pequeños, teniendo una media de $101.4m \pm 63.4$, (rango 47-290; $n=17$ individuos).

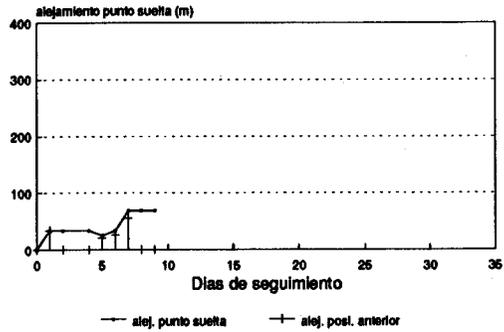
En las figuras 27, 28 y 29 se ha representado el seguimiento de las serpientes individualmente. En cada gráfica puede verse el desplazamiento desde el punto anterior (en barras) y el alejamiento que la nueva posición supone respecto de la localización cero (en línea continua).

Normalmente se produce un alejamiento continuo desde la localización cero a medida que pasa el tiempo, excepto en algunos casos en los que los ejemplares volvieron al lugar de captura (por ejemplo, la hembra Mm19). En otros casos, aunque no vuelven a la zona inicial, durante el seguimiento se produce un punto de inflexión en el sentido de la marcha, interrumpiéndose la continuación del alejamiento que se venía produciendo; tal fue el caso de Mm3, Mm16, Mm17 y Mm18 que expulsaron el emisor justo en ese punto.

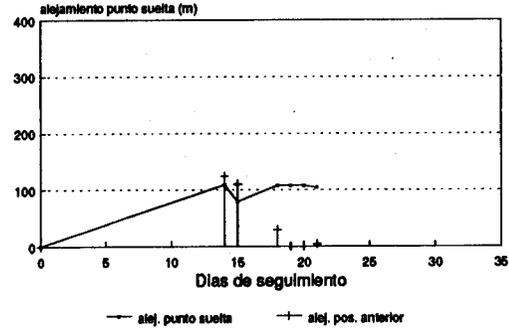
Figuras 27, 28, 29

Representación gráfica de los seguimientos individuales de M. monspessulanus. En cada una de ellas aparece en abcisas los días de seguimiento y en ordenadas la distancia recorrida cada día (mediante barras), y el alejamiento que esa distancia suponía desde el punto inicial del seguimiento (en línea continua) Mm 19 h, se refiere al número de identificación del individuo y al sexo.

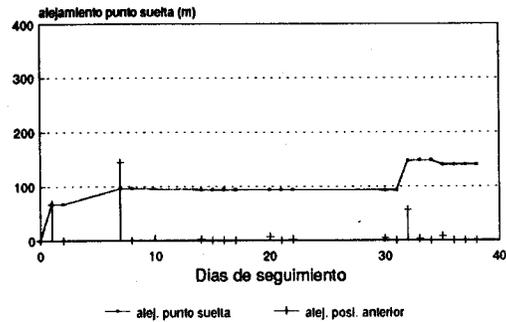
Mm 10 h



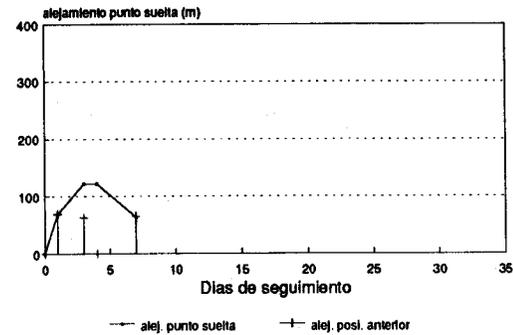
Mm 12 h



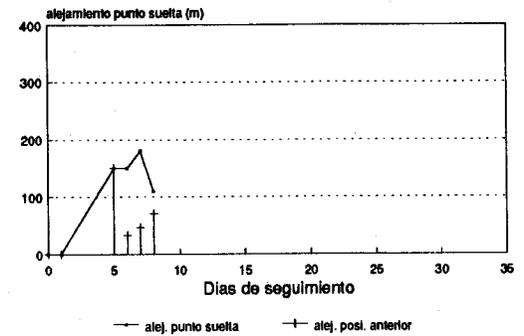
Mm 2 m



Mm 16 m



Mm 3 h

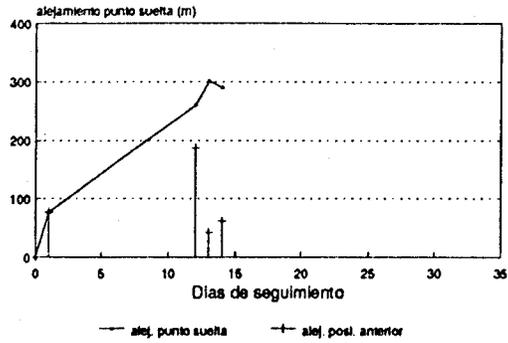


dia 0 = 25 Abril
17:25 Mayo, en cautividad

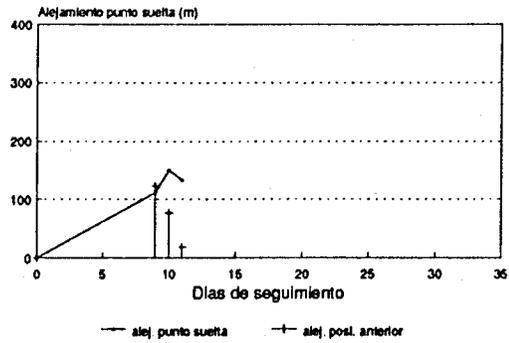
dia 0 = 21 Mayo

dia 0 = 25 Mayo

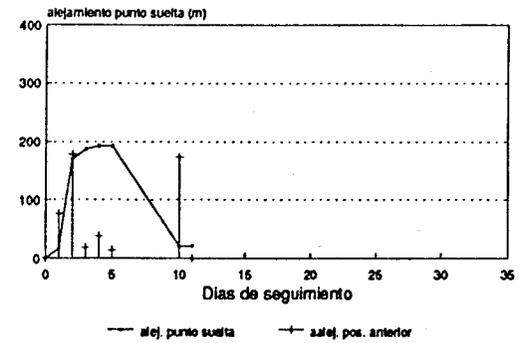
Mm 18 h



Mm 17 m

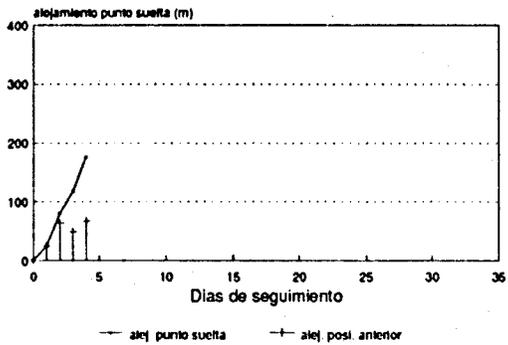


Mm 19 h

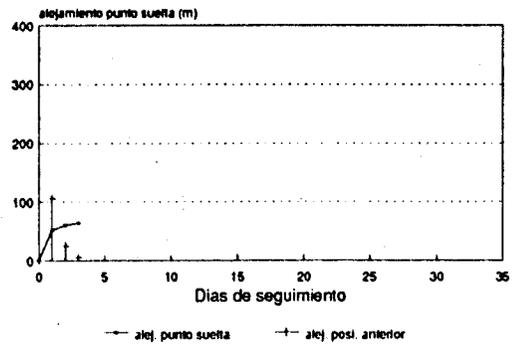


de 6-17 June

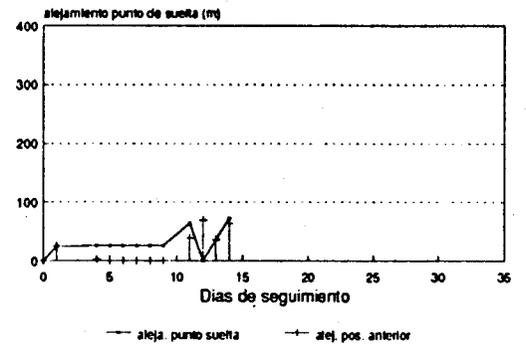
Mm 23



Mm 24 h

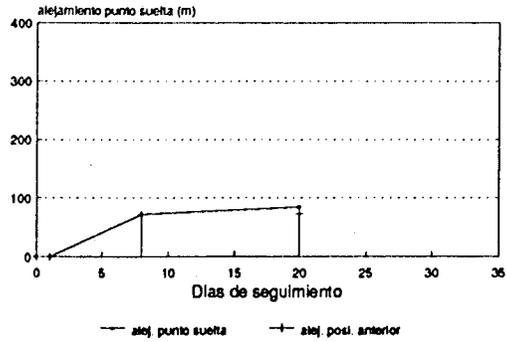


Mm 5J h



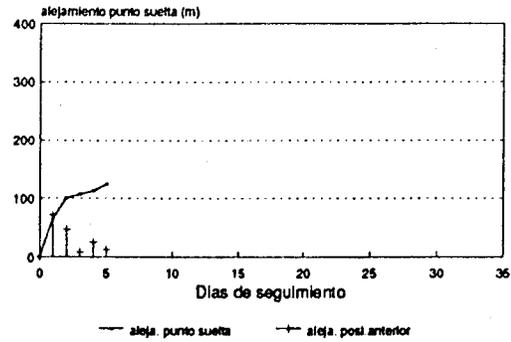
de 8-25 June

Mm 7 m



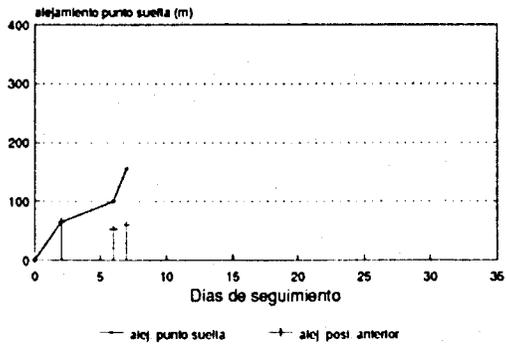
de 9- 13.1.77

Mm 26 h

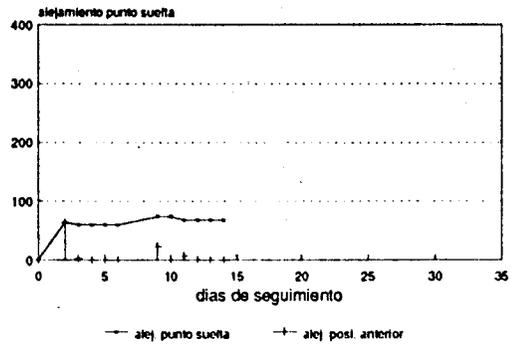


de 9- 4 Agosto

Mm 6 h

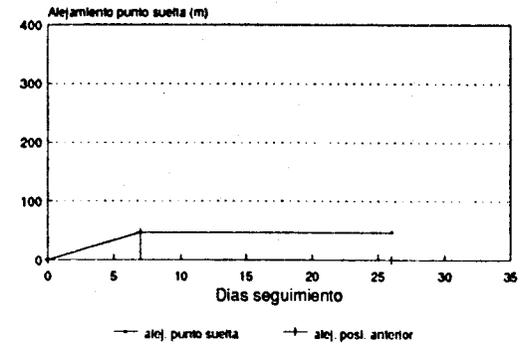


Mm 5 Octubre h



da 0 28 Septiembre

Mm50 h



da 0 18 noviembre

Aunque en general se va produciendo un alejamiento, éste nunca superó los 301m en línea recta, bien porque se producían estabilizaciones temporales, como en los casos de Mm10, Mm2, Mm5, Mm16 y Mm12, o bien porque, aunque los individuos se movieran alejándose, el tiempo de control fué relativamente corto, casos de Mm24, Mm6, Mm26 y Mm23. Debido fundamentalmente a los cortos tiempos de seguimiento, no podemos confirmar si las serpientes tienen o no tendencia a mantener fidelidad a las áreas de movimiento.

Tomando el alejamiento diario desde la localización cero de todos los individuos conjuntamente (Slip y Shine, 1984) se aprecia que existe una relación significativa entre el número de días de seguimiento y el alejamiento desde el punto de suelta $F(1,98)=8.272$, $P=0.0049$. $r^2=7.78\%$ (figura 30). Si se suprimen del análisis las localizaciones pertenecientes a la última semana del seguimiento de Mm2 (Que corresponden a los días 30-40 de la gráfica), la relación ya no es significativa $F(1,89)=2.124$, $P=0.148$, $r^2=2.33\%$. (Figura 31). El primer resultado pone de manifiesto que al aumentar el número de días de seguimiento aumenta el alejamiento desde el punto de suelta. Sin embargo, el segundo análisis sugiere que este aparente "vagabundeo" no se da en tiempos más cortos (sobre los 25 días). Los resultados de este segundo análisis pueden verse apoyados porque en tiempos cortos ciertos individuos repitieron lugares, principalmente los utilizados como asoleamiento y de descanso, aunque no tuvimos ocasión de constatar la repetición de rutas de movimiento.

En la tabla 28 se han resumido estas repeticiones en los animales radio-rastreados, señalando el tipo de biotopo de la localización, la actividad que se registró y el número de días transcurridos entre la primera y la segunda visita a cada lugar. Cabría añadir además las recapturas en las trampas de individuos que no fueron seguidos radioteleméricamente.

Tabla 28

biotopo	tipo de actividad	tiempo entre observacioens (dias)
sup. de cemento	asoleamiento	1
pastizal	asol/manten	8
pastizal	manten.	7
matorral	asoleamiento	1
hu. conejo	refugio/bús ovop.	10
hu. conejo	"	1
trampa	movimiento	12
trampa	"	73

Tabla 28.- Resumen de las veces que se observaron individuos de M. monspessulanus en el mismo lugar, en distintos dias. Biotopo=se refiere al tipo de sitio en que se vió a la serpiente. Actividad=se refiere a uno de los tipos de actividad que se indican en el capítulo correspondiente (asol=tomar el sol; manten=mantenimiento; refugio=permanecer escondidas; bús ovop.= hembras explorando refugios antes de efectuar la puesta; movimiento); tiempo transcurrido=informa sobre los dias que pasaron entre la primera y la segunda observación.

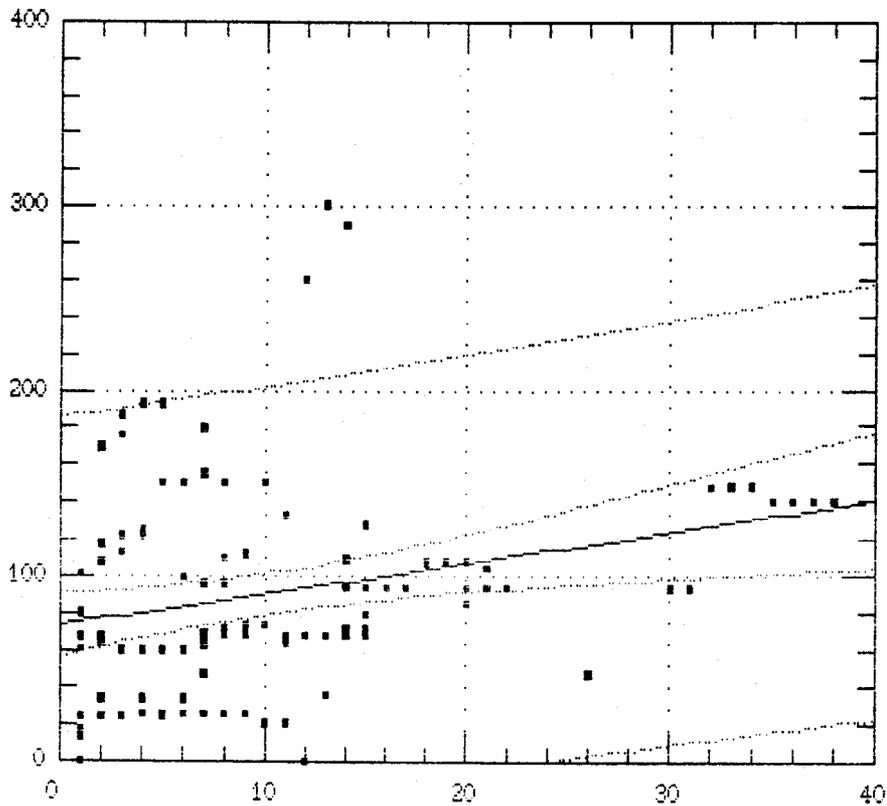


Figura 30

Análisis de regresión entre el total de días de seguimiento de M. monspessulanus (variable independiente, en el eje de abcisas) y el alejamiento diario, en metros, que se da desde el punto de inicio (variable dependiente, eje de ordenadas). En esta gráfica se incluyen todas las localizaciones obtenidas de todos los individuos rastreados.

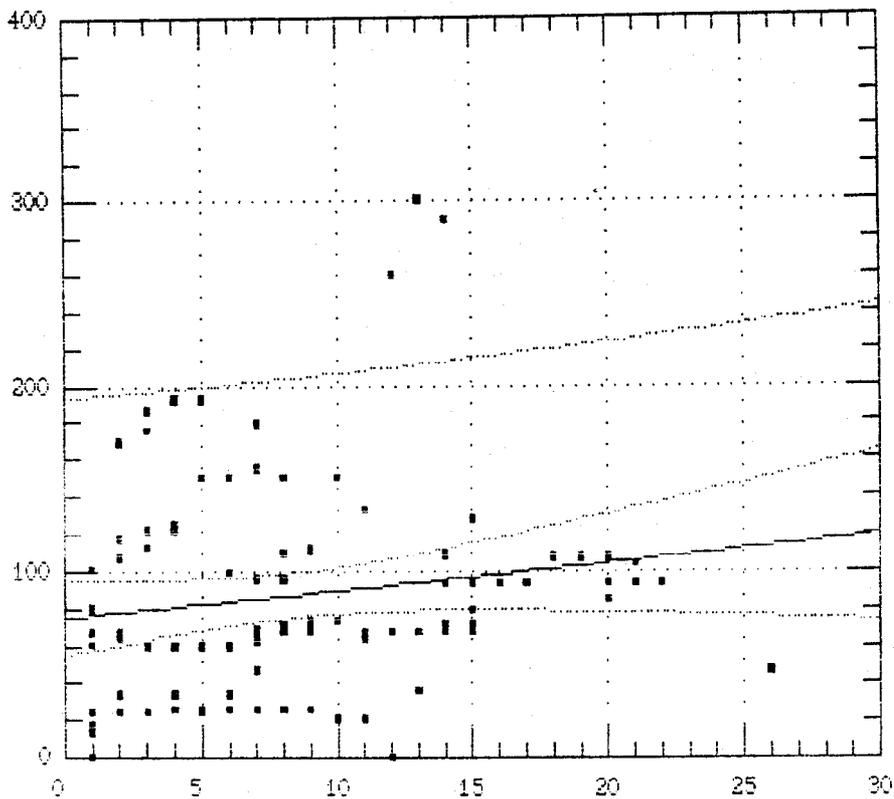


Figura 31

Análisis de regresión entre los días de seguimiento de individuos de M. monspessulanus (variable independiente, en el eje de abcisas) y el alejamiento diario, en metros, que se da desde el punto de inicio (variable dependiente, eje de ordenadas). En esta gráfica se ha eliminado del análisis la última semana de seguimiento de uno de los individuos.

4.- Estima de las superficies utilizadas

Se calculó la superficie que cubrían las localizaciones de cada serpiente mediante los métodos ya citados del Mínimo Polígono Convexo (MPC), y el Determinante (Ell). Analizando los resultados de todos los individuos, la superficie estimada según el MPC (Tabla 29) no parece estar muy ligada, en principio, al número de días de seguimiento de cada animal (Test de correlación de Spearman $r_s=0.28$, $P>0.05$; $n=14$ seguimientos individuales) o al número de localizaciones utilizadas ($r_s=0.25$, $P>0.05$; $n=14$ seguimientos individuales) (Weatherhead y Hoysak, 1989) (no hemos considerado los individuos con 5 o menos localizaciones). Este resultado, y el poco tiempo de seguimiento, nos indican que no podemos contemplar las áreas que calculamos con nuestros datos como una estima de las áreas de campeo en el sentido clásico, de "área que recorre un animal en sus actividades normales de alimentación, reproducción y otras facetas de su vida diaria" (Barbour y Harvey, 1969), sino que, en realidad, la posible área de campeo sería de un tamaño intermedio entre la superficie encerrada en el polígono y la sobreestimada superficie que, en nuestro caso, ofrece la elipse.

Tabla 29.- Seguimientos individuales de Malpolon monspessulanus, y estimación de las áreas recorridas.

Ind. N° de identificación de cada serpiente. Se señalan con asterisco las que repitieron localizaciones.

Sexo. Sexo.

nd. N° de días de radio-rastreo.

nlo. N° total de localizaciones obtenidas de ese individuo.

MPC (ha). Superficie que la culebra recorrió durante el tiempo de marcaje. Se estimó mediante el Mínimo Polígono Convexo y se expresa en ha.

EII (ha). Superficie que la culebra recorrió durante el tiempo de marcaje. Se estimó mediante el método del Determinante, expresada en ha.

MPC/nd. Razón entre el área de campeo estimada por el Mínimo Polígono Convexo, y el número de días de seguimiento.

EII/nd. Razón entre el área estimada por el método del Determinante y el número de días de seguimiento.

Período. Fechas entre las que se siguió al animal marcado con emisor.

Zona. Hace referencia a la zona de trampas dónde se capturó y desde la que se empezó a seguir a cada individuo. Los individuos en los que no se especifica, se capturaron a mano y en otra zona distinta y se siguieron allí.

Tabla 29

Ind.Sexo	nd	nlo	MPC(ha)	Ell(ha)	MPC/nd	Ell/nd	Período	Zona	
Primavera									
10	h	9	18	0.130	0.5435	0.014	0.060	29/4-08/5.88	II
12	h	21	19	0.410	2.8217	0.019	0.139	06/5-27/5.89	I
2	m	39	38	0.481	0.7960	0.012	0.020	25/4-02/6.88	-
16	m	8	6	0.150	2.7830	0.018	0.348	01/5-28/5.89	II
3	h	8	7	0.570	5.9426	0.071	0.743	25/5-02/6.88	-
Verano									
18	h	15	6	1.0401	4.1088	0.069	0.941	15/6-29/6.89	II
17	m	12	5	0.580	3.5460	0.048	0.295	17/6-28/6.89	I
19	h	11	19	0.780	3.4626	0.070	0.315	25/6-06/7.89	II
4	m	8	3	0.080	59.895	0.001	7.487	20/6-28/6.88	III
23	m	4	11	0.460	2.1595	0.115	0.540	25/6-28/6.89	I
24	h	3	9	0.160	0.9702	0.053	0.323	05/7-07/7.89	II
5j	h	15	15	0.210	0.7300	0.014	0.049	05/7-19/7.88	I
6	h	7	6	0.150	2.1917	0.021	0.313	11/7-18/7.88	I
7	m	20	4	0.257	14.465	0.012	0.720	13/7-02/8.88	I
26	h	5	21	0.210	0.7398	0.042	0.148	06/8-10/8.89	II
Otoño									
5oc	h	14	76	0.120	0.2300	0.008	0.016	28/9-12/10.88	I

4.1.- Mínimo Polígono Convexo

El tamaño medio estimado del MPC para todas las M. monspessulanus que se radorastrearon fue de $0.389\text{ha} \pm 0.28$, fueron 14 individuos adultos, rastreados una media de $12.21\text{días} \pm 9.17$.

En numerosos trabajos se ha comprobado que, la superficie encerrada dentro del MPC depende del número de localizaciones y va aumentando a medida que pasa el tiempo, o, lo que es lo mismo, a medida que se van añadiendo puntos, hasta que llega un momento de estabilización por haberse alcanzado los límites del área que recorre normalmente el animal (entonces todos los nuevos puntos van quedando dentro del área ya acotada; (ver Rose, 1982; Madsen, 1984). Aunque en conjunto pueda no existir relación significativa entre el aumento del número de localizaciones y la superficie que dibuja el MPC (ver arriba), individualmente sí se verifica. Así, hemos representado en la figura 32 el aumento gradual de la superficie del MPC en los individuos que tuvieron un seguimiento más largo, agrupando éste en periodos de cinco días, más el último día de control en cada caso. Excepto en el caso del macho Mm2, se observa en todos los casos un crecimiento continuo, con leves estabilizaciones al final del seguimiento. Los pocos días de control no nos han permitido confirmar la estabilización definitiva. La estabilización temporal de Mm2 se debió a un período de inmovilidad total registrado durante una fase de muda.

En las figuras 33 y 34 se pueden ver las representaciones gráficas de los MPC de todas las culebras bastardas de las zonas I y II.

No existió relación significativa entre el índice sup. estimada/días de seguimiento y la LCC del animal (test de correlación de Spearman; $r_s=0.23$, $P=0.38$, $n=14$).

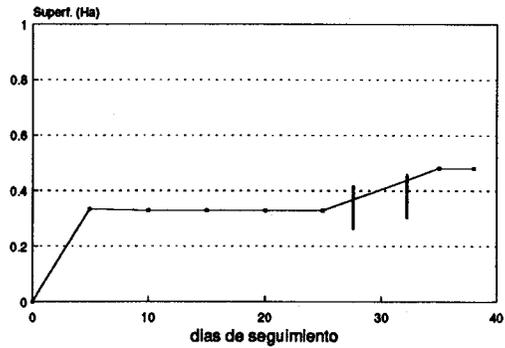
Las superficies recorridas no tuvieron tamaños significativamente distintos en primavera o verano ($t=0.611$, $P=0.55$, $n_1=5$ y $n_2=8$). Tampoco existieron diferencias estadísticamente significativas en el tamaño de las áreas de las serpientes de la zona I y las de la zona II ($t=0.50$, $P=0.62$, $n_1=6$ y $n_2=6$), ni entre las superficies utilizadas por machos y hembras ($t=0.042$, $P=0.9$, $n_1=4$ y $n_2=10$). No se encontraron diferencias significativas entre los valores del índice superficie recorrida/número de días al comparar primavera y verano ($t=1.32$, $P=0.20$, $n_1=5$ y $n_2=9$), ni al comparar machos y hembras ($t=0.24$, $P=0.80$, $n_1=4$ y $n_2=10$).

En las tablas 30 y 31 se ha calculado el porcentaje de superficie que comparten los MPC de los individuos seguidos en cada una de las zonas de trampeo. Lo hemos calculado sin tener en cuenta si coincidían o no en el tiempo. Temporalmente coincidieron los seguimientos de Mm5J con Mm6 (0.1% de solap.) y Mm7 con Mm23 (0% de solapamiento) en la zona I. En la zona II las coincidencias temporales se dieron entre las hembras Mm18 y Mm19 (24.7% solap) y Mm19 y Mm24 (11.7%). En las dos zonas se observaron casos en los que una serpiente recorrió parte de la superficie que antes había ocupado otra, del mismo o de distinto sexo.

Figura 32

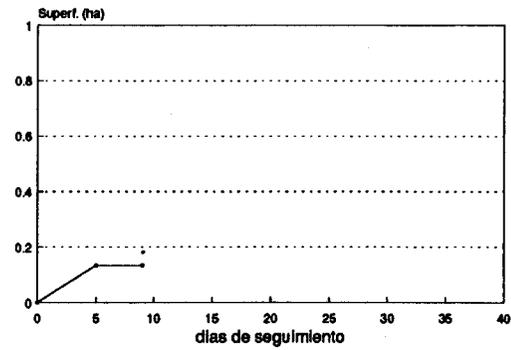
Representación del crecimiento del área incluida dentro del MPC de cada individuo de M. monspessulanus a medida que pasaban los días de seguimiento.

Mm2 m



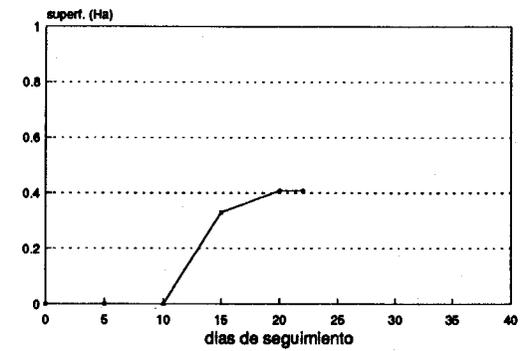
seguimiento 25/4-17/5 y 25/5-2/6

mm10 h



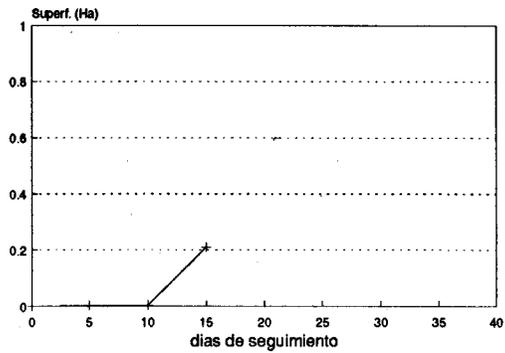
seguimiento 28/4-5/5

Mm12 h



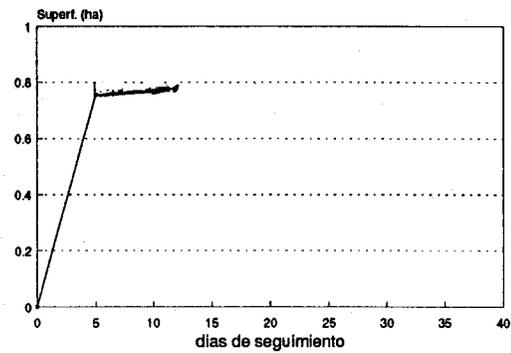
seguimiento 5/5-27/5

Mm 5J h



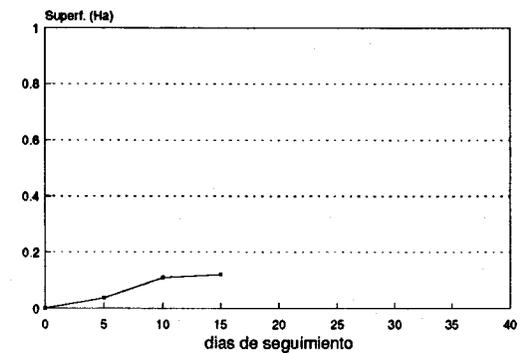
seguimiento 5/7-20/7

Mm19 h



seguimiento 25/6-5/7

Mm5 Octubre h



seguimiento 28/8-12/10

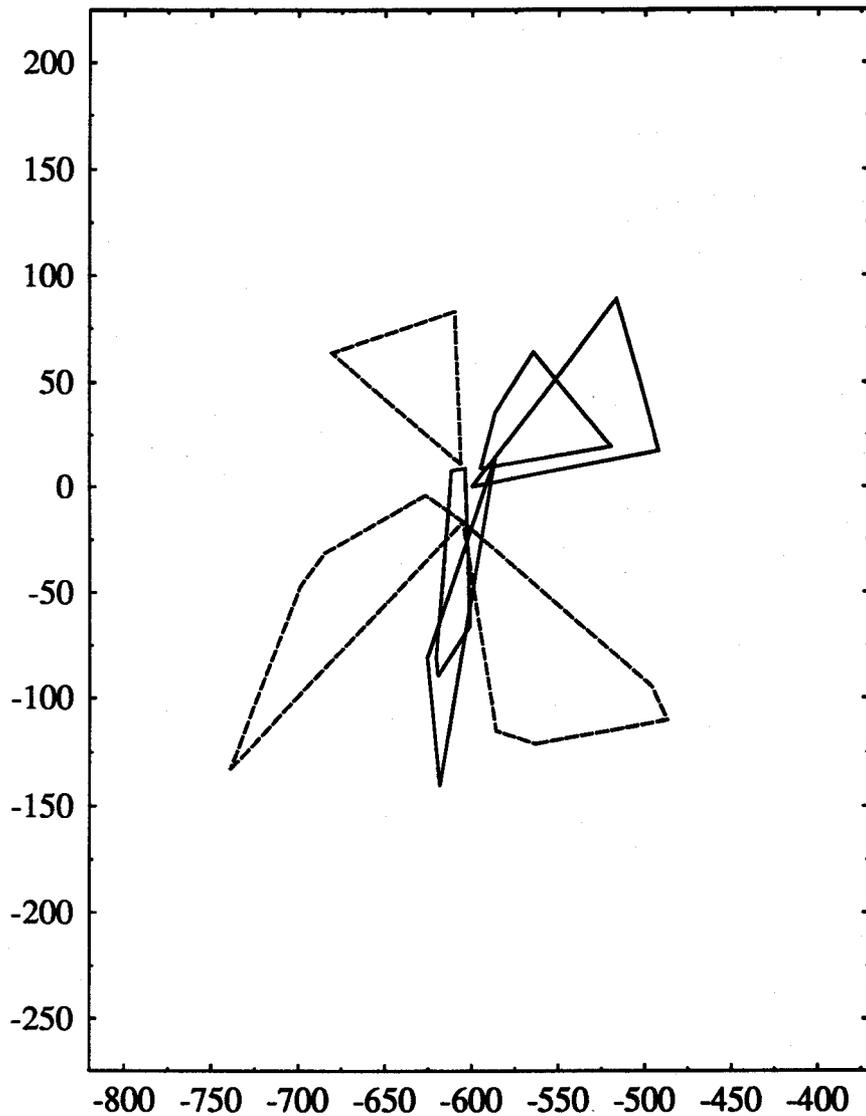


Figura 33

Areas recorridas, según el MPC, por las M. monspessulanus de la Zona I. Los machos se han dibujado en trazo discontinuo y las hembras en trazo continuo. Las escalas de los dos ejes están expresadas en metros. El centro de las trampas ocupa las coordenadas (-600, 0).

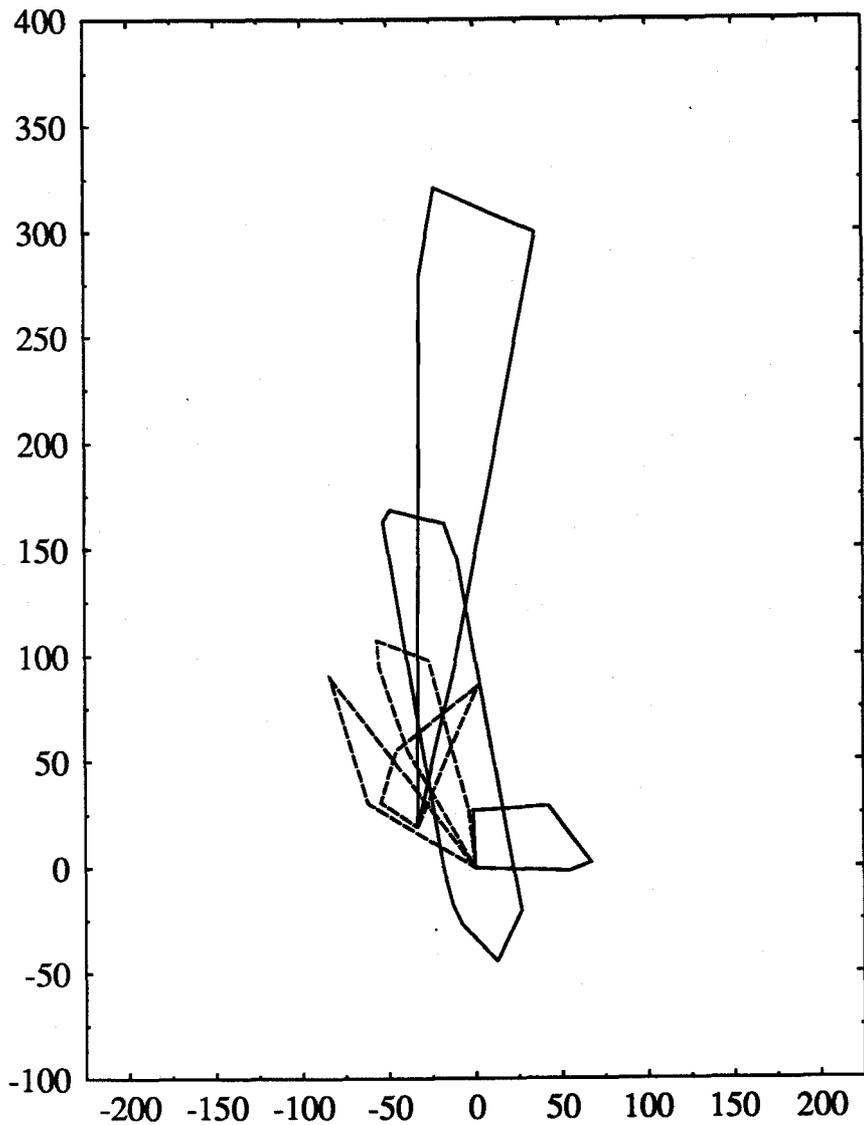


Figura 34

Areas recorridas, según el MPC, por las M. monspessulanus de la zona II. El centro de las trampas corresponde a las coordenadas (0,0). Los machos aparecen en trazo discontinuo. La escala de los dos ejes está expresada en metros.

Tabla 30

N° Indv.	5J	5Oc	6	17	23	12
5J	-	0	1.92 0.1%	0	0	1308.63 42.3%
5Oc	0	-	585.1 43.6%	13.53 0.4%	61.02 2.1%	0
6	1.92 0.1%	585.1 43.6%	-	119.85 3.3%	0	13.31 0.5%
17	0	13.53 0.4%	119.85 3.3%	-	0	0
23	0	61.02 2.1%	0	0	-	0
12	1308.6 42.3%	0	13.31 0.5%	0	0	-

Tabla 30.- Solapamiento de las áreas calculadas por el MPC, para las M. monspessulanus seguidas en la zona I. El primer dato es la superficie que tienen en común ambos polígonos, expresada en m². El dato que se da debajo es el porcentaje que representa sobre la suma de las dos áreas.

Tabla 31

Nº Indiv.	10	18	19	24	16	26
10	-	310.11	562.67	0	412.76	0
		5.3%	12.4%		29.0%	
18	310.11	-	2251.6	0	26.09	616.56
	5.3%		24.7%		0.4%	9.8%
19	562.67	2251.6	-	550.16	136.5	1355.59
	12.4%	24.7%		11.7%	2.9%	27.4%
24	412.76	26.09	136.5	0	-	0
	29.0%	0.4%	2.9%			
26	512.19	616.56	1355.5	0	0	-
	29.7%	9.8%	27.4%			

Tabla 31.- Solapamiento de las áreas calculadas por el MPC, para las M. monspessulanus seguidas en la zona II. El primer dato es la superficie que tienen en común ambos polígonos, expresada en m². El dato que se da debajo es el porcentaje que representa de la suma de las dos áreas.

Elaphe scalaris

1.- Longitud de los desplazamientos

Hemos expuesto en la tabla 32 los resultados de los seguimientos individuales de las culebras de escalera, especificando la duración en días de cada tipo de período (de inmovilidad o movimiento) y la movilidad asociada a cada uno de ellos (índices m/días; m_1 , y m_2). Las distancias totales recorridas por los 9 individuos tuvieron un valor de 260.35 m de media y un rango de 44.5 a 728 m. Los controles duraron entre 1 y 28 días (11.5 ± 9.2 ; media \pm d.t). El individuo que recorrió la mayor distancia fue también el que más días se siguió; el que menos recorrió fue una hembra que, inmediatamente después de ser liberada, se escondió en el interior de una madriguera de conejos, permaneciendo en ella hasta que expulsó el emisor. La máxima distancia entre dos localizaciones distintas del mismo individuo fue en promedio de $158.7m \pm 97.2$, con un rango entre 44.5-352.5 m (n=9 individuos).

Como en el caso de la especie anterior, separamos los movimientos realizados en dos días del total de desplazamientos, en los que, a veces, se ignoraba el tiempo total invertido en realizarlos. Los desplazamientos observados, separados por sexos y estaciones, se han representado en la figura 35. En la mitad inferior de la figura se indican los movimientos "no controlados".

En esta especie, tanto en primavera como en verano los individuos efectuaron movimientos de más de 100m, (15.4% de los movimientos de primavera y 42.8% de los movimientos de verano).

A los machos rastreados en verano no se les registró ningún movimiento en menos de 2 días. De los de más tiempo, todos los registrados superaron los 100m. Esto podría indicar que no realizan muchos movimientos cortos, y cuando se mueven lo hacen más lejos de lo que el alcance de nuestro receptor permitía detectar.

En el tabla 33 hemos resumido la longitud media, en metros, de los desplazamientos, separando a los sexos y considerando como dos períodos distintos primavera y verano.

Las hembras no modifican la longitud media de sus movimientos entre la primavera y el verano. ($Z=0.89$, $n_1=7$, $n_2=7$; $P>0.05$). Las varianzas tampoco fueron significativamente distintas en las dos estaciones ($t= 1.02$, $n_1=7$, $n_2=7$. n.s)

En el caso de los machos, no pudimos hacer comparaciones, debido al bajo número de muestra.

En primavera tampoco encontramos diferencias significativas en la longitud media, ($Z=0.28$, $n_1=7$, $n_2=6$, n.s) o en las varianzas ($t=1.14$, $n_1=7$, $n_2=6$, n.s.) de los desplazamientos entre ambos sexos. En verano no hicimos comparaciones debido a los seguimientos tan escasos e irregulares que tenemos de machos.

En la figura 36 se muestran los desplazamientos clasificados en categorías de 50m. A pesar de que las variabilidades de los movimientos de las hembras no sean significativamente distintas, en la figura se aprecia un leve cambio en la forma en que se mueven a medida que avanza el año. Así, en verano solamente realizaron movimientos entre 20-50m, o superiores a los 150m, mientras que en primavera exhibían un abanico más amplio. Por supuesto, la gráfica refleja también la ausencia en el caso de los machos de viajes cortos en verano. En conjunto, la clase más representada fue la de los desplazamientos entre 10 y 50m, que agrupó en torno al 50% de todos.

Tabla 32.

Ind.	D. recorr	Alej. máx entre loc	Alej. final loc cero	Alej máx loc cero	metros/día m ₁	m/días móviles m ₂	Period-mov.asociada
PRIMAVERA							
13m	738	352.5	351	352.5	26.35	83.20 (5)	1 día mov -95 (3 días-322 m) 5 días Q -0 1 día mov -210 6 día mov -16.5 12 día Q -0.16
15	316.5	120	120	120	15.83	79.13 (4)	1 día mov -24 4 día Q -0 1 día mov -29.5 4 día Q -0 1 día mov -171.5 7 día Q -0 2 día mov -45.75
17	107	102	102	102	9.73	53.50 (2)	(11 días-107 m)
VERANO							
10	335	240	240	240	22.33	0 ¹	(5 días-180 m) 2 día Q -0 (5 días-155 m) 3 día Q -0
13j	78.17	67.5	67.5	67.5	78.17	78.17	1 día mov -78.17

Ind.	D. recorr	Alej. máx entre loc	Alej. final loc cero	Alej máx loc cero	metros/día m_1	m/días móviles m_2	Period-mov.asociada
9	455	223	75	223	26.76	143.33	3 día mov -143.33 (5 días-2 m) 2 día Q -0 (4 días-23) 2 día Q -0
5	156	156	156	156	15.6	01	(2 días-156 m) 7 día Q -0
19	44.5	44.5	44.5	44.5	44.5	-	(1 día-44.5 m)
21	123	123	123	123	41	0 ¹	(3 días-123 m)

(0¹).- No sabemos en cuantos días concretos efectuaron los desplazamientos.

Tabla 32. Secuencias de movimiento de los individuos de *Elaphe scalaris*, seguidos con radio-emisor. De cada uno de los seguimientos individuales se han calculado las características que se detallan a continuación. Señalamos que todas las distancias están expresadas en metros, y se han calculado midiendo con una cinta métrica la línea recta que unía las localizaciones de reposo de las culebras.

Ind. Se refiere al número de identificación de cada ejemplar.

D. recorr. Metros totales recorridos durante todo el rastreo, entre localizaciones sucesivas.

Alej. máx entre loc. Distancia entre los dos puntos más alejados entre sí del recorrido de cada animal.

Ale. final loc. cero. Distancia entre la primera localización y la última.

Alej. máx loc. cero. Distancia entre la localización más alejada y el punto del suelta.

metros/día (m_1). Índice de movilidad que resulta de dividir la distancia total recorrida entre el número total de días de seguimiento.

m/días móviles (m_2). Índice de movilidad expresado como la razón entre la distancia total recorrida (menos los metros recorridos en tiempos no controlados, que se indican en los períodos entre paréntesis) y el número de días en que se observó movimiento. Estos días es el número que se indica al lado entre paréntesis.

Períodos-mov. asociada. Etapas de días consecutivos en las que se puede desglosar cada seguimiento individual en base a la movilidad observada en cada una de ellas. El índice de movilidad se calcula como la razón entre la distancia recorrida en esa etapa y la duración en días de la misma.

Tabla 33

Primavera

Hembras

Movimientos(2 días)	$x=58.6 \pm 72.1$ n=7mov.	rango(6-210)
Mov no controlados	$x=141.7 \pm 163.8$ n=3mov.	rango(2-322)
Total	$x=82.4 \pm 105.9$ n=10mov.	rango(2-322)

Machos

Movimientos(2 días)	$x=52.8 \pm 33.2$ n=6mov.	rango(24-109.5)
Mov no controlados	no hay	
Total	$x=52.8 \pm 33.2$ n=6mov.	rango(24-109.5)

Verano

Hembras

Movimientos(2 días)	$x=97.2 \pm 77.8$ n=7mov.	rango(21-200)
Mov no controlados	$x=12.5 \pm 14.8$ n=2mov	rango(2-23)
Total	$x=78.4 \pm 77.2$ n=9mov.	rango(2-200)

Machos

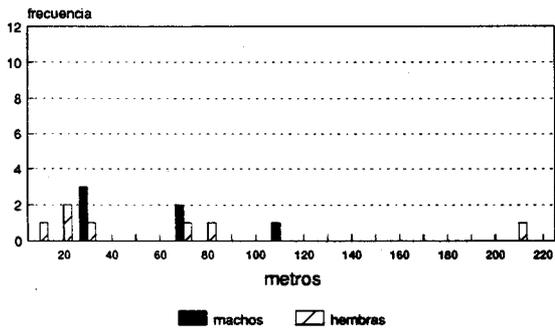
Movimientos(2 días)	no hay.	
Mov no controlados	$x=152.7 \pm 28.6$ n=3.	rango(123-180)
Total	$x=152.7 \pm 28.6$ n=3.	rango(123-180)

Tabla 33.- Longitudes medias de los desplazamientos observados en los individuos de E. scalaris que se siguieron con emisor. Se han separado pr sexos y estaciones de seguimiento. n=número de seguimientos de cada clase (período y sexo). Rango=longitudes mínima y máxima de los movimientos de cada clase)

Figura 35

Distribución de los desplazamientos observados en los individuos de E. scalaris seguidos con radio-emisores. En la parte superior de la figura aparecen los movimientos realizados en tiempos cortos (máximo dos días). En la parte inferior aparecen aquellos desplazamientos en los que no se pudo precisar el tiempo que el animal tardó en realizarlos (ver texto). Se consideró un movimiento a la distancia en línea recta que unía dos localizaciones sedentarias consecutivas.

movimientos primavera



movimientos verano

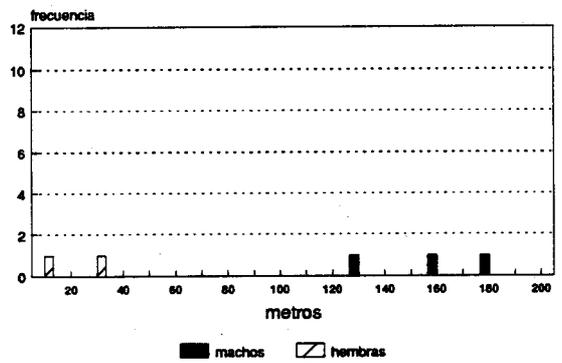
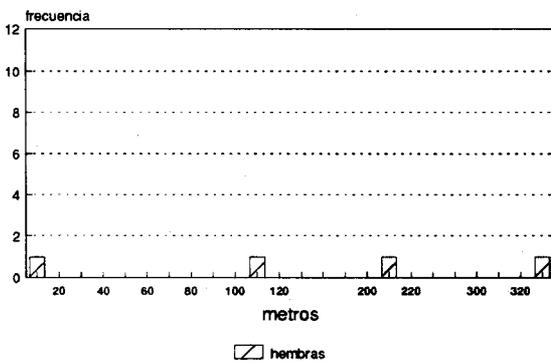
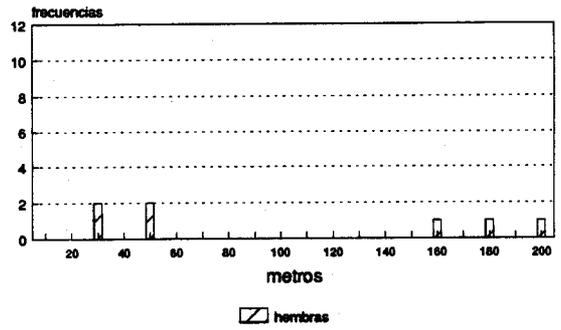
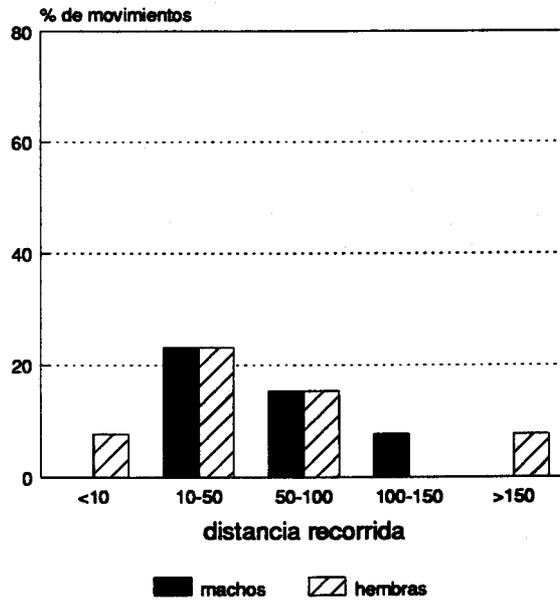


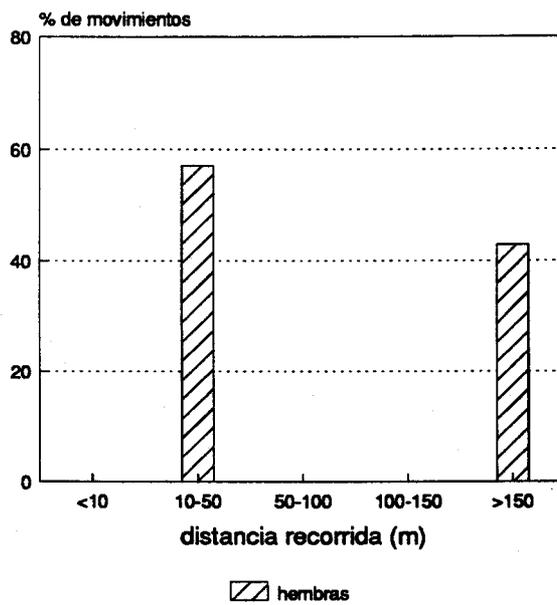
Figura 36

Frecuencia de los tipos de movimiento observados en los individuos de E. scalaris seguidos con emisor. Aparecen solo los desplazamientos realizados como máximo en dos días.

movimientos primavera



movimientos verano



2.- Índices de movilidad y períodos de movilidad/inmovilidad

El índice metros recorridos/días de seguimiento (m_1) tuvo un valor medio de 31.14 ± 21.1 ($n=9$ individuos) y el índice metros recorridos/días de movimiento (m_2) de 80.3 ± 34.6 ($n=6$ seguimientos individuales). En la tabla 34 se resumen los valores medios de m_1 y m_2 de todos los individuos, diferenciando primavera y verano y machos y hembras.

Los índices de movilidad (m_1 y m_2) no mostraron varianzas significativamente diferentes en una estación y en otra (test de Levene; $t=1.27$ para m_1 y $t=1.76$ para m_2 , en ambos casos $P>0.05$). Tampoco hubo diferencias significativas entre los valores medios de ambos índices en las dos estaciones ($t=1.50$ para m_1 y $t=0.55$ para m_2 , en ambos casos $P>0.05$). No comparamos los valores entre sexos.

Los resultados indican que la tasa de movimiento de las 9 serpientes no varió de forma significativa, aún cuando correspondieron a distintos sexos y se siguieron en distintos momentos del año.

En la tabla 35 hemos calculado la duración media en días y por estaciones de las etapas de movimiento y las de inmovilidad, así como los índices de desplazamiento en metros/día asociados a cada etapa. No se han separado los sexos.

Las diferencias entre las duraciones medias o las variabilidades de las etapas de práctica inmovilidad y de movimiento en cada estación se indican en la Tabla 36. También en esta tabla se muestran las diferencias estacionales entre los índices de movilidad de los períodos dedicados al movimiento.

De estos resultados se desprende que en primavera las serpientes permanecían significativamente más días quietas que en movimiento (6.4 días quietas/1.9 días en movimiento; $t=3.018$, $P=0.012$, $n_1=5$ y $n_2=7$), mientras que en verano ambos tipos de etapas tiene duraciones similares.

En ninguna de las estaciones aparecieron diferencias significativas en las varianzas asociadas a la duración media de los períodos (Tabla 36).

Los índices de movimiento asociados a los períodos móviles de ambas estaciones tampoco tuvieron varianzas o duraciones medias estadísticamente diferentes entre sí. Haber encontrado períodos de inmovilidad más largos en primavera era esperable, teniendo en cuenta que durante el mes de Marzo, cuando se seguía a Es13, hubo temporadas con días desapacibles, con bajas temperaturas y ventosos, en los que la culebra no se movía.

Tabla 34

	m_1		m_2		Individuos rastreados
	(metros/n días segui)	n	(metros/n días mov)	n	
	($\bar{x} \pm d.t$)		($\bar{x} \pm d.t$)		
primav	17.3 \pm 8.4	59	71.9 \pm 16.1	11	3
verano	38.1 \pm 22.5	45	88.7 \pm 50.2	4	6
machos	26.4 \pm 13.1	38	-		3
hembras	33.5 \pm 24.9	66	89.9 \pm 38.1	8	6

Tabla 34.- Valores medios de los índices m_1 y m_2 , que mostraron los individuos de E. scalaris (según los valores obtenidos en la tabla 32) seguidos en primavera y en verano, y para cada sexo, independientemente de la época de seguimiento. n= número de individuos con los que se calculó el valor medio. n= número de días con los que se calculó el valor medio. Ni al comparar sexos, ni al comparar estaciones se detectan variaciones significativas.

Tabla 35

Duración (días)			Movilidad (metros/día)		
Estación	Media±d.típ (Rango)	N Períodos	Media±d.típ (Rango)	N días	N I

Períodos Inmovilidad

Primavera	6.4±3.4 (4-12)	5	0.032±0.1 (0-0.2)	32	3
Verano	3.2±2.2 (2-7)	5	0	16	6

Períodos Movilidad

Primavera	1.9±1.9 (1-6)	7	84.6±77.7 (16.5-210)	13	3
Verano	1.7±1.2 (1-3)	3	88.7±50.2 (44.5-143.3)	4	6

Tabla 35.- Duración media, en días, de los períodos de Inmovilidad (grupos de días consecutivos en los que los individuos se movieron menos de 5 m) y movimiento observados en los individuos de E. scalaris en cada estación de seguimiento. Los índices medios de movilidad asociados a cada uno se expresan al lado, en metros. N Períodos; se refiere al número de períodos observados de cada clase. N días; se refiere al número de días totales con los que se ha calculado el índice de movilidad; N I; es el número de individuos rastreados en cada estación. Los cálculos se hicieron a partir de las etapas observadas en los seguimientos individuales de cada estación. (Tabla 32).

Tabla 36

Tipo período	Duración (días)		Movilidad asociada (m/día)		
	(Levene) varianzas	(Student-t) medias	(Levene) varianzas	(Student-t) medias	(n ₁ ,n ₂)
I pri/Mo pri	1.4 n.s	3.02 *			(5,7)
I ver/Mo ver	0.77 n.s	1.1 n.s			(5,3)
I pri/I ver	0.92 n.s	1.8 n.s			(5,5)
Mo pri/Mo ver	0.42 n.s	0.16 n.s	1.16 n.s	0.08 n.s	(7,3)

Tabla 36.-Resultados de los test de Levene (comparación de varianzas) y de Student (comparación de medias) de la duración de los períodos de movilidad e inmovilidad en primavera y verano; y de los índices de movilidad asociados a cada período, en individuos radio-rastreados de *E. scalaris*. Los tipos de período que se comparan se indican mediante: I (inmovilidad), Mo (Movimiento); pri (primavera) y ver (verano); (n₁, n₂) se refiere al número de períodos comparados, el número de días de cada período se detalla en la tabla 34. El nivel de significación esta dado al 0.05%.

3.- Alejamiento del punto de suelta

También en esta especie el cálculo del máximo alejamiento entre localizaciones, no forzosamente sucesivas, involucró en casi todos los casos a la localización "cero" como una de ellas (Tabla 32).

El alejamiento máximo medio de la localización inicial fue de $155.7m \pm 90.7$, rango 44.5-352.5, para los 9 individuos seguidos.

El alejamiento final de la localización "cero" fue algo menor, osciló entre 44.5 y 351 m, siendo el valor medio de los 9 individuos de $142.1m \pm 97.1$. El tiempo medio de seguimiento fue de $11.5 \text{ días} \pm 9.2$ (1-28).

Representamos el alejamiento progresivo del punto de suelta a medida que avanza el seguimiento, de la misma forma que hacíamos con Malpolon, mediante barras que muestran la longitud del movimiento desde la localización anterior y con una línea continua que va marcando la distancia del nuevo punto a la localización cero. En la figura 37 se muestran los tres seguimientos primaverales y en la figura 38 los de verano. Los tres últimos individuos (Es13j, Es19 y Es21) expulsaron el emisor a los pocos días, dejándonos muy poca información sobre sus movimientos.

En los demás casos se observa, a veces, un claro alejamiento continuado (Ej Es10, Es13 y Es17). Por ejemplo, a Es13 la perdimos después del seguimiento de Marzo y cuando se volvió a recuperar (15 de Junio) se encontraba en otra zona, alejada 300m hacia el SE de su última localización primaveral.

Otras veces (casos de Es9 y Es15) se detectó un alejamiento de unos 100m y luego un retorno a las proximidades de la localización "cero", que en ambos casos era el lugar donde se había capturado a mano a estos ejemplares. Por fin, otras culebras de escalera, como Es5, aunque estuvieron marcadas hasta 10 días, permanecieron todo el tiempo en el interior de una madriguera de conejos, sufriendo un proceso de muda. Es5, al mudar, expulsó también el emisor, no siendo posible su recaptura.

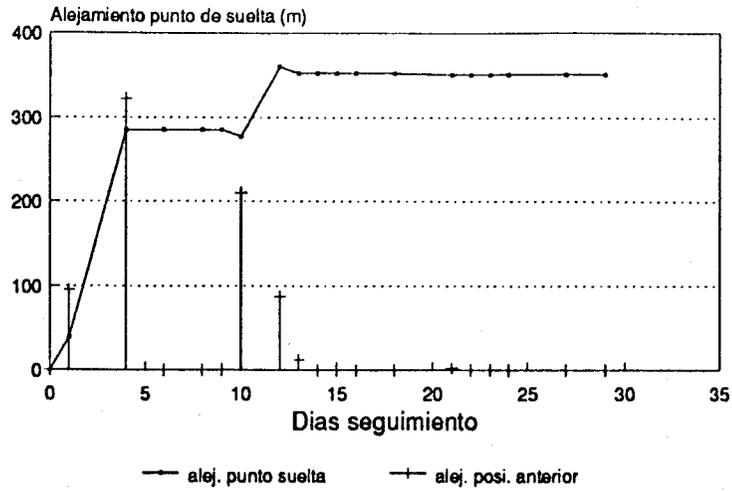
Tomando juntos a todos los individuos, se hizo un análisis de regresión entre los días de seguimiento y la distancia a la localización "cero". Lo hicimos tomando sólo una localización diaria, la última de cada día, y sin contar la primera jornada que el

animal portaba el emisor. El resultado fue significativo (figura 39; $F(1,54)=11.89$, $P=0.0011$, $r^2=18.05\%$). Ello sugiere que, al menos los individuos en estudio, no mantenían una zona de campeo sino que tendían a ir alejándose, con los días, de una posición dada (en nuestro caso, el punto de captura).

Figura 37

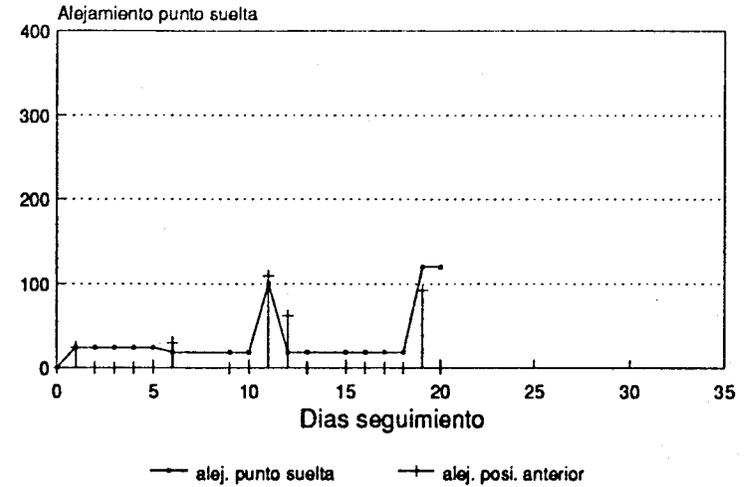
Representación de los seguimientos de individuos de E. scalaris llevados a cabo en primavera. Las barras verticales representan los movimientos de un día y la línea continua la distancia que al final de cada día le separaba del punto inicial del movimiento. Es 15m; se refiere al número de identificación del individuo y al sexo (m, macho; h, hembra).

Es 13 marzo h



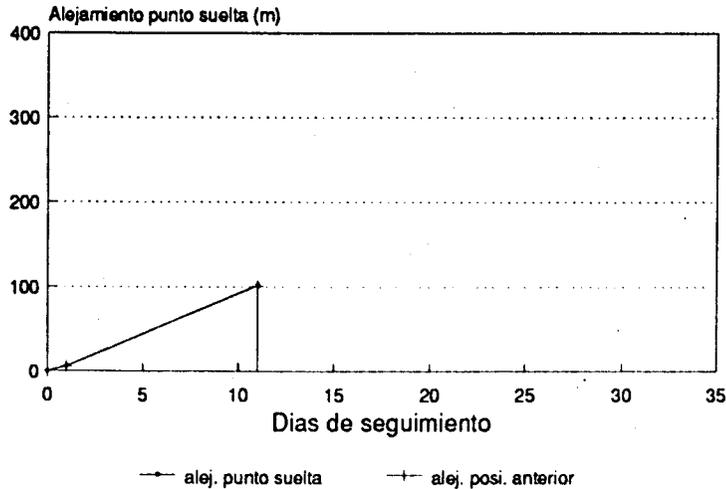
dia 0= 12 marzo

Es 15 m



dia 0= 19 Abril

Es 17 h

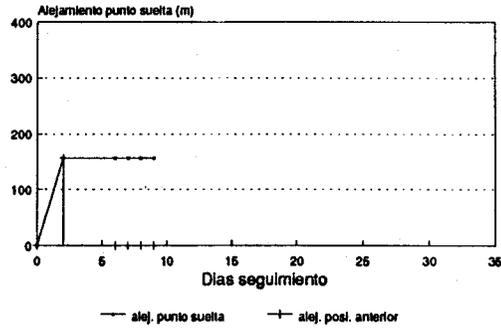


dia 0= 25 Mayo

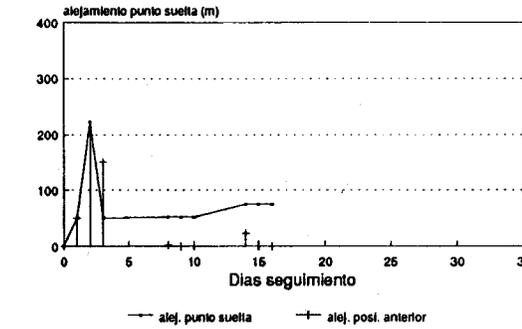
Figura 38

Representación de los seguimientos de individuos de E. scalaris llevados a cabo en verano. Las barras verticales representan los movimientos de un día y la línea continua la distancia que al final de cada día le separaba del punto inicial del movimiento. Es 5m; se refiere al número de identificación del individuo y al sexo (m, macho; h, hembra).

Es 5 h

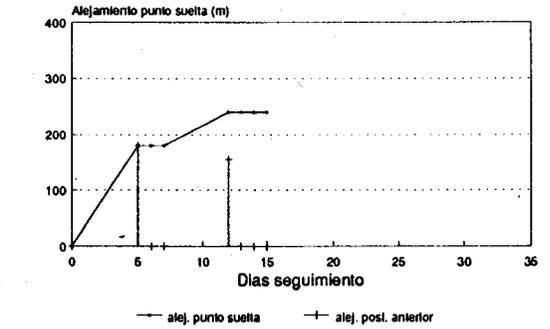


Es 9 h



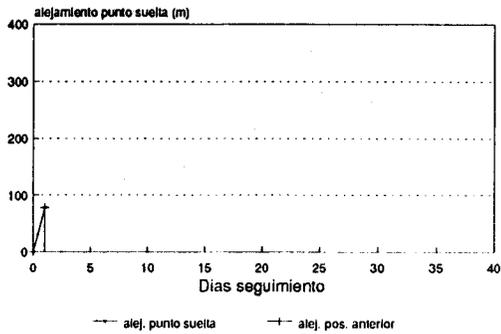
dia 0- 4 Julio

Es 10 m



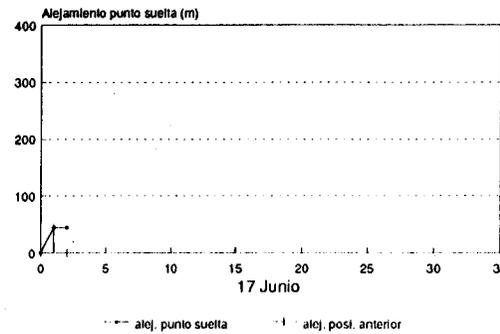
Dia 0- 8 Julio

Es13j h



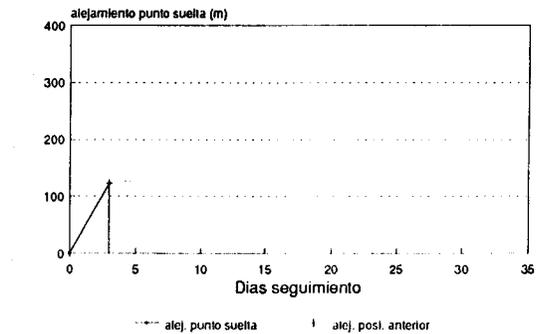
5 Julio

Es 19 h



17 Junio

Es 21 m



dia 0- 17 Junio

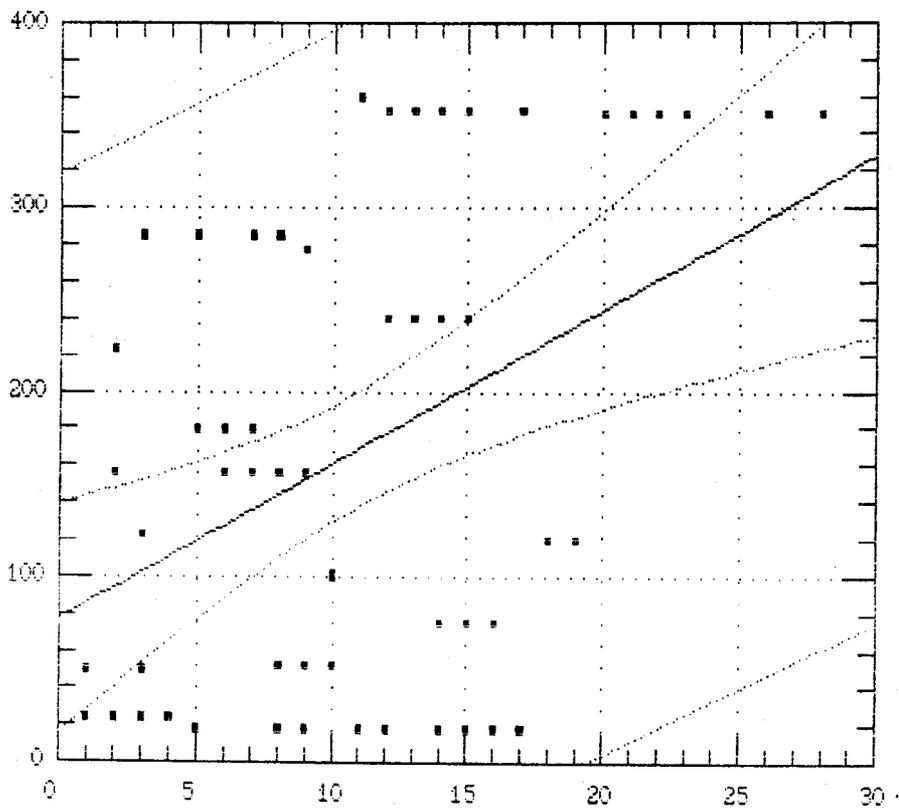


Figura 39

Análisis de regresión entre el total de días de seguimiento de E. scalaris (en abscisas) y el alejamiento diario que se da desde el punto de inicio (en ordenadas).

4.- Estima de las superficies utilizadas

En la tabla 37 se exponen las estimas de las superficies utilizadas por todas las culebras de escalera seguidas con radioemisor durante los dos años de estudio, así como los períodos de seguimiento y la relación entre la superficie estimada y el número de días de rastreo.

Como ocurría con la culebra bastarda, individualmente se observa un crecimiento continuo de la superficie recorrida cuando aumenta el tiempo de seguimiento, correspondiendo las estabilizaciones a días de no movimiento, pero en conjunto tampoco en este caso detectamos ninguna relación significativa entre el número de días de seguimiento o el número de localizaciones de cada individuo con el tamaño de la superficie utilizada, estimado por el MPC ($r_s=0.77$ y $r_r=0.811$; $P>0.05$; $n=6$ seguimientos). Quizás este resultado solo indica lo que puede verse en la figura 40. En ella se representan los seguimientos individuales y se puede ver que el tamaño de la superficie encerrada dentro del polígono no se relaciona directamente con el número de días de seguimiento (por ejemplo, Es13 había recorrido en 15 días un área no alcanzada por ninguno de los otros ejemplares, aunque hubieran estado marcados más tiempo).

Con las culebras de escalera no pudimos hacer comparaciones entre los seguimientos de primavera y verano, o entre machos y hembras, debido al bajo número de individuos rastreados.

El tamaño medio de las áreas recorridas fue de $1.183\text{ha} \pm 1.876$ ($n=6$). Si descontamos el área de la hembra Es13, ya mencionada, la media de las áreas recorridas es de $0.445\text{ha} \pm 0.562$ ($n=5$), mientras que el número medio de días de seguimiento fue 13 ± 7.5 . No hubo correlación entre el índice superficie recorrida/número de días y la talla (LCC) de los individuos (Test de correlación de Spearman; $r_s=0.029$; $P>0.05$; $n=6$). Debido a que seguimos pocas culebras de escalera, que además rara vez se capturaron en las trampas, las coincidencias espacio-temporales de los seguimientos individuales son escasas.

En Julio de 1988 se siguieron tres ejemplares (dos hembras y un macho), en la zona III. Sus seguimientos no se han representado gráficamente, las dos hembras sufrieron un proceso de muda durante el seguimiento y permanecieron varios días

escondidas en huras.

En la figura 41 se pueden ver las áreas recorridas por las culebras de escalera de la zona de las trampas. Estas serpientes, no coincidieron en las fechas de los controles. Las elipses correspondientes a cada ejemplar, según el método del determinante, indican que se podría dar un solapamiento potencial entre el área de la hembra Es13 en marzo y las áreas de los dos machos seguidos en los meses posteriores.

Tabla 37.

Ind.	Sexo	nd	nlo	MPC(ha)	EII(ha)	MPC/nd	EII/nd	Período	Zona
Primavera									
13m	h	28	55	4.874	19.217	0.174	0.686	12/3-08/4.89	I
13J	h	1	4	0.059	2.871	0.059	2.870	15/6.89 -	
15*	m	20	48	0.472	0.825	0.024	0.041	19/4-08/5.89	I/II
17	h	11	4	0.030	1.704	0.003	0.155	25/5-04/6.89	I/II
Verano									
10	m	15	11	1.388	10.268	0.093	0.685	06/6-11/6.88	III
9*	h	16	14	0.322	1.078	0.020	0.067	03/7-20/7.88	III
5	h	9	9	-	-	-	-	11/7-20/7.88	III

Tabla 37.-. Seguimientos individuales de Elaphe scalaris, y estimación de las áreas recorridas.

Ind. N° de identificación de cada serpiente. Se señalan con asterisco las que repitieron localizaciones.

Sexo. Sexo.

nd. N° de días de radio-rastreo.

nlo. N° total de localizaciones obtenidas de ese individuo.

MPC (ha). Superficie que la culebra recorrió durante el tiempo de marcaje. Se estimó mediante el Mínimo Polígono Convexo y se expresa en ha.

EII (ha). Superficie que la culebra recorrió durante el tiempo de marcaje. Se estimó mediante el método del Determinante, expresada en ha.

MPC/nd. Razón entre el área de campeo estimada por el Mínimo Polígono Convexo, y el número de días de seguimiento.

EII/nd. Razón entre el área estimada por el método del Determinante y el número de días de seguimiento.

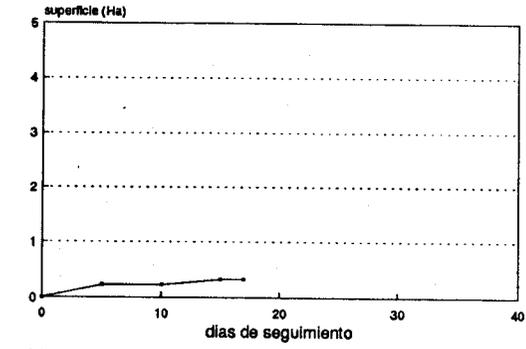
Período. Fechas entre las que se siguió al animal marcado con emisor.

Zona. Hace referencia a la zona de trampas dónde se capturó y desde la que se empezó a seguir a cada individuo. Los individuos en los que no se especifica, se capturaron a mano y en otra zona distinta y se siguieron allí. Seguimientos individuales de E. scalaris, y áreas recorridas estimadas.

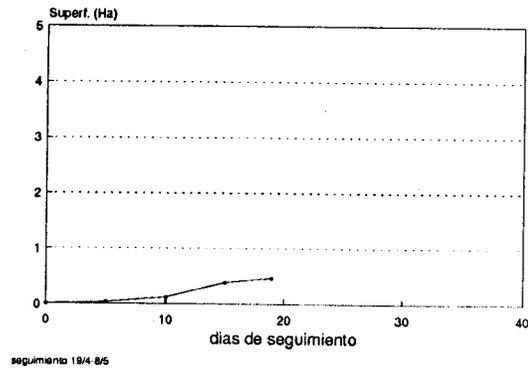
Figura 40

Representación del crecimiento del área encerrada dentro del MPC de cada individuo de E. scalaris a medida que pasaban los días de seguimiento.

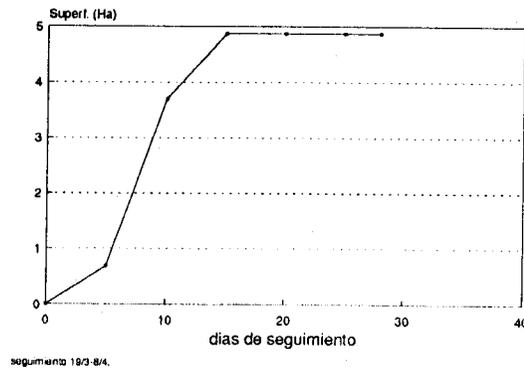
Es9 h



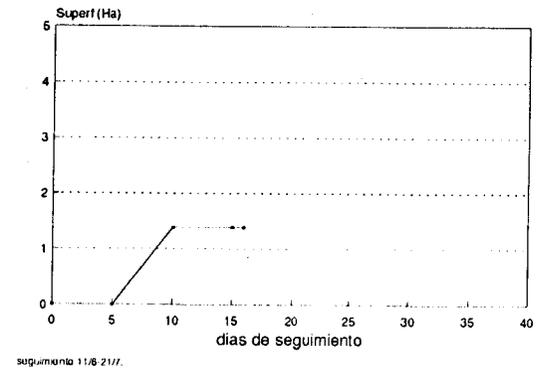
Es15 m



es13 marzo h



Es10 m



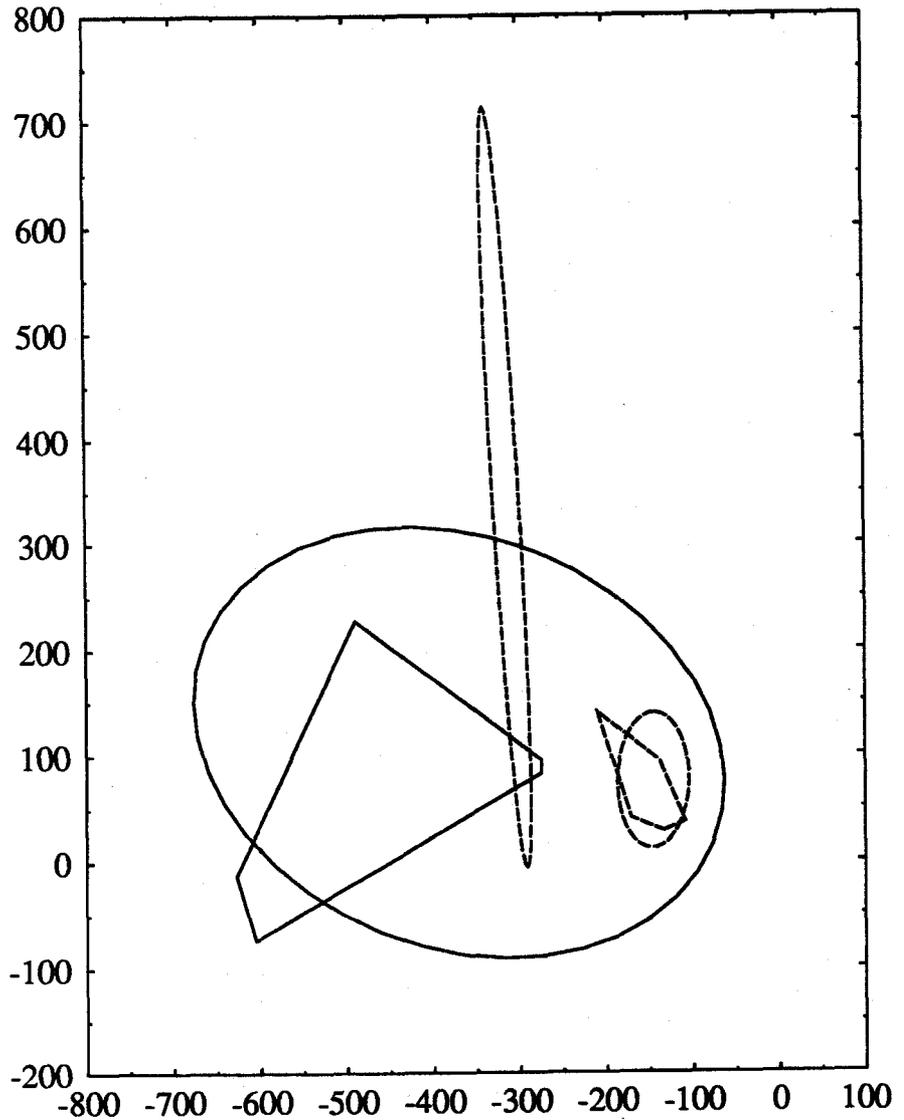


Figura 41

Representación de las áreas recorridas, según el MPC y la elipse, por los individuos de *E. scalaris*, seguidos en las proximidades de las trampas. Con trazos discontinuos aparecen Es 15 y Es 17 (éste último solo la elipse). Con trazo continuo aparece la hembra Es 13, durante el seguimiento de Marzo. Las escalas aparecen en metros.

COMPARACION Y DISCUSION DE LOS RESULTADOS

Nuestro estudio se ha basado sólo en el seguimiento de animales adultos (reproductores), cuyo tamaño oscilaba entre 1000 y 1500 mm de LCC y cuyos pesos iban desde los 100 hasta casi los 900g.

Una vez que se marca una culebra, el tiempo que el emisor permanece dentro del tracto digestivo es muy variable, dependiendo del estado fisiológico de cada individuo. Así, todas las circunstancias que conllevan estados de bajo metabolismo (mudas, letargos) alargan el tiempo de permanencia; otras veces, un estado de digestión, o de gravidez en las hembras, produce un impedimento "físico" a la expulsión, con lo que ésta, igualmente, se retrasa.

Por el contrario, estados de actividad óptima, con alta temperatura corporal, llevan asociados viajes rápidos de los emisores por el digestivo y tiempos de expulsión muy cortos. Así pues, en las épocas de máxima actividad, cuando el número de capturas y marcajes es alto, se obtiene poca información de cada caso concreto. En épocas desfavorables, en cambio, las culebras permanecen marcadas más tiempo, pero la actividad en estas condiciones es, lógicamente, baja, y la información que puede obtenerse también.

Por lo general, el momento de la expulsión es bastante impredecible, lo que dificulta el remarcaje inmediato y la continuidad del seguimiento.

Los resultados generales y comunes a las dos especies se enumeran a continuación. Al hablar de estaciones nos referimos siempre a primavera y verano.

a) Aunque podemos hacernos una idea de las longitudes medias de los desplazamientos de las dos especies, no es demasiado precisa, ya que el bajo número de observaciones genera sesgos. Por ejemplo, los resultados de M. monspessulanus probablemente están demasiado influidos por la elevada proporción de viajes cortos de uno de los machos seguido en Abril; en sentido contrario, no registramos "movimientos cortos" de los machos de E. scalaris durante el verano, aunque normalmente deben darse.

Nuestros resultados indican que en M. monspessulanus, los desplazamientos cortos de los machos de verano se sitúan alrededor de los 60 m, mientras los de los machos de primavera y las hembras en las dos estaciones son próximos a los 40 m. Las longitudes de los desplazamientos de E. scalaris también se sitúan sobre los 60 m. No se registran cambios en las longitudes o variabilidades de los movimientos atribuibles a la estación o al sexo de las serpientes.

Cuando comparamos a una especie con la otra, observamos que durante la primavera la longitud media de los desplazamientos de ambas no fue significativamente distinta, al comparar tanto machos como hembras. La única diferencia significativa detectada fue que los movimientos de las hembras de M. monspessulanus resultaron más regulares que los de las hembras de E. scalaris (Levene test; $t=2.2$, $P<0.05$ para los movimientos de menos de dos días).

Durante el verano, los desplazamientos de E. scalaris son más largos de media ($t=3.66$, $P=0.0007$), y en el caso de las hembras también más variables ($t=4.93$, $P<0.0005$).

b) Solamente una de las M. monspessulanus rastreadas efectuó un movimiento de menos de 2 días y que se prolongara más allá de 100 m. Fue en época de ovoposición y cabe considerarlo como un comportamiento normal de las hembras en ese período (Madsen 1984, Plummer, 1990, ver tabla 38). Por el contrario, el 25 % de los movimientos cortos de E. scalaris superaron esa longitud, siendo más frecuentes en verano.

c) La tasa de movimiento general, m_1 , es de 22.3 metros/día de seguimiento en M. monspessulanus y de 31 metros/día en E. scalaris, no existiendo diferencias significativas entre ellas. La tasa m_2 (metros recorridos/día de movimiento real) es de 41.5 metros/día en M. monspessulanus, significativamente menor que la de E. scalaris, que es de 80.3 metros/día ($t=3.64$, $P=0.001$). Dentro de cada especie no se detectaron cambios significativos de ambas tasas de movimiento debidas a la época del año o al sexo de los individuos. Comparando con otros estudios sobre colúbridos seguidos con radio-rastreo, los índices de movimiento de las dos especies objeto de este trabajo son algo más bajos en lo que se refiere a m_1 y más o menos similares si se tienen en cuenta solo los días de movimiento real (m_2) (ver tabla 38).

Tabla 38

Espece	m ₁	m ₂	sexo	Autor/año
<u>Coluber constrictor</u>	27	35	m	Fitch y Shirer, 1971
		30.6		Brown y Parker, 1976
<u>Thamnophis sirtalis</u>	10	16	m y h	"
<u>Masticophis taeniatus</u>	54	26	m	Parker y Brown, 1980*
	65	5	h	
<u>Pituophis melanoleucus</u>	82	22	m	"
	59	15	h	
<u>Natrix natrix</u>		54	m cortejo	Madsen, 1984
		30	h cortejo	
		114	h ovoposición	
		1	m y h muda	
		33	m y h después muda	
<u>Elaphe obsoleta</u>		69.3	m	Weatherhead&Hoysak, 1989
		43.9	h	
<u>Coluber viridiflavus</u>		51.6	m	Cioffi y Chelazzi, 1991
		34.5	h	
<u>M. monspessulans</u>	21.1	37.4	m	Presente estudio
	26.9	42.5	h	
<u>Elaphe scalaris</u>	26.4	-	m	
	33.5	89.9	h	Presente estudio

Tabla 38; Indices de movilidad de algunas especies de colúbridos, estimados por radio-rastreo y con criterios similares a los del presente estudio (* fuentes: Las referencias citadas excepto Parker y Brown, 1980, citado en Macartney et al., 1988).

d) Como hemos señalado a lo largo del capítulo, la existencia de grupos de días sin movimiento es una característica del patrón de actividad de muchos reptiles, ya que los movimientos implican un gasto energético que no suele llevarse a cabo más que cuando es estrictamente necesario (Gregory et al., 1987; Rose, 1982; Macartney et al., 1988). Probablemente el patrón de alternancia de períodos de movimiento e inmovilidad tiene una base fisiológica, asociándose los días de descanso a períodos de mudas o digestiones y los de movimiento a búsquedas de comida, pareja, refugio, etc. (Madsen, 1984; Wetaherhead y Charland, 1985; Gregory et al. 1987; Slip y Shine, 1988; Cioffi y Chelazzi, 1991).

La duración de los períodos de quietud o movimiento no fue significativamente distinta en una especie y otra, siendo de 3.6 días \pm 3.4 (rango:1-15) en M. monspessulanus y de 2.3 días \pm 1.9 (rango:1-7) en E. scalaris. En relación con ello, en los períodos de no movimiento de M. monspessulanus no registramos ninguna digestión, aunque suponemos una; sabemos que tres períodos correspondieron a mudas, uno a una puesta, otro al mal tiempo y, por último, otro a la entrada en hibernación, quedando 6 períodos sin explicar. En las E. scalaris marcadas se registraron al menos tres períodos de quietud debidos a mudas, uno a una digestión y otro a tiempo desapacible, quedando 5 sin explicar.

e) Las movilidades asociadas a los períodos de movimiento no llegan a ser significativamente diferentes en las dos especies en primavera ($t=1.44$; $n_1=7$ y $n_2=7$; $P>0.05$), aunque sí en verano ($t=2.39$; $n_1=3$ y $n_2=10$; $P=0.035$) (Ver tablas 27 y 35). En esta estación las tasas de movimiento de las culebras de escalera son mayores. No obstante, creemos que ello se debe principalmente al bajo tamaño de muestra.

La actividad de una población de reptiles se manifiesta tanto en el número de individuos activos como en los movimientos de esos mismos individuos (Rose, 1981). En la población de serpientes a la que se refiere este estudio hemos detectado que el mes de mayor actividad (en cuanto a número de ejemplares activos) corresponde a Junio, probablemente porque es el mes en el que se dan los apareamientos (ver capítulos de actividad y de reproducción). Sin embargo no se observa un aumento en la longitud de los desplazamientos durante este mes, en ninguna de las dos especies, ni en ninguno de los dos sexos, como ocurre en otras especies donde uno de los sexos busca al otro en la época de cortejos (Madsen, 1984, Gregory et al. 1987). Este resultado se puede deber a que la densidad de culebras sea localmente alta; al menos en

determinadas épocas. Por ejemplo se ha observado que, las mudas de los individuos tienen lugar en un determinado corto lapso de tiempo (normalmente una semana). Así, en días sucesivos aparecen camisas de varios individuos en determinados lugares (como montones de leña u oquedades). Este hecho probablemente no refleje fuertes afinidades sociales ni sea el disparador de los apareamientos (Andrén, 1986), pero si es cierto que la muda ayuda a liberar feromonas, como ocurre en otras especies (Kubie et al, 1978; Gadd, 1983) esta especie de sincronía puede ayudar a que los individuos de distinto sexo se encuentren con más facilidad. Por otro lado, el dilatado período en el que se dan las cópulas, desde prácticamente mediados de Mayo, hasta finales de Junio (ver capítulo de reproducción), también aumenta la probabilidad de que se encuentren los sexos, sin que se produzcan desplazamientos de búsqueda por parte de ninguno de ellos (Gregory et al. 1987, Weatherhead y Hoysak, 1989). Sin embargo coincidiendo con la ovoposición sí se observa un aumento de la longitud de los desplazamientos de las hembras (Parker y Brown, 1972; Madsen, 1984; Plummer, 1990)

f) Ninguna de las dos especies guardaban fidelidad a una zona en sus movimientos. M. monspessulanus en tiempos cortos (unos 25 días) permanecía en una zona pequeña, pero al aumentar el tiempo de seguimiento (hasta 40 días) tendía a alejarse de la zona donde se iniciaban los seguimientos, en nuestro caso la "localización cero". No ocurría así E. scalaris que siempre mostró signos más evidentes de vagabundeo.

Los alejamientos medios finales desde el punto de origen de las M. monspessulanus fueron de $101.4m \pm 63.4$, con un rango de 21-290, y en un periodo medio de 12.3 ± 7.7 días (rango: 3-30; n=17 seguimientos individuales). Los mismos valores para las E. scalaris fueron $142m \pm 97.1$, (rango: 44.5-351), y en 11.5 ± 9.2 días (rango: 1-28; n=9 seguimientos).

g) En conjunto, los tamaños de los MPC calculados para todos los individuos no estuvieron influenciados significativamente por el número de días de seguimiento, ni por el número de localizaciones. Tampoco variaron con la zona por la que se movieron los individuos, con el sexo, o con la estación (considerando sólo primavera y verano). La tasa superficie recorrida/día no estuvo relacionada con la LCC de cada individuo. Las áreas estimadas en los días de seguimiento tuvieron un valor medio de unos 4000 m² en M. monspessulanus y unos 4500 m² en E. scalaris. Sin embargo, una

hembra de E. scalaris "recorrió" casi 12.000 m² en 28 días durante el mes de marzo.

Los dos últimos resultados sugieren que las culebras objeto de estudio viven en una zona amplia, que obviamente no recorrían entera en el período de rastreo.

Para estimar, con precisión el área de campeo de los individuos serían necesarios seguimientos más completos incluso rastreando a los mismos individuos en años sucesivos (Madsen, 1984). Se podrían determinar así las causas (como abundancia de alimentos, presencia o ausencia de otros congéneres, condiciones fisiológicas etc..) que llevan a los individuos a usar por temporadas pequeños "parches", del área total donde viven, y la tasa de susutitución de unos lugares por otros (Gregory et al, 1987).

En ningún caso se han detectado en Doñana movimientos largos y definidos, tipo "migraciones" primaverales u otoñales, desde un lugar a otro. Este comportamiento es más típico de culebras de climas fríos donde los individuos se reúnen para la hibernación (Gregory y Steward, 1975; Gregory et al., 1987; Brown y Parker, 1976; Weaterhead y Hoysak, 1989). Por el contrario, en nuestra área de estudio hemos encontrado individuos adultos de las dos especies hibernando en solitario.

En ninguna de las dos especies hemos detectado apego a determinadas zonas (aunque sí repiten el uso de algunos puntos), y tampoco afinidades sociales en ninguna época del año, ni siquiera en el tiempo de la reproducción. Esta falta de relaciones sociales incluye la ausencia de problemas de exclusividad del territorio, sea dentro de la misma especie o entre especies. En relación con este último aspecto cabe subrayar que ambas especies muestran temperaturas corporales diferentes (ver cap. de termorregulación), y técnicas de caza y regímenes alimentarios ligeramente distintos (Valverde, 1967).

ECOLOGIA REPRODUCTIVA

INTRODUCCION

La reproducción es uno de los aspectos más importantes, del ciclo de vida de cualquier ser vivo. Por ello, y por sus llamativas manifestaciones, es también uno de los aspectos más tratados en la bibliografía sobre serpientes (Seigel y Ford, 1987). Se trata de un proceso largo, que supone un gasto de energía muy importante, lo que tiene notables repercusiones, sobre todo para animales ectotérmicos.

Uno de los puntos de interés es la ubicación del ciclo reproductor dentro del ciclo anual de actividad. La fenología de la reproducción depende de factores hormonales y ambientales, aunque no está realmente determinada la importancia de cada uno de ellos (Seigel y Ford, 1987).

Normalmente la fenología es distinta en las especies que viven en zonas tropicales y en las de aquellas que se distribuyen por las zonas templadas, siendo las primeras mucho peor conocidas que las segundas. Los ciclos de las culebras tropicales van desde los muy cortos y sincrónicos, hasta los muy largos, que sugieren reproducciones casi continuas. La estacionalidad en la reproducción de estas especies viene marcada por las lluvias y la disponibilidad de alimento (Seigel y Ford, 1987; Dalrymple et al., 1991).

En las especies que viven en las zonas templadas, el ciclo reproductor sigue patrones estacionales (Fitch, 1971; Seigel y Ford, 1987; Dalrymple et al., 1991), teniendo lugar los apareamientos típicamente en primavera y los nacimientos a finales de verano. Este calendario permite que la incubación se dé en la época calurosa y que los nacimientos se produzcan antes de que comiencen a bajar las temperaturas y a escasear el alimento (Shine, 1978; Saint-Girons, 1982).

Otro de los puntos interesantes son los cambios en la actividad asociados al esfuerzo reproductor.

En las especies de vipéridos que viven en climas fríos, como las del Norte de Europa, las primeras semanas después de salir de la hibernación constituyen un período de asoleamiento y ayuno que culmina con la primera ecdisis de la temporada, casi

sincrónica en machos y hembras, para que los cortejos comiencen inmediatamente después (Nilson, 1980; Andrén 1986, Madsen, 1987). Parece ser que el período de asoleamiento proporciona la energía necesaria para terminar la maduración de los espermatozoides (Gregory, 1982), mientras que la muda permite que a través de la piel se difundan hormonas de atracción sexual, que dan rapidez y sincronía al inicio de la actividad sexual (Nilson, 1980). En las vrboras de climas más suaves la primera muda pierde esta función y no se da antes de los apareamientos, sino después (Saint-Girons y Duguay, 1976). No se ha observado una sucesión de hechos tan rígida en colúbridos, aunque por ejemplo Thamnophis sirtalis, que presenta hibernación comunal, no come desde la emergencia hasta después de los apareamientos (Aleksiuk y Gregory, 1974), y las hembras de Thamnophis radix son más atractivas para los machos después de mudar (Kubie et al., 1978).

En zonas con veranos cortos e inviernos largos y muy frios tienden a darse hibernaciones comunales, y los apareamientos se producen justo al inicio de la primavera, cuando los animales recobran la actividad y antes de que se dispersen los individuos (Gregory, 1982; Seigel y Ford, 1987); así ocurre, por ejemplo, en Canadá con Thamnophis sirtalis (Gregory, 1974; Whittier et al, 1987), o en Estados Unidos con Crotalus viridis (King y Duvall, 1990).

En zonas con veranos más largos no suelen darse hibernaciones comunales, y existe un período de tiempo de recuperación entre la salida de la hibernación y los primeros apareamientos (Seigel y Ford, 1987).

Según Shine (1980) y Madsen (1987), el coste de la reproducción en reptiles implica, sobre todo, dos aspectos principales: unos costes de supervivencia y otros energéticos.

Los primeros son debidos a que aumenta el riesgo de predación sobre los machos (que se mueven más durante la época de cortejos, volviéndose por tanto más conspicuos) y sobre las hembras grávidas (por dos razones principales: porque requieren mayores temperaturas corporales para la maduración de los huevos, y en consecuencia pasan más tiempo asoleándose y a la vista de los predadores, y porque, además, al ser más pesadas su movilidad está reducida y tienen menos oportunidad de escapar ante una situación de peligro).

La segunda cuestión por la que la reproducción es costosa, según Shine (1980), es la asignación de energía que supone, no sólo porque la que se dedica directamente a ello va en detrimento del crecimiento corporal, sino también porque en casi todas las especies las hembras reducen su ritmo de comida durante la gravidez. En otras especies, incluso, como Vipera berus, tampoco los machos comen durante la época de los apareamientos (Madsen, 1987).

En este capítulo vamos a tratar la reproducción poniendo énfasis en los tres aspectos siguientes:

1- Fenología de la reproducción y su ubicación dentro del ciclo de actividad anual de cada una de las especies.

2- Descripción de los cambios en las actividades de los individuos en cada una de las etapas del ciclo reproductivo, basándonos fundamentalmente en la movilidad (Madsen, 1987; Madsen, 1988; Seigel y Ford, 1987; Brodie, 1989), la temperatura interna (Gier et al., 1989; Shine, 1980; Werner, 1990) y la tasa de alimentación (Shine, 1980; Madsen, 1987; Whittier y Crews, 1990). La selección de lugares de puesta (Burger y Zappalorti, 1986) o el comportamiento de las crías durante los primeros días de vida.

3- Aspectos relacionados con la productividad: número de puestas/año/hembra (ver revisión en Seigel y Ford, 1987), esfuerzo reproductivo, medido como la relación entre el tamaño de la hembra y el tamaño de la puesta (relación peso de la puesta / peso de la hembra -RCM- Shine, 1980; Bozinovic y Rosenmann, 1988; Ford y Seigel, 1989 (b)), tamaño de puesta y características de los huevos, porcentaje de huevos nacidos y tamaño de los juveniles.

ANTECEDENTES

Las dos especies objeto de nuestro estudio son típicos colúbridos de la zona templada, teniendo el género Malpolon una distribución perimediterránea, mientras que el género Elaphe se encuentra en Europa, Asia y Norteamérica, siendo menos termófilo que el anterior.

Los estudios que tratan aspectos referentes a la reproducción de ambas se centran en los dos puntos siguientes:

1.- Madurez y dimorfismo sexual

Ambas especies alcanzan la madurez sobre los 4 años de edad, que corresponde en M. monspessulanus a una LCC entre 400 y 500 mm (Pleguezuelos y Moreno, 1989) y en E. scalaris a una LCC entre 500 y 600 mm (Feriche, 1989).

En las culebras de escalera la madurez sexual es alcanzada antes por los machos (entre 500 y 600 mm de LCC) que por las hembras (a partir de 600 mm de LCC). Este hecho, común en los Colúbridos de la Zona Templada que no presentan combate de machos, se debe, según Feriche (1989), a que las hembras necesitan un tamaño mínimo para albergar los huevos y proporcionarles un buen desarrollo, requerimiento que en los machos no se da.

En M. monspessulanus no existe dimorfismo sexual ni en cuanto al tamaño, ni en cuanto a los patrones de crecimiento en machos y hembras (Pleguezuelos y Moreno, 1989). Estos autores tampoco encuentran diferencias intersexuales significativas en los índices usuales (Lcola/LCC, Longitud Cabeza (LC)/Anchura Cabeza (AC), Longitud Píleo (LP)/Anchura Píleo (AP), o Número de escamas ventrales (V)/Número de escamas subcaudales (SBC)).

Sí que existe un cierto dimorfismo sexual en E. scalaris. Los machos poseen cabeza más ancha, píleo más largo y cola más larga y gruesa que las hembras, siendo la relación Lcola/LCC, según Feriche, (1989) de 0.199 ± 0.001 en machos y de 0.174 ± 0.001 en hembras ($P < 0.001$).

2.- Ciclos gonadales

El ciclo espermatogénico de los machos de las culebras puede ser estival, mixto o vernal. En el primer caso la producción de espermatozoides se completa en verano, después de la reproducción, con lo cual los machos hibernan ya con espermátidas, que rápidamente se transformarán en espermatozoides en la primavera temprana. En el último caso (vernal) en verano se da un reposo gonadal y casi todo el proceso se realiza en la primavera siguiente (Cheylan et al., 1981).

La vitelogenesis de las hembras también puede ser prenupcial o postnupcial (Aldridge 1979), pero típicamente la ovulación en las serpientes de las zona templadas ocurre en primavera (Cheylan et al., 1981), aún en las especies que presentan también apareamientos otoñales, que normalmente almacenan el esperma hasta la primavera (Gregory, 1982; Saint-Girons, 1982).

Los machos de M. monspessulanus presentan un ciclo espermatogénico de tipo vernal, es decir el reposo gonadal se centra en los meses siguientes a los apareamientos (Agosto-Septiembre). Esto permite que los machos en período estival dediquen toda su energía al crecimiento (Cheylan et al., 1981).

Los machos de E. scalaris no se sabe con certeza que tipo de ciclo presentan, puesto que no hay ningún estudio al respecto, Feriche (1989) sugiere que el ciclo es postnupcial o estival. Cheylan y Guillame (en prensa) apuntan, simplemente, que el ciclo espermatogénico es desconocido en los machos de esta especie.

Faltan datos de campo sobre la fenología reproductora de ambas especies y sobre las actividades asociadas a cada etapa del ciclo. La información más concreta se centra en los tamaños de puesta y algunos otros hechos puntuales que iremos comentando a lo largo del capítulo.

MATERIAL Y METODOS

Tanto para el estudio de la fenología de la reproducción como el del comportamiento de las serpientes en las fases de reproducción observadas, contamos con los individuos marcados radiotelemetricamente, que nos dieron información sobre movimientos y termorregulación.

Además de las culebras marcadas y seguidas en el campo, se trabajó también con animales mantenidos en terrarios, en condiciones similares a las ambientales de iluminación y temperatura. A las serpientes de los terrarios se les alimentaba regularmente con pequeños ratones de laboratorio. De esta forma mantuvimos a dos hembras grávidas de M. monspessulanus, a una hembra de E. scalaris y a una puesta de esta segunda especie hasta la eclosión y la primera muda de los juveniles.

La selección de los lugares de puesta se estimó en base al comportamiento de las hembras grávidas seguidas con emisor y a los hallazgos de puestas eclosionadas en el campo.

Puesto que las recapturas no se dan regularmente ni con frecuencia, puede hacerse una estima de la frecuencia de reproducción de las hembras de una población a partir de la proporción de hembras grávidas en un momento dado (Fitch, 1970; Seigel y Ford, 1987). Este fue el método que empleamos en nuestro estudio para aproximarnos al problema de la productividad.

Para medir el esfuerzo reproductivo se dividió el peso de los huevos entre el peso de la hembra (Shine, 1980).

El tamaño de puesta se estimó en base a las puestas observadas en las hembras seguidas en el campo o en el laboratorio, así como a las puestas eclosionadas encontradas en el campo (ver arriba).

La composición química y la ultraestructura de la cáscara de los huevos se determinaron mediante fotografías al microscopio electrónico de barrido, al que se le había acoplado un microanalizador semicuantitativo de dispersión de energía (EDX).

RESULTADOS

1.- Fenología de la reproducción

En este apartado se describen las fechas de apareamiento, puesta, eclosión y salida del nido de los juveniles, sino también las de las primeras emergencias primaverales de ejemplares adultos, la primera muda y las primeras comidas, eventos que se relacionan con el inicio de la actividad reproductora primaveral (Nilson, 1980; Seigel y Ford, 1987).

Malpolon monspessulanus

La escasa información existente sobre los parámetros reproductores de esta especie la encontramos recogida en descripciones generales de su biología (Boulenger, 1913; Steward, 1971; Naulleau, 1984; Salvador, 1985; Barbadillo, 1987; González de la Vega, 1988).

A fin de visualizar la ubicación del ciclo reproductor dentro del ciclo de actividad anual, hemos representado, por quincenas, el calendario de capturas, de mudas, primeras comidas, fechas de puesta y demás eventos relacionados con la reproducción, observados en las culebras bastardas rastreadas en Doñana (figura 42). No observamos ningún apareamiento.

Hemos dividido la época de actividad (Marzo-Octubre), en los siguientes períodos:

-**Epoca prenupcial:** Marzo, Abril y primera mitad de Mayo; abarcaría desde las primeras salidas hasta que comienzan los apareamientos.

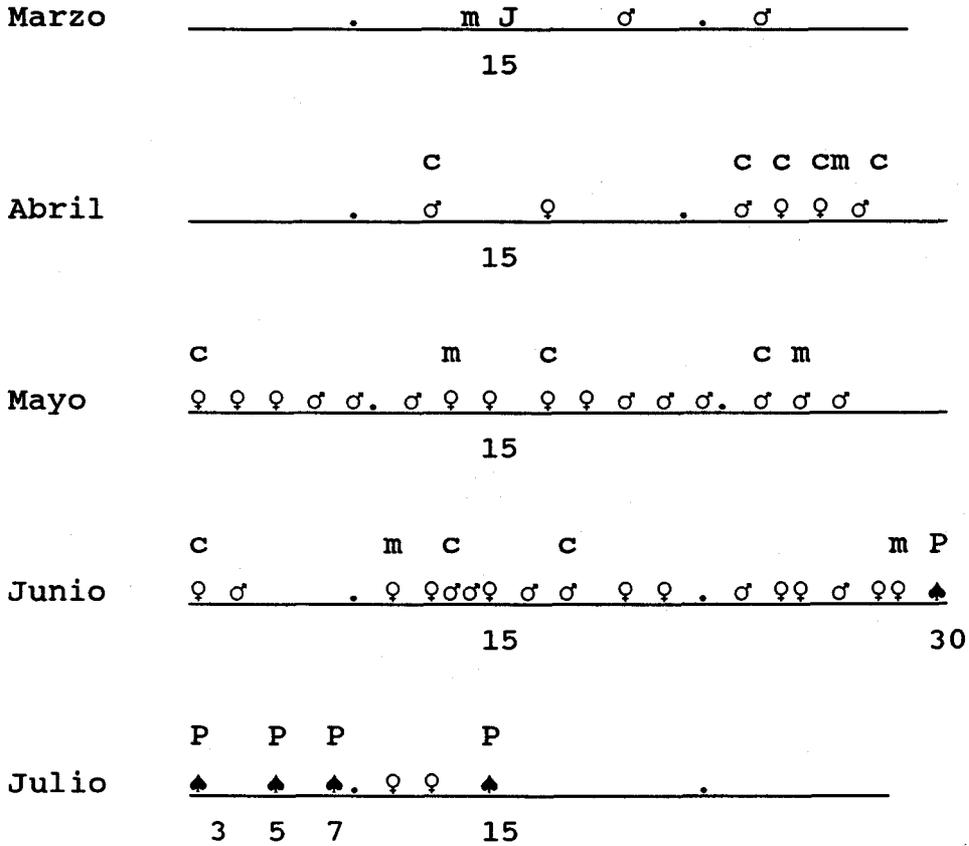
-**Epoca de celo:** Segunda mitad de Mayo-primeras de Junio; cortejos y apareamientos.

-**Epoca de gravidez:** Junio.

-**Epoca de puesta:** Primera quincena de Julio.

-**Epoca de nacimientos:** Ultimos diez días de Agosto y primera quincena de Septiembre; se producen las eclosiones y la emergencia de los neonatos del nido. A continuación describiremos cada una de las épocas.

Figura 42



En la figura se representa cada mes, señalando las dos quincenas (antes y después del día 15). Las fechas exactas de las puestas se indican con un número debajo del símbolo ♣.

Los símbolos ♂ y ♀ representan capturas.

Las "J" representan capturas de juveniles.

Cuando llevan encima una "c", nos referimos a evidencias de comidas (heces, palpación, avistamientos, etc..)

Las "m" representan mudas.

Los ♣ y las "P" representan puestas.

1.- Epoca prenupcial

Como hemos dicho, abarcaría desde las primeras emergencias hasta que se producen los apareamientos.

La primera observación de una culebra bastarda en el campo se produjo un 9 de Febrero, no dándose una actividad generalizada hasta Marzo.

La muda más temprana encontrada en el campo fue el 14 de Marzo. Se trataba de un adulto de sexo desconocido y longitud total superior a 1m. La primera muda que pudimos registrar en una hembra fue a finales de Abril, y la primera vez que vimos mudar a un macho fue a finales de Mayo.

Las primeras evidencias de animales comiendo normalmente se dan en la primera quincena de Marzo (ejemplares de la colección de la EBD, Díaz Paniagua, 1976).

2.- Epoca de celo

Se acepta que los apareamientos duran desde Abril hasta primeros de Junio en la Península Ibérica (Salvador, 1985), aunque González de la Vega (1988) da fechas de apareamiento ya en Marzo en la provincia de Huelva, con animales en cautividad. En el sur de Francia, Cheylan et al., (1981) los sitúan desde mediados de Mayo a primeros de Junio.

No hemos tenido ocasión de observar personalmente apareamientos de M. monspessulanus. La evidencia más temprana de apareamientos en nuestra zona de estudio la tenemos en una hembra atropellada en la carretera de El Rocío (Huelva) a mediados de Mayo, a la que encontramos 17 huevos oviductales empezando a desarrollarse (4-5 mm de longitud). Los huevos aparecían en los dos oviductos, en número de 8 y 9, respectivamente.

Estimamos la fecha de los apareamientos en Doñana a partir de las fechas de puesta observadas en el campo, a las que restamos el número de días de gravidez que González de la Vega (1988) ha observado en cautividad (19-32 días). Así pues, podríamos estimar aproximadamente que las cópulas se dan entre la segunda quincena de Mayo y la segunda quincena de Junio.

3.- Epoca de gravidez

Existen datos de hembras con huevos oviductales desde mediados de Mayo (ver arriba) hasta el 14 de Julio (ejemplar de la Colección de la EBD) en el SO de la Península Ibérica. La única referencia al tiempo que transcurre entre la cópula y la puesta es la de González de la Vega (1988), que la cifra entre 19 y 32 días. No se han observado apareamientos a lo largo de este trabajo por lo que no tenemos datos propios en cuanto a la duración total de esta etapa. Sin embargo, a partir de las fechas estimadas arriba para los apareamientos, y teniendo en cuenta las de puesta (figura 42) podemos establecer la gravidez coincidiendo más o menos con el mes de Junio (un poco antes en los individuos más tempranos y llegando a abarcar los primeros días de Julio en los más tardíos).

4. Epoca de puesta

Todas las puestas de las que tuvimos evidencia ocurrieron entre el 30 de Junio y el 15 de Julio. Estas fechas coinciden con las mencionadas en la bibliografía (Boulenger, 1913; Steward, 1971; Cheylan et al., 1981; Naulleau, 1984; Salvador, 1985; Barbadillo, 1987).

Nuestras observaciones directas de puestas fueron:

1. Una hembra en el campo puso el día 30 de Junio en una madriguera de conejos; no sabemos cuantos huevos incluía la puesta, porque fue predada.
2. Otra hembra en el campo puso, también en una madriguera de conejos deshabitada, 15 huevos el día 5 de Julio.
3. En el laboratorio, en un terrario, una hembra capturada unos días antes puso 7 huevos el día 3 de Julio.
4. En un terrario, una hembra en similares condiciones puso 8 huevos el día 15 de Julio.
5. En nuestro área de estudio, Alvarez, en 1971, encontró, una hembra de culebra bastarda en una galería de Merops apiaster, con 5 huevos, el 15 de Julio; suponemos que la hembra era la madre y la puesta de ese mismo día o el anterior. En otro de los nidos de la colonia de abejarucos encontró el mismo día otra puesta con 6 huevos (Alvarez, 1974).

5. Período de incubación y fecha de nacimientos

No se conoce con certeza la duración en días del período de incubación. Mientras Salvador (1985) lo fija en 50 días, Gonzalez de la Vega (1988), para culebras de Huelva, lo estima entre 32 y 52 días. A lo largo de este estudio no se pudo comprobar, ni con los huevos de los terrarios (que no llegaron a desarrollarse), ni con las puestas del campo.

La fecha más temprana en que encontramos huevos de la especie ya eclosionados, en el campo, fue el 22 de Agosto de 1988, y la más tardía el 7 de Septiembre (ver Tabla 39).

Una salida de neonatos de un nido se produjo entre el 31 de Agosto y el 3 de Septiembre de 1988. La secuencia de dicha salida fue como sigue: El 31 de Agosto se encontraron en una boca de madriguera de conejos 18 mudas de M. monspessulanus recién nacidas; el día 2 de Septiembre encontramos 5 más y el día 3 otras 8, dando un total de 31 para ese nido (ver Blázquez y Villafuerte, 1990). De ellas, solamente 10 se pudieron medir.

El 21 de Septiembre de 1989 (78 días después de la puesta) sacamos los huevos ya eclosionados que una de las hembras radio-rastreadas había depositado el 5 de Julio (ver arriba), no habiéndose visto en las inmediaciones ni juveniles ni camisas de recién nacidos. En la zona de estudio (Peralitos) encontramos el primer juvenil del año el 4 de Octubre.

El último hallazgo de la tabla 39, correspondiente al día 7 de Septiembre de 1988, también es un caso de emergencias desde un nido. Este nido estaba localizado en una oquedad de aproximadamente 70 cm de lado por 20 de profundidad, tapada por dos grandes piedras lisas, en una zona de matorral de jaguarzo cerca de una de las casas de la Reserva Biológica. En las inmediaciones de la piedra más grande del nido (aprox 50 x 50 cm de lado), descubrimos multitud de camisas de culebritas bastardas recién nacidas. Debajo de dicha piedra hallamos 158 huevos distribuidos en tres grupos, ligeramente separados entre sí.

No había camisas dentro del nido. De las que había fuera, pudimos contar 76 cabezas y medir 20 que estaban lo suficientemente enteras como para ello.

Situando las puestas en la primera quincena de Julio y la eclosión de los huevos entre el 22 y el 31 de Agosto, resulta un período de incubación de 59-63 días.

Un resumen de las fechas en que ocurren los fenómenos asociados a la reproducción de las culebras bastardas en Doñana puede verse en la tabla 40.

Tabla 39

Fechas, lugares y número de huevos, ya eclosionados, de M. monspessulanus encontrados en el campo durante el período de estudio

Tabla 39

Fecha	Nº huevos	lugar
22.8.88	36	Madriguera conejos
27.8.88	42	Madriguera conejos
24.9.89	25	Una boca madriguera conejos
"	9	Otra boca misma madriguera
"	7	"
"	2	"
"	6	"
"	5	"

	54	
16.9.90	16	Madriguera conejos
16.9.90	8	Madriguera conejos
07.9.89	5	Madriguera conejos
07.9.89	5	Madriguera conejos
07.9.89	3	Una boca madriguera conejos
"	1	Otra boca misma madriguera
"	7	"
"	4	"

	15	
12.10.89	12	Madriguera conejos
07.9.89	49	Oquedad bajo piedra
"	66	"
"	43	"

	158 huevos	

Tabla 40

Acontecimiento	Fecha
Primeras Observaciones	Marzo
Primeras comidas	Marzo
Primeras mudas	Mediados de Marzo.
Apareamientos	Desde mitad de Mayo hasta mitad de Junio.
Gravidez	Junio.
Puestas	Primera quincena Julio
Incubación	Desde mitad de Julio hasta final de Agosto
Eclosiones	22.Agosto - 7.Septiembre.
Primera muda Juveniles y abandono del nido	Primera quincena Septiembre.

Tabla 40: Resumen de la fenología de la reproducción y de los eventos previos a su inicio, tal como han sido observados en Malpolon monspessulanus en Doñana durante este estudio.

Elaphe scalaris

Las capturas de esta especie, que habitualmente no caía en las trampas (ver capítulo de metodología), tenían que ser llevadas a cabo a mano, por ello dependían mucho del azar y de la propia actividad de las culebras. En la figura 43 se detallan las capturas a lo largo de los meses, desde Marzo a la primera quincena de Julio, señalando el sexo. También se señalan los procesos de muda y las comidas detectadas.

De acuerdo con los datos de la figura, hemos dividido la actividad reproductora de esta especie en los siguientes períodos:

-**Epoca prenupcial:** Marzo, Abril y Mayo; desde las primeras emergencias hasta el inicio de los apareamientos.

-**Epoca de celo:** Junio; se dan los apareamientos.

-**Epoca de gravidez:** Segunda quincena de Junio - mediados-finales de Julio.

-**Epoca de puesta:** Segunda quincena de Julio.

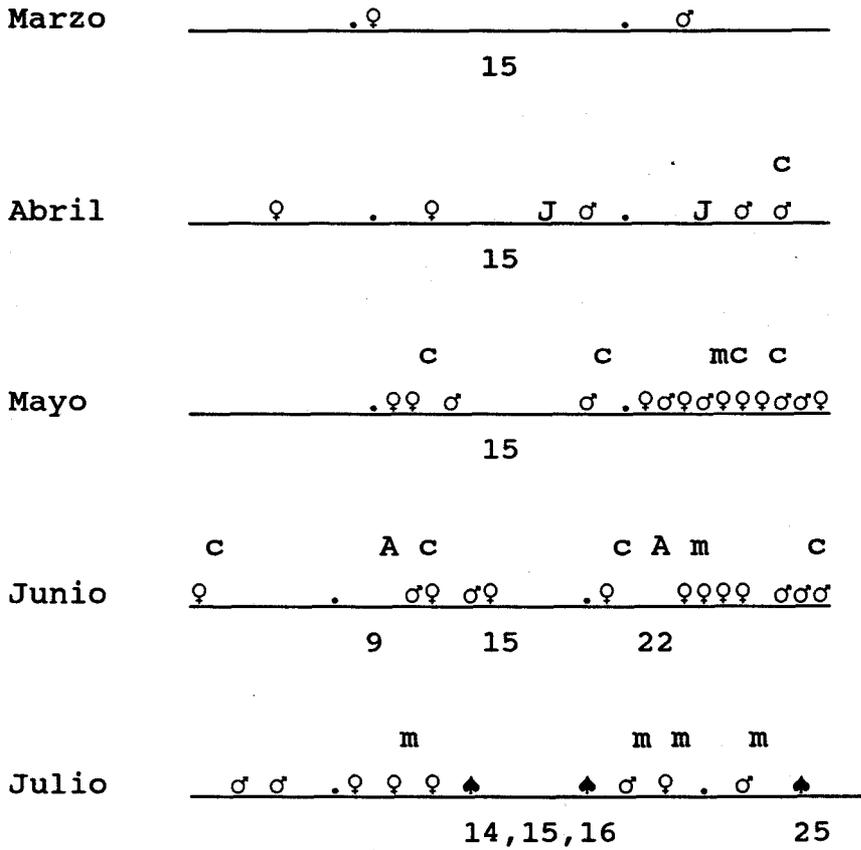
-**Epoca de nacimientos:** Mediados de Septiembre.

1. Epoca prenupcial

De acuerdo con la bibliografía, la época de búsqueda de parejas y apareamientos puede alargarse desde principios de Mayo hasta casi finales de Junio (Salvador, 1985; ver revisión de Cheylan y Guillaume, en prensa). Incluso se cita, para esta región de la Península, desde Mayo a finales de Julio (González de la Vega, 1988).

En la figura 43 se observa que hasta finales de Abril las capturas de individuos son esporádicas y que a partir de entonces, se capturaban más o menos regularmente individuos de los dos sexos que parecían comer normalmente. Las primeras mudas del año se recogieron en el campo a principios de Mayo (día 9). Se ignora si la primera muda tiene significado prenupcial, como ocurre en otras especies (Kubie et al., 1978).

Figura 43



En la figura se representa cada mes, señalando las dos quincenas (antes y después del día 15). Las fechas exactas de las puestas se indican con un número debajo del símbolo ♣. Las fechas de los apareamientos se indican con un número debajo de la letra A.

Los símbolos ♂ y ♀ representan capturas. Las "J" representan capturas de juveniles.

Cuando llevan encima una "c", nos referimos a evidencias de comidas (heces, palpación, avistamientos, etc..)

Las "m" representan mudas.

Los ♣ y las "P" representan puestas.

Las "A" representan las fechas de apareamiento.

2. Epoca de celo

Durante la realización de este trabajo solamente tuvimos oportunidad de ver un apareamiento completo, que ocurrió en el laboratorio el día 9 de Junio. En el campo vimos en dos ocasiones a ejemplares de culebras de escalera entrelazadas, el 9 y el 22 de Junio. Así pues, podemos ubicar los cortejos durante el mes de Junio, aunque, como ya dijimos, González de la Vega (1988) da para la provincia de Huelva un período de celo mucho más largo, desde Mayo hasta finales de Julio.

Durante esta época se registraron dos mudas, una recogida en el campo el día 9 de Mayo y otra de una hembra de LCC=648mm (primer año de madurez sexual; según Feriche, 1989) que mudó el día 25 de Mayo.

3. Epoca de gravidez

La cópula observada en el laboratorio se produjo el día 9 de Junio, y la hembra puso los huevos el día 25 de Julio. Basándonos en este dato y en lo que se conoce de la biología general de la especie (ver revisión en Pleguezuelos, en prensa), podemos suponer que los huevos oviductales tardan en desarrollarse entre 20 y 46 días, por lo que ésta época, al menos en el sur de la Península Ibérica, abarca el mes de Junio y la primera quincena de Julio (ver revisión en Cheylan y Guillaume, en prensa). Nuestra hembra cautiva depositó los huevos a los 46 días de la cópula.

4. Epoca de puesta

No tuvimos oportunidad de rastrear hembras grávidas que efectuaran la puesta en el campo, pero hemos observado puestas en terrario de hembras grávidas capturadas en el campo unos días antes.

Observamos dos puestas, una de ellas se produjo los días 16 y 17 de Julio, otra los días 25 y 28 de Julio.

Asimismo, una hembra criada en cautividad puso el día 13 de Julio (M. Díaz, com. pers).

5. Período de incubación y fecha de nacimientos

No hemos controlado ninguna puesta en el campo. De las dos de los terrarios, una no llegó a eclosionar, aunque en ambos casos los huevos se mantuvieron a la sombra, en el lugar donde fueron depositados, entre hierba cortada que proporcionaba humedad, sobre un suelo de arena, protegidos por una corteza de alcornoque, y a temperatura ambiente (media de $23.53^{\circ}\text{C} \pm 0.56$, en la puesta que llegó hasta los nacimientos).

Los huevos que sí llegaron a buen fin eclosionaron entre los días 20 y 23 de Septiembre, 66 días después de la puesta. La primera muda de los recién nacidos fue prácticamente sincrónica y se dió entre 9 y 12 días después de la eclosión.

La puesta del 13 de Julio eclosionó entre el 7 y el 9 de Septiembre (55-57 días de incubación); la primera muda se dió entre los días 7 y 13 después del nacimiento (del 14 al 22 de Septiembre) (M.Díaz, com. per).

El calendario de fechas relacionadas con la reproducción de las culebras de escalera en Doñana y durante el tiempo que duró nuestro estudio se resume en la tabla 41.

Tabla 41

Acontecimiento	Fecha
Primeras observaciones	Final Febrero-principio Marzo.
Primeras comidas	Desde finales Abril
Primeras mudas	Mediados Mayo
Apareamientos	Junio
Gravidez	Julio (46 días)
Puestas	Segunda quincena Julio.
Incubación	55-65 días
Eclosiones	Septiembre.
Primera muda Juveniles y abandono del nido	Entre 7 y 13 días después del nacimiento.

Tabla 41: Resumen de la fenología de la reproducción y de los eventos previos a su inicio tal como han sido observados en Elaphe scalaris en Doñana en el transcurso de este estudio.

2.- Actividades asociadas a la reproducción

Describiremos a continuación las actividades relacionadas con búsquedas de pareja, apareamientos, gravidez en las hembras, selección y búsqueda de lugares de puesta, y también las observaciones sobre el comportamiento de los juveniles desde que abandonan el huevo hasta la primera muda.

Las referencias bibliográficas a los comportamientos asociados con la reproducción de nuestras dos especies son mínimas. Las resumimos a continuación.

Respecto a M. monspessulanus, los apareamientos, nunca han sido descritos en la bibliografía; un único dato aportado en la revisión de Bogert y Roth (1966) sobre la existencia de combate de machos en los rituales de apareamiento, nunca se ha comprobado. En Doñana se descubrió hace años una culebra bastarda dentro del nido, junto a los huevos que acababa de depositar (Alvarez, 1974) y Hailey (1982) describió la emergencia secuenciada de los neonatos de un nido. Ya como parte de los trabajos de esta tesis, Blázquez y Villafuerte (1990) anotaron la selección de las madrigueras de conejo como lugares de puesta y apuntaron la posibilidad de puestas comunales.

En relación con E. scalaris, el comportamiento reproductor y los procesos de cortejo del género se han descrito en varias especies, fundamentalmente americanas: E. vulpina, (Gillingham, 1974, 1977), E. guttata (Shaw, 1951; Gillingham, 1979), E. obsoleta (Gillingham, 1979; Stickel et al., 1980), aunque también euroasiáticas E. longissima (Gillingham, 1979; Bogert y Roth, 1966). No obstante se conoce muy poco de las pautas de comportamiento previas al inicio del cortejo.

Algunas de las especies presentan combate de machos, por ejemplo E. obsoleta (Rigley, 1971; Gillingham, 1980; Stickel et al., 1980), E. quadrivirgata (Fukada, 1961, en Shine, 1978.) y E. guttata (Shaw, 1951). No se sabe nada relacionado con el comportamiento reproductor de la especie objeto de estudio.

M. monspessulanus

1.- Época prenupcial

Los comportamientos observados desde las primeras apariciones hasta mediados de Mayo, corresponden a los animales radio-rastreados y a aquellos otros observados en el campo o mantenidos en terrario durante algunos días (normalmente mientras se preparaba un nuevo emisor).

De la distribución de capturas, tanto en las trampas como a mano, no se desprende que alguno de los sexos inicie la actividad antes que el otro, estando dicho proceso más relacionado con el tamaño que con el sexo de los individuos (ver capítulo de actividad).

El ejemplar que seguimos en una época más temprana fue una hembra marcada en la segunda quincena de Abril. Tuvo un período de movimiento de 5 días, con un desplazamiento medio de 46 m/día. Mudó a finales de mes. De este animal no tenemos registros de T_c .

Otra hembra marcada en la primera quincena de Mayo, también mudó apenas se desplazó en los quince días. El primer día se movió 34 m, y llegó a un lugar donde permaneció los siguientes 4 días tomando el sol. El cuarto día se movió unos 20 m para ir hasta una superficie de cemento a tomar el sol, regresando por la tarde. El quinto día se movió 56 m, llegando hasta otro lugar donde se mantuvo quieta 8 días, hasta que mudó (el día 13). Durante todo el tiempo mantuvo una T_c muy alta ($32.29^{\circ}\text{C} \pm 5.66$), significativamente superior a la del ambiente ($T_a = 25.73^{\circ}\text{C} \pm 2.77$; $t=4.42$, $P<0.001$). La diferencia de temperaturas la relacionamos con el proceso de muda.

Un macho seguido desde el 26 de Abril hasta principios de Junio se movió unos 150 m entre el 26 de Abril y el 2 de Mayo, para volver después al lugar donde le capturamos. Allí permaneció desde el día 2 al 17 de Mayo, moviéndose tan solo unos 4 m al día para salir a tomar el sol. Durante este tiempo no le vimos comer. Su temperatura corporal ($23.7^{\circ}\text{C} \pm 6.5$) no fue significativamente distinta a la del ambiente ($24.5^{\circ}\text{C} \pm 3.3$).

Así, podemos decir que en la época prenupcial las tasas de movimiento ni las temperaturas corporales en ambos sexos no fueron distintas de las de otras épocas del año (ver capítulos de termorregulación y de ecología espacial). Asimismo, durante este tiempo se registraron evidencias de mudas y de alimentación (con sus cambios de movilidad y de termorregulación asociados), no sólo en los individuos marcados sino también en animales encontrados en el campo.

2.- Época de cortejos

Según los calendarios expuestos arriba, este período abarcaría la segunda mitad de Mayo y la primera de Junio.

No se han observado apareamientos en esta especie. Como rasgos destacables de los individuos controlados durante ese tiempo, cabe señalar, en primer lugar, que en las trampas dejaron de capturarse hembras entre el 16 de Mayo y el 9 de Junio, mientras que sí seguían cayendo machos. Ello sugiere una actividad llamativamente mayor de los individuos de este sexo, al menos en cuanto a desplazamientos. No obstante, tuvimos oportunidad de seguir a dos hembras en los últimos días del mes de Mayo, y ambas se mostraron bastante activas.

La más pequeña (LCC= 700 mm) registró movimientos todos los días del rastreo, con una media de 45.08 m/día. Su temperatura corporal osciló entre los 18.5 y los 33°C, teniendo $27.63^{\circ}\text{C} \pm 5.11$ de valor medio; mientras, la temperatura del aire se mantenía a $24.93^{\circ}\text{C} \pm 2.71$.

La otra hembra, marcada a finales de Mayo, mantuvo una T_c más alta ($31.46^{\circ}\text{C} \pm 4.35$), pero en concordancia con temperaturas ambientales también más altas ($T_a = 28.71^{\circ}\text{C} \pm 4.01$). A este animal se le vió cazando un Psammodromus algirus el día 1 de Junio. Su tasa de movimientos fue relativamente alta (38 m/día) y se movió prácticamente los 8 días del marcaje, sin acusar períodos de "no movimiento" (ver capítulo sobre movimientos). Este comportamiento lo atribuimos a búsqueda de alimento.

Los machos seguidos durante esta época no presentaron particularidades, ni en cuanto a T_c , ni en cuanto a tasa de movimientos, ni en cuanto a mudas. Uno de ellos mudó el día 25 de Mayo, habiendo estado prácticamente sin moverse desde principios de mes (0.64 m/día de seguimiento) y con una T_c media de 24.5°C. Otro, seguido

entre el 21 y el 28 de Mayo, se mostró mucho más activo (49.25 m/día de seguimiento) y mantuvo temperatura corporal media más alta que el anterior (30.9°C).

En estos casos la búsqueda de pareja en M. monspessulanus no supuso en ninguno de los dos sexos comportamientos especiales en cuanto a la longitud o a la frecuencia o duración de los movimientos, a la frecuencia de comidas o de mudas, o a las temperaturas corporales. El hecho de que las hembras dejaran de caer en las trampas no tiene por el momento explicación y podría ser debido al azar.

3.- Epoca de gravidez

Durante el estudio se marcaron y siguieron con emisor tres hembras grávidas en la fase final, entre el 25 de Junio y el 7 de Julio, observándose asimismo la puesta de 2 de ellas.

Una de las hembras (Mm 19), que tuvo una Tc media de $33.86^{\circ}\text{C} \pm 4.91$, significativamente superior a la T ambiental media ($27.44^{\circ}\text{C} \pm 2.51$; $t=4.82$, $P<0.001$). puede Una muestra de las variaciones diarias de su temperatura corporal se ve en la tabla 42. Este animal no comió durante el tiempo de seguimiento (25 Jun-6 Jul). En los citados 11 días visitó 4 madrigueras de conejo y recorrió 507m (46.1 m/día, de media). Volvió, a los 9 días, a la primera madriguera visitada, para efectuar allí la puesta.

La otra hembra seguida hasta la ovoposición (Mm 24) se controló durante 3 días. Su temperatura corporal media fue también inusualmente alta y significativamente mayor que la del ambiente ($T_c=32.39^{\circ}\text{C} \pm 3.01$, frente a una $T_a=25.88^{\circ}\text{C} \pm 1.81$; $t=5.57$, $P<0.0001$). Un ejemplo de la espectacular subida de la Tc que conseguía esta hembra en muy poco tiempo se ha mostrado también en la tabla 42, que representa las temperaturas del día 5 de Julio. Visitó 4 madrigueras en los tres días y puso los huevos en la tercera visitada. Recorrió 131 m (43.66 m/día, de media).

Entre las hembras adultas capturadas en Junio cabe señalar una mudando el día 9 de Junio y otra aparentemente sin huevos que mudó el día 28. No se observaron sincronías en las mudas y los individuos comían normalmente (excepto, como ya hemos dicho, las hembras a punto de poner).

Tabla 42

Hembra N°	Hora solar	Tc	Ta	Actividad
19	6.22	19	21.7	escondida en matorral
	9.00	36	29.7	asoleándose
	10.00	39.5	30	escondida en matorral
	18.45	34.2	26	escondida matorral
24	8.10	27.5	24.2	moviéndose
	8.30	32.7	24.2	asoleándose
	10.30	35.5	28.5	escondida en matorral
	16.40	37.5	27	dentro madriguera conejo
	19.15	32.5	24	dentro madriguera conejo

Tabla 42: Temperaturas corporales (Tc) y del aire (Ta) de dos hembras de M. monspessulanus en estado de avanzada gravidez.

4.- Epoca de puesta

Lo más destacado del comportamiento de las hembras en los días anteriores a la puesta fue su alta temperatura corporal (muy relacionada con el tiempo que pasaban asoleándose), así como su exploración casi diaria de madrigueras de conejos. También hay que señalar que no comieron ni se les vió intentando cazar.

No parece que exista ningún tipo de relación de la madre con los huevos, si exceptuamos el hallazgo de Alvarez (1974), ya mencionado, y el hecho de que nuestra hembra nº 19 se quedó junto a la puesta al menos un día. Una de las hembras del laboratorio comió un ratón pocos momentos después de efectuar la puesta.

5.- Comportamiento postreproductor

Las observaciones de hembras rastreadas después de la ovoposición se detallan a continuación.

Una de las hembras rastreadas en la primera quincena de Julio, que no tenía huevos oviductales, permaneció 8 días quieta y más o menos escondida entre la vegetación, con Tc relativamente alta ($30.78^{\circ}\text{C} \pm 4.62$). Esta aparente hipertermia sugiere que podría estar haciendo una digestión (Lysenko y Gillis, 1980), aunque no estamos seguros.

Otra hembra rastreada entre el 11 y 18 de Julio, también ya sin huevos, se movió, por el contrario, casi todos los días (56.67 m/día), y tuvo una Tc media ligeramente más baja que la anterior ($28.18^{\circ}\text{C} \pm 5.62$).

Lo comportamientos de los ejemplares machos seguidos desde mediados de Junio y durante Julio fueron parecidos: las tasas de movimiento de dos de ellos eran de 39.5 m/día, y de 44.25 m/día, similares a lo estimado para el resto del año (ver capítulo uso del espacio) y las temperaturas corporales medias de $Tc=30.58^{\circ}\text{C} \pm 5.40$, y $Tc=30.85^{\circ}\text{C} \pm 7.18$, respectivamente.

6.- Comportamiento de los recién nacidos

No tenemos observaciones directas de lo que ocurre en el período entre la salida de los jóvenes del huevo y el abandono del nido, como indicábamos arriba. Sin embargo, algunas pruebas indirectas, como las mudas, sugieren que después de la eclosión los juveniles permanecen juntos dentro del nido, unos 10 días hasta que mudan por primera vez; a partir de ese momento, en que ya pueden comer, salen del nido, se desprenden de la vieja piel y se dispersan (Hailey, 1982). Este autor describió la salida de un nido de culebra bastarda en Provenza, Francia. Observó que los juveniles fueron dejando el nido en días sucesivos. La salida se producía en el momento de efectuar la primera muda. Contó en total 19 mudas de juveniles y la salida se produjo entre el 28 y el 31 de Agosto de 1981.

Nosotros observamos una salida de 31 juveniles entre el 31 de Agosto y el 3 de Septiembre (ver arriba), que suponemos se trataba de varias puestas cuyas eclosiones coincidieron.

Por supuesto, el último caso mencionado de la tabla 39 (los 158 huevos juntos y eclosionados, y las 76 mudas en la entrada) es otro ejemplo del mismo fenómeno. También es, lógicamente, una prueba de la existencia de puestas comunales.

1.- Epoca prenupcial

Tuvimos oportunidad de seguir a una hembra desde el 8 de Marzo al 8 de Abril, y el único rasgo destacable respecto a individuos seguidos más tarde fue un ritmo de actividad algo más bajo, que se tradujo en que pasó mayor proporción de tiempo escondida (un 81.5% de las localizaciones, ver tabla 12, capítulo de actividad). Ello, sin embargo, es fácilmente atribuible a que las condiciones meteorológicas eran bastante desfavorables, con viento y lloviznas.

Sus temperaturas corporales variaron entre 13 y 28°C siguiendo las variaciones de la temperatura del aire manteniéndose unos 4°C por encima de la temperatura del suelo.

Aunque esta hembra pasó más días quieta que en movimiento, su tasa de desplazamiento diaria (m_2) fue bastante alta (83.2 m/día de movimiento), y fue el individuo que recorrió mayor superficie durante su seguimiento (ver tablas 32 y 37, del capítulo de ecología espacial). Solamente cabe señalar que no le registramos ninguna comida ni ninguna muda durante todo el mes.

También se siguió a un macho entre el 19 de Abril y el 8 de Mayo. Este individuo se movía con más frecuencia que la hembra y se le vió merodeando en busca de alimento y posteriormente quieto haciendo la digestión. Tampoco mudó. Se mantuvo en una zona relativamente pequeña (ver tabla 37 del capítulo de movimientos), sin llevar a cabo ningún desplazamiento largo y definido, su tasa de movimiento diario fue menor que la de la hembra (79.13 m/día, ver tabla 32). Su temperatura corporal, osciló entre los 17.5°C que mantuvo durante 4 días que permaneció sin actividad dentro de una madriguera de conejos y los 25.4°C \pm 4.3 de media que mostró los días que permaneció haciendo la digestión.

2.- Época de cortejos

Durante el mes de Junio se observaron individuos comiendo y mudando, en el campo (figura 43) y en el laboratorio.

Los desplazamientos de individuos de los dos sexos no son más largos ni más frecuentes durante el mes de Junio que en el resto de la época de actividad (ver capítulo de movimientos). Ello sugiere que la búsqueda de pareja no debe implicar modos de comportamiento demasiado notorios por parte de ninguno de los dos sexos.

Los combates de machos previos a los cortejos se han descrito en otras especies del género (ver arriba), pero nunca se han observado en nuestra especie. Shine (1978) señalaba que la existencia de un dimorfismo sexual en el que los machos sean mayores que las hembras parece ser bastante frecuente entre los Colúbridos que exhiben combates entre machos (Shine, 1978). E. scalaris, según Feriche (1989) no presenta dimorfismo sexual en cuanto a la LCC.

3.- Cópula

En el apareamiento observado en el laboratorio pudimos identificar las tres fases características descritas en otras especies del género por Gillingham (1979).

La primera fase, de aproximación del macho hacia la hembra, se caracteriza por el inicio de contactos táctiles con la barbilla y con la lengua; los contactos mediante la lengua son imprescindibles para el reconocimiento sexual (Gillingham y Dickinson, 1980, en Gillingham, 1987). En el momento de iniciar la observación, el macho, en posición extendida, daba golpecitos con la barbilla en el tronco de la hembra, que permanecía enrollada; posteriormente ella se estiró (signo de receptividad según Gillingham, 1987) y comenzaron los toques con la lengua, hasta que lentamente el macho empezó a trepar por el dorso de la hembra, manteniendo la barbilla en contacto con la superficie dorsal de ella; mantener este contacto es un rasgo usual en los cortejos de serpientes e indudablemente sirve para estimular a la hembra (Gillingham, 1987). No sabemos la duración total porque a los 2' de comenzar la observación, se inició la segunda fase.

La segunda fase comienza con los primeros intentos de cópula por parte del macho y acaba cuando ocurre la inserción del hemipene en la cloaca de la hembra.

Esta fase, en la que las serpientes se encuentran alineadas y la cola del macho busca a la de la hembra, se observa en todas las taxas de serpientes y se le denomina TSA ("Tail Search Copulatory Attempt") en diversas especies (Gillingham, 1979).

Los estímulos táctiles son los mismos que en la fase precedente, siendo muy frecuente, además, el "mordisco nupcial o coital" en el cuello, también observado en E. scalaris. En nuestro caso, esta fase comenzó justo cuando el macho mordió a la hembra detrás de la cabeza; inmediatamente después ambos individuos comenzaron a experimentar ondas epidérmicas caudocefálicas rápidas, que no son más que contracciones musculares del tegumento que se inician en la cola y van progresando hacia la cabeza (Gillingham 1979). A la vez, proseguían los intentos de juntar las cloacas y los entrecruzamientos de colas. La duración de esta fase fue de 4 minutos.

En la tercera fase, o cópula propiamente dicha, el macho logra introducir uno de los hemipenes en la cloaca de la hembra, a la vez que mantiene el mordisco. Durante la misma, ambos conservan las ondas epidérmicas, mientras los dos cuerpos giran en un sentido y en otro; las colas se levantan unos 45° sobre el eje horizontal de los cuerpos, con las cloacas firmemente unidas. Esta fase duró 40 minutos, y en ese tiempo se observaron variaciones en la velocidad de las oleadas de espasmos, que se fueron haciendo más lentas. A la vez, cesaron los giros corporales, y aunque las culebras no llegaron a quedarse quietas, hubo un momento en que sólo una leve onda recorría los dos cuerpos. Unos minutos antes de la separación las ondas volvieron a ser rápidas, para inmediatamente después producirse la lenta separación de las cloacas, la inmediata recogida del hemipene y la liberación del mordisco.

La duración media en minutos de las tres fases citadas en las especies estudiadas por Gillingham (1979) se exponen en la tabla 43.

En términos generales, las dos primeras fases que observamos en E. scalaris se parecen al patrón exhibido por E. guttata (Gillingham, 1979); sin embargo, esta especie no presenta "mordisco coital" y la duración de la tercera fase es mucho más corta que la observada en la especie ibérica.

Tabla 43

	n	fase	media	rango	error estándar
<u>E. obsoleta</u>	21	I	10.3	2.0-23.0	1.23
	17	II	18.3	7.0-43.0	2.32
	15	III	20.7	11.0-28.0	1.11
<u>E.guttata</u>	11	I	5.0	1.0-10.0	0.86
	11	II	4.5	1.0-22.0	1.81
	10	III	25.3	15.0-31.0	1.32
<u>E. vulpina</u>	12	I	12.5	9.0-17.0	0.73
	12	II	9.9	8.0-16.0	0.86
	12	III	20.3	15.0-26.0	0.87

Tabla 43: Duración en minutos de cada fase observada en la cópula de varias especies del género Elaphe (Gillingham, 1979). Se expresa el número de observaciones (n), la duración media (media), el rango y el error estándar.

4.- Epoca de gravidez

El comportamiento de la única hembra observada durante el período de gravidez fue, en líneas generales, como se describirá a continuación.

Se trataba de un ejemplar de 1070 mm de LCC y pesaba 593 g en el momento de su captura, el día 28 de Mayo; el día 29 le recogimos heces y siguió comiendo normalmente, antes y después del apareamiento (9 de Junio), durante todo el mes de Junio. El 4 de Julio dejó de comer (en ese momento había aumentado el peso en 100 g) y entró en un proceso de muda. Tuvo los ojos blancos los días 8, 9, 10 y 11, y el 12 por la mañana ya los tenía normales. Mudó el día 18.

5.- Epoca de puesta

La ovoposición de la hembra del párrafo anterior tuvo lugar el 25 de Julio por la mañana. La culebra estaba bajo una corteza de alcornoque grande, en el suelo del terrario; a las 10 h.s. levantamos el corcho y había puesto 6 huevos; a las 13.00 h.s. ya había puesto 10. Puso un último huevo el día 28 por la mañana, dando un total de 11. Abandonó el nido el día 26 con un peso de 453 g. Ello supone que había perdido 240 g. Esa misma tarde volvió a comer. El macho que se apareó con ella había mudado el día 26 de Mayo, comiendo normalmente tanto en los días anteriores como después del apareamiento.

Capturamos otra hembra grávida (LCC=1070, peso=845 g) el día 11 de Julio y se la mantuvo en un terrario hasta el momento de la ovoposición, que ocurrió los días 16-17 de dicho mes. Permaneció escondida y enroscada junto a la puesta, sin salir a asolearse, durante tres días, al cabo de los cuales salió y comió un ratón (20 de Julio). Esta puesta fue de 12 huevos.

6.- Comportamiento postreproductor

Casi todas las culebras de escalera radio-rastreadas desde mediados de Junio hasta mediados de Julio, o bien eran hembras grávidas, o bien experimentaron un proceso de muda durante el seguimiento. También es en esta época cuando mayor número de camisas de esta especie se encuentran en el campo.

Pasamos a describir a continuación algunos comportamientos de individuos postreproductores.

Un macho capturado el día 5 de Julio, mientras tomaba el sol, mudó entre los días 17-24 de Julio.

Una hembra mudó del 13 al 21 de Julio, permaneciendo en el interior de una madriguera de conejos durante 8 días, con una temperatura corporal mucho más baja que la del ambiente y casi constante ($T_c=22.16^{\circ}\text{C}\pm 0.81$ $T_a=28.84^{\circ}\text{C}\pm 3.21$).

Otro de los machos marcados, sorprendido con los ojos blancos el día 12 de Julio, mudó el 19 y, como la hembra anterior, permaneció todos esos días en el interior de una madriguera de conejos, con una temperatura corporal de $22.81^{\circ}\text{C}\pm 0.95$, mientras el aire se mantenía a $28.56^{\circ}\text{C}\pm 4.33$.

Cuando la muda ocurre en las condiciones mencionadas en estos dos últimos casos, las serpientes, tras permanecer todo el tiempo escondidas sin salir siquiera a asolearse, suelen asomar en la boca de las huras para facilitar el proceso de desprendimiento de la piel vieja frotándose con la vegetación. En las serpientes marcadas en las que se ha observado este proceso, lo más frecuente es que justo después de dejar la piel vieja comiencen una fase de gran actividad (Madsen 1984), abandonando rápidamente el lugar y expulsando el emisor, que queda junto a la camisa. Esto se ha observado asimismo en individuos de M. monspessulanus. Sin embargo, no siempre sucede así. Por ejemplo, una de las culebras de escalera expulsó el emisor dentro de la madriguera, justo antes de salir a cambiar la piel. Cuando excavamos la hura en su busca observamos que la serpiente había elegido una madriguera muy grande, de aproximadamente un metro de profundidad, lo que le permitía mantener una temperatura casi constante a cualquier hora del día.



7.- Comportamiento de los juveniles

Los nacimientos correspondientes a la puesta de los días 16 - 17 de Julio ocurrieron en la segunda mitad de Septiembre, de la siguiente forma:

El día 19 aparecieron los primeros huevos agrietados, transcurriendo un día entre la aparición de las grietas y el abandono definitivo de la cáscara; ese día lo pasan los juveniles asomando la cabeza de vez en cuando y testando continuamente el ambiente con la lengua.

Los primeros nacimientos (2) ocurrieron el día 20 y los últimos el día 23 (2). La temperatura del nido era de 21.6°C.

El día 23, hasta 4 de los 9 hermanos vagabundeaban sobre el corcho que cubre el nido y tomaban el sol. Entre el 23 de Septiembre y el 2 Octubre no se registró actividad; los juveniles permanecían todos juntos formando un ovillo en el interior del nido, casi sin moverse. La temperatura media del nido era de 25°C. El día 27 todos los jóvenes tenían los ojos blancos. El día 2 de Octubre por la mañana habían mudado todos menos uno, que mudó el día 3.

Ello supone que la primera muda se dió entre 9 y 12 días después de la eclosión. Después de las mudas empezaron a mostrarse muy activos y los dejamos en libertad.

3- Productividad

M. monspessulanus

1.- Frecuencia de la reproducción

Hemos comentado, en la introducción, que la frecuencia de la reproducción, en especies con bajas tasas de recapturas, puede estimarse, conocido el ritmo de crecimiento de los folículos ováricos, en base al número de hembras grávidas capturadas en un momento dado (Fitch, 1970; Seigel y Ford, 1987). En principio nuestras dos especies sólo presentan los folículos hipertrofiados durante una estación, lo que implicaría una reproducción anual, en las hembras que se reproducen ese año.

Capturamos 8 hembras adultas durante el mes de Junio de 1989; de ellas, 4 (50%) presentaban claramente huevos oviductales; otras dos parecían más pesadas de lo normal, pero no se detectaron huevos por palpación.

Considerando a estas dos últimas hembras también como reproductoras, lo sería un 75% de la población, en ese año. En cualquier caso, entre el 50% y el 75% de hembras se reprodujeron en el año de estudio.

En la revisión de Seigel y Ford (1987), de 15 especies de Colúbridos ovíparos, la media de las hembras que se reproducía cada año era de 76.97% (3 de las especies mostraban una frecuencia de reproducción del 100% y solamente 3 mostraban menos del 50% de las hembras reproduciéndose en un año concreto). Estos autores sugieren que la proporción de hembras que se reproducen cada año no tiene tanto que ver con el modo de reproducción en sí, como con la filogenia de la especie.

Así pues el porcentaje de hembras reproductoras que calculamos para 1989 entraría dentro de lo que se observa en otras especies de la familia. Aunque nuestros resultados se han obtenido con un número muy bajo de ejemplares, por lo que hay que tomarlos con bastante cautela.

2.- Tamaños de puesta

Los tamaños de puesta de la especie no son bien conocidos, mencionando la literatura un rango entre 4 y 20 huevos, aunque normalmente menos de 12 (ver revisión en Blázquez y Villafuerte, 1990). Las dos hembras que tuvimos oportunidad de observar pusieron 7 y 15 huevos, respectivamente.

En la tabla 39 puede constatararse, sin embargo, que los cascarones de huevos eclosionados encontrados juntos superan en mucho este número, hecho que sugiere que varias hembras ponen en el mismo lugar.

3.- Esfuerzo reproductivo

No pudimos establecer una relación lineal entre el número de huevos y el tamaño (LCC) de la hembra, ya que sólo disponíamos de información procedente de dos casos. Se trata de los presentados en la tabla 44.

Tampoco hemos podido relacionar el peso de la puesta con el de la madre, pues evitamos manipular los huevos y no llegamos a pesar ninguna de las puestas. Ya hemos señalado que la segunda hembra, tras poner, había perdido 62 g.

Tabla 44

N° huevos	LCC	peso grávida (g)	peso post-puesta	% pérdida
15	650	115	-	-
7	735	170	108	36.5%

Tabla 44: Observaciones de la pérdida de peso tras la puesta y del número de huevos que pusieron dos hembras de M. monspessulanus durante el presente estudio. El peso grávidas se tomó la semana anterior a la puesta.

4.- Dimensiones y estructura de los huevos

Como en otras especies de la familia, los huevos de las culebras bastardas son típicamente alargados y de aspecto pergaminoso-coriáceo. En esta especie el color es blanquecino grisáceo.

El tamaño de los huevos varía, según los distintos autores, entre 37.2 y 50.8mm de largo y entre 12.7 y 22.4 mm de ancho. (ver tabla 45). Por nuestra parte, las cáscaras más enteras que pudimos medir, previo humedecimiento con vapores de agua y alcohol, tuvieron dimensiones intermedias entre las citadas (ver tabla 45).

La pared de los huevos es bastante gruesa y externamente aparece surcada en la superficie por estrías más o menos paralelas, visibles a simple vista.

Se hicieron fotografías al microscopio electrónico de barrido y se averiguó la composición mineral de las capas de la pared de los huevos mediante dispersión de energía de rayos X (EDX) de la muestra, utilizando para ello un microanalizador acoplado al microscopio. Se trata de un análisis semicuantitativo (Schleich y Köstle, 1988).

En la superficie externa se observa una disposición de gránulos recubiertos a veces por finas capas calcáreas (ver figura 44). La composición química de esta cara es de Al, Si, K y Ca, en forma de calcita. Algunos de los gránulos son de Ca puro (ver el espectro EDX, figura 44).

La capa intermedia de la pared del huevo está formada por haces de fibras orgánicas más o menos ordenados, embebidos en una matriz también orgánica (ver foto; figura 45). Las fibras son ovoqueratinas fibrilares incapaces de mineralizarse (Schleich y Köstle, 1988).

La superficie interna es mucho más lisa que la externa. Aparece una capa prácticamente lisa, sin glóbulos de Ca, y tan delgada que en los huevos secos se resquebraja, dejando ver las fibras de la capa intermedia (ver foto; figura 46). En cuanto a la composición mineralógica, aparecen los mismos niveles de Al que en la capa exterior, menos Ca y, en general, mayores cantidades de K y Si.

Tabla 45

Eje mayor		Eje menor		Referencia
media \pm d.t	rango	media \pm d.t	rango	
39.2 \pm 2.84	15.9-26.7	21.12 \pm 1.67	21.9-49.7	218 Presente estudio
50.8		12.7		Boulenger, 1913
	40-50		12-20	Salvador, 1985
	37.2-50.5		21.1-22-4	González de la Vega, 1988

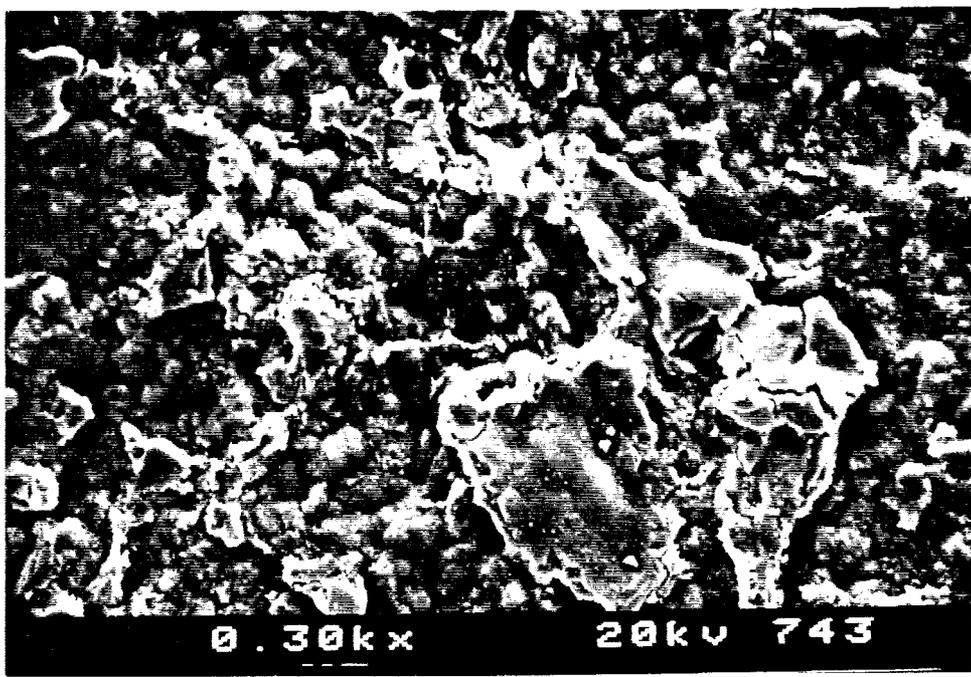
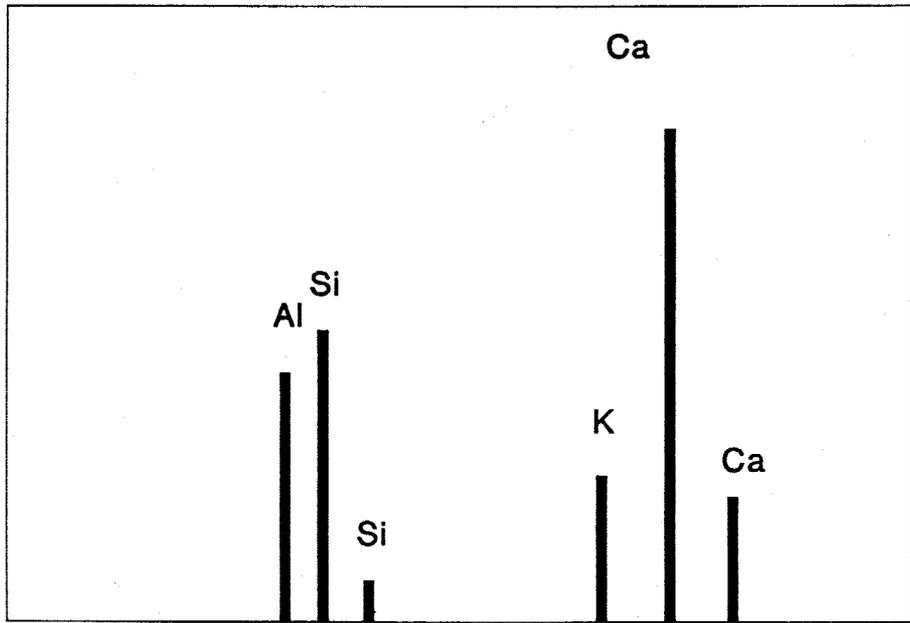
Tabla 45: Dimensiones (en mm) de los huevos de M. monspessulanus, según datos de la bibliografía y según nuestros propios datos.

Figura 44

Parte superior, espectro semicuantitativo de la composición química de la cara externa de la cáscara de un huevo de M. monspessulanus.

Parte inferior microfotografía (* 300) de la misma.

EDX Cara externa de M. monspessulanus



Microfotografía de la pared de la cáscara
de un huevo de M. monspessulanus (+ 3.500)

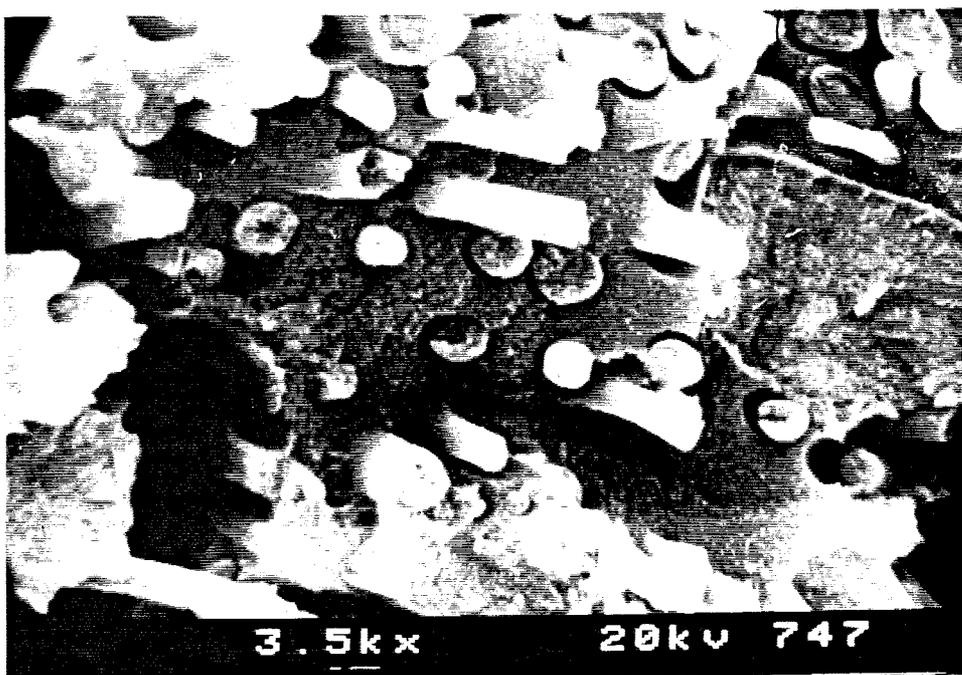


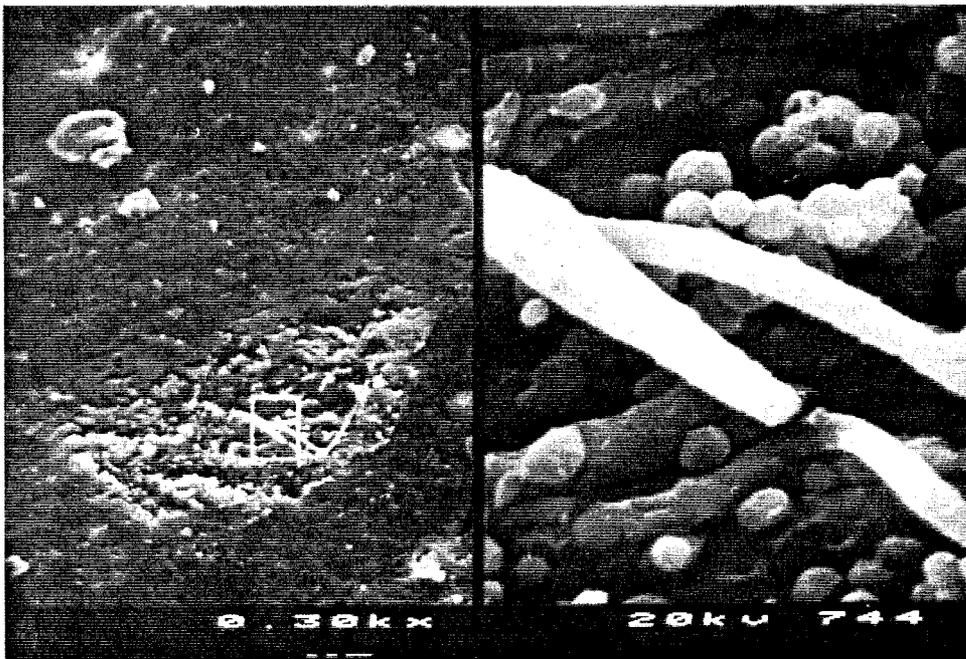
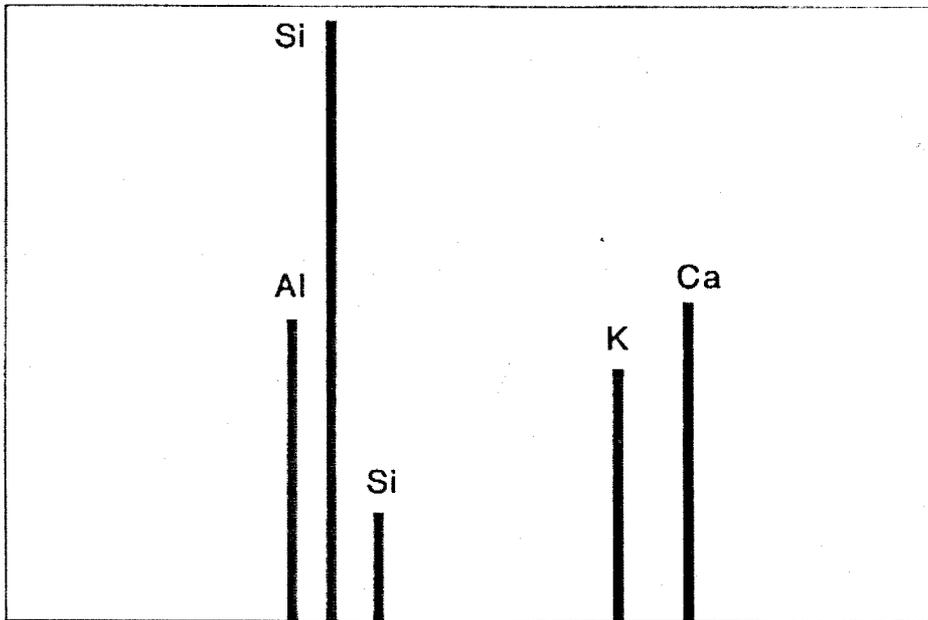
Figura 45

Figura 46

Parte superior, espectro semicuantitativo de la composición química de la cara interna de la cáscara de un huevo de M. monspessulanus.

Parte inferior microfotografía (* 300) de la misma y detalle (* 2.000).

EDX Cara Interna de *M. monspessulanus*



5.- Tamaño de los juveniles

Encontramos solamente 5 juveniles recién nacidos, cuyas medidas se muestran en la tabla 46.

Las medidas de las camisas que se encontraron en los dos nidos comunales encontrados fueron:

Lcc media= $361.45\text{mm} \pm 33.60$; Rango (255-395). N=20

Lcc media= $317.25\text{mm} \pm 41.03$; Rango (290-388). N=10.

Tabla 46

Fecha	Lcc (cm)	Peso (g)
17.09.88	255	6.5
16.03.89	292	8.5
15.04.89	350	13.5
04.10.89	250	9.5
10.10.89	290	10.5

Tabla 46: Resumen de las fechas y dimensiones de los juveniles de M. monspessulanus encontrados en la zona de estudio, durante los años 1988 y 1989.

Elaphe scalaris

1.- Frecuencia de la reproducción

De 10 hembras capturadas entre la última semana de Mayo y la primera de Julio de los dos años de estudio, solamente 4 presentaban evidencias claras de la existencia de huevos oviductales. Ello supone una tasa reproductiva del 40%.

2.- Tamaño de puesta

Como se dijo, igual que ocurría en la especie anterior, las culebras de escalera de Doñana depositan sus huevos fundamentalmente en el interior de madrigueras de conejo. Gracias a ello nos ha sido posible recoger cascarones de puestas ya eclosionadas.

El número de huevos por puesta, según los distintos autores, varía entre 4 y 17 (ver revisión en Pleguezuelos, en prensa). Además de las puestas en terrario, integradas por 11, 12 y 13 huevos, respectivamente, en el campo hemos encontrado tamaños de puesta de 6, 12, 5 y 4 huevos (siempre cascarones ya vacíos, por lo que pueden no corresponder a puestas completas). Nunca se observaron grupos mayores, como ocurría en las culebras bastardas, que pudieran sugerir la existencia de puestas comunales.

3.- Esfuerzo reproductivo

En la tabla 47 hemos representado el esfuerzo reproductivo en términos de longitud y peso de las hembras y número y peso de los huevos.

De los 12 huevos de la primera puesta de la tabla, 2 abortaron y una de las crías murió al nacer (LCC= 265, peso=9.5 g). En consecuencia 9 crías resultaron vivas y sanas. La segunda hembra perdió 213 g.

Tabla 47

N° huevos	peso huevos	LCC	peso grávida (g)	peso post-puesta	% pérdida
12		1070	845	-	-
11	223	1070	693	480	30.7%

Tabla 47: Observaciones de la pérdida de peso tras la puesta, del número de huevos, y del peso de los mismos en dos hembras de E. scalaris, durante el presente estudio.

4.- Dimensiones y estructura de los huevos

Los huevos de las culebras de escalera son más grandes y redondeados que los de la especie anterior. Tienen una apariencia casi gomosa, con la pared bastante delgada, y a simple vista son lisos. El color es amarillento claro. Las únicas referencias bibliográficas al tamaño de los huevos de esta especie se resumen en la tabla 48, junto con las medidas de los que nosotros encontramos.

Al microscopio electrónico se observa que la capa externa presenta una superficie casi homogénea, sin gránulos de Ca. La composición mineralógica es Al, Si, K, Ca, y Cl, elemento que no aparecía en la cáscara de los huevos de la especie anterior (Ver figura 47).

La zona intermedia está compuesta también por fibras de ovoqueratina no mineralizadas, pero no existe matriz orgánica y las fibras no forman haces, sino que están desordenadas. Esto se traduce en una pared más delgada y flexible (figura 48).

La capa interna, también bastante lisa, presenta menos Ca y menos Si que la capa externa, niveles similares de Al y Cl y abundancia de K (ver figura 49).

5.- Tamaño de los juveniles

De acuerdo con la bibliografía, las jóvenes culebras de escalera, al nacer, rondan los 30 cm de longitud cabeza-cloaca, según se detalla en la tabla 49.

Durante nuestro estudio, aparte de los animales nacidos en cautividad, cuyo tamaño se ve en la tabla 49, en el campo se han capturado juveniles en dos ocasiones, el 16 y el 28 de de Abril de 1988. Sus respectivas LCC fueron 310 y 320 mm

Tabla 48

Eje mayor media \pm d.t (rango)	Eje menor media \pm d.t (rango)	N	Referencia
46.6 \pm 6.0 (35-50.7)	28.6 \pm 2.1 (26.2-33.1)	14	Presente estudio
51.5 \pm 2.6 (47.5-55.6)	30.9 \pm 1.7 (26.8-33)	10	Presente estudio
(50-60)	(16-21)		Salvador, 1985
(51.1-70.2)	(23.5-24.2)		G. de la Vega, 1988

Tabla 48: Dimensiones de los huevos de E.scalaris (en mm). En la parte superior de la tabla aparecen las medidas conseguidas durante nuestro estudio. El primer caso (n=14) corresponde a cáscaras (de huevos ya eclosionados) encontradas en el campo. El segundo dato (n=10) corresponde a las medidas de los huevos (recién puestos) de la puesta que llegó a eclosionar en cautividad. En la parte inferior de la tabla aparecen las referencias bibliográficas conocidas.

Tabla 49

	LCC (mm) media \pm d.t (rango)	Peso (g) media \pm d.t (rango)	n Referencia
Recién nacidos	290 \pm 12.5 (280-315)	19.6 \pm 2.2 (16-23)	9 Presente estudio
Primera muda	305 \pm 10.3 (290-315)	19.4 \pm 1.7 (17-22)	9 Presente estudio

	Tamaño (rango en mm)	Referencia
LT	250 - 270	Niederhauser, 1981 (en Pleguezuelos, en prensa)
LT	276 - 379	González de la Vega, 1988.
LT	aprx200	Salvador, 1985.
LCC*	200 - 263	de Haan (en Cheylan y Guillaume, en prensa)
LCC	225 - 310	Pleguezuelos et al., 1990.

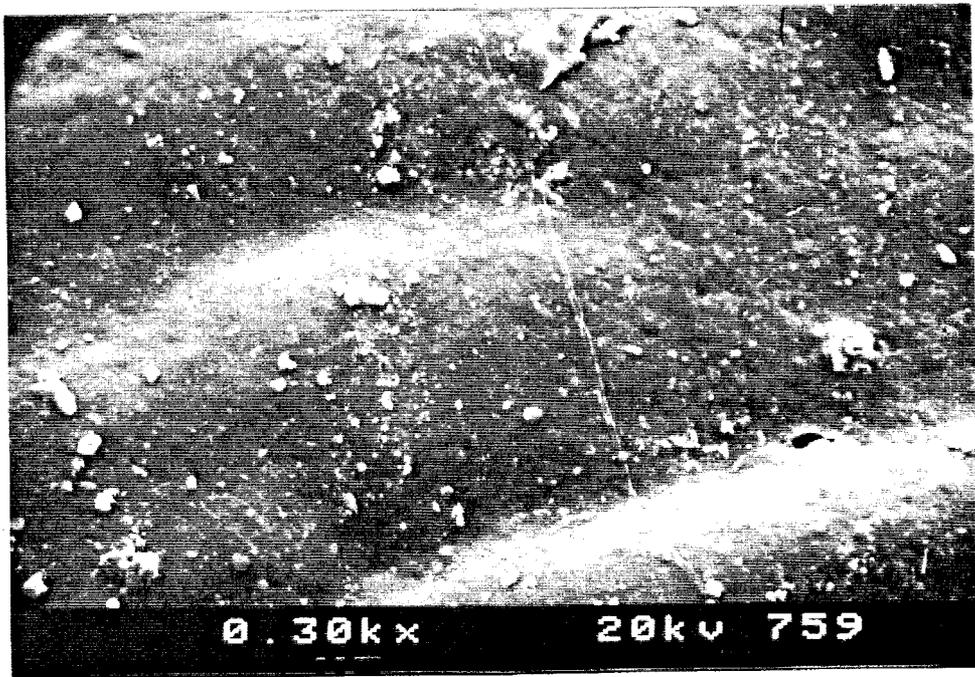
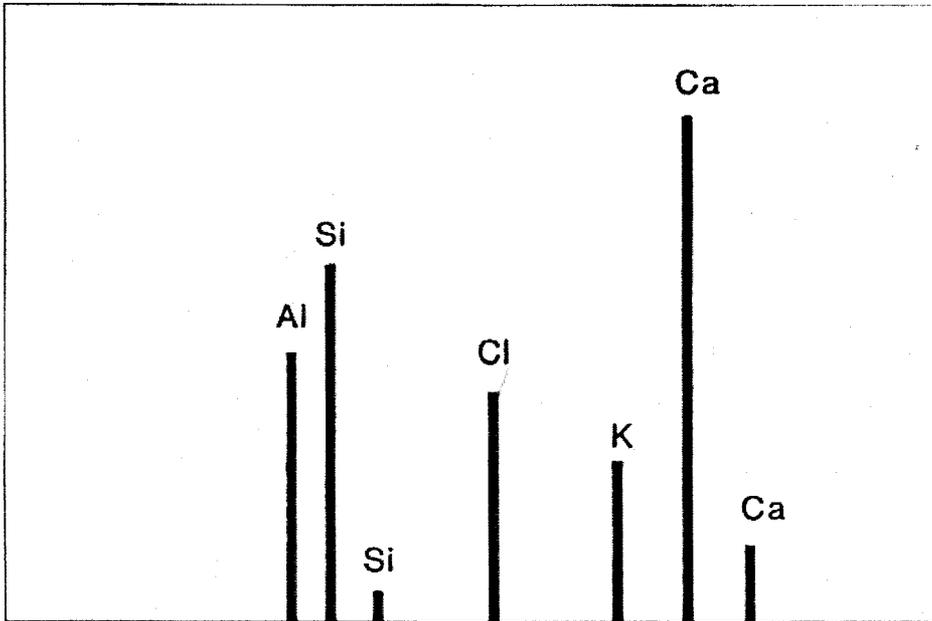
Tabla 49: Dimensiones de los juveniles de E. scalaris que nacieron en cautividad durante este estudio. Debajo aparecen las dimensiones de juveniles que aparecen en la bibliografía. * (se trataba de 6 juveniles de la misma puesta).

Figura 47

Parte superior, espectro semicuantitativo de la composición química de la cara externa de la cáscara de un huevo de E. scalaris.

Parte inferior microfotografía (* 300) de la misma.

EDX Cara externa E. scalaris



Microfotografía de la pared de la cáscara
de un huevo de E. scalaris (+ 1.800)

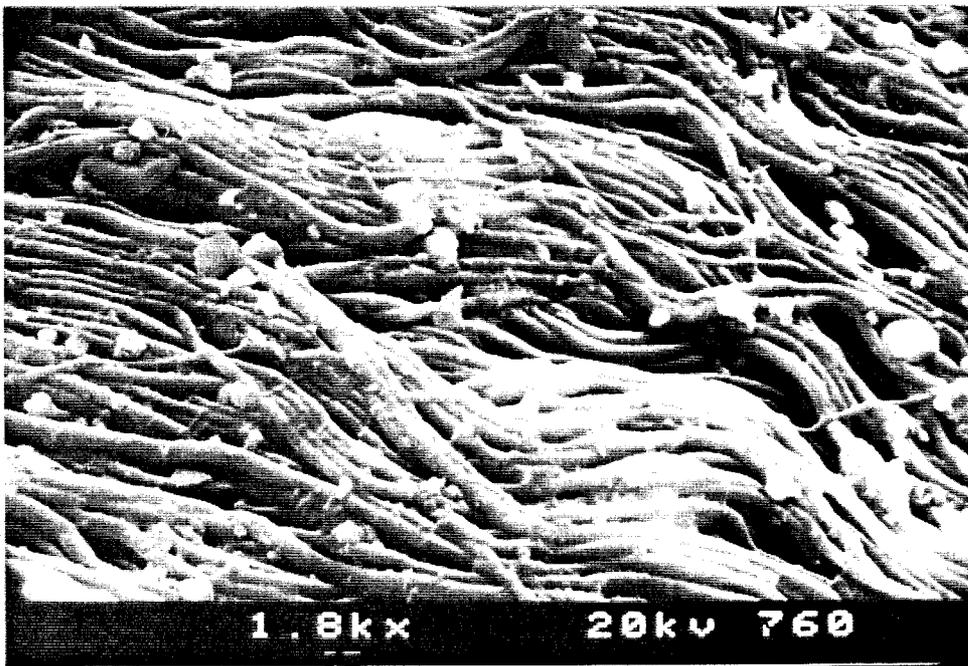


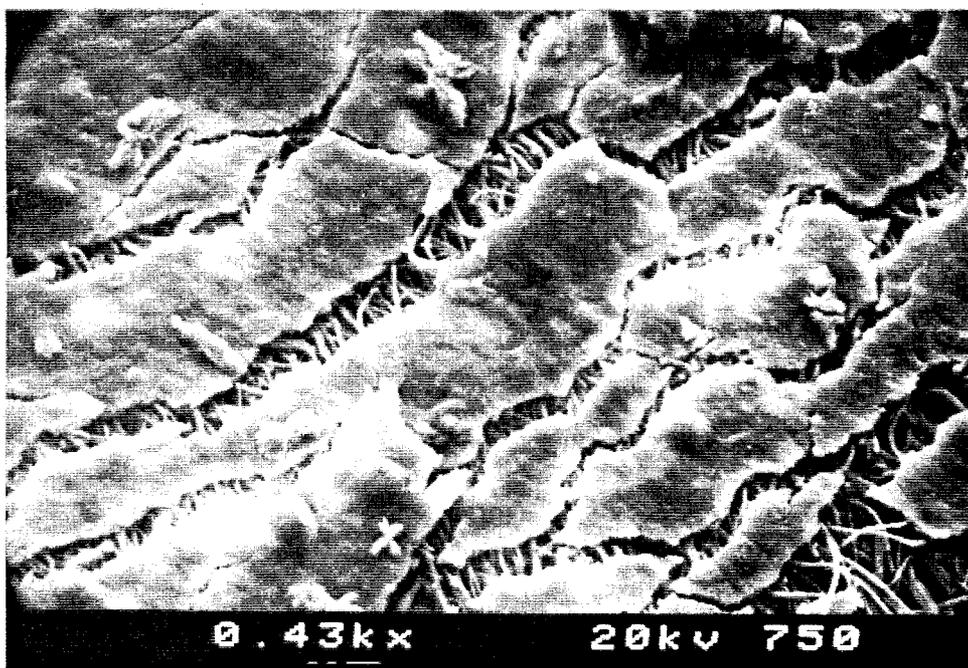
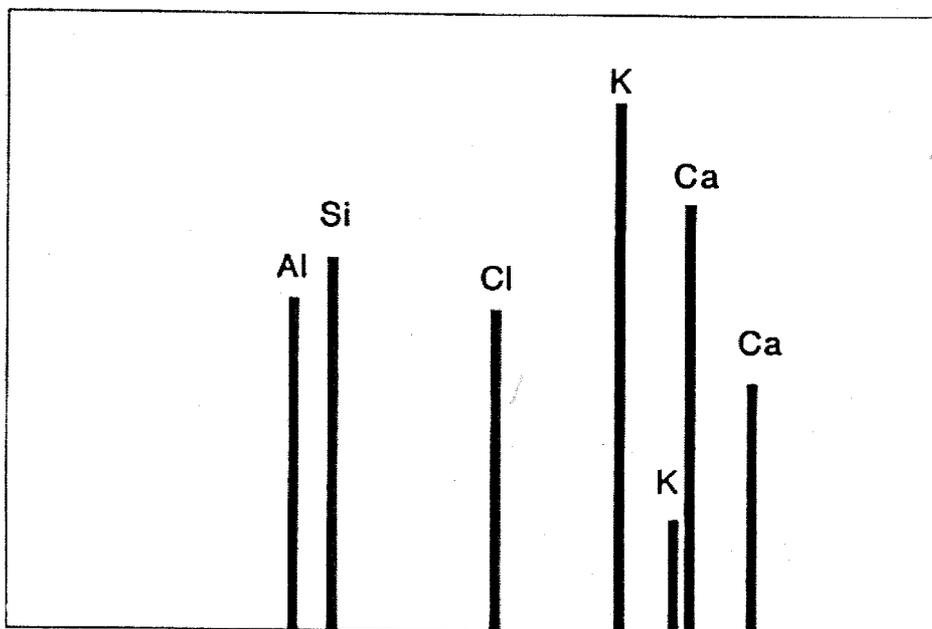
figura 48

Figura 49

Parte superior, espectro semicuantitativo de la composición química de la cara interna de la cáscara de un huevo de E. scalaris.

Parte inferior microfotografía (* 430) de la misma.

EDX Cara Interna E. scalaris



COMPARACION ENTRE LAS DOS ESPECIES Y DISCUSION

1.- Fenología comparada

El ciclo reproductor de las serpientes depende de factores hormonales y ambientales, aunque no está realmente determinada la importancia de cada uno de ellos en la fenología de la reproducción, según la mayoría de los autores, el factor que más influye en el inicio de la actividad sexual es la temperatura, seguida por el fotoperíodo, y el estado nutricional de las hembras (ver revisión en Seigel y Ford, 1987).

De acuerdo con nuestras observaciones directas en campo, el ciclo fenológico de las especies objeto de estudio sería como se resume en la Tabla 50.

Según Cheylan et al., (1981), el ciclo gonadal de los machos de M. monspessulanus requiere un primavera cálida, mientras que los machos de E. scalaris necesitarían menos tiempo para completar su ciclo a comienzos de la estación cálida.

Puesto que en ambas especies, en principio, la ovulación de las hembras se produce en las mismas fechas (Saint-Girons, 1982), se esperaría que los apareamientos tuvieran lugar antes en las culebras de escalera que en las culebras bastardas. Sin embargo, según nuestros resultados los apareamientos se han observado en la misma época en las dos especies, casi más tempranamente en las culebras bastardas que en las de escalera.

Por nuestra parte, hemos observado que la Tc media de M. monspessulanus es superior a la Tc media de E. scalaris (ver capítulo de termorregulación). Quizás por ello, y porque en Doñana la diapausa invernal no es muy acusada (ver capítulo de actividad), los machos de las culebras bastardas no requieren tanto tiempo al inicio de la primavera para tener listos los espermatozoides como sugieren Cheylan et al (1981). No en vano a mediados de Mayo ya han tenido dos meses largos de actividad para completar el ciclo. Esta larga primavera también permite a las hembras comer y acumular reservas de grasa, antes de iniciar la reproducción (obs. pers. de los individuos atropellados en la carretera, en esas fechas).

Lo que cabría preguntarse, tal vez, es si se dan realmente más tarde los apareamientos en las culebras de escalera, o es un sesgo de nuestras observaciones. Parece ser, aunque nosotros no lo hayamos observado, que en la provincia de Huelva los apareamientos de esta especie comienzan ya en Mayo González de la Vega (1988).

Tabla 50

	M.monspessulanus	E.scalarís
Apareamientos	Desde mitad Mayo y Junio.	Junio
Prefez	mitad Junio-mitad Julio	Final Junio y Julio
Puestas	Primera quincena Julio	Segunda quincena Julio
Incubación	Julio-Agosto (59-63 días)	Final Julio y Agosto (55-65 días)
Eclosiones	Segunda quincena Agosto	Septiembre
Primera muda y		
Abandono nido	Primeros días Septiembre	Segunda quincena Septiembre.

Tabla 50: Fenología comparada de la reproducción en M. monspessulanus y E. scalaris, de acuerdo con observaciones propias.

2.- Cambios en la actividad durante la reproducción

En climas cálidos, como el de nuestra área de estudio, la época de actividad es muy larga y la hibernación corta, de manera que cuando ésta acaba, los individuos tienen un período dilatado para comer y recuperarse antes de iniciar la reproducción. Ello permite esperar que falte la secuencia estricta de asoleamiento-(ayuno)-muda-cortejos observada en las especies de climas más fríos (Gregory, 1987).

La actividad en la época de los apareamientos viene marcada por el tipo de cortejo que presenta la especie. Excepto en algunos casos en los que los apareamientos se producen en el hibernáculo donde machos y hembras han pasado el invierno (Gregory, 1982), normalmente uno de los sexos ha de buscar al otro, lo que implica un aumento de la tasa diaria de movimientos de los individuos del sexo que busca (normalmente machos) y una disminución de los del sexo que espera (normalmente hembras). Así ocurre, por ejemplo, en Vipera berus (Madsen, 1987) o en Natrix natrix (Madsen, 1984)

Los cambios más llamativos cabría esperarlos en las tasas de movimiento y en las temperaturas corporales. Sin embargo ni en M. monspessulanus ni en E. scalaris hemos encontrado evidencias de que se modifiquen significativamente los patrones de movimiento en ninguna de las fases del ciclo reproductor, salvo en el caso de las hembras en los días anteriores a la puesta cuando están grávidas (ver resultados).

En ambas especies, durante toda la estación activa los individuos se mueven alternando períodos de movilidad con otros de inmovilidad. La movilidad se incrementa con las búsquedas de alimentos y de lugares de puesta (Plummer, 1990). No obstante, nunca hemos detectado hembras efectuando viajes largos y definidos tipo "migración" hacia un lugar de puesta (Parker y Brown, 1972; Madsen, 1984). No se han detectado cambios ni en la frecuencia o la longitud de los desplazamientos de los machos debidos a la búsqueda de parejas.

La inmovilidad aparece en las digestiones y las mudas, y en las hembras grávidas que se dedican a asolearse (Shine, 1980).

La frecuencia de alimentación solamente disminuye durante los procesos de muda y en las hembras grávidas que, si tienen suficientes reservas de grasa, dedican

más energía a la maduración de los huevos que a la búsqueda y digestión de presas (Shine, 1980); y cuando ya los huevos oviductales son demasiado grandes y suponen un impedimento físico a la presencia de presas voluminosas en el tracto digestivo (Gregory y Steward, 1975).

No hemos observado sincronías muy marcadas en las mudas de los dos sexos en las dos especies que estudiamos. Sin embargo sí se da una muda antes de iniciarse los cortejos, y en ocasiones se han encontrado pieles de varios individuos en días sucesivos en la misma zona. Creemos, que efectivamente con el cambio de piel se deben favorecer las emisiones de feromonas, que faciliten el acercamiento (Kubie et al. 1978). Más tarde las mudas se siguen produciendo regularmente, cada mes o mes y medio, durante toda la época de actividad. Tuvimos una hembra de culebra de escalera que mudó en los días anteriores a la puesta. Los juveniles mudan a los pocos días de nacer, antes de abandonar el nido. Esta muda sí es sincrónica en todos los neonatos del mismo nido. Los animales (al menos las culebritas de escalera) no comen desde el nacimiento hasta después de esta primera muda.

Las temperaturas corporales de los individuos se ven afectadas por los comportamientos asociados a los procesos de muda (ver termorregulación en condiciones especiales) en el sentido de que en la primera fase los individuos se asolean más y sufren hipertermia, y en la segunda permanecen escondidos, manteniendo temperaturas internas casi constantes.

También las digestiones y la gravidez se asocian con hipertermias (Lysenko y Gillis, 1980) ya que es la forma de acelerar el metabolismo y resolver cuanto antes una situación desventajosa (los animales están más pesados y ven reducida su movilidad, y su oportunidad de escapar de posibles predadores (Seigel et al. 1987).

Probablemente existan otros cambios menos conspicuos en los comportamientos de los individuos de ambos sexos durante alguna de las etapas del ciclo, que incrementen el "coste" de la reproducción en las dos especies (Shine 1980). Sin embargo debido a los cortos períodos de seguimiento, y a los pocos ejemplares seguidos (de los cuales estuviéramos seguros de saber en qué fase del ciclo se encontraban), no se han detectado.

3.- Tamaños y lugares de puesta

En la tabla 51 se resumen los tamaños de puesta de las dos especies según la bibliografía y según nuestras observaciones.

Para las dos especies los valores oscilan entre un mínimo de 4 y un máximo de 17-18 huevos.

En el sur de la Península, tanto M. monspessulanus (obs. propia) como E. scalaris (Pleguezuelos, en prensa) utilizan los dos ovarios en la reproducción, mientras que en el Sur de Francia, en culebras de escalera, parece que sólo es funcional uno de ellos (Cheylan y Guillaume, en prensa).

La selección de los lugares de puesta en serpientes se hace en base a dos razones principales, la protección frente a posibles predadores y la posibilidad de preservar la puesta de condiciones atmosféricas adversas (Burger y Zapparloti, 1986). En Doñana, la temperatura ambiental media es muy alta durante los meses de Junio a Agosto (22.28°C), y la precipitación media para el mismo período es mínima (4.7 mm). También, las densidades de posibles predadores de huevos son altas (Valverde, 1967).

Por otro lado, no existen piedras y apenas oquedades naturales protegidas, salvo algún tronco caído, siendo las profundas madrigueras (de conejos, abejarucos, micromamíferos, etc...) los lugares más protegidos de los predadores y los que mejor pueden, durante el caluroso período -Julio y Agosto- en que se incuban los huevos, conservar la humedad necesaria para la difusión de gases a través de la cáscara. Todos los Colúbridos de la zona utilizan tales huras para depositar la puesta (Blázquez y Villafuerte, 1990), y entre ellas nuestras dos especies.

En la época en que las serpientes ponen los huevos, los conejos tienen abandonadas temporalmente las madrigueras (Villafuerte com. pers.), pero una vez que los juveniles han abandonado el nido, entre los últimos días de Agosto y los primeros de Septiembre, los conejos, pasado el calor, vuelven a recolonizarlas, limpiándolas antes concienzudamente. Entre las cosas que sacan fuera son muy evidentes las cáscaras rotas de los huevos de culebra. De esta forma, recorriendo las zonas de madrigueras, hemos encontrado, evidencias frecuentes de puestas comunales de M. monspessulanus (ver

resultados en la tabla 39 y Blázquez y Villafuerte, 1990).

La escasez local de sitios apropiados o la existencia de afinidades sociales intra o interespecíficas, son las principales razones que explican las ovoposiciones comunales en Colúbridos (Swain y Smith, 1978). Debido a que la primera causa es particularmente cierta en nuestro área de estudio, y puesto que las madrigueras de conejo no se distribuyen uniformemente por la zona (de le Court, com. pers.) se pueden atribuir a ella la ocurrencia de varias puestas juntas en el mismo sitio. Sin embargo en el mismo lugar y en las mismas fechas no se han observado nunca puestas comunales de E. scalaris o de otros colúbridos (aunque se cuenta con menor número de observaciones de estos últimos, conociéndose la existencia de puestas comunales en especies próximas ej Elaphe obsoleta obsoleta (Lynch, 1966).

En M. monspessulanus no se conoce ningún tipo de afinidades sociales, pero estos resultados nos hacen cuestionar la validez de la primera hipótesis y permiten un margen de confianza a la existencia de posibles afinidades entre las hembras de esta especie al menos llegada la época de puestas (Blázquez y Villafuerte, 1990).

Tabla 51

<u>M.monspessulanus</u>		<u>E.scalarís</u>	
Nº huevos	Referencia	Nº huevos	Referencia
4-12	Boulenger, 1913	6-12	Steward, 1971
4-20 (12)	Steward, 1971	5	Escarré y Vericad, 1981
5-6	Alvarez, 1974	6-15	Cheylyan y Guillaume, en prensa
4-12	Hellmich, 1962	7	Salvador, 1985
5	Escarré&Vericad, 1981	4-17	Pleguezuelos, en prensa
4-14	Cheylyan et al., 1981	4-13	González de la Vega, 1988
19	Hailey, 1982		
4-18	Salvador, 1985		
6-8	Colección EBD		
5-14	G. de la Vega, 1988.		
7-15	Presente estudio	4-13	Presente estudio

Tabla 51: Tamaños de puesta de M. monspessulanus y E. scalaris, según la bibliografía y las observaciones llevadas a cabo durante este trabajo.

4.- Productividad

Los resultados de esta parte son tan escasos que no nos permiten sacar conclusiones. Parece que el coste asociado a la reproducción es similar en las dos especies, en cuanto al porcentaje de pérdida de peso de las hembras y a los riesgos de predación que conlleva el estado de gravidez (Shine, 1980, Madsen, 1984). En ninguna de las dos especie se ha comprobado la existencia de combate de machos durante los cortejos, que añadiría un riesgo más de predación. Otro coste añadido serían las predaciones de puestas (llevadas a cabo fundamentalmente por zorros -obs. pers.-), pero no hemos podido determinar la incidencia de estas predaciones, porque es difícil localizar las puestas, y porque las huellas desaparecen de las inmediaciones en tan solo unas horas. La tasa de fecundidad anual parece ser menor en las culebras de escalera que en las bastardas, sin que se pueda atribuir esa diferencia a ningún hecho concreto.

5.- Tamaño estructura y composición de los huevos

Los huevos de M. monspessulanus son más pequeños que los de E. scalaris, como delata el tamaño de sus dos ejes. Así lo hemos comprobado comparando 14 huevos de distintas puestas de las dos especies (Tabla 52).

Los huevos de las culebras bastardas son más alargados, más blancos y más duros que los de las culebras de escalera.

Las diferencias en la composición química de las paredes de los huevos se puede ver en las figuras (44 y 49) y se pueden resumir diciendo que en la capa externa los huevos de culebra bastarda presentan gránulos de Ca que no se dan en la otra especie. Por el contrario en la capa externa de los huevos de culebra de escalera aparece Cl, ausente en la primera especie. En la capa intermedia la única diferencia entre ellas es que en el caso de las culebras bastardas aparece una matriz conteniendo los haces de fibras (de ahí que sean un poco más gruesos), mientras que en las culebras de escalera no aparece la matriz, sino solamente fibras (ver fotos, figuras 45 y 48). En la capa más interna del huevo la diferencia entre las dos es una mayor proporción de Si en las culebras bastardas y de nuevo presencia de Cl y abundancia de

K en las culebras de escalera.

6.- Condiciones de incubación y tamaño de los juveniles

En cuanto a las condiciones de humedad y temperatura durante la incubación de la puesta, nuestros datos son tan escasos que no podemos sacar conclusiones. La literatura existente sobre el tema apunta la importancia que tales condiciones tienen en cuanto a la duración de la incubación, la determinación del sexo de los juveniles, o el comportamiento posterior de éstos (Burger, 1991). No existe información sobre tales cuestiones en culebras de ámbito mediterráneo.

A lo largo de nuestro trabajo la temperatura y humedad del interior de los nidos en el campo no se pudo controlar a lo largo de todo el período de incubación. Sí se controló en una puesta de M. monspessulanus encontrada en el campo al año siguiente, pero por alguna razón desconocida estos huevos no llegaron a eclosionar. Las madrigueras donde depositaron sus huevos las culebras bastardas rastreadas tenían una temperatura, cerca de la superficie, de 27 y 25.5°C respectivamente. La puesta de culebra de escalera que llegó a eclosionar en el terrario se mantuvo a una temperatura media de 23.5°C. No pensamos que estos datos, por únicos, sean representativos de las temperaturas de incubación que requieren las dos especies.

Como corresponde a huevos más grandes, los juveniles de E. scalaris son mayores, al nacer, que los de M. monspessulanus, aún con tiempos de incubación semejantes (tabla 53).

Tabla 52

	<u>M. monspessulanus</u>	<u>E. scalaris</u>	t	P
Eje mayor	36.51 ± 5.21	46.55 ± 6.03	4.75	0.001
Eje menor	19.19 ± 1.58	28.57 ± 2.11	13.91	0.001

Tabla 52: Comparación de las dos medidas principales (longitud y anchura, en mm) de los huevos de las dos especies de culebras objeto de estudio. A fin de tener tamaños de muestra similares para hacer las comparaciones, se midieron los 14 huevos de E. scalaris que eclosionaron en el laboratorio y 14 huevos de M. monspessulanus elegidos al azar.

Tabla 53

	<u>M. monspessulanus</u>	<u>E. scalaris</u>
LCC (mm)	265 ± 21.8 n=3	290 ± 12.5 n=9
Peso (g)	8.83 ± 2.1 n=3	19.56 ± 2.2 n=9

Tabla 53: Dimensiones de ejemplares recién nacidos de culebras bastardas y de escalera, observados durante este trabajo.

CONCLUSIONES

Los resultados de este estudio nos permiten extraer las siguientes conclusiones:

Actividad

- 1.- Se comprueba la efectividad del sistema de trampas que combina vallas interceptoras con trampas tipo nasa, como método de muestreo de la herpetofauna de un área. El sistema fué más eficaz para ofidios y saurios que para anfibios. Según los resultados del trampeo las culebras más abundantes en el área son M. monspessulanus y Natrix maura. E. scalaris es menos frecuente y menos susceptible de caer en las trampas.
- 2.- La época anual de máxima actividad de las dos culebras que estudiamos es Mayo-Junio (contándose entre los dos meses el 60% de las observaciones de las dos especies). Ambas presentan un período de hibernación durante los meses más fríos del año (Noviembre-Febrero) más marcado en animales adultos que en juveniles. Existe otro receso en la actividad de ambas especies en los meses más calurosos, (mitad de Julio-mitad de Agosto), más acusado en E. scalaris que en M. monspessulanus.
- 3.- Las dos especies son diurnas. A lo largo del día se detectan períodos de inactividad asociados a bajas temperaturas corporales. El mayor porcentaje de localizaciones de inactividad corresponde a las primeras horas de la mañana en todos los meses desde Marzo a Octubre; Aunque pueden darse a lo largo de todo el día, con condiciones atmosféricas desapacibles o si los individuos permanecen escondidos por otros motivos (ej. mudas etc.)
- 4.- Durante las horas nocturnas, fundamentalmente debido al descenso térmico, ambas especies permanecen inactivas. Solamente se ha detectado actividad nocturna en 4.8% noches de M. monspessulanus y en 1.4% noches de E. scalaris, aunque en los meses más cálidos (Julio) las temperaturas corporales no

alcanzan valores tan bajos como para forzar la inactividad.

- 5.- Tanto Malpolon monspessulanus como Elaphe scalaris pasan la mayor parte del tiempo escondidas (aproximadamente 70% del tiempo potencial de actividad). La siguiente actividad en importancia es el movimiento (sobre un 15% del tiempo). Ambas dedican poco tiempo al asoleamiento directo. No existen diferencias significativas en el reparto temporal de actividades entre ambas especies.
- 6.- En las dos especies aparece un ajuste de la actividad a la variación de la temperatura ambiental en el sentido de que las actividades de locomoción y asoleamiento se dan en las horas centrales del día, excepto en pleno verano que se ven desplazadas hacia las primeras horas de la mañana y las últimas de la tarde.

Termorregulación.

- 7.- Las temperaturas corporales medias de M. monspessulanus se sitúan en torno a los 28.5 °C, mientras que las temperaturas corporales de E. scalaris son algo más bajas, de unos 23.5 °C. La diferencia es significativa. Dentro de cada especie no existen diferencias significativas de temperatura entre machos y hembras.
- 8.- En ambas especies las hembras grávidas mantienen temperaturas corporales significativamente más altas que el resto de los individuos. Hasta 6.5°C en las culebras bastardas y unos 4.5°C, en las culebras de escalera.
- 9.- La única actividad donde la diferencia de temperaturas corporales no fue significativamente mayor en M. monspessulanus que en E. scalaris fue durante el movimiento, que a su vez era la actividad donde ambas especies presentaban temperaturas corporales más altas. Las culebras bastardas en movimiento tenían una temperatura media de 29.9°C, y las culebras de escalera de 27°C. En ambas el límite inferior se situó en torno a los 24°C.
- 10.- Ambas especies pueden considerarse termorreguladores precisos y heliotérmicos más que tigmotérmicos. Los machos y las hembras grávidas de M. monspessulanus termorregulan manteniendo una diferencia casi constante entre su

temperatura corporal y la del aire. Las hembras sin huevos de M. monspessulanus y todas las E. scalaris, por el contrario, tienden a mantener su temperatura corporal dentro de un rango determinado, más o menos independientemente de la temperatura del aire.

Movimientos

- 11.- Tanto Malpolon como Elaphe exhiben un patrón de movimientos que alterna grupos de días de casi completa inmovilidad con grupos de días en los que los animales se desplazan. La duración de estos períodos (entre 2 y 4 días, de media en la época favorable -primavera y verano-) no fue significativamente distinta entre las dos especies, aunque en ambas se observan leves diferencias según se trate de etapas de quietud o de movimiento.
- 12.- La movilidad diaria de los días de movimiento efectivo fue significativamente mayor en E. scalaris (80 m/día) que en M. monspessulanus (41.5 m/día). La distancia recorrida entre dos localizaciones de descanso fue de unos 40 m en M. monspessulanus y de unos 60 m en E. scalaris. Siendo raros los desplazamientos de más de 100 m, salvo en ocasiones especiales.
- 13.- La variación más llamativa en las distancias recorridas se da en las hembras a punto de efectuar la puesta que recorren distancias superiores a los 100 en su búsqueda de lugares idóneos para depositar los huevos.
- 14.- Al menos en los tiempos que duraban nuestros rastreos (unos 12 días), ninguna de las dos especies restringió sus movimientos a la misma zona, sino que se observaban tendencias a alejarse progresivamente del punto dónde se iniciaban los seguimientos.
- 15.- Las áreas recorridas durante ese tiempo fueron de unos 4.000 m² en M. monspessulanus y de unos 4.500 m² en E. scalaris. La superficie recorrida no se relacionó significativamente con el tamaño (medido como LCC) del individuo.
- 16.- No se observaron exclusividades territoriales intra o interespecíficas en ninguna época del año.

Reproducción

- 17.- Como típicos colúbridos de zona templada, en ambas especies los apareamientos tienen lugar a finales de primavera, y los nacimientos a finales de verano. Se observa un adelanto de una o dos semanas en la fenología del ciclo de M. monspessulanus respecto a la de E. scalaris. En ambas, el período de gravidéz en las hembras suele durar unos 30 días y el incubación entre 55 y 65 días.
- 18.- No se han observado cambios conspicuos en el comportamiento de los individuos de ambos sexos asociados a los apareamientos, tales como secuencias de ayuno-muda, mayores desplazamientos en busca de pareja o comportamientos llamativos durante los cortejos.
- 19.- Sí se observaron cambios en el comportamiento de las hembras cuando están grávidas. Aumenta su temperatura corporal, y, en los días previos a la ovoposición aumenta la movilidad (en m/día, y en permanecer todos los días en movimiento) ya que se dedican a la búsqueda de lugares apropiados para depositar los huevos.
- 20.- Las puestas se suelen hacer en lugares aislados térmicamente y que mantengan un cierto grado de humedad. Se encuentran en oquedades profundas del suelo arenoso (madrigueras) o en el interior de montones de estiércol. No se descarta la posibilidad de una cierta afinidad de las hembras de M. monspessulanus para reunirse y formar puestas comunales. Este hecho no se ha observado en las hembras de E. scalaris.
- 21.- Los tamaños de puesta estimados son de 7 a 15 para M. monspessulanus y de 4 a 13 para E. scalaris. En ambas especies los dos ovarios intervienen en la reproducción del año.
- 22.- Los huevos de M. monspessulanus son en general más pequeños pero más alargados, más blancos y más gruesos que los de E. scalaris. Se observan diferencias en la composición mineralógica de sus paredes y en la estructura de las mismas.

- 23.- Como corresponde a huevos más grandes, los juveniles de E. scalaris son mayores que los de M. monspessulanus, a tiempos de incubación similares.
- 24.- Cabe destacar la enorme ventaja que supone el radio-rastreo a la hora de trabajar con serpientes. No sólo porque permite la localización precisa de los ejemplares sino también por proporcionar la temperatura interna del animal en cada momento.
- 25.- A fin de profundizar en el conocimiento de la actividad y los demás aspectos de de la ecología de estas dos especies, y de otros colúbridos, sería deseable, sin embargo, conocer el comportamiento de algunos individuos a lo largo de toda la estación activa mediante el seguimiento con emisores implantados.

AGRADECIMIENTOS

A punto de finalizar este largo trabajo, quiero expresar mi agradecimiento a todos los que han colaborado conmigo en su realización.

En primer lugar debo agradecer al CSIC, a esta Estación Biológica, y a sus directores, el haberme acogido, proporcionando siempre toda clase de facilidades, y poniendo a mi alcance todos los medios que necesité.

El profesor Valverde accedió a responsabilizarse de mi formación predoctoral, y le agradezco de corazón que me abriera tan maravillosa puerta.

Tanto en la Reserva como en la Estación, me parece difícil hallar a alguien que en todos estos años no se haya visto envuelto en algún desafuero culebril, y a todos quiero dar las gracias. A todo el personal de mantenimiento de la Estación que siempre ha sido solícito y amable conmigo. Los días de trabajo en la Reserva han sido, y son siempre, gratos y ello gracias a la amabilidad y la generosidad de sus moradores, lease caseros, guardas, limpiadoras, y compañeros.

Por suerte, he contado con los mejores ayudantes de campo del mundo. Rafael Bernal, Rafa Laffitte, Juan Aldama, Javier Busti, Perote, Luis Barrios, Juan Carlos, Alfonso, Claudine, Miguel Delibes, Rafa Villafuerte, Pablo, Chans, Vilches, Diego y Fernando cogieron alguna de las culebras que rastreamos, barrieron la raya a horas intempestivas, encontraron puestas y camisas en el campo, cavaron profundas madrigueras en busca de emisores, e incluso me ayudaron en el "quirófano".

Doy las gracias también a Pleguezuelos, a Mónica, a Santi y a todos los herpetólogos de Granada que siempre estuvieron dispuestos a ayudar, facilitándome amablemente el acceso a mucha información inédita.

En la fase de análisis, redacción y correcciones, la ayuda y el trabajo de Enrique, Poli y Miguel han sido inestimables.

Mis amigos y compañeros me han ayudado a pasar muchos malos y buenos ratos, a Nachy, Eloisa, D. Pedro, Mateo, Alejandro, Giulia, Javier H, Pilar, Juanjo, Pablo, Elisa, Javier Juste, Poli, Alejandro Travaini, Javier B, Rafa, Paco, Juan Luis, Toni, Claudia, Olga, José Luis y Chiqui, y muchos más, gracias!

Mi familia, padres, hermanos y tíos, me proporcionaron ánimo, esperanza e ilusión, (además de dinero y coche), y siempre estuvieron a la espera de ver qué iba a salir de todo esto. A todos ellos les dedico mi esfuerzo, y les pido que sigan ahí.

Por último me encantaría contaros que los reptiles (desde las magníficas culebras a los pequeños y sorprendentes blanús) han sobrepasado mi capacidad de asombro, han estimulado mi curiosidad y han abierto mi mente, enseñándome muchas cosas, como espero sigan haciendo toda la vida.

REFERENCIAS

- Aldridge, R.D. 1979. Female reproductive cycles of the snakes *Arizona elegans* and *Crotalus viridis*. Herpetologica 35 (3):256-261
- Aleksiuk, M.; P.T. Gregory, 1974. Regulation of seasonal mating behavior in *Thamnophis sirtalis parietalis*. Copeia 3:681-689
- Allier, C.; González Bernáldez, F.; L. Ramírez Díaz, 1974. Mapa ecológico de la Reserva Biológica de Doñana. División de Ciencias del CSIC. Estación Biológica de Doñana. Sevilla.
- Alvarez, F. 1974. *Malpolon monspessulanus* y sus puestas en galerías incompletas de *Merops apiaster*. Doñana Acta Vertebrata 1:59-60
- Alvarez López, E. 1934. Los caracteres geográficos de la herpetofauna española. Bol. Soc. Esp. Hist. Nat. XXIV: 352-355
- Amat, J.A.; Montes, C.; Ramírez Díaz, L.; A. Torres Martínez, 1979. Mapa ecológico. Parque Nacional de Doñana.
- Andrén, C. 1986. Courtship, mating and agonistic behaviour in a free living population of adders, *Vipera berus* (L.). Amphibia-Reptilia 7:353-383
- Andreu, A. 1987. Ecología y dinámica poblacional de la Tortuga mora *Testudo graeca graeca* L., en Doñana, Huelva. Tesis de doctorado. Universidad de Sevilla: 210 pp.
- Andrews, R.M.; B.S. Kenney, 1990. Diel patterns of activity and of selected ambient temperature of the sand-swimming lizard *Sphenops sepsoides* (Reptilia:Scincidae). Israel Journal of Zoology 37:65-73
- Arnold y Burton, 1982. Guía de campo de los reptiles y anfibios de España y Europa. Ed Omega. 275 pp.
- Arribas Amo, O. 1982. Primeras notas herpetológicas de la provincia de Soria. Doñana

Avery, R. 1982 Field studies of body temperatures and thermoregulation. en Biology of the Reptilia, Gans C & Pough F.H Eds. Academic Press Inc. (London) Ltd. Vol 12 (Physiology C). Physiological Ecology.: 93-164.

Barbadillo, L.J. 1987. La guía de Incafo de los anfibios y reptiles de la Península Ibérica, Islas Baleares y Canarias.

Barbour, R.W.; Harvey, M.J.; J.W. Hardin, 1969. Home range, movements, and Activity of the Eastern Worm snake, *Carphophis amoneus amoneus*. Ecology 50 (3): 470-476.

Bartholomew, G.A. 1982. Physiological control of body temperature. en Biology of the Reptilia, Gans C & Pough F.H Eds. Academic Press Inc. (London) Ltd. Vol 12 (Physiology C). Physiological Ecology.:167-204.

Bas López, S. 1982. La comunidad herpetológica del Caurel: Biogeografía y Ecología. Amphibia-Reptilia 3:1-26

Bas López, S. 1986. Los Anfibios y reptiles de Ancares (Lugo, N.O. España). Munibe (Ciencias Naturales) 38:89-98

Bea, A. 1981. Herpetofauna de Guipúzcoa: Estudio faunístico y relaciones de climatología. Munibe 12:115-154

Berre le, M. 1989. Faune du Sahara. Raymond Chabaud ed. Paris.

Blanchard, F.N.; E.B. Finster, 1933. A method for marking living snakes for future recognition, with a discussion of some problems and results. Ecology 14 (4):334-347

Blázquez, M.C; R. Villafuerte, 1990. Nesting of the Montpellier Snake (*Malpolon monspessulanus*) inside rabbit warrens at Doñana National Park (SW Spain): phenology and a probable case of comunal nesting. J. Zool., London 222:592-593.

- Bogert, Ch, M.; V.D. Roth, 1966. Ritualistic combat of male gopher snakes, *Pituophis melanoleucus affinis* (Reptilia, Colubridae). Am. Mus. Novitates 2245:1-27
- Boulenger, G.A. 1913. The Snakes of Europe. Methuen, London. PP.2208-212
- Bozinovic, F.; M. Rosenmann, 1988. Energetics and food requirements of the female snake *Phyllodryas chamissonis* during the breeding season. Oecologia (Berl) 75:282-284
- Brodie, E.D. III, 1989. Behavioral modification as a means of reducing the cost of reproduction. Am. Nat. 134:225-238
- Brown, W.S.; W.S. Parker, 1976a. A ventral scale clipping system for permanently marking snakes. Journal of Herpetology 10 (3):247-249
- Brown, W.S.; W.S. Parker, 1976b. Movement Ecology of *Coluber constrictor* Near Communal Hibernacula. Copeia 2:225-242
- Brown, W.S.; W.S. Parker, 1982. Niche dimensions and resource partitioning in a Great Basin Desert Snake Community. en Herpetological Communities. Fish and Wildlife Service. Wildlife Research Report 13:59-83
- Bruno, S, 1967. A proposito de *Malpolon monspessulanus* (Hermann 1804) in Vallarsa (Trentino). Studi Trentini di Scienze Naturali. Sez. B. Vol. XLIV. (2):274-278.
- Bruno, S, 1977. Il Colubro Lacertino (*Malpolon monspessulanus*) nell'Italia nord occidentale. (Reptilia Serpentes Colubridae). Atti. Soc. ital. Sci. nat. Museo civ. Stor. nat. Milano. 118 (1):3-16.
- Burger, J. 1991. Effects of incubation temperature on behavior of hatchling pine snakes: implications for reptilian distribution. Behav. Ecol. Sociobiol. 28:297-303.
- Burger, J.; R.T. Zappalorti, 1986. Nest site selection by Pine snakes, *Pituophis melanoleucus*, in the New Jersey Pine Barrens. Copeia 1:116-121
- Burger, J.; R.T Zappalorti, 1988. Habitat use in free-ranging pine snakes, *Pituophis melanoleucus*, in New Jersey Pine Barrens. Herpetologica 44 (1):48-55

- Burger, J.; R.T. Zappalorti, 1989. Habitat use by pine snakes (*Pituophis melanoleucus*) in the New Jersey Pine Barrens: Individual and Sexual variations. Journal of Herpetology 23 (1):68-73
- Burt, W.H. 1943. Territoriality and home range concept as applied to mammals. I. Mammal. 24:347-352
- Campbell, H.W.; S.P. Christman, 1982a. Field techniques for herpetofaunal community analysis. en Herpetological Communities. Norman J. Scott, Jr. ed. Fish and Wildlife Service. Wildlife Research Report 13:193-201
- Calderón, J, 1977. El papel de la Perdiz roja (*Alectoris rufa*) en la dieta de los predadores Ibéricos. Dofiana Acta Vertebrata. 4:61-126
- Campbell, H.W.; S.P. Christman, 1982b. The herpetological components of Florida sandhill and Sand Pine Scrub Associations. en Herpetological Communities. Fish and Wildlife Service. Wildlife Research Report 13:163-173
- Castián, E.; J.L. Pérez Mendía, 1982. Primera aproximación al estudio de la distribución de anfibios y reptiles en Navarra. P.Cent.pir.Biol.exp., 13:95-98
- Cheyran, M. 1986. Mise en évidence d'une activité nocturne chez le serpent Méditerranéen *Elaphe scalaris* (Ophidia, Colubridae). Amphibia-Reptilia 7:181-186
- Cheyran, M.; Bons, J.; H. Saint Girons, 1981. Existence d'un cycle spermatogénétique vernal et prénuptial chez un serpent méditerranéen, La Couleuvre de Montpellier, *Malpolon monspessulanus* (Hermann) (Reptilia Colubridae). C. R. Acad. Sc. Paris t 292 Série III:1207-1209
- Cheyran, M.; C-P. Guillaume, en prensa. *Elaphe scalaris* (Shinz, 1822)-Treppennatter. Böhme, W. & Grossenbacher, K. (eds). Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas III Schlangen. Wiesbaden (Aula).
- Ciofi, C.; G. Chelazzi, 1991. Radiotracking of *Coluber viridiflavus* using External transmitters. Journal of Herpetology 25 (1):37-40



- Clawson, M.E.; Baskett, T.S.; M.J Armbruster, 1984. An approach to habitat modeling for herpetofauna. Wildl. Soc. Bull. 12:61-29
- Dalrymple, G.H.; Steiner, T.M.; Nodell, R.J.; F.S. Bernardino, Jr, 1991. Seasonal activity of the snakes of Long Pine Key, Everglades National Park.. Copeia 2:294-302.
- Damme, R. van; Bauwens, D.; R.F. Verheyen, 1987. Thermoregulatory responses to environmental seasonality by the lizard *Lacerta vivipara*. Herpetologica 43 (4):405-415
- Díaz-Paniagua, C. 1976. Alimentación de la culebra bastarda *Malpolon monspessulanus* (Ophidia, Colubridae) en el SO de España. Doñana Acta Vertebrata 3(2):113-127
- Escarré, A.; J.R. Vericad, 1981. Cuadernos de la Fauna Alicantina. I Saurios y Ofidios. Inst. Estudios Alicantinos Ser II nº 15:53-97
- Feriche, M. 1989. Biometria, folidosis y diseño de *Coluber hippocrepis* Linnaeus, 1758 y *Elaphe scalaris* (Schinz, 1822) (Ophidia Colubridae) en el sureste de la Peninsula Ibérica. Tesis de Licenciatura, Univ. Granada. Granada: 126 pp.
- Feriche, M.; Vichera, N.; J.M. Pleguezuelos, 1991. More question about *Coluber hippocrepis* Linnaeus, 1758 in the Occidental mediterranean area. Abst. 6.Ord.Gen.Meet. Soc. Eur. Herp.:30
- Firth and Turner, 1982. Sensory, Neural and Hormonal Aspects of Thermoregulation. en Biology of the Reptilia, Gans C & Pough F.H Eds. Academic Press Inc. (London) Ltd. Vol 12 (Physiology C). Physiological Ecology.:213-274.
- Fitch, H.S. 1951. A simplified type of funnel trap for reptiles. Herpetologica 7:77-80
- Fitch, H.S. 1963. Natural History of the Black snake (*Elaphe o. obsoleta*) in Kansas. Copeia 4:649-658
- Fitch, H.S. 1970. Reproductive cycles of lizards and snakes. Univ. Kansas. Mus. Nat. Hist. Misc. Publ. 52:202-247

- Fitch, H.S.; R.R. Fleet, 1970. Natural History of the milk snake (*Lampropeltis triangulum*) in Northeastern Kansas. Herpetologica 26 (49):387-396
- Fitch, H.S.; H.W Shirer, 1971. A radiotelemetric study of Spatial Relationships in Some Common Snakes. Copeia 1:118-128
- Ford, N.B.; R.A. Seigel, 1989a. Phenotypic plasticity in reproductive traits: Evidence from a viviparous snake. Ecology 70 (6):1768-1774
- Ford, N.B.; R.A. Seigel, 1989b. Relationships among body size, clutch size, and egg size in three species of oviparous snakes. Herpetologica 45 (1):75-83
- Franco, A., Mellado, J.; A. Amores, 1980. Observaciones sobre actividad nocturna de reptiles en la España mediterránea Occidental. Doñana Acta Vertebrata, 7(2):261-262.
- Gaad, J.P. 1983. Observations on the sexual behaviour of the *Boa constrictor constrictor constrictor*, in captivity, with notes on an unsuccessful parturition. British Herpetological Society Bulletin.
- Galán Regalado, P. 1988. Segregación ecológica en una comunidad de ofidios. Doñana Acta Vertebrata. 15 (1):59-78
- Galiano, E.F.; B Cabezudo, 1976. Plantas de la Reserva Biológica de Doñana (Huelva). Lagascalia 6 (1):117-176
- Garland, T. Jr; J. van Arnold, 1984. Effects of a full stomach on locomotory performance of juvenile garter snake (*Thamnophis elegans*). Copeia 4:1096-1908
- Garzón, J, 1974. *Malpolon monspessulanus* merodeando en nidos de gorriones (*Paser hispaniolensis* y *P. domesticus*). Doñana Acta Vertebrata. 1 (1):54-55
- Gibbons, J. W.; R.D. Semlitsch, 1987. Activity Patterns. en Snakes: Ecology and Evolutionary Biology. Seigel R.A., Collins, J.T and S.S. Novak eds. McGraw-Hills, Inc.
- Gibson, A.R.; J.B. Falls, 1979. Thermal Biology of the Common Garter snake

- Thamnophis sirtalis* (L.). Temporal variation, environmental Effects and sex variation.. Oecologia (Berl) 43:79-97
- Gier, P.J.; Wallace, R.L.; R.L. Ingerman, 1989. Influence of pregnancy on behavioral thermoregulation in the Northern Pacific Rattlesnake *Crotalus viridis oregonus*. J. exp. Biol. 145:465-469
- Gillingham, J.C. 1974. Reproductive Behavior of the western fox snake *Elaphe v. vulpina* (Baird an Girard). Herpetologica 30:309-313
- Gillingham, J.C. 1977. Further Analysis of Reproductive Behavior in the Western fox snake, *Elaphe v. vulpina*. Herpetologica 33:349-353
- Gillingham, J.C. 1979. Reproductive behavior of the rat snakes of Eastern North America, Genus *Elaphe*. Copeia 2:319-331
- Gillingham, J.C. 1980. Communication and combat behavior of the black rat snake (*Elaphe obsoleta*). Herpetologica 36 (2):120-127
- Gillingham, J.C. 1987. Social behavior. en Snakes, ecology and evolutionary Biology. Seigel, Collins y Novak eds. McGraw-Hill.: 184-209
- González de la Vega, J.P. 1988. Anfibios y reptiles de la provincia de Huelva. J. P. González de la Vega ed. (Huelva) :238 pp.
- Gregory, P.T. 1974. Patterns of spring emergence of the red-sided snake (*Thamnophis sirtalis parietalis*) in the interlake region of Manitoba. Can.J.Zool 52:1063-1069
- Gregory, P.T. 1982. Reptilian Hibernation. en Biology of the Reptilia, Gans C & Pough F.H Eds. Academic Press Inc. (London) Ltd. Vol 13 Physiology D (Physiological Ecology): 52-141.
- Gregory, P.T.; Macartney, J.M.; K.W. Larsen, 1987. Spatial Patterns and Movements. en Snakes: Ecology and Evolutionary Biology. Seigel R.A., Collins, J.T and S.S. Novak eds. McGraw-Hills, Inc. :366-395
- Gregory , P.T. y K. W. Steward, 1975 Long distnace disoersal and feeding strategy of

- the red sided garter snake. Can. J. Zool. (53) :238-245
- Haan, de (en prensa). *Malpolon monspessulanus* (Hermann, 1804) - Europäische Eidechsenarter. en : Böhme, W. & Grossenbacher, K. (eds), Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas, Band 3, I. Schlangen: Wiesbaden (Aula).
- Hailey, A. 1982. A nest of the Montpellier Snake. British Herpetological Society Bulletin 5:26-27
- Hailey, A.; P.M.C. Davies, 1985. "Fingerprinting" snakes: a digital system applied to a population of *Natrix maura*. J. Zool., Lond. (A) 207:191-199
- Hailey, A.; P.M.C. Davies, 1986a. Diet and foraging behavior of *Natrix maura*. Herpetological Journal 1:53-61
- Hailey, A.; P.M.C. Davies, 1986b. Lifestyle, latitude and activity metabolism of natricine snakes. J.Zool.,London (A) 209:461-476
- Hailey, A.; P.M.C. Davies, 1986c. Selection of prey from groups: Water snakes and fish. Herpetological Journal 1:71-77
- Hailey, A.; P.M.C. Davies, 1987a. Activity and thermoregulation of the snake *Natrix maura*. I. r and K thermoregulation. J.Zool.,Lond. 213:71-80
- Hailey, A.; P.M.C. Davies, 1987b. Digestion, specific dynamic action, and ecological energetics of *Natrix maura*. Herpetological Journal 1:159-166
- Hailey, A.; P.M.C. Davies, 1987c. Growth, Movement and population dynamics of *Natrix maura* in a drying river. Herpetological Journal 1:185-194
- Harlow, P; G. Grigg, 1984. Shivering thermogenesis in a brooding diamond python, *Python spilotes spilotes*. Copeia: 959-965
- Heatwole, H. 1976. Reptile Ecology. Australian Ecology Series. H. Heatwole ed. University of Queensland Press. 178 pp.
- Hellmich, W, 1962. Reptiles and Amphibians of Europa. Blandford Press Ltd. London,

160pp.

- Henderson, R.W.; Nickerson, M.A.; S Ketcham, 1976. Short Term Movements of the Snakes *Chironius carinatus*, *Helicops angulatus* and *Bothrops atrox* in Amazonian Peru. Herpetologica 32:304-310
- Honrubia, S.; Moreno, M.; J.M. Pleguezuelos, 1990. Alimentación de *Elaphe scalaris* (Schinz, 1822) en el Sureste de la Península Ibérica. Res. I Congreso Luso-Espanhol de Herpetologia: 42
- Huey, R.B. 1982. Temperature, Physiology, and the Ecology of Reptiles. en Biology of the Reptilia. Gans, C. and F.H. Pough eds. Academic Press Inc. (London) Ltd. Vol 12 (Physiology C) Physiological Ecology :25-90
- Huey R.B.; Peterson, CH. R.; Arnold S. J.; W. P. Porter, 1989. Hot rocks and not-so-hot rocks: retreat-site selection by garter snakes and its thermal consequences. Ecology 70 (4): 931-944 .
- Jacob, J. S.; C.W. Painter, 1980. Overwinter thermal ecology of *Crotalus viridis* in the north-central plains of New Mexico. Copeia: 799-805.
- Junco, O. del, 1974a. *Malpolon monspessulanus* en nidos de *Merops apiaster*. Dofiana Acta Vertebrata, 1 (1):53.
- Junco, O. del, 1974b. *Malpolon monspessulanus* en nido de Golondrina Daúrica (*Hirundo daurica*). Dofiana Acta Vertebrata, 1 (1):54.
- King, M.B.; D. Duvall, 1990. Prairie rattlesnake seasonal migrations: episodes of movement, vernal foraging and sex differences. Anim. Beha., 39:924-935
- Kubie, J.L.; Cohen, J.; M. Halpern, 1978. Shedding enhances the sexual attractiveness of oestradiol treated garter snakes and their untreated penmates. Anim. Behav. 26:562-570
- Larsen, K.W. 1987. Movements and behavior of migratory garter snakes, *Thamnophis sirtalis*. Can. J. Zool. 65:2241-2247

- Lillywhite, H.B. 1980. Behavioral thermoregulation in Australian Elapid snakes. Copeia 3:452-458
- Lillywhite, H.B. 1982. Tracking as an aid in ecological studies of snakes. in Herpetological Communities. Norman J. scott, Jr. ed. Fish and Wildlife Service. Wildlife Research Report 13:181-193
- Lillywhite, H.B. 1987. Temperature, Energetics, and Physiological Ecology. en Snakes: Ecology and Evolutionary Biology. Seigel R.A., Collins, J.T. and S.S. Novak eds. McGraw-Hill Inc.: 422-476
- López-Jurado, L.F, 1987. Ecología comparada de las especies de crotálicos en la Reserva de la Biosfera de Mapimí (Estado de Durango, Mexico) y consideraciones sobre la microcomunidad de ofidios. Tesis de doctorado. Universidad Complutense de Madrid.
- López Jurado, L.F.; L. Dos Santos, 2. 1979. *Elaphe scalaris* merodeando en nidos de *Merops apiaster* y *Coracias garrulus*. Y datos complementarios sobre la alimentación de *Malpolon monspessulanus*. Dofiana Acta Vertebrata 6 (1):119-120
- Lutterschmidt, W.I.; H.K. Reinert, 1990. The effect of ingested transmitters upon the temperature preference of the northern water snake *Nerodia s. sipedon*. Herpetologica 46 (1): 39-42
- Lynch, J. D. 1966. Communal egg laying in the Pilot Blacksnake, *Elaphe obsoleta obsoleta*. Herpetologica 22 (4):305.
- Lysenko, S.J.; E. Gillis, 1980. The effect of ingestive status on the termoregulatory behavior of *Thamnophis sirtalis sirtalis* and *Thamnophis sirtalis parietalis*. J. Herpetology. 14:155-159
- Macartney, M.J.; Gregory, P.T.; K.W. Larsen, 1988. A tabular survey of data on movements and home ranges of snakes. Journal of Herpetology 22 (1):61-73
- Maderson, P.F.A. 1984. The squamate epidermis: new light has been shed. Symp. Zool. Soc. Lond. No. 52:111-126.

- Maderson, P.F.A. 1985. Some developmental problems of the reptilian integument. en Biology of the Reptilia. Gans, C. ed. Billot, F. and P. Maderson coeds. Wiley, J & Sons Inc. Vol 14 (Development):525-598
- Madsen, T. 1984. Movements, Home-range size and habitat Use of Radio-tracked Grass snakes (*Natrix natrix*) in Southern Sweden. Copeia 3:707-713
- Madsen, T. 1987. Cost of reproduction and female life-story tactics in a population of grass snakes, *Natrix natrix*, in Southern Sweden. Oikos 49:129-132
- Madsen, T. 1988. Reproductive succes, mortality and sexual size dimorphism in the adder, *Vipera berus*. Holarctic Ecology 11:77-80
- Marcellini, D.L.; T.A. Jenssen, 1989. Thermal ecology of the tropical Iguanid Lizard, *Leiocephalus schreibersi*. Am. Midl. Nat. 122:44-50
- Martínez Rica, J.P. 1983. Atlas herpetológico del Pirineo. Munibe 35 (1-2):51-80
- Mayol, J. 1985. Rèptils i Anfíbis de les Balears. (Moll ed.) Palma de Mallorca. 235 pp.
- McDowell, M. 1987. Systematics en Snakes: Ecology and Evolutionary Biology. Seigel R.A., Collins, J.T and S.S. Novak eds. McGraw-Hills, Inc. :366-395
- Mellado, J., 1974a. *Malpolon monspessulanus* atacando a *Galerida* sp. Doñana Acta Vertebrata. 1 (1):55.
- Mellado, J., 1974b. *Malpolon monspessulanus* alimentándose de saltamontes (*Anacridium* sp.). Doñana Acta Vertebrata. 1 (1):55.
- Mertens, R.; H Wermuth, 1960. Die Amphibien and Reptilien Europas. Verlag Waldemar Kramer, Frankfurt am Main: 263 pp.
- Moreno, M.; Honrubia, S.; Vichera, N.; M. Feriche, 1991. Morphology and Reproductive biology of *Macropotodon cucullatus* in the Western Mediterranean area. Abst. 6. Ord. Gen. Meet. Soc. Eur. Herp.: 64

- Murphy, J.B.; J.A. Campbell, 1987. Captive Maintenance. en Snakes: Ecology and Evolutionary Biology. Seigel R.A., Collins, J.T and S.S. Novak eds. McGraw-Hills, Inc. : 165-181
- Mushinsky, H.R. 1987, Foraging Ecology. en Snakes: Ecology and Evolutionary Biology. Seigel R.A., Collins, J.T and S.S. Novak eds. McGraw-Hills, Inc. : 366-395.
- Nauveau, G. 1975. Cycle d'activité de *Vipera aspis* (L.) et choix entre des conditions climatiques naturelles et artificielles. Vie et Milieu 25:119-136
- Nauveau, G. 1984. Les Serpents de France. Revue Française d'aquariologie herpetologie 11 année, n°s 3 y 4.
- Nauveau, G. 1987. Use of biotelemetry in the study of free ranging snakes: example of *Elaphe longissima*. Proceedings of the 4th Ordinary General Meeting of the Societas Europaea Herpetologica :289-292
- Nilson, G. 1980. Male reproductive cycle of the european Adder, *Vipera berus*, and its relation to annual activity periods. Copeia 4:729-737
- Parker, W.S.; W.S. Brown, 1972. Telemetric study of movements and oviposition of two female *Masticophis t. taeniatus*. Copeia 4:892-895
- Pérez Mellado, V. 1983. La herpetofauna de Salamanca: Un análisis biogeográfico y ecológico. Salamanca 9/10:9-78
- Peterson, C.R. 1987. Daily variation in the body temperatures of free-ranging garter snakes. Ecology 68 (1):160-169.
- Pleguezuelos J.M. 1986. Distribución altitudinal de los reptiles en las sierras béticas orientales. Rev. Esp. Herp. (1): 63-83.
- Pleguezuelos, J.M. en prensa. *Elaphe scalaris*. Fauna Ibérica:
- Pleguezuelos, J.M.; M. Moreno, 1989. Alimentación primaveral de *Natrix maura* (Linné, 1758) (Ophidia, Colubridae) en el SE. de la península Ibérica. Rev. Esp.

- Pleguezuelos, J.M.; M. Moreno, 1990. Alimentación de *Coluber hippocrepis* Linné, 1758 (Ophidia, Colubridae) en el SE de la península Ibérica. Amphibia-Reptilia 11:325-337
- Plummer, M.V. 1990, Nesting movements, nesting behavior and nest sites of green snakes *Ophiodrys aestivus* revealed by telemetry. Herpetologica. 46 (2): 190-195
Pg 22
- Rage, J-C. 1987 Fossil History. en *Snakes; Ecology and Evolutionary Biology*. Seigel R.A., Collins, J.T and S.S. Novak eds. McGraw-Hills, Inc. :51-76
- Reichenbach, N.G.; G.H. Dalrymple, 1986. Energy use, life histories, and the evaluation of potential competition in two species of garter snakes. J. Herpetol. 20:131-151
- Reinert, H.K.;D. Cundall, 1982. An Improved surgical implantation method for radio-tracking snakes. Copeia 3:702-705
- Reinert, H.K.; R.Y. Zappalorti, 1988. Timber rattlesnakes (*Crotalus horridus*) of the Pine Barrens: Thier movement Pattern and habitat preference. Copeia (4): 964-978.
- Rigley, L. 1971. "Combat dance" of the black rat snake, *Elaphe o. obsoleta*. J. Herp. 5:65-66
- Rivas Martínez, S.; Costa, M.; Castroviejo, S.; E. Valdés, 1980. Vegetación de Doñana. Lazaroa 2:5-189
- Rose, B, 1981. Factors affecting activity in *Sceloporus virgatus*. Ecology 62 (3):706-716.
- Rose, B, 1982. Lizards Home ranges: methodology and functions. Journal of Herpetology 16 (3):253-269
- Rogers, P.M.; K. Myers, 1980 Animal distributions, landscape classification and

- wildlife management coto Doñana Spain. Journal of Applied Ecology 17:545-565.
- Saint-Girons, H. 1980. Modifications sélectives du régime des Vipères (Reptilia:Viperidae) lors de la croissance. Amphibia-Reptilia. 1 (2): 127-136.
- Saint-Girons, H. 1982. Reproductive cycles of male snakes and their relationships with climate and female reproductive cycles. Herpetologica. 38(1):5-16.
- Saint-Girons, H.; R. Duguy, 1976. Écologie et position systématique de *Vipera seoanei* Lataste, 1879. Bull. Soc. Zool. Fr. 101:325-399
- Salvador, A. 1985. Guia de campo de los anfibios y reptiles de la Península Ibérica, Islas Baleares y Canarias. Santiago Garcia, ed.: 212 pp.
- Sanders, J.S.; J.S. Jacob, 1981. Thermal ecology of the copperhead (*Agkistrodon contortrix*). Herpetologica 37 (4):264-270
- Scanlon, J.D.; R. Shine, 1988. Dentition and diet in snakes: adaptations to oophagy in the Australian elapid genus *Simoselaps*. J.Zool., London 216:519-528
- Schall, J.J.; E.R. Pianka, 1977. Species densities of reptiles and Amphibiians on the Iberian Peninsula. Doñana Acta Vertebrata 4:27-34
- Schleich, H.H.; W. Kästle, 1988. Reptile egg-shells SEM Atlas. Gustav Fisher Verlag. Stuttgart. New York :123 pp.
- Schwaner, T.D. 1989. A Field study of themoregulation in black tiger snakes (*Notechis ater niger*: Elapidae) on the Franklin Islands, South Australia. Herpetologica 45 (4):393-401
- Seigel, R.A.; N.B. Ford, 1987. Reproductive Ecology. en Snakes. Ecology and Evolutionary Biology. Seigel, Collins y Novak eds. McGraw-Hill, Inc. :210-252.
- Seigel, R.A. Huggins, M.M; N.B. Ford, 1987. Reduction in locomotor ability as a cost of reproduction in gravid snakes. Oecologia (Berlin). 73:481-485

- Shaw, Ch. E. 1951. Male combat in american colubrid snakes with remarks on combat in other colubrid and elpaid snakes. Herpetologica. 7 (4): 149-168.
- Shine, R. 1978. Sexual size dimorphism and male combat in snakes. Oecologia 33:269-277.
- Shine, R. 1980. "Cost" of Reproduction in Reptiles. Oecologia (Berl) 46: 92-100
- Siljeström, P. 1985. Geomorfología y Edafogénesis de las Arenas del Parque Nacional de Doñana. Tesis Univ. de Sevilla.
- Slip, D.J.; R. Shine, 1988a. Feeding Habits of the Diamond Python, *Morelia s. spilota*: Ambush Predation by a boid snake. Journal of Herpetology 22 (3):323-330
- Slip, D.J.; R. Shine, 1988b. Habitat Use, Movements and Activity Patterns of free-ranging Diamond Pythons, *Morelia s. spilota* (Serpentes:Boidae): A radiotelemetric study. Aust. Wildl. Res., 15:515-531
- Slip, D.J.; R. Shine, 1988c. Reptilian endothermy: a field study of thermoregulation by brooding diamond pythons. J. Zool., Lond. 216:367-378
- Sokal, R.R.; F.J. Rohlf, 1979. Biometria. H. Blume, ed. 832 pp.
- Spotila, J.R.; E.A. Standora, 1985. Energy budgets of ectothermic vertebrates. Amer. Zool. 25:973-986
- Stanner, M.; E. Farhi, 1988. Computerized Radio Telemetric System for monitoring Free Ranging snakes. Israel Journal of Zoology 35:177-186.
- Steward, J.W. 1971. The snakes of Europe. David & Charles, eds. Newton Abbot: 227 pp.
- Stickel, L.F.; Stikel, W.H.; F.C. Schmid, 1980. Ecology of a Maryland population of a black rat snakes (*Elaphe o. obsoleta*). The American Midland Naturalist 103 (1):1-14
- Swain, T.A.; H.M. Smith, 1978. Communal nesting in *Coluber constrictor* in Colorado

(Reptilia:Serpentes). Herpetologica 34 (2):175-177

Tiebout, H.M. III; J.R. Cary, 1987. Dynamic spatial ecology of the water snake *Nerodia sipedon*. Copeia: 1-18

Turner, F.; Jennrich, R.I; J.D. Weintraub, 1969. Home-range and body size of lizards. Ecology 50 (6):1076-1081.

Valen, L. van, 1978. The statistics of variation. Evolutionary Theory 4:33-43

Valverde, J.A. 1960. *Malpolon monspessulanus* (Hermann) Culebra Bastarda. Arch. Inst. Aclimatación Almería. Vol IX:66

Valverde, J.A. 1967. Estructura de una comunidad de vertebrados terretres. CSIC monografías. 219 pp.

Valverde, J.A, 1974. *Malpolon monspessulanus* llevando *L. lepida* aplastado por un coche. Dofiana Acta Vertebrata. 1 (1):56

Vives-Balmaña, M.V. 1984. Herpetofaune de catalogne: Aspects Biogéographique et Ecologique. Bull. Soc. Herp. Fr., 29:33-34

Vogt, R.C.; R.L. Hine, 1982. Evaluation of Techniques for assesment of amphibian and reptile populations in Wisconsin. in Herpetological Communities. Norman J. Scott. Jr, ed. Fish and Wildlife Service. Wildlife Resaerch Report 13:201-219

Weatherhead, P.J. 1989. Temporal and thermal aspects of hibernation of black rat snakes (*Elaphe obsoleta*) in Ontario. Can. J. Zool 67:2332-2335

Weatherhead, P.J.; F.W. Anderka, 1984. An Improved Radio transmitter and implantation Technique for snakes. Journal of Herpetology 38 (3):264-269

Weatherhead, P.J.; M.B. Charland, 1985. Habitat Selection in an Ontario Population of the Snake, *Elaphe obsoleta*. Journal of Herpetology 19 (1):12-19

Weatherhead, P.J.; D.J. Hoysak, 1989. Spatial and activity patterns of black rat snakes (*Elaphe obsoleta*) from radiotelemetry and recapture data. Can. J. Zool.

- Werner, Y.L. 1990. Do garvid females of oviparous gekkonid lizards maintain elevated body temperatures? *Hemidactylus frenatus* and *Lepidodactylus lugubris* on Ohau. Amphibia-Reptilia 11: 200-204.
- Whittier, J.M.; D. Crews, 1990. Body mass and reproduction in female red-sided garter snakes (*Thamnophis sirtalis parietalis*). Herpetologica 46 (2):219-226
- Whittier, J.M.; Mason, R.T.; Crews, D.; P. Licht, 1987. Role of light and temperature in the regulation of reproduction in the red-sided garter snake, *Thamnophis sirtalis parietalis*. Can J. Zool 65:2090-2096
- Woodbury, A.M. 1956. Uses of marking animals in ecological studies: Marking amphibians and reptiles. Ecology 37 (4):770-764

Apéndice I.

Se exponen las Temperaturas corporales (T_c) del aire (T_a) y del suelo (T_s) de todos los individuos de Malpolon monspessulanus radiorastreados.

Los datos se han agrupado por meses (desde Mayo a Octubre). No se han tenido en cuenta 8 localizaciones conseguidas de un individuo en los últimos días de Septiembre.

También se han agrupado por horas; desde antes de las 7.00 hasta las 20.00 h.s.

Además en cada período horario se han separado los individuos según el tipo de actividad que realizaran (asol= tomando el sol; mov= en movimiento; esc= escondidas; otros= actividades de mantenimiento, ver texto, capítulo de actividad para más detalles).

En cada categoría (actividad y hora) se ha calculado la media \pm d.t de las temperaturas (T_c , T_a y T_s), indicándose debajo los valores mínimo y máximo y el número de casos considerados en cada ocasión (N).

Al final de cada mes se han calculado las temperaturas (T_c , T_a y T_s) medias y el rango de cada período horario (aparecen en la parte inferior de la tabla) y de cada tipo de actividad (aparecen en la parte derecha de la tabla).

MAYO

HORA SOLAR

	-7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	TOTAL
ASOL/TC			29.7						31			33.5			31.7+2.5 31.7-34.5
ASOL/TA			24						25.3			28			
ASOL/TS			19						23.8			24.2			
N			1						1			1			3
MOV/TC			28.5+4.9 25-32	25+1.4 24-26		33	24					34.5			28.1+4.4 24-33.5
MOV/TA			24.6+3.7 22-27.2	24.8		24.5	27					24			
MOV/TS			24.5	20.6		24	27.4					28.3			
N			2	2		1	1					1			7
ESC/TC	15.7+1.5 14-17	19.6+6 14-31.5	31.3+2.8 26.5-34.5	33.4+1.7 31.7-35	32.1+2.1 30-35	31		28.5+5.8 18-33.7	32.4+8.9 26-38.7	25.8+10.9 18-33.5	30.4+5.4 24.3-35.5	22.5	24.4+2.9 21.7-27.3		27.1+7.1 14-38.7
ESC/TA	18.8+1.1 17.7-19.7	22+2.4 14-32	25.2+2.6 24-34.5	28.1+3.6 24.5-31.8	29.7+4.7 27.5-32.5	27.7		28.8+3.8 24.4-32.5	24.1+2.4 23-25.2	21.7+0.4 21.4-21.9	26.6+3.8 23.1-31.3	22.5	22.8+1.9 21.5-25		
ESC/TS	17.8+0.9 16.7-18.4	19.2+1.9 16.7-20.9	23.1+2.3 19.7-25.8	26.8+6.8 22-31.6	23.8+4.2 21-25.5	26.6		24.6+3.2 20-28.1	23.8+0 23.8-33.8	24.4+4.4 21.3-27.55	25.1+3.5	24.5	22.2+1.1 22-29.5	21.1-23.3	
N	3	7	7	3	4	1	6	2	2	2	4	1	3		43
OTROS/TC		17			34.5+0.3 34.3-34.7		36			32.5	29		22.5		29.4+7.2 17-36
OTROS/TA		20.5			25.5		28			26.2	24.1		21.7		
OTROS/TS		20.5			22.8		26			26.7	23.9		21.7		
N		1			2		1			1	1		1		7
TC	15.7+1.5 14-17	21.9+7 14-32	29.9+3.8 24-34.5	33.8+1.3 33.1-35	32.3+1.8 30-35	30.3+6 24-36		28.5+5.8 18-33.7	31.9+6.4 26-38.7	28+8.7 18-33.5	30.1+4.7 24.3-35.5	30.2+6.7 22.5-34.5	23.8+2.5 21.7-27.3		27.8+6.7 14-38.7
TA	18.8+1.1 17.7-19.7	22.7+2.6 19.5-27.2	25.1+2.3 21.5-29.5	27.1+2.9 24.5-31.8	28.6+2.9 24.5-32.5	27.6+0.5 27-28		28.8+3.8 24.4-32.5	24.5+1.3 23-25.3	23.2+2.6 21.4-26.2	26.1+3.5 23.1-31.3	24.8+2.8 22.5-28	22.5+1.7 21.5-2		
TS	17.8+0.9 16.7-18.4	20.1+2.4 16.7-24.5	22.5+2.3 19.7-25.8	24.8+4.5 22-31.6	23.8+1.8 21-25.5	26.7+0.7 26-27.4		24.6+3.2 20-28	23.8+0 23.8	25.2+3.4 21.3-27.5	24.9+3 22-29.5	25.8+2.5 24.2-28.7	22.1+0.9 21.1-23.3		
N	3	11	9	5	5	3	6	3	3	3	5	3	4		60

leyenda: TC- Temperatura corporal media
 TA- Temperatura del aire
 TS- Temperatura del suelo. Medidas ambas en el mismo tiempo y lugar que la TC.
 N - Número de observaciones.
 Los resultados se dan como x±d.t. y debajo el rango. (Tmín-Tmáx.)

ASOL. Individuos tomando el sol
 MOV. Individuos en movimiento.
 ESC. Individuos escondidos.
 OTROS Individuos inmóviles, en la sombra, medio escondidos.

JUNIO

HORA SOLAR

	-7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	TOTAL
ASOL/TC			34.4+3.5 29.2-36.7												34.44+3.5 29.2+36.7
ASOL/TA			29.7+1.7 27.5-31.5												
ASOL/TS			28.1+1.4 27-30												
N			4												4
MOV/TC				36.9+1.6 35.7-38	35							31.8+4.6 28.5-35	28.6+0.3 28.4-29	28	31.8+4 28-38
MOV/TA				28.7	31.5							26.5+2.2 24.9-28	25.7+0.8 25-26.5	24.3	
MOV/TS				32.5	32							32.9	31.6+4	28.3 29.1-36.2	
N				2	1							2	3	1	9
ESC/TC	19+2.2 16-21	20+4.2 17-23	25.8+8.6 17-34.55	34.9+3.8 27.7-39.5	40		35.1+4.4 27.5-39	36.7+0.4 36.5-37				34.9+1.6 33-36	30.8+3.1 26-34.2	32.2	30.8+7.2 16-40
ESC/TA	19.8+1.4 18.7-21.7	22.1+4.2 19.1-25	26.5+2.2 24.4-29	29.2+1.6 26.7-30.5	28.7		30.9+1.3 30-33.1					29.9+2.3 28.2-33.3	27.4+2.1 25.5-31.3	25	
ESC/TS	19+1.7 18-21.5	20.3+3.8 17.6-23	23.8+2.7 20.3-26	26.3+1.8 23.5-29.2	32.3		28.9+4.5 22.7-35.3					33.3+2.6 29.5-35.5	32.5+4.3 26.2-38	27.9	
N	4	2	4	7	1		5	2				4	6	1	36
OTROS/TC							36.7								36.7
OTROS/TA							29.5								
OTROS/TS							35.5								
N							1								1
TC	19+2.2 16-21	20+4.2 17-23	30.1+7.6 17-36.7	35.3+3.4 27.7-39.5	37.5+3.5 35-40		35.1+4.4 27.5-39	36.7+0.4 36.5-37				33.9+2.9 28.5-36.5	30.1+2.7 26-34.2	30.1+2.9 28-32.2	31.4+6.5 16-40
TA	19.8+1.4 18.7-21.7	22.1+4.2 19.1-25	28.1+2.5 24.4-31.5	29.2+1.5 26.7-30.5	30.1+1.9 28.7-31.5		30.7+1.3 29.5-33.1					28.8+2.7 24.9-33.3	26.8+1.9 25-31.3	24.6+0.5 24.3-25	
TS	19+1.7 18-21.5	20.3+3.8 17.6-23	25.9+3 20.3-30	27.1+2.7 23.5-32.5	32.2+0.2 32-32.3		30+4.9 22.7-35.5					33.2+2.3 29.5-35.5	32.2+3.9 26.2-38	28.1+0.3 27.9-28.3	
N	3	2	8	9	2		5	2				6	9	2	50

leyenda: TC- Temperatura corporal media
 TA- Temperatura del aire
 TS- Temperatura del suelo. Medidas ambas en el mismo tiempo y lugar que la TC.
 N = Número de observaciones.
 Los resultados se dan como x+d.t, y debajo el rango. (Tmin-Tmáx.)-

ASOL. Individuos tomando el sol
 MOV. Individuos en movimiento.
 ESC. Individuos escondidos.
 OTROS Individuos inmóviles, en la sombra, medio escondidos.

JULIO	HORA SOLAR														TODOS
	-7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	
ASOL/TC			31.4+1.2 30.5-32.7												31.4+1.2 30.5-32.7
ASOL/TA			24.7+0.5 24.2-25												
ASOL/TS			24.7+1.3 23.2-25.5												
N			3												3
MOV/TC		30.5	27.5	32.8+1.7 31.5-34	32+2.8 32-34	33.4			27.4		26.7+3.2 24.5-29	27.3+3.9 24.5-30	28	29.6+3.2 24.5-34	
MOV/TA		28.3	24.2	29.9+4.9 26.4-33.3	29.1+0.6 28.6-29.5	32.5		30.6		29+1.3 28-29.9	30+0.1 29.9-30	29.3			
MOV/TS		25.5	23.2	29.5+2.7 27.6-31.4	31.3+6 27-35.5	26		31.7		32.1+3.3 29.7-34.4	32.2+3.5 29.7-34.6				
N		1	1	2	2	1		1		2	2	1		13	
ESC/TC	21.8+1.9 20.5-24		29		32.4+2.7 30.3-35.5	33.5	36		34+4.9 30.5-37.5	33.5	33.5+3 30.7-36.7	31.3 30-32.5	31.9+5 20.5-37.5		
ESC/TA	23.8+1.9 21.8-25.5		25		31.5+5.3 28.5-37.6	38.5	38.7	27	30.5	26.2+2.6 24-29	26.7+3.7 24-29.3				
ESC/TS	26.6+1.3 22.5-25		25.5		30.3+2.4 28.4-33	33.2	34.6	32.3	33.9	33.8+5.3 29-39.5	33.2+3.6 30.6-35.7				
N	3		1		3	1	1	2	1	3	2		17		
OTROS/TC				34										34	
OTROS/TA				26.5											
OTROS/TS				26											
N				1										1	
TC	21.8+1.9 20.5-24	30.5	30.1+1.9 27.5-32.7	33.2+1.4 31.5-34	32.3+2.4 30-35.5	33.5+0.1 33.4-33.5	36	27.4	34+4.9 30.5-37.5	29+4.5 24.5-33.5	30.9+4.5 24.5-36.7	30.2+2.3 28-32.5	30.5+4.1 20.5-37.5		
TA	23.7+1.9 21.8-25.5	28.3	24.7+0.4 24.2-25	30.2+4.4 26.4-34.6	30.5+3.9 28.5-37.6	35.5+4.3 32.5-38.5	38.7	30.6	27 27	29.6+1.1 28-30.5	27.7+2.8 24-30	27.5+3.1 24-29.3			
TS	23.6+1.3 22.5-25	25.5	24.6+1.3 23.2-25.5	28.4+2.3 26-31.4	30.7+3.5 27-35.55	29.6+5.1 26-33.2	34.6	31.7	32.3 32.3	32.9+2.2 29.7-34.4	33.2+4.2 29-39.5	32.3+2.9 30.6-35.7			
N	3	1	5	3	5	2	1	1	2	3	5	3	34		

leyenda: TC- Temperatura corporal media
 TA- Temperatura del aire
 TS- Temperatura del suelo. Medidas ambas en el mismo tiempo y lugar que la TC.
 N - Número de observaciones.

ASOL. Individuos tomando el sol
 MOV. Individuos en movimiento.
 ESC. Individuos escondidos.
 OTROS Individuos inmóviles, en la sombra, medio escondidos.

AGOSTO

HORA SOLAR

	-7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	TODOS
ASOL/TC												34		28.5	31.3+3.9 28.5-34
ASOL/TA												34.5		27	
ASOL/TS												36.7		26	
N												1		1	2
MOV/TC			28.4	33.9											32.1+3.6 28.4-35.4
				32.5-35.4											
MOV/TA				27											
MOV/TS				25.6											
N			1	2											3
ESC/TC	19.5	22.7+3 20-27	27.5	34.3	32	34.2+0.6 33.5-34.7			34.7		35	33	30.5	27	29.2+5.7 19.5-35
ESC/TA	21	26.8+1.4 25.3-28.6	29.2	27	32	32.5+2.2 30-34			36.4		30.4	26.4	27.3	23.3	
ESC/TS	21.3	24.7+1.7 23.6-27.3	29.6	25.6	28.5	33.9+4.1 29.4-37.3			35.4		31.7	31.8	28.6	26.6	
N	1	4	1	1	1	3			1		1	1	1	1	16
TC	19.5	22.7+3 20-27	28+0.6 27.5-28.4	34.1+1.5 32.5-35.4	32	34.2+0.6 33.5-34.7			34.7		35	33.5+0.7 33-34	30.5	27.8+1.1 27-28.5	29.8+5.3 19.5-35.4
TA	21	26.8+1.4 25.3-28.6	28.1+1.6 27-29.2	27 27	32	32.5+2.2 30-34			36.4		30.4	30.5+5.8 26.4-34.5	27.3	25.2+2.6 23.3-27	
TS	21.3	24.7+1.7 23.6-27.3	28+2.3 26.4-29.6	26.7+0.6 25.6-26.6	28.5	33.9+4.1 29.4-37.3			35.4		31.7	34.3+3.5 31.8-36.7	28.6	26.3+0.4 26-26.6	
N	1	4	2	3	1	3			1		1	2	1	2	21

leyenda: TC- Temperatura corporal media
 TA- Temperatura del aire
 TS- Temperatura del suelo. Medidas ambas en el mismo tiempo y lugar que la TC.
 N = Número de observaciones.

ASOL. Individuos tomando el sol
 MOV. Individuos en movimiento.
 ESC. Individuos escondidos.
 OTROS Individuos inmóviles, en la sombra, medio escondidos.

OCTUBRE	HORA SOLAR														
	-7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	TODOS
ASOL/TC						35	31				22				29.3+6.7 22-35
ASOL/TA						34	33.5				24.6				
ASOL/TS						36.5	34.4				23.3				
N						1	1				1				3
MOV/TC					29.9+0.2 29.7-30		31								30.2+0.7 29.7-31
MOV/TA					31.5+3.5 29-34		32.7								
MOV/TS					29.1+2.2 27.3-30.6		30.1								
N					2		1								3
ESC/TC		20.4+1.6 18-22.5	22.8+2.2 20.5-27	23.6+2.7 19.5-26	27.3+7.7 19.6-38.7	25.9+3.6 23-31			33.6+2.9 30.5-36.5	28.7+2.7 25-31	29.4+0.9 28-30	27.2+3.2 22.5-31	27.4+1.1 26-28.5		25.9+4.8 18-38.4
ESC/TA		24+4 17.1-29.1	26.4+3 23-31.5	25.6+4 20.4-31.5	28.1+5.3 19.1-32.3	30.2+2.3 27-32.4			31.6+2 29-33.5	27.5+2.8 24-31	27.3+1.2 26.2-28.8	24.1+2.9 19.9-27.4	23.6+2.4 19.8-25.9		
ESC/TS		22.0+2.9 16.6-25	25.5+2.1 22.5-28.6	24.6+3.3 19.3-28.4	28.6+5.9 20.5-37	30+1.6 27.7-31.4			30.8+3.2 27.4-35.8	26.7+2.9 23.7-30.5	27.2+1.7 25-28.6	24.7+3.2 20.3-29	24.2+3.6 18.7-28.7		
N		11	7	6	5	4			5	6	4	7	5		60
OTROS/TC						32									32
OTROS/TA						31.9									
OTROS/TS						30.5									
N						1									1
TC		20.5+1.6 18-22.5	22.8+2.2 20.5-27	25.2+3.7 19.5-30	29.1+7. 19.6-38.7	27.6+3.8 23-31			33.6+2.9 30.5-36.5	28.7+2.7 25-31	29.4+0.9 28-30	27.2+3.2 22.5-31	27.4+1.1 26-28.5		26.3+4.9 18-38.7
TA		24+4 17.1-29.1	26.4+3 23-31.5	27.1+4.6 20.4-34	29.5+4.9 19.1-34	31.1+2.4 27-33.5			31.6+2 29-33.5	27.5+2.8 24-31	26.8+1.6 24.6-28.8	24.1+2.9 19.9-27.4	23.6+2.4 19.8-25.9		
TS		22.0+2.9 16.6-25	25.5+2.1 22.5-28.6	25.7+3.6 19.3-30.6	30.0+5.6 20.5-37	30.7+2.2 27.7-34.4			30.8+3.2 27.4-35.8	26.7+2.9 23.7-30.5	26.4+2.2 23.3-28.6	24.7+3.2 20.3-29	24.2+3.6 18.7-28.7		
N		11	7	8	7	6			5	6	5	7	5		67

leyenda: TC- Temperatura corporal media
 TA- Temperatura del aire
 TS- Temperatura del suelo. Medidas ambas en el mismo tiempo y lugar que la TC.
 N - Número de observaciones.

ASOL. Individuos tomando el sol
 MOV. Individuos en movimiento.
 ESC. Individuos escondidos.
 OTROS Individuos inmóviles, en la sombra, medio escondidos.

Apéndice II.

Se exponen las Temperaturas corporales (T_c) del aire (T_a) y del suelo (T_s) de todos los individuos de Elaphe scalaris radiorastreados.

Los datos se han agrupado por meses (desde Marzo a Julio).

También se han agrupado por horas; desde antes de las 7.00 hasta las 20.00 h.s.

Además, en cada período horario se han separado los individuos según el tipo de actividad que realizaran (asol= tomando el sol; mov= en movimiento; esc= escondidas; otros= actividades de mantenimiento, ver texto, capítulo de actividad para más detalles).

En cada categoría (actividad y hora) se ha calculado la media \pm d.t de las temperaturas (T_c , T_a y T_s), indicándose debajo los valores mínimo y máximo y el número de casos considerados en cada ocasión (N).

Al final de cada mes se han calculado las temperaturas (T_c , T_a y T_s) medias y el rango de cada período horario (aparecen en la parte inferior de la tabla) y de cada tipo de actividad (aparecen en la parte derecha de la tabla).

MARZO

HORA SOLAR

	-7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	TODOS
ASOL/TC				22.5											22.5
ASOL/TA				21											
ASOL/TS				14.2											
N				1											1
MOV/TC				23.5+4.6 19.4-28.5											23.5+4.6 19.4-28.5
MOV/TA				20.7+1.8 19-22.5											
MOV/TS				15.5+1.3 14.6-17											
N				3											3
ESC/TC		15.7	15.8+3.2 13-21	20.7+3.6 15.7-25	23+3.4 17-26.7	25+5 18-28.8	28		23.1+3 18.5-27.5	25.4+1.9 22.5-26.7	24.1+2.7 21-27.5	18	21		21.8+4.5 13-28.8
ESC/TA		14+2.8 12-16	19.7+2.5 17-23	22+1.7 20-24.3	22.8+3.4 16.5-26	25.6+2.5 23-28	28		25.5+1.9 23-29.2	25.3+1 24-26.2	24.4+2.5 22.5-28	21.6	18.5		
ESC/TS		14.7+1.3 13.8-15.6	14.7+1 13.2-15.5	16.6+1.1 15.8-18.4	18.1+0.7 17-18.9	18.3+1.7 16.5-20.5	20.5		21.3+2.1 18.9+24.7	20.1+2.6 18-23.8	21.2+2.9 18.5-25.2	19.6	20.6		
N		2	6	5	6	4	1		7	4	4	1	1		41
OTROS/TC									27.5						27.5
OTROS/TA									24						
OTROS/TS									19						
N									1						1
TC		15.7	18.8+5 13-28.5	20.7+3.6 15.7-25	23+3.4 17-26.7	25+5 18-28.8	28		23.7+3.2 18.5-27.5	25.4+1.9 22.5-26.7	24.1+2.7 21-27.5	18	21		22.1+4.4 13-28.8
TA		14+2.8 12-16	20.1+2.1 17-23	22+1.7 20-24.3	22.8+3.4 16.5-26	25.6+2.5 23-28	28		25.3+1.9 23-29.2	25.3+1 24-26.2	24.4+2.5 22.5-28	21.6	18.5		
TS		14.7+1.3 13.8-15.6	14.9+1 13.2-17	16.6+1.1 15.8-18.4	18.1+0.7 17-18.9	18.3+1.7 16.5-20.5	20.5		21+2.1 18.9-24.7	20.1+2.6 18-23.8	21.2+2.9 18.5-25.2	19.6	20.6		
N		2	10	5	6	4	1		8	4	4	1	1		46

leyenda: TC- Temperatura corporal media
 TA- Temperatura del aire
 TS- Temperatura del suelo. Medidas ambas en el mismo tiempo y lugar que la TC.
 N = Número de observaciones.

ASOL. Individuos tomando el sol
 MOV. Individuos en movimiento.
 ESC. Individuos escondidos.
 OTROS Individuos inmóviles, en la sombra, medio escondidos.

ABRIL

HORA SOLAR

	-7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	TODOS
ASOL/TC			21.7												21.7
ASOL/TA			19.1												
ASOL/TS			20.7												
N			1												1
MOV/TC									24.8	31.5	29	27.3			28.2+2.8
MOV/TA									23.8	24.5	22.8	22.7			24.8-31.5
MOV/TS									24	23.7	20.9	23.6			
N									1	1	1	1			4
ESC/TC			17+1 15.5-17.5	16.5+3.2 10-20.5	22.5+7.1 17.5-27.5	23.4+6.5 17.5-31			24.9+0.8 24.3-25.5	18.7+1.3 17.5-20	24.5+3.5 22-27	26+1.4 23.5-27.5	19.4		21+5 10-31
ESC/TA			20.4+1.2 19.2-21.5	19.6+3.2 13.2-23	24.9+0.5 24.5-25.2	24.2+1.8 21.3-25.5			23.2+1.7 22-24.4	22+2.9 19.7-25.3	23.9+4.1 21-26.8	22.3+0.4 21.5-22.6	18.7		21.9+2.8 13.2-26.8
ESC/TS			17+0.6 16.2-17.7	16.5+1.7 14-18.2	21.1+0.7 20.6-21.6	20.3+1.1 18.6-21.5			22.1+5.2 18.4-25.7	20+0.9 19.4-21	22.9+0.1 22.8-22.9	23.8+0.1 23.8-23.9	20.2		19.9+3.1 14-25.7
N			4	8	2	5			2	3	2	6	1		33
TC			17.9+2.3 15.5-17.5	16.5+3.2 10-20.5	22.5+7.1 17.5-27.5	23.4+6.5 17.5-31			24.9+0.6 24.3-25.5	21.9+6.5 17.5-31.5	26+3.6 22-29	26.2+1.4 23.5-27.5	19.4		21.7+5.2 10-31.5
TA			20.2+1.2 19.1-21.5	19.6+3.2 13.2-23	24.9+0.5 24.5-25.2	24.2+1.8 21.3-25.5			23.4+1.3 22-24.4	22.6+2.7 19.7-25.3	23.5+3 21-26.8	22.3+0.4 21.5-22.7	18.7		22+2.7 13.2-26.8
TS			17.7+1.7 16.2-20.7	16.5+1.7 14-18.2	21.1+0.7 20.6-21.6	20.3+1.1 18.6-21.5			22.7+3.8 18.4-25.7	21+2 19.4-23.7	22.2+1.1 20.9-22.9	23.8+0.1 23.6-23.9	20.2		20.3+3.1 14-25.7
N			5	8	2	5			3	4	3	7	1		38

leyenda: TC- Temperatura corporal media
 TA- Temperatura del aire
 TS- Temperatura del suelo. Medidas ambas en el mismo tiempo y lugar que la TC.
 N - Número de observaciones.

ASOL. Individuos tomando el sol
 MOV. Individuos en movimiento.
 ESC. Individuos escondidos.
 OTROS Individuos inmóviles, en la sombra, medio escondidos.

MAYO

HORA SOLAR

	-7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	TODOS
ASOL/TC			20+0.4 19.7-20.3	22.2+3 19.7-25.5	25.4+0.9 24.7-26	27					30.5				23.9+3.8 19.7-30.5
ASOL/TA			25+1.4 24-26	25.8+1.3 24.3-26.7	26.3+0	26.3					21.3				
ASOL/TS N			20.2+0.3 2	23.1+2.1 3	25.6+0.1 2	25.9 1					22.6 1				9
MOV/TC N											26 1				26 1
ESC/TC				19.5+2.1 18-21	32	28.5			30.5		27.3+0.3 27-27.5				26.7+4.5 18-32
ESC/TA				21.9+0.9 21.2-22.5	24.5	28.3+2.5 26.5-30			21.3		26.5+2.6 23.5-28				25.1+3.2 21.1-30
ESC/TS N				21.8+2.8 19.8-23.8	23.2 2	23.5+3.5 21-26 1			22.6 1		25.6+1.2 24.2-26.3 3				23.7+2.3 19.8-26.3 9
OTROS/TC						28.3+0.4 28-28.5									28.3+0.4 28-28.5
OTROS/TA						27.7+0.5 27.3-28									
OTROS/TS N						26.2+0.2 26-26.3 2									2
TC			20+0.4 19.7-20.3	21.1+2.8 18-25.5	27.6+3.9 24.7-32	28.1+0.7 27-28.5			30.5		27.7+1.7 26-30.5				25.6+4 18-32
TA			25+1.4 24-26	24.4+2.4 21.2-26.7	25.7+1 24.5-26.3	27.6+1.5 26.3-30			21.3		27.5+2.9 23.5-30.5				25.9+2.6 21.2-30.5
TS N			20.2+0.3 20-20.4 2	22.6+2.2 19.8-25.2 5	24.8+11.4 23.2-25.7 3	25+2.3 21-26.3 5			22.6 1		26.1+1.4 24.2+27.5 5				24+2.5 19.8-27.5 20

leyenda: TC- Temperatura corporal media
 TA- Temperatura del aire
 TS- Temperatura del suelo. Medidas ambas en el mismo tiempo y lugar que la TC.
 N - Número de observaciones.

ASOL. Individuos tomando el sol
 MOV. Individuos en movimiento.
 ESC. Individuos escondidos.
 OTROS Individuos inmóviles, en la sombra, medio escondidos.

X

JUNIO	HORA SOLAR													TODOS	
	-7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19		20
MOV/TC				29.5+0.7 29-30											29.5+0.7 29-30
MOV/TA				26.5+0											26.5+0
MOV/TS N				27.3+0 2											27.3+0 2
ESC/TC	22	23.8+1 23-24.5			25.5+5.2 22-31.5	26.5			30			27.5	25+3.5 22.5-27.5		25.5+3.4 22-31.5
ESC/TA	21.8	23.4+0.9 22.7-24			25.8+1.3 24.5-27	27			26.2			25	26.4+0.1 26.3-26.4		25.2+1.7 21.8-27
ESC/TS N	20.9	29.5+0			24+3.8 21.2+28.3	28.7 3	1		29.8			30	28.5+0		29.8+3.7 20.9-30 11
TC	22	23.8+1 23-24.5	29.5+0.7 29-30		25.5+5.2 22-31.5	26.5			30			27.5	25+3.5 22.5-27.5		26.1+3.4 22-31.5
TA	21.8	23.4+0.9 22.7-24	26.5+0		25.8+1.3 24.5-27	27			26.2			25	26.4+0.1 26.3-26.4		25.4+1.7 21.8-27
TS N	20.9	29.5+0	27.3+0		24+3.8 21.2+28.3	28.7 3	1		29.8			30	28.5+0		26.9+3.3 20.9-30 13

leyenda: TC- Temperatura corporal media
 TA- Temperatura del aire
 TS- Temperatura del suelo. Medidas ambas en el mismo tiempo y lugar que la TC.
 N - Número de observaciones.

ASOL. Individuos tomando el sol
 MOV. Individuos en movimiento.
 ESC. Individuos escondidos.
 OTROS Individuos inmóviles, en la sombra, medio escondidos.

JULIO

HORA SOLAR

	-7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	TODOS
ASOL/TC					24										24
ASOL/TA					23.5										
ASOL/TS					24.7										1
N					1										
MOV/TC		25+1.4 24-26		27+4.9 23.5-30.5						30.5					26.9+3.4 23.5-30.5
MOV/TA		23+0.6 22.5-23.4		29.6+8.4 29-30.2						27.5					26.5+3.4 22.5-30.2
MOV/TS		20.7+2.4 19-22.4		27.4+0.6 27-27.8						33.4					25.9+5.5 19-33.4
N		2		2						1					5
ESC/TC		22.3+0.8 21.5-23	22.9+1.9 20-24.5	26.8+4.2 22.55-32.5	29			21.3+0.4 21-21.5			25.2+3.7 21.5-31	22.8+0.4 22.5-23	24.8+3.1 22.6-27	22.9+1.5 21.5-24.5	24.1+3.1 20-32.5
ESC/TA		25.2+1.1 24.6-26.5	28.8+3.8 22.5-32.5	32.8+6.1 24.5-38.5	28			28+0			32.1+3.4 28-38.5	28.7+0.5 28.3-29	26+1.2 24-27.1	24.7+0.3 24.5-25	29.1+4.1 22.5-38.5
ESC/TS		24.8+2.1 23.1-27.1	25.9+4.4 19-30.9	27.6+4 24.3-33.5	35.8			35.8+0			35.88+3.9 30.2-41.5	33.3+3.8 30.6-36	35.2+2 33-36.77	28.5+2 26.3-30.1	30.9+5.4 19-41.5
N		3	5	4	1			2			7	2	2	3	29
TC		23.4+1.7 21.5-26	22.9+1.9 20-24.5	26.8+3.9 22.5-32.9	26.5+3.5 24-29			21.3+0.4 21-21.5		30.5	25.2+3.7 21.5-31	22.8+0.4 22.5-23	24.8+3.1 22.6-27	22.9+1.5 21.5-24.5	24.5+3.2 20-32.5
TA		24.3+1.5 22.5-26.5	28.8+3.8 22.5-32.5	31.7+5 24.5-38.5	25.8+3.2 23.5-28			28+0		27.5	32.1+3.4 28-38.5	28.7+0.5 28.3-29	26+1.2 24-27.1	24.7+0.3 24.5-25	28.5+4.1 22.5-38.5
TS		23.1+2.9 19-27.1	25.9+4.4 19-30.9	27.6+3.1 24.3-33.5	30.3+7.8 24.7-35.8			35.8+0		33.4	35.88+3.9 30.2-41.5	33.3+3.8 30.6-36	35.2+2 33-36.77	28.5+2 26.3-30.1	30.1+5.6 19-41.5
N		5	5	6	2			2		1	7	2	2	3	35

leyenda: TC= Temperatura corporal media
 TA= Temperatura del aire
 TS= Temperatura del suelo. Medidas ambas en el mismo tiempo y lugar que la TC.
 N = Número de observaciones.

ASOL. Individuos tomando el sol
 MOV. Individuos en movimiento.
 ESC. Individuos escondidos.
 OTROS Individuos inmóviles, en la sombra, medio escondidos.

UNIVERSIDAD DE SEVILLA

Reunido el Excmo. Consejo de la Universidad de Sevilla, en su sala de sesiones, el día de la fecha, para celebrar la Tesis Doctoral de D. M^{re} Camilo Blázquez Luena, titulada Evolución del español Colubidos en Doñana (Huelva)

acordó otorgarle la calificación de apto "cum laude"

Sevilla, 31 de Junio de 1993

El Vocal,

[Signature]

El Presidente

[Signature]

El Vocal,

[Signature]

El Secretario,

[Signature]

El Vocal,

[Signature]

El Doctorado,

[Signature]

UNIVERSIDAD DE SEVILLA



600672936