

## Características de la reproducción de la culebra viperina, *Natrix maura* (Linnaeus, 1758), en la Depresión de Granada (sureste ibérico)

MÓNICA FERICHE & JUAN M. PLEGUEZUELOS

*Departamento de Biología Animal y Ecología  
Facultad de Ciencias, Universidad de Granada.  
18071 Granada. España.  
e-mail: juanple@goliat.ugr.es*

**Resumen:** Se estudian 267 ejemplares de culebra viperina, *Natrix maura*, procedentes de la Depresión de Granada (sureste de la Península Ibérica) para determinar el tamaño al que adquieren la madurez sexual, ciclo reproductivo y ciclo de los cuerpos grasos en ambos sexos, así como la fecha, tamaño de puesta y período de incubación. Los machos maduraron a un menor tamaño absoluto y relativo que las hembras. El ciclo reproductivo en ambos sexos fue estacional, y la evolución a lo largo del año del volumen relativo testicular indicó que *N. maura* posee un ciclo espermatogénico estival. Todas las hembras maduras sexualmente se reprodujeron anualmente y mantuvieron una fuerte correlación entre la longitud corporal y el tamaño de puesta, este último calculado a partir del número de huevos oviductales. Contrariamente a lo observado por otros autores, no hemos encontrado ayuno durante el período de cópulas en machos ni durante el período de gravidez en hembras. La puesta se realizó en la primera quincena de julio, las eclosiones sucedieron desde los últimos días de agosto, y la relación de sexos primaria y secundaria no difirió de la igualdad.

**Palabras clave:** *Natrix maura*, reproducción, España, cuerpos grasos, espermatogénesis.

**Abstract: Reproductive characteristics of the Viperine Snake, *Natrix maura* (Linnaeus, 1758), in the Depresión de Granada (Southeastern Spain).**— We studied 267 specimens of the Viperine snake, *Natrix maura*, from the Depresión of Granada (southeastern Iberian Peninsula) in order to determine size at sexual maturity, reproductive cycle, and fat body cycle in both sexes, as well as clutch size and laying period in females. Males mature at a smaller absolute and relative size than do females. The reproductive cycle in both sexes is seasonal, and annual progression for the testicular volume indicates that males have an aestival spermatogenic cycle. All females with sexual maturity reproduce every year, and we found a strong correlation between female body size and clutch size, as measured by the number of oviductal eggs. As opposed to the data previously reported, we failed to find fasting in males during the mating period, or in females during pregnancy. Laying date was in the first fortnight of July, hatching occurred from last few days in August, and primary and secondary sex ratio were not different from equality.

**Keywords:** *Natrix maura*, reproduction, Spain, fat body, spermatogenesis.

### INTRODUCCIÓN

En el ciclo de vida de los seres vivos, la reproducción constituye uno de los aspectos más importantes, tanto en presupuesto temporal como energético. Quizás por ello, hay más trabajos publicados sobre la biología reproductiva de serpientes que sobre cualquier otro aspecto de su biología; aún así, la biología reproductiva de serpientes es menos conocida que la de cualquier otro grupo de reptiles, exceptuando los cocodrilos (SEIGEL & FORD, 1987). CHISZAR *et al.* (1994) realizan una ex-

haustiva revisión de los trabajos publicados sobre reproducción de reptiles entre 1980 y 1990, encuentran 603 artículos en las tres revistas más prestigiosas de Herpetología. En estos estudios generalmente se describen variables como crecimiento del folículo, tamaño de puesta, fechas de ovulación y ovoposición, etc. Estos datos, aunque generalmente fueron obtenidos a partir de especímenes conservados, son muy útiles para estudios sobre patrones reproductivos de poblaciones (ALDRIDGE & SEMLITSCH, 1992).

La culebra viperina (*Natrix maura*) es el

ofidio más ampliamente distribuido en la Península Ibérica (SANTOS *et al.*, 1997), e incluso en el Mediterráneo Occidental (SCHLEICH *et al.*, 1996; SCHÄTTI, 1982). Por sus hábitos estrictamente acuáticos, sus poblaciones están restringidas a la presencia de puntos de agua, pero no por ello deja de ser el ofidio más abundante en su área de distribución (VALVERDE, 1967; SCHÄTTI, 1982). Su amplia distribución, abundancia, y localización en hábitats muy concretos, ha favorecido el que sea uno de los colúbridos más estudiados en el Paleártico Occidental. Su ecología reproductiva ha sido analizada de manera más o menos exhaustiva en poblaciones de Francia (ROLLINAT, 1934; ANGEL 1946; DUGUY & SAINT-GIRONS 1966), Península Ibérica (HAILEY & DAVIES, 1986, 1987a; JAÉN 1988; BRAÑA, 1997; SANTOS, com. per.) y Norte de Africa (SAINT-GIRONS, 1956; BONS, 1967; BONS & SAINT-GIRONS, 1982). Las especies de amplia distribución como la Culebra viperina, ofrecen la oportunidad de testar las respuestas que ocurren en parámetros de su biología evolutiva, fenología, etc. en relación a cambios geográficos (climáticos) a lo largo de su área (FITCH, 1985; THORPE, 1989). En esta línea, presentamos nuestros resultados sobre las características de la reproducción en ejemplares colectados a lo largo de varios años en una zona del sureste de la Península Ibérica. Hemos medido las diferencias sexuales en tamaño corporal, los cambios ontogénicos y estacionales en la morfología de las gónadas, cuerpos grasos, fecha de puesta y de eclosión, y tamaño de puesta. A partir de estos datos, determinamos el tamaño al que adquieren la madurez sexual, ciclo reproductivo y variación estacional de los cuerpos grasos en ambos sexos, y la fecundidad y frecuencia de reproducción en hembras.

## MATERIAL Y MÉTODOS

Se estudian 267 ejemplares de *Natrix maurra* (121 machos, 127 hembras y 19 neonatos)

procedentes de la Depresión de Granada (2700 km<sup>2</sup>; 36°50'-37°32' N, 3°30'-4°18' W), con un gradiente altitudinal comprendido entre 450-700 msnm. El clima es típicamente mediterráneo con veranos secos y muy cálidos, e inviernos algo fríos. En esta zona, durante el período de estudio (1988-1992), la media de las temperaturas mínimas osciló entre 1.9° y 4.4° C en invierno (enero), la media de las temperaturas máximas entre 31.0° y 35.6° C en verano (julio), y la temperatura media anual entre 12.5° y 14.3° C; la media pluviométrica anual fue de 355.4-448.0 mm (datos de la estación meteorológica de Cartuja, 37° 12' N, 3° 36' W, representativa del área de estudio).

La muestra está constituida por ejemplares atropellados en las carreteras o matados por lugareños durante el período 1988-1992, recogidos mediante un protocolo de visitas mensuales al área de estudio, que implicaban el mismo esfuerzo de muestreo a lo largo del año. Los especímenes se encuentran depositados en el Departamento de Biología Animal y Ecología de la Universidad de Granada (DBAG). Durante el mismo periodo también se capturaron animales vivos, que una vez medidos, sexados y comprobado la eventual presencia de presa en sus tubos digestivos, fueron liberados *in situ*.

En todos los ejemplares (de colección y en vivo) se midió longitud hocico-cloaca (LHC) mediante una cuerda ( $\pm 1$ mm), y peso mediante balanza Ohaus modelo C-305-S ( $\pm 0.1$ g), y todos los especímenes de colección fueron disecionados. En machos se midió el tamaño de los testículos (diámetro mayor, medio y menor,  $\pm 0.1$ mm). El volumen testicular (VT) se calculó usando la fórmula de un elipsoide aplanado,  $VT = 4/3 \pi abc$  (donde a=radio mayor, b=radio medio y c=radio menor). Debido a que VT incrementa significativamente con la LHC, la corregimos mediante la relación  $VT/LHC^3$ , y este valor fue utilizado como un indicador de la actividad espermatogénica en machos (SEIGEL & FORD, 1987; WHITTIER & LIMPUS, 1996). Para calcular la madurez se-

xual en machos relacionamos el volumen del testículo derecho (siempre anterior y normalmente mayor) con el tamaño corporal (SEIGEL & FORD, 1987; PLEGUEZUELOS & FERICHE, 1999). Pero debido a la participación de una misma variable (LHC) en los dos ejes, esto sólo se realizó con fines gráficos. En hembras se observó la presencia y número de huevos oviductales y diámetro del folículo ovárico o huevo oviductal mayor ( $\pm 0.1$ mm).

Para comprobar la existencia de dimorfismo sexual en tamaño, se compara la LHC de los diez ejemplares mayores de cada sexo (ver FITCH, 1981).

La condición reproductiva de cada hembra (tamaño de adquisición de madurez sexual y ciclo reproductor) fue establecida por la presencia y grado de desarrollo de folículos vitelogénicos, determinando si pertenecían al ovario derecho o izquierdo para comprobar posibles asimetrías en la producción folicular. El tamaño de puesta se calculó en base al número de huevos oviductales y folículos en avanzado estado de vitelogénesis. La frecuencia de reproducción ha sido estimada a partir de la proporción de hembras maduras grávidas en el período de reproducción (SEIGEL & FORD, 1987; LUISELLI *et al.*, 1996). Partiendo del momento de aparición de neonatos en el campo, se estimó el tiempo de incubación y la fecha de eclosión. Para calcular el tamaño de los neonatos únicamente consideramos los primeros juveniles que aparecían en la naturaleza cada año, reconocibles además por la presencia de cicatriz vitelina manifiestamente reciente.

La variación en el nivel de los cuerpos grasos fue medida en ambos sexos. Debido a que hemos utilizado ejemplares atropellados en las carreteras, algunos aplastados, con pérdida de masa visceral o deshidratados, no consideramos oportuno tomar los pesos de los cuerpos grasos, y en su lugar establecimos cinco niveles o categorías visuales de cuerpos grasos en función de lo que se observaba al diseccionar ventralmente al ejemplar (ver PLEGUEZUELOS & FERICHE, 1999), de cero (sin grasa) hasta

cuatro (una continua capa de grasa en la zona ventral de la cavidad abdominal).

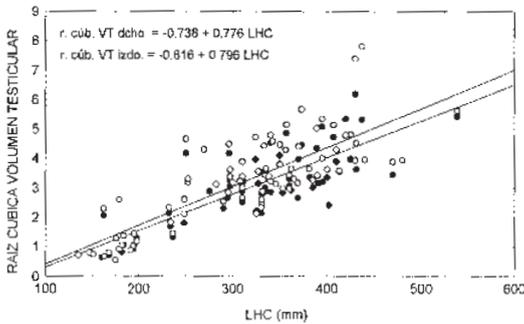
Para determinar la frecuencia de individuos con presa sólo se consideró con presencia de alimento aquellos ejemplares con presas o restos apreciables de éstas en el estómago (se consideraron vacíos cuando estos restos eran mínimos y se encontraban en la porción final del intestino). En el caso de individuos vivos se comprobó la presencia de alimento mediante regurgitación forzada.

Siempre que las variables se distribuían normalmente, usamos tests y correlaciones paramétricas; en caso contrario se utilizaron test no paramétricos, todos del paquete estadístico STATISTICA. Los valores medios son seguidos por  $\pm$  una desviación típica (dt) y el tamaño de muestra (n). En el texto siempre se indican los test utilizados en cada caso.

## RESULTADOS

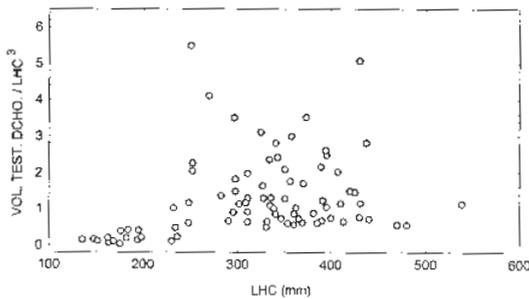
Existen diferencias sexuales al comparar la LHC de los diez ejemplares mayores de cada sexo (machos,  $\bar{x} = 450.1 \pm 36.5$  mm, rango 420-538; hembras,  $\bar{x} = 601.3 \pm 70.7$  mm, rango 540-762; test U de Mann-Whitney,  $U = 100$ ,  $p < 0.000$ ).

En machos el testículo derecho siempre se localizó anterior al izquierdo, no habiéndose encontrado en ningún caso solapamiento entre ambos ( $n = 71$ ). Se examinaron las diferencias entre el tamaño de los testículos comparando las líneas de regresión de los volúmenes corregidos de los testículos derecho e izquierdo con la LHC como covariable. No se encontraron diferencias significativas entre las pendientes (prueba de paralelismo:  $F_{1,166} = 0.175$ ,  $p = 0.676$ ), y se cumplió el requisito de homogeneidad de las varianzas (test de Levene:  $F_{1,168} = 0.530$ ,  $p = 0.467$ ), encontrándose diferencias significativas en las intercepciones de las líneas de regresión (ANCOVA,  $F_{1,167} = 4.641$ ,  $p = 0.032$ ; Figura 1). Por tanto, al nacer como en su posterior desarrollo ontogénico, el testículo derecho era mayor que el izquierdo.



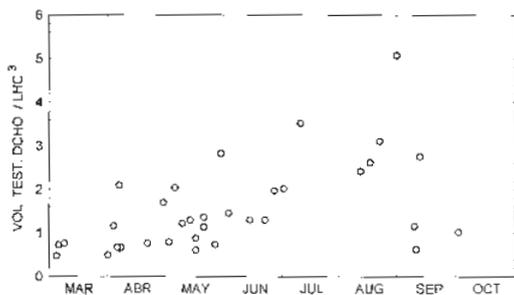
**Figura 1.-** Regresión del volumen relativo del testículo derecho (○) y del testículo izquierdo (●) sobre la LHC en machos de *N. maura* (n = 76).

**Figure 1.-** Regression of the right relative testis volume (○) and left relative testis volume (●) an the snout-vent length of males *N. maura* (n = 76).



**Figura 2.-** Volumen relativo del testículo derecho en machos de *N. maura* (n = 96).

**Figure 2.-** Relative volume of the right testis in males *N. maura* (n = 96).



**Figura 3.-** Volumen relativo del testículo derecho en machos reproductores de *N. maura* (LHC > 250 mm; n = 36), a lo largo del año.

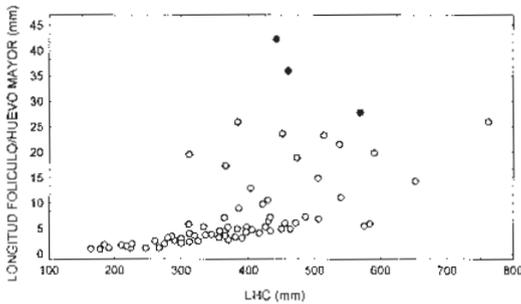
**Figure 3.-** Relative volume of the right testis in reproductive males *N. maura* (snout-vent length > 250 mm; n = 36).

Por ello encontramos que la mayoría de las veces (84.2%, n = 76) el testículo izquierdo era menor que el derecho, con una media del 81.8% ( $\pm 13.1$ ) y el 77.6% ( $\pm 22.4$ ) de la longitud y el volumen del testículo derecho respectivamente.

El volumen relativo del testículo (VRT) no se incrementa con el tamaño corporal en especímenes con LHC < 250 mm, aumentando del orden de 12 veces en individuos en periodo de espermatogénesis con LHC igual o superior a 250 mm (Figura 2). Por lo tanto, se consideraron machos maduros sexualmente aquellos que poseen o exceden esa talla. Como en el sureste de la Península Ibérica, y para este sexo, el individuo de mayor tamaño tenía una LHC de 538 mm (DBAGNama289), los machos maduran sobre el 46% de su longitud corporal máxima.

Considerando únicamente los machos maduros sexualmente, se observó un progresivo aumento del VRT desde el mes de abril hasta agosto, con una brusca caída a comienzos de septiembre (Figura 3). El ciclo reproductivo de los machos fue estacional y la evolución anual del VRT indicó que *N. maura* posee un ciclo espermatogénico estival. Todos los machos con tamaño suficiente para ser maduros sexualmente presentaron espermatogénesis cada año (Figura 3).

En hembras, el ovario derecho se localizó siempre en situación anterior al izquierdo (n = 91). La hembra más pequeña que mostró señales de actividad reproductora tenía 312 mm LHC (DBAGNama333 portaba folículos en vitelogénesis de 19.5 mm de diámetro; Figura 4), por lo que se consideran hembras maduras sexualmente aquellas cuya LHC es superior o igual a 312 mm. Este dato se ve reforzado al disponer en la muestra de algunas hembras con tamaño comprendido entre 250-310 mm LHC, pertenecientes al período reproductor de esta especie en el área de estudio (*vide infra*) y que no mostraban señal alguna de actividad reproductora. La LHC máxima de una hembra de *N. maura* en el sureste de la Penín-

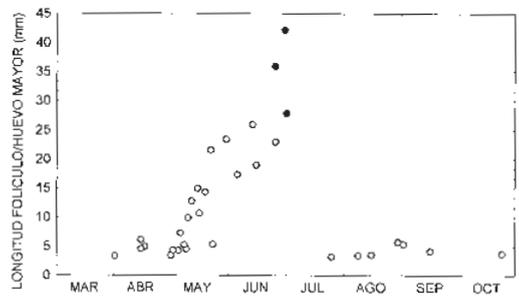


**Figura 4.-** Longitud del mayor folículo previtelogénico (< 4 mm; o), mayor folículo vitelogénico (○), o mayor huevo oviductal (●) en hembras de *N. maura* (n = 103).  
**Figure 4.-** Length of the largest previtellogenic follicle (< 4 mm; o), largest vitellogenic follicle (○), and largest oviductal egg (●) for females *N. maura* (n = 103).

sula Ibérica fue de 762 mm (DBAGNama 323), por lo que las hembras de esta especie maduran sobre el 40% de su longitud corporal máxima.

El ciclo reproductivo de las hembras fue también estacional. La vitelogénesis comienza en la primera quincena de mayo y se encontraron hembras con folículos en vitelogénesis durante dos meses (Figura 5). La ovulación ocurre en junio y había hembras grávidas hasta los primeros días de julio, fecha en la que tenía lugar la ovoposición. Tras la ovoposición y hasta el comienzo de la siguiente vitelogénesis, las hembras contenían folículos siempre menores de 6.2 mm de diámetro.

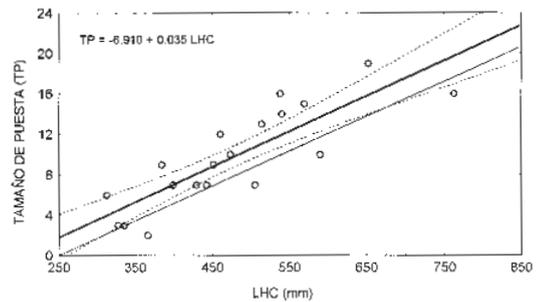
El tamaño de puesta oscila entre 2 y 19 ( $\bar{x} = 9.7 \pm 4.8$ , n = 19), y se encontró una correlación significativa entre la LHC de la hembra y el tamaño de puesta ( $r = 0.842$ , n = 19,  $p < 0.001$ ; Figura 6). Se observó una mayor producción de huevos por el ovario derecho respecto al izquierdo (test de Wilcoxon,  $t = 21.0$ , n = 17,  $p = 0.015$ ). En dos hembras (DBAGNama233, LHC = 505 mm; DBAGNama366, LHC = 366 mm) se encontraron huevos sólo en el oviducto derecho, no mostrando indicios de actividad reproductora en el izquierdo. Todas las hembras maduras sexualmente y pertenecientes al período reproductor presentaban señales de actividad reproductora



**Figura 5.-** Evolución anual de la longitud del folículo mayor (○) o huevo oviductal mayor (●) en las hembras reproductoras de *N. maura* (LHC > 312 mm; n = 34).  
**Figure 5.-** Yearly evolution of the length of the largest follicle (○) or largest oviductal egg (●), for reproductive females *N. maura* (snout-vent length > 312 mm; n = 34).

(100%; n = 19), lo cual fue indicativo de una reproducción anual.

No se observaron diferencias significativas en el nivel de cuerpos grasos entre los distintos meses a lo largo del período de actividad en hembras (test de Kruskal-Wallis,  $H_{5,43} = 7.624$ ,  $p = 0.178$ , meses de marzo y octubre no considerados por el pequeño tamaño de mues-

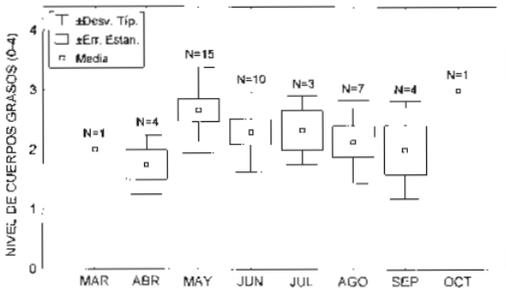


**Figura 6.-** Relación entre LHC y tamaño de puesta en *N. maura* en la Depresión de Granada (trazo grueso; n = 19), y en la provincia de Alicante (trazo fino, TP = 0.034LHC - 8.4, n = 35; a partir de Hailey & Davies, 1987a).  
**Figure 6.-** Length-clutch size relationship for *N. maura* in the study area (thick line; n = 19), and in the province of Alicante (thin line, TP = 0.034LHC - 8.4, n = 35; from Hailey & Davies, 1987a).

(100%; n = 19), lo cual fue indicativo de una reproducción anual.

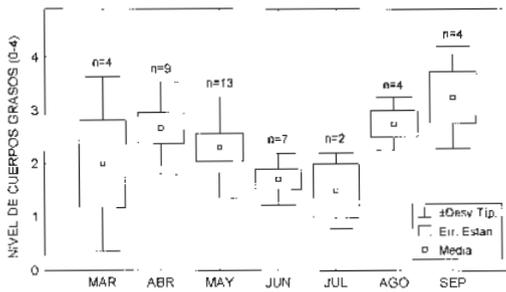
No se observaron diferencias significativas en el nivel de cuerpos grasos entre los distintos meses a lo largo del período de actividad en hembras (test de Kruskal-Wallis,  $H_{5,43} = 7.624$ ,  $p = 0.178$ , meses de marzo y octubre no considerados por el pequeño tamaño de mues-

tras la ovoposición y hasta el comienzo de la siguiente vitelogénesis, las hembras contenían folículos siempre menores de 6.2 mm de diámetro.



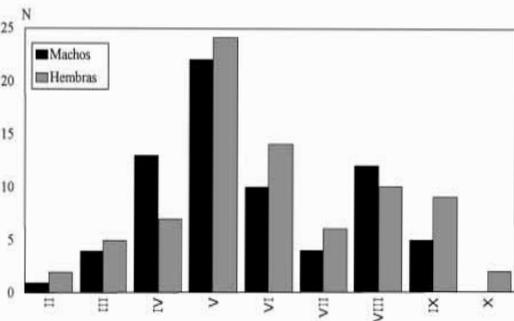
**Figura 7.-** Nivel de cuerpos grasos en hembras reproductoras de *N. maura* (LHC > 312 mm; n = 45), a lo largo del período de actividad anual. Para más detalles ver la sección de Material y Métodos.

**Figure 7.-** Abdominal fat level for reproductive female *N. maura* (snout-vent length > 312 mm; n = 45). For more details see the Material and Methods section.



**Figura 8.-** Nivel de cuerpos grasos en machos reproductores de *N. maura* (n = 43).

**Figure 8.-** Abdominal fat level for reproductive male *N. maura* (snout-vent length > 250 mm; n = 43). For more details see the Material and Methods section.



**Figura 9.-** Número de observaciones de machos y hembras de *N. maura* en el área de estudio por meses (n = 150).

**Figure 9.-** Number of males and females *N. maura* observed in the study area on a monthly basis (n = 150).

tra; Figura 7), ni en machos (test de Kruskal-Wallis,  $H_{6,43} = 11.401$ ,  $p = 0.077$ ; Figura 8).

Los primeros neonatos se observaron a partir del 25 de agosto, por lo que se estimó un período de incubación en la naturaleza mínimo de 40 días. La LHC de los recién nacidos osciló entre 124-184 mm ( $\bar{x} = 153 \pm 17.3$  mm,  $n = 19$ ), y su peso entre 2.2-4.4 g ( $\bar{x} = 3.2 \pm 0.7$  g,  $n = 16$ ). Como la LHC de esta especie al madurar es de 250 mm en machos y 312 mm en hembras, la Culebra viperina aumenta su LHC sobre 1.7 y 2 veces desde el nacimiento hasta la madurez en machos y hembras, respectivamente. La relación de individuos maduros ( $n=205$ ) e inmaduros ( $n=136$ ), es de 1.5:1 favorable a los maduros.

En el período que transcurría entre el nacimiento y el inicio del letargo invernal no se encontraron diferencias en la tasa de ingestión de presas en neonatos ( $n = 18$ ), respecto al resto de la población en ese mismo período ( $n = 14$ ; tabla  $2 \times 2$  con corrección de Yates,  $\chi^2 = 0.14$ ,  $p = 0.706$ ). No encontramos diferencias en la tasa de ingestión de presas de los machos sexualmente maduros entre el período de cortejo (marzo-junio, HAILEY & DAVIES, 1987a) y el resto del período de actividad anual ( $n = 28$  y 17, respectivamente; tabla  $2 \times 2$  con corrección de Yates,  $\chi^2 = 0.29$ ,  $p = 0.593$ ). Tampoco hubo diferencias en la tasa de ingestión de presas entre las hembras grávidas ( $n = 15$ ) y las adultas no grávidas ( $n = 56$ ; tabla  $2 \times 2$  con corrección de Yates,  $\chi^2 = 0.05$ ,  $p = 0.825$ ).

La relación de sexos primaria (1:1.1; machos,  $n = 9$ ; hembras,  $n = 10$ ) no difiere significativamente de la igualdad (tabla  $2 \times 2$  con corrección de Yates,  $\chi^2 = 0.02$ ,  $p = 0.876$ ). La relación de sexos secundaria es de 1:1.05 a favor de las hembras (machos,  $n = 114$ ; hembras,  $n = 120$ ).

La distribución temporal de las observaciones indica que el ciclo de actividad anual transcurre entre la segunda quincena de febrero y octubre. En ambos sexos hay un mayor número de observaciones en el mes de mayo. Existe además un discreto segundo período de

actividad en agosto, que en el caso de las hembras se prolonga durante septiembre (Figura 9). Aparentemente no hay diferencia entre sexos en el inicio de la actividad después del letargo invernal (Figura 9).

### DISCUSIÓN

En la Depresión de Granada las hembras de *N. maura* alcanzan tamaños corporales bastante superiores a los machos. Este patrón se repite en otras poblaciones de esta especie (DUGUY & SAINT GIRONS, 1966. HAILEY & DAVIES, 1987a; GALÁN & FERNÁNDEZ ARIAS, 1993), y es común en Natricinos (HAWLEY & ALEKSIUK, 1976, para *Thamnophis*; MADSEN, 1983, y CAPULA *et al.*, 1994, para *N. natrix*).

Por otro lado, los machos de *N. maura* adquieren la madurez sexual a un menor tamaño absoluto y relativo que las hembras. Tallas algo superiores a las obtenidas por nosotros observa JAÉN (1988) en el Sistema Central (>500 mm para hembras y 400 mm para machos, longitud total en ambos casos). HAILEY & DAVIES (1987a), determinando la madurez sexual por la presencia de esperma en fluido cloacal de ejemplares procedentes del levante ibérico, obtienen resultados similares a los nuestros, aunque marcando más las diferencias entre sexos (machos, LHC > 220 mm; hembras, LHC > 350 mm). En poblaciones francesas, DUGUY & SAINT GIRONS (1966) obtienen la misma LHC de madurez sexual para hembras que HAILEY & DAVIES (1987a), pero una LHC muy superior para los machos (> 315 mm), aunque matizan que para hembras con LHC comprendida entre 305-380 mm, no les resulta posible conocer exactamente su estado sexual (ver también HAILEY & DAVIES, 1987a).

La reproducción es estacional en ambos sexos. El carácter estival de su ciclo espermatogénico ya fue determinado hace muchos años (BOULIÈRE & PETTER-ROUSEAUX, 1955). Esta espermatogénesis es propia de especies

de la Región Templada, extendidas por el centro y norte de Europa, más allá de la zona estrictamente Mediterránea (SAINT GIRONS, 1982). En poblaciones francesas la espermiogénesis se desarrolla desde final de mayo hasta final de agosto, existiendo una segunda espermiogénesis en septiembre y octubre (DUGUY & SAINT GIRONS, 1966), lo cual no sucede en las poblaciones del sureste ibérico. El ciclo de los machos de *N. maura* es estacionalmente similar al de su especie congénica en el área de estudio *N. natrix*, al igual que el tipo de espermatogénesis (PETTER-ROUSEAUX 1953; FERICHE, 1998).

El ciclo reproductivo de las hembras es muy corto. La vitelogénesis comienza a partir del 10 de mayo y se desarrolla hasta finales de junio, encontrando hembras con folículos en vitelogénesis o huevos oviductales durante sólo 45 días. La ovulación ocurre en junio; un poco antes que lo registrado en el este de la Península Ibérica (HAILEY & DAVIES, 1987a), algo más tarde que en poblaciones francesas (DUGUY & SAINT GIRONS, 1966), aunque las fechas de puesta coincide en en estas tres poblaciones. En el centro de Francia y en Galicia el período vitelogénico es más amplio, abarcando desde final de junio hasta comienzos de agosto, y desde mayo a julio respectivamente (ROLLINAT, 1934; GALÁN & FERNÁNDEZ-ARIAS, 1993). En el Delta del Ebro, debido a las peculiaridades de este medio, existe un retraso temporal en el desarrollo de los ciclos reproductivos para ambos sexos al compararlos con el resto de las poblaciones (X. SANTOS, *com. per.*).

El tamaño de puesta en la Depresión de Granada es muy similar al encontrado por otros autores: 4-16 en Francia (ROLLINAT, 1934; DUGUY & SAINT GIRONS, 1966), 4-14 en Alicante (ESCARRÉ & VERICARD, 1981), 5-17 en Huelva (GONZÁLEZ DE LA VEGA, 1988), 6-16 en Asturias (BRAÑA, 1997), y 5-20 en Portugal (MALKMUS, 1997). NAULLEAU (1984) cita hasta 24 huevos para ejemplares franceses. Las serpientes de la zona templada presentan

usualmente una fuerte correlación entre tamaño de hembra y tamaño de puesta (SEIGEL & FITCH, 1984; DUNHAM & MILES, 1985; FITCH, 1985; FORD & SEIGEL, 1989; RAMÍREZ-BAUTISTA *et al.*, 1995). El tamaño de puesta en la población de la Depresión de Granada aumenta significativamente con la LHC de la hembra. HAILEY & DAVIES (1987a) encuentran también una relación positiva entre el número de folículos ( $> 7$  mm de longitud) y la LHC de la hembra; la recta de regresión que obtienen para la población del levante ibérico queda paralela e incluida dentro de los márgenes de confianza (95%) de la recta de regresión que obtenemos para nuestra población (Figura 6), a pesar de que el valor de correlación para esta especie es el más alto entre los colúbridos del sureste de la Península Ibérica (FERICHE, 1998).

La diferencia en la producción de huevos de ambos ovarios también ha sido observado en *Malpolon monspessulanus* (FERICHE, 1998), debe estar en relación con la asimetría en la posición y en el tamaño de las gónadas observada en las hembras de los ofidios. En general, en estos reptiles se aprecia una asimetría lateral sistemática: como consecuencia de la forma cilíndrica y estrecha del cuerpo, las gónadas no están enfrentadas como suele ocurrir en otros vertebrados, y como consecuencia de la forma troncocónica del cuerpo (con una reducción volumétrica desde la mitad del cuerpo hasta la cloaca), la gónada anterior es mayor que la posterior. En colúbridos, el testículo derecho y el ovario derecho se encuentran siempre en situación anterior respecto al izquierdo. En machos, de forma generalizada, la longitud y el volumen del testículo derecho son superiores respecto a la longitud y volumen del testículo izquierdo. Además, el testículo izquierdo de algunos colúbridos solapa con el riñón derecho, lo que reduce más el espacio disponible para su desarrollo (FERICHE, 1998).

La frecuencia de reproducción para esta especie es anual. Ciclos anuales están asociados

a un completo éxito alimenticio durante el otoño y la primavera siguientes al parto, como consecuencia de una gran cantidad de alimento disponible y condiciones climáticas favorables (Capula *et al.*, 1995). En regiones menos favorables, como en el borde septentrional del área de distribución de la especie, se han descrito variaciones individuales en la frecuencia de reproducción, y no todas las hembras se reproducen el primer año tras lograr la madurez sexual (DUGUY & SAINT GIRONS, 1966).

Numerosos estudios han destacado la estrecha relación que liga las capacidades reproductoras de los reptiles con las reservas corporales de grasa (COGGER, 1978; CASTILLA & BAUWENS, 1990; BRAÑA *et al.*, 1992; RAMÍREZ-PINILLA, 1995; GALÁN 1996; etc.). Esta relación también se ha observado en serpientes (*Ophedrys aestivus*, PLUMMER, 1983; *Vipera aspis*, BONNET *et al.*, 1992; *Elaphe longissima*, NAULLEAU & BONNET, 1995; etc.), y es mucho más estrecha en hembras que en machos (SEIGEL & FORD, 1987). En las poblaciones de *N. maura* de la Depresión de Granada no se observan cambios significativos en el tamaño de los cuerpos grasos ligados a la reproducción, siendo los niveles de grasa relativamente constantes a lo largo del año. De ello podría deducirse que la Culebra viperina confía en la energía obtenida en su forrajeo más que en el acúmulo de grasa para llevar a cabo la reproducción; la falta de ayuno observada durante el período reproductor en la población por nosotros estudiada apoya esta idea; aunque nuestro pequeño tamaño de muestra para el análisis de la evolución de los cuerpos grasos no permite ser muy conclusivo en este aspecto. Todo ello entronca con lo comentado anteriormente para la frecuencia de reproducción de las hembras de esta especie. En el área de estudio el alimento ha de ser frecuente y fácil de obtener, cubriendo las necesidades de la reproducción; pero nuestro pequeño tamaño de muestra para el análisis de la evolución de los cuerpos grasos no permite ser muy conclusivo en este aspecto.

La fecha de aparición de neonatos en la naturaleza coincide con lo observado en el levante ibérico (HAILEY & DAVIES 1987a) y en la mayoría de los casos en el centro de Francia (DUGUY & SAINT GIRONS, 1966). En Galicia se citan eclosiones también en octubre (GALÁN & FERNÁNDEZ-ARIAS, 1993), y en el centro de Francia se observan puestas en la naturaleza con embriones vivos en noviembre y en enero (DUGUY & SAINT GIRONS, 1966). La talla de los neonatos de las poblaciones del suroeste ibérico está dentro de los rangos que ofrecen otros autores: 146-176 mm (Francia; DUGUY & SAINT GIRONS, 1966), 140-190 mm (Francia; NAULLEAU, 1984), 135-190 mm (Galicia; GALÁN & FERNÁNDEZ-ARIAS, 1993), medidas referidas a la longitud total en todos los casos. Asumimos que el método por nosotros empleado para el cálculo del tamaño en los recién nacidos, puede estar sobreestimando la talla (X. Santos, *com. per.*).

DUGUY & SAINT GIRONS (1966), comentan la existencia de un ayuno estricto en los machos de *N. maura* desde la salida del letargo invernal hasta comienzos de mayo, encontrando en estos individuos menos grasa que a la salida de la invernada. Nosotros, no encontramos en los machos adultos de esta especie ese ayuno primaveral (ver también PLEGUEZUELOS & MORENO, 1988). Como hemos comentado anteriormente, en las hembras tampoco encontramos períodos de ayuno durante la gestación. En el Delta del Ebro también las hembras grávidas tienen presas en sus estómagos (SANTOS & LLORENTE, 1998). Esto contrasta con la opinión generalizada para los ofidios, que asocia la gestación a una reducción de la ingestión de presas (KEENLYNE, 1972; READING & DAVIES, 1996; SHINE, 1979; 1987).

La actividad anual se extiende entre febrero y octubre, al igual que sucede en el resto de la Península Ibérica (HAILEY & DAVIES, 1987b; GALÁN, 1988; JAÉN & PÉREZ-MELLADO, 1989). La mayor actividad en el sureste de la Península Ibérica corresponde al mes de mayo al igual que sucede en el Sistema Central (JAÉN

& PÉREZ-MELLADO, 1989). En el sureste de la Península Ibérica se aprecia un descenso del número de observaciones en julio, el mes más cálido; aunque esto también puede ser consecuencia de la obtención de nuestro material a partir de ejemplares atropellados en las carreteras, ya que durante el verano existe una clara preferencia de esta especie por el medio acuático (DAVIES *et al.*, 1980; HAILEY & DAVIES, 1987b; JAÉN & PÉREZ-MELLADO, 1989).

### *Agradecimientos*

Muchos compañeros nos ayudaron en la búsqueda de ejemplares y en todo el proceso de laboratorio y mantenimiento de la colección, como Silvana Castillo, Angeles Cerro, Soumia Fahd, Tico García, Lina Gracia, Santi Honrubia y Manolo Moreno. Frecuente correspondencia con Robert Aldridge, Steve Bussack, Xavier Santos y Richard Seigel, nos ayudaron a definir los aspectos más importantes en los estudio de ecología de la reproducción en ofidios. Carmen Blázquez hizo una buena labor de revisión del primer manuscrito. El presente estudio fue parcialmente financiado por la Dirección General de Universidades e Investigación (Junta de Andalucía, Grupo de Investigación RNM 254).

### REFERENCIAS

- ALDRIDGE, R.D. & SEMLITSCH, R.D. (1992): Female reproductive biology of the southeastern crowned snake (*Tantilla coronata*). *Amph.-Rep.*, 13(3): 209-218.
- ANGEL, F. (1946): Reptiles et Amphibiens, pp 204, *in*: Pierre André Imprimerie. *Faune de France*, vol. 45.. Libr. Fac. Sc. Féd. Fran. Soc. Sci. Nat., Of. Centr. Faun.. Paris.
- BONNET, X., NAULLEAU, G. & MAUGET, R. (1992): Cycle sexuel de la femelle de *Vipera aspis* (Squamata, Viperidae), importance des reserves et aspects metaboliques. *Bull. Soc. zool. Fr.*, 117(3): 279-290.
- BONS, J. (1967): *Recherches sur la Biogé-*

- graphie et la Biologie des Amphibiens et Reptiles du Maroc*. Ph.D. Thes. Univ. of Montpellier, Montpellier, 321 pp.
- BONS, J. Y SAINT-GIRONS, H. (1982): Le cycle sexuel des reptiles males au Maroc et ses rapports avec la repartition géographique et le climat. *Bull. Soc. Zool. France*, 107: 71-86.
- BOURLIÈRE, F. & PETTER-ROUSSEAU, A. (1955). Sur le cycle sexuel d'activité testiculaire de quelques ophidiens autochtones. *Compt. Rend. Acad. Sc., Paris*, 149: 2097-2099.
- BRAÑA, F. (1997): *Natrix maura* (Linnaeus, 1758), pp. 440-454; in: Salvador, A. (Coord.), *Fauna Ibérica, Reptiles* vol. 10. Mus. Nac. Cienc. Nat. C.S.I.C., Madrid.
- BRAÑA, F., GONZÁLEZ, F. & BARAHONA, A. (1992): Relationship between ovarian and fat body weights during vitellogenesis for three species of lacertid lizards. *J. Herpetol.*, 26(4): 515-518.
- CAPULA, M., LUISELLI, L.M. & RUGIERO, L. (1995): Ecological correlates of reproductive mode in reproductively bimodal snakes of the genus *Coronella*. *Vie Milieu*, 45: 167-175.
- CAPULA, M., RUGIERO, L. & LUISELLI, L. (1994): Ecological observations on the Sardinian Grass snake, *Natrix natrix cetti*. *Amph.-Rept.*, 15: 221-227.
- CASTILLA, A.M. & BAUWENS, D. (1990): Reproductive and fat body cycles of the lizard, *Lacerta lepida*, in Central Spain. *J. Herpetol.* 24(3):261-266.
- CHISZAR, D., SMITH, H.M. & CARPENTER, CH.C. (1994): An ethological approach to reproductive success in reptiles. *Contr. Herpetol.*, 11: 147-173.
- COGGER, H.G. (1978): Reproductive cycles, fat body cycles, and socio-sexual behavior in Mallee dragon, *Amphibolurus* (Lacertilia, Agamidae). *Austr. J. Zool.*, 26: 653-672.
- DAVIES, P.M.C., PATTERSON, J.W. & BENNET, E.L. (1980): The thermal ecology, physiology and behaviourmon the Viperine Snake *Natrix maura*: some preliminary observations. *Proc. Eur. Herpetol. Symp.* Oxford. Costwold Wildlife Park: 107-116.
- DUGUY, R. & SAINT GIRONS, H. (1966): Cycle annuel d'activité et reproduction de la couleuvre viperine *Natrix maura* (L.), d'après les notes manuscrites de Rollinat et des observations personnelles. *Terre et Vie*, 4: 423-457.
- DUNHAM, A.E. & MILES, D.B. (1985): Patterns of covariation in life history traits of squamate reptiles: The effects of size and phylogeny reconsidered. *Am. Nat.*, 126: 231-257.
- ESCARRÉ, A. & VERICAD, J.R. (1981): Fauna alicantina. I. Saurios y ofidios. Cuadernos de la fauna alicantina. *Publ. Inst. Est. Alcantinos, serie II*, 15: 1-101.
- FERICHE, M. (1998): *Ecología de la reproducción en colúbridos del sureste de la Península Ibérica*. Tes. Doct. Univ. Granada, Granada. 263 pp.
- FITCH, H.S. (1981): Sexual size differences in reptiles. *Univ. of Kansas, Mus. Nat. Hist., Misc. Publ.*, 70: 1-72.
- FITCH, H.S. (1985): Variation in clutch and litter size in New World reptiles. *Univ. Kansas Mus. Nat. Hist., Misc. Publ.*, 76: 1-76.
- FORD, N.B. & SEIGEL, R.A. (1989): Relationships among body size, clutch size, and egg size in three species of oviparous snakes. *Herpetol.*, 45:75-83.
- GALÁN, P. (1988): Segregación ecológica en una comunidad de ofidios. *Doñana, Act. Vertebr.*, 15(1): 59-78.
- GALÁN, P. (1996): Reproductive and fat body cycles of the lacertid lizard *Podarcis bocagei*. *Herpetol. J.*, 6(1):20-25.
- GALÁN, P. & FERNÁNDEZ-ARIAS, G. (1993): *Anfibios e réptiles de Galicia*. Xerais de Galicia, Vigo, 501 pp.
- GONZÁLEZ DE LA VEGA, J.P. (1988): *Anfibios y Reptiles de la provincia de Huelva*. Ertisa, Huelva, 238 pp.
- HAILEY, A. & DAVIES, P.M.C. (1986): Effects of size, sex, temperature and condition on

- activity metabolism and defence behaviour of the viperine snake, *Natrix maura*. *J. Zool., London*, 208: 541-558.
- HAILEY, A. & DAVIES, P.M.C. (1987a): Maturity, mating and age-specific reproductive effort of the snake *Natrix maura*. *J. Zool., London*, 211 (4): 573-587.
- HAILEY, A. & DAVIES, P.M.C. (1987b): Activity and thermoregulation of the snake *Natrix maura*. 1. r and K thermoregulation. *J. Zool., London*, 213 (1): 71-80.
- HAWLEY, A.W. & ALEKSIUK, M. (1976): Sexual receptivity in the female red-sided garter snake (*Thamnophis sirtalis parietalis*). *Copeia*, 1976: 401-404.
- JAÉN, M.J. (1988): *Ecología de Natrix maura (Linnaeus, 1758) en el río de Valvanera (Salamanca)*. Tes. Lic., Univ. Salamanca, Salamanca, 138 pp.
- JAÉN, M.J. & PÉREZ-MELLADO, V. (1989): Temperaturas corporales y ritmos de actividad en una población de *Natrix maura* (L.) del Sistema Central. *Doñana, Act. Verteb.*, 16: 203-217.
- KEENLYNE, K.D. (1972): Sexual differences in feeding habits of *Crotalus horridus horridus*. *J. Herpetol.*, 7(2): 234-237.
- LUISELLI, L., CAPULA, M. & SHINE, R. (1996): Reproductive output, cost of reproduction, and ecology of the Smooth snake, *Coronella austriaca*, in the Eastern Italian Alps. *Oecol. (Berlín)*, 106: 100-110.
- MADSEN, T. (1983): Growth rates, maturation and sexual size dimorphism in a population of grass snakes, *Natrix natrix*, in southern Sweden. *Oikos*, 40: 277-282.
- MALKMUS, R. 1997. Slagen van Portugal (8): de Adderringslang (*Natrix maura*). *Lacerta*, 55(6):248-253.
- NAULLEAU, G. (1984): Les serpents de France. *Rev. Fran. d'Aqua. et Herp.*, 11(3-4): 1-56.
- NAULLEAU, G. & BONNET, X. (1995): Reproductive ecology, body fat reserves and foraging mode in females of two contrasted snake species: *Vipera aspis* (terrestrial, viviparous) and *Elaphe longissima* (semi-arboreal, oviparous). *Amph.-Rep.*, 16(1): 37-46.
- PETTER-ROUSSEAU, A. (1953): Recherches sur la croissance et le cycle d'activité testiculaire de *Natrix natrix helvetica* (Lacépède). *Terre et Vie*, 4: 175-223.
- PLEGUEZUELOS, J.M. & FERICHE, M. (1999): Reproductive Ecology of the Horseshoe Whip Snake (*Coluber hippocrepis*) in the Iberian Peninsula. *J. Herpetol.*, 33(2):202-207.
- PLEGUEZUELOS, J.M. & MORENO, M. (1988): Alimentación primaveral de *Natrix maura* Linnaeus en el SE. de la Península Ibérica. *Rev. Esp. Herpet.*, 3(2): 221-236.
- PLUMMER, M.V. (1983): Annual variation in stored lipids and reproduction in green snakes (*Ophedrys aestivus*). *Copeia*, 1983: 741-745.
- RAMÍREZ-BAUTISTA, A., GUTIÉRREZ-MAYÉN, G. & GONZÁLEZ-ROMERO, A. (1995): Clutch sizes in a community of snakes from the mountains of the valley México. *Herpetol. Rev.*, 26(1): 12-13.
- RAMÍREZ-PINILLA, M.P. (1995): Reproductive and Fat Body Cycles of the Oviparous Lizard *Liolaemus bitaeniatus* (Sauria: Tropiduridae). *J. Herpetol.*, 29(2): 256-260.
- READING, C.J. & DAVIES, J.L. (1996): Predation by Grass snakes (*Natrix natrix*) at a site in southern England. *J. Zool.*, 239(1): 73-82.
- ROLLINAT, R. (1934): *La vie des reptiles de la France centrale*. Delagrave, Paris. 240 pp.
- SAINT GIRONS, H. (1956): Les Serpents du Maroc. *Arch. Inst. Sci. Chérifien Rabat*, 8: 1-29.
- SAINT GIRONS, H. (1982): Reproductive cycles of male snakes and their relationships with climate and female reproductive cycle. *Herpetol.*, 38: 5-16.
- SANTOS, X. & LLORENTE, G. (1998): Sexual and size-related differences in the diet of the viperine snake *Natrix maura*, from Ebro Delta (Spain). *Herpetol. J.*, 8(3): 161-165.
- SANTOS, X., LLORENTE, G., MONTORI, A. & CARRETERO, M.A. (1997): *Natrix maura*

- (Linnaeus, 1758), pp. 279-281, *in*: Pleguezuelos, J.M. & Martínez-Rica, J.P. (eds.), *Distribución y biogeografía de los anfibios y reptiles en España y Portugal*. Monogr. Herpetol., 3. Univ. Granada-AHE, Granada.
- SCHÄTTI, B. (1982): Bemerkungen zur ökologie, verbreitung und intraspezifischen variation der vipernatter, *Natrix maura* (Linne, 1758) (Reptilia, Serpentes). *Rev. Suis. Zool.*, 89: 521-542.
- SCHLEICH, H.H., KÄSTLE, W. & KABISCH, K. (1996): *Amphibians and Reptiles of North Africa*. Koelltz Scientific Books. 630 pp.
- SEIGEL, R.A. & FITCH, H.S. (1984): Ecological patterns of relative clutch mass in snakes. *Oecol. (Berlin)*, 61:293-301.
- SEIGEL, R.A. & FORD, N.B. (1987): Reproductive Ecology, pp. 210-252, *in*: Seigel, R.A., Collins, J.T. & Novak, S.S. ( eds.), *Snakes, Ecology and Evolutionary Biology*. MacMillan, New York.
- SHINE, R. (1978): Sexual size dimorphism and male combat in snakes. *Oecol. (Berlin)*, 33: 269-278.
- SHINE, R. (1979): Activity patterns in Australian elapid snakes (Squamata: Serpentes: Elapidae). *Herpetol.*, 35: 1-11.
- SHINE, R. (1987): Ecological ramifications of Prey Size: Food habits and Reproductive Biology of Australian Copperhead Snakes (*Austrelaps*, Elapidae). *J. Herpetol.*, 21(1): 21-28.
- THORPE, R.S. (1989): Geographic variation: multivariate analysis of six character systems in snakes in relation to character number. *Copeia*, 1989: 63-70.
- VALVERDE, J.A. (1967): *Estructura de una comunidad de vertebrados terrestres*. Monografías de Ciencia Moderna (CSIC), Madrid. 217pp.
- WHITTIER, J.M. & LIMPUS, D. (1996): Reproductive patterns of a biologically invasive species: the brown tree snake (*Boiga irregularis*) in eastern Australia. *J. Zool., Lond.*, 238: 591-597.

Recibido: 26/03/99

Aceptado: 08/10/99