

Culebra de escalera – *Zamenis scalaris* (Schinz, 1822)

Juan M. Pleguezuelos

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

Versión 11-07-2017

Versiones anteriores: 13-02-2006; 19-12-2006; 27-06-2008; 16-11-2009; 29-09-2015



(c) A. Salvador

Filogenia y taxonomía

Esta especie ha tenido una historia filogenética errática (Figueroa et al., 2016). En relación a su posición dentro del anterior y amplio género *Elaphe* s.l., Minton (1976), basándose en la particular folidosis de la región preorbitaria en esta especie, sugirió una posición basal. Lawson y Dessauer (1981) sugirieron lo mismo por su fuerte diferenciación en las proteínas plasmáticas. Helfenberger (2001), basándose en la topografía de los órganos viscerales, osteología y variación enzimática, también encontró que ésta especie estaba alejada del resto. Más recientemente, diferentes aproximaciones a la filogenia de las serpientes rateras europeas a partir de la secuenciación de ADN mitocondrial, sitúan a *scalaris* como el taxón más basal, diferenciado del resto de las especies de *Elaphe* (Lenk et al., 2001; Utiger et al., 2002). Pero estos y más recientes estudios sobre el género *Elaphe* Fitzinger, 1833 *sensu lato*, tanto morfológicos (Helfenberger, 2001), inmunológicos (Minton, 1976), de electroforesis (Lawson y Dessauer, 1981; Dowling et al., 1983; Helfenberger, 2001), o de análisis de ADN (Lenk et al., 2001; Utiger et al., 2002, 2005; Nagy et al., 2004), plantean su polifiletismo. Utiger et al. (2002) propone la división del amplio género *Elaphe* en tres géneros para la fauna europea, *Elaphe* Fitzinger, 1833 (p.e., *E. quatuorlineata*), *Rhinechis* Michahelles in Wagler, 1833 como género monotípico, con la combinación *Rhinechis scalaris* (Schinz, 1822), y *Zamenis* Wagler, 1830 (p.e., *Z. longissimus*).

Por último, las filogenias basadas en ADN mitocondrial y nuclear nos muestran a *Rhinechis* anidado dentro de *Zamenis* (Zaher et al., 2012), teniendo como especie hermana y con muy buen soporte a *Zamenis situla* (Linnaeus, 1758) (Pyron et al., 2011, 2013), otra serpiente ratera endémica de penínsulas normediterráneas, en este caso de la península Balcánica (ver también Burbrink y Lawson, 2007). La más reciente filogenia de ofidios (Figueroa et al., 2016) sitúa a *Rhinechis* dentro de un clado con especies del género *Zamenis*, y con un grupo hermano constituido por *Z. situla*, *Z. lineatus*, *Z. longissimus*, y *Ptyas korros*. No en vano, ya se conocían las similitudes morfológicas del taxon *scalaris* con *Zamenis* (Schulz 1996). Esta posición convierte a *Zamenis* en parafilético, por lo que aquí consideramos la combinación *Zamenis scalaris* (Schinz, 1822), como ha sido propuesto por primera vez por Wallach et al. (2014), posteriormente por Figueroa et al. (2016) y aceptado por el Reptile Database (<http://reptile-database.reptarium.cz>).

Elaphe algorensis, del Mioceno superior (6,5-5,5 Ma) del centro de Europa, ha sido considerada ancestro de *Z. scalaris* (Ivanov, 1997, citado por Lenk et al., 2001). Los restos fósiles de *Elaphe* (en sentido amplio), relativamente frecuentes en Europa (Szyndlar, 1991), junto con algunos eventos paleogeográficos bien datados y relacionados con la separación de taxones por vicarianza, han permitido calibrar la tasa evolutiva en este género en aproximadamente una substitución de nucleótidos del 2,4%/Ma (Lenk et al., 2001). Según esta calibración, la divergencia basal en *Elaphe* pudo haber ocurrido hacia el comienzo del Mioceno, no en Europa, sino en Asia (Lenk et al., 2001). Burbrink y Lawson (2007), basándose en cuatro genes mitocondriales y un gen nuclear (scnADN), estiman un periodo aún más largo para el proceso, pues establecen que esta especie pudo separarse de las otras del género *Zamenis* en el Oligoceno tardío, entre 28,5 y 23,8 Ma. Aunque se supone que el taxon *scalaris* está bien separado de las otras culebras rateras del Paleártico (Helfenberger, 2001) esto representa un muy largo periodo de historia evolutiva en aislamiento para una especie, por lo que es posible que las relaciones filogenéticas con las otras especies de *Zamenis* y la taxonomía para *Z. scalaris* no estén aún resueltas.

Además de la adopción aquí de la combinación *Zamenis scalaris*, debe proponerse a la Comisión Internacional de Nomenclatura Zoológica la validación y mantenimiento del taxon *scalaris*. El nombre de esta especie está basado en *Coluber scalaris*, Schinz, 1822, un homónimo primario de *Coluber scalaris* Gravenhorst, 1807, utilizado por este autor para describir un ejemplar que en realidad era una hembra de *Malpolon monspessulanus* (y así debe ser considerado en la sinonimia de la culebra bastarda). Por tanto, cuando Schinz utilizó *scalaris* ya era un nombre no disponible, que debió ser sustituido por el siguiente nombre disponible, *Rhinechis agassizii* Michahelles, 1833 (ver también Hallermann, 2006), y que actualmente, según las evidencias con los marcadores moleculares, sería *Zamenis agassizii* (Michahelles, 1833). Razzetti y Sindaco (2006) también proponen el uso del taxon *agassizi* para referirnos a esta especie, con la combinación *Rhinechis agassizi* (Michahelles in Wagler, 1833). La razón que se aduce para la validación y mantenimiento del término *scalaris*, es su

amplia utilización durante más de 50 años (Alonso-Zarazaga, 1998; Montori et al., 2005; Speybroeck y Crochet, 2007).

Descripción

Folidosis: en la cabeza la placa rostral es grande y prominente, aguda en su borde posterior, y se inserta profundamente entre las dos internasales. Hay una placa preocular (rango 1-2); dos postoculares (2-3); una loreal (1-2); dos nasales; ocho labiales superiores (7-9), normalmente la 4ª y 5ª en contacto con el ojo (rango solo 4ª, 5ª-6ª, 3ª-4ª); diez labiales inferiores (9-11); dos temporales anteriores (1-3); cuatro temporales posteriores (2-5). En el cuerpo escamas dorsales lisas, con borde posterior agudo y dos puntos negros apicales, dispuestas en 27 rangos en mitad del cuerpo (25-29); entre 198-218 ventrales; entre 53-68 subcaudales (Feriche, 1989; Pleguezuelos et al., 1990; Feriche et al., 1993; Gil y Pleguezuelos, 2001). En Torres (2013) se aportan datos sobre la folidosis de los ejemplares introducidos en las islas Baleares. Microfotografía de la muda Llorente y Montori (1981). Más información sobre la folidosis en Boscá (1877), Boulenger (1894), Maluquer (1918), Mertens (1925), Salgues (1937), Angel (1946), Escarré y Vericad (1981), González de la Vega (1988), Cheylan y Guillaume (1993), Pleguezuelos (1998) y Pleguezuelos et al. (2010).

A partir de la longitud de las escamas dorsales (LED) más grandes (a la altura del primer tercio del cuerpo), se puede inferir la longitud corporal según la relación $LHC = 159,4 \cdot LED + 3,2$ ($r = 0,97$, $p < 0,0001$; Gil y Pleguezuelos, 2001).

Coloración: Existe una fuerte variación ontogénica en el diseño y coloración de fondo de los individuos, algo común a muchas especies de culebras rateras (Stevens, 1995), y que probablemente está relacionada con diferentes estrategias frente al peligro (quedarse quieto *versus* huida), a lo largo del desarrollo ontogénico de los individuos (Pleguezuelos et al., 2007, 2010). Pleguezuelos et al. (1990) establecen cuatro patrones ontogénicos de diseño y coloración para esta especie:

a) En los ejemplares neonatos la coloración de fondo es gris, aunque pueden aparecer tonalidades rosadas o amarillentas. Dorsalmente aparecen barras oscuras, transversales, ensanchadas por los extremos (con forma de H), que no llegan a establecer contacto con las contiguas. Existen abundantes manchas laterales, subcuadrangulares, que ocupan una extensión variable, desde media escama a seis escamas, y muestran la misma tonalidad que las manchas dorsales. En la cabeza aparecen líneas oscuras muy contrastadas, especialmente las que salen desde el ojo hacia abajo y hacia atrás (disruptivas). Ventralmente coloración de fondo gris o blanquecina, con numerosas manchas gris oscuro en el borde lateral de las escamas ventrales, que forman a modo de dos líneas ventrolaterales.

b) Cuando alcanzan una LHC aproximada de 400 mm, las manchas dorsales aparecen unidas por líneas dorsolaterales finas, de modo que el grosor de las líneas transversales es mayor que el de las longitudinales. El conjunto tiene la apariencia de una escalera, y es este diseño el que le da nombre a la especie. Se conservan las manchas laterales, aunque más pequeñas. En la cabeza se mantienen las líneas alrededor del ojo, aunque disminuidas en su tamaño. Lo mismo sucede a las líneas oscuras que había entre las placas labiales superiores e inferiores, incluso algunas se pierden. El color de fondo tiende hacia el marrón grisáceo.

c) Cuando alcanzan una LHC aproximada de 600 mm las dos líneas dorsolaterales son continuas y perfectamente definidas, de modo que su intensidad domina sobre la intensidad de las líneas transversales. Quedan restos de las manchas laterales, aunque normalmente ya todas ocupan una superficie inferior a la de una escama. En la cabeza solo se mantienen claramente la brida postocular y la brida subocular, y menos nítidamente alguna línea oscura entre placas labiales superiores o labiales inferiores. La coloración de fondo oscila entre el marrón grisáceo y marrón amarillento.

d) Cuando alcanzan una LHC aproximada de 800 mm en el dorso solo aparecen las dos líneas oscuras longitudinales, habiendo desaparecido las manchas transversales, así como las manchas del lateral del cuerpo. En la cabeza a veces se mantiene la brida postocular o alguna pequeña mancha en la zona de contacto de dos escamas supralabiales, aunque es frecuente que no se aprecie ningún tipo de manchas. La coloración de fondo es marrón amarillenta, más marrón cuanto más vieja sea la epidermis (más plazo desde la última muda) y más grisácea

cuanto más reciente sea la epidermis (ejemplares recién mudados). La coloración ventral es marfil, sin manchas, o con tenues manchas reticuladas grises en los laterales de las escamas ventrales.

Estos modelos de diseño están definidos para el tercio anterior del cuerpo de los ejemplares, pues es frecuente que se aprecie un diseño "más juvenil" en los dos tercios posteriores (Pleguezuelos et al., 1990). A veces se observan diseños juveniles en ejemplares de cierto tamaño (Maluquer, 1917a), especialmente en hembras (Butler, 2004, Pleguezuelos et al., 1990), quizás relacionado con una estrategia frente a los depredadores diferente (Pleguezuelos et al., 2010). Lesparre (2001) cita un caso de albinismo parcial en un ejemplar juvenil en Elvás (Portugal), Manjón (2011) un ejemplar recién nacido albino en la provincia de Zaragoza, y a veces aparecen ejemplares con total falta de pigmentos en alguna parte del cuerpo (D. Cañizares, com. per.).

Ojo con pupila redonda e iris marrón oscuro.

Dimorfismo sexual

Cuando se consideran los ejemplares maduros sexualmente, hay un aparente dimorfismo sexual en LHC a favor de las hembras; el tamaño medio (\pm d.t.) de las hembras en el SE ibérico es de $819,8 \pm 146,0$ mm y de los machos $771,6 \pm 166,7$ mm. Sin embargo, este dimorfismo puede estar condicionado por la distinta talla a la que cada sexo adquiere la madurez sexual (ver apartado de reproducción). Por ello, cuando se compara el decil superior de cada sexo en una amplia muestra, desaparece el dimorfismo en LHC. No hay dimorfismo sexual en talla en los ejemplares de las islas Hyeres, sur de Francia (Ballouard et al., 2016). En ninguna de las comparaciones aparece dimorfismo en masa corporal (Pleguezuelos y Feriche, 2006; ver no obstante Angel, 1946; Naulleau, 1984; Bruno y Mauguéri, 1990; Galán, y Fernández-Arias, 1993).

Los machos presentan una cabeza relativamente más ancha, un píleo relativamente más largo y una cola más larga y gruesa que las hembras: la cola representa el 16,6% de la longitud total en machos frente al 14,5% en hembras (Feriche, 1989; Feriche et al., 1993). En relación a la foliosis, las hembras poseen un mayor número de escamas ventrales (media 211,4, rango 202-218, frente a una media de 205,3, rango 198-210 en machos), y un menor número de escamas subcaudales (media de 56,3, rango 54-62, frente a una media de 63,3, rango 58-68 en machos) (Pleguezuelos et al., 1990; Feriche et al., 1993). En relación a la coloración, en ejemplares sexualmente maduros, las hembras muestran un diseño dorsal subadulto con más frecuencia que los machos, y exhiben con menos frecuencia el modelo de diseño dorsal adulto (bilineado) (Pleguezuelos et al., 1990; Butler, 2004).

Tamaño

Longitud hocico-cloaca (LHC) media 720 mm (rango 233-1385 mm) y masa corporal media 240 g (rango 11,2- 1.720,2 g) en el sureste de la Península Ibérica (Pleguezuelos y Feriche 2006; más información en Maluquer, 1915). Pedrajas et al. (2011) citan un ejemplar de la provincia de Jaén con 1.410 mm LHC y 1.650 mm de longitud total (LT)². En las islas Hyeres, sur de Francia, los ejemplares parecen afectados del síndrome de insularidad, y la talla media es relativamente elevada, con una hembra de 139 cm LHC y 155 cm LT (Ballouard et al., 2016). Datos sobre la morfometría de los ejemplares introducidos en Ibiza se recogen en Torres (2013) y Montes et al. (2015).

La relación entre longitud y biomasa (BM) es $\log BM = 2,832 \cdot \log LHC - 13,57$ ($r = 0,98$, $p < 0,0001$; Gil y Pleguezuelos, 2001). La cola es relativamente corta (15,5 % de la longitud total; a partir de Feriche et al., 1993) y frecuentemente aparece incompleta (19,9% de los ejemplares ibéricos, $n = 366$; Pleguezuelos et al., 2007; Pleguezuelos et al., 2010). Cabeza relativamente pequeña, con el hocico agudo, que sobrepasa netamente el extremo anterior de la mandíbula. El hocico es aproximadamente el doble de largo que el diámetro del ojo. La cabeza se continúa, casi sin solución de continuidad, hacia un cuerpo de apariencia algo grueso, especialmente en los ejemplares de mayor talla.

Hemipenes

Hemipene con pedúnculo corto, estrecho y liso; cuerpo con parte proximal provista de espinas poco abundantes, dispuestas en una decena de hileras; cara externa con espolón algo desarrollado; parte distal con espinas de tamaño mediano dispuesta en cuatro o cinco hileras. Ápex ensanchado y cubierto de papilas con forma de celdillas poligonales, aunque con parte lisa en el centro. Surco espermático bien definido, poco profundo, flanqueado por pequeñas espinas; se dirige hacia la parte externa del hemipene y acaba en la parte lisa del ápex (Domergue, 1962; Cheylan y Guillaume, 1993). En machos el testículo derecho es siempre anterior al izquierdo, no solapan espacialmente en la cavidad abdominal, el izquierdo no solapa con el riñón derecho, que a su vez es anterior al riñón izquierdo; el testículo izquierdo es menor que el derecho en el 83% de los casos ($n = 92$), de media el 82% de su longitud, y el 72% de su volumen; en hembras el ovario derecho es siempre anterior al izquierdo (Feriche, 1998). López-Camps y Bargalló (1977) describen la ultraestructura de los espermatozoides, aportando fotografías y dibujos.

Esqueleto

El maxilar posee un proceso prefrontal más estrecho que el proceso del ectopterigoides y una muesca posterodorsal abierta posteriormente. El palatino tiene un proceso vomeriano más largo que ancho, y aparece provisto de un proceso coanal bien desarrollado. Las vértebras troncales tienen morfología cuadrada y son robustas, lo que diferencia a esta especie de otras del género *Elaphe* (en sentido amplio) donde previamente se encuadraba. A partir de la longitud de las mayores vértebras troncales (LV; a la altura del primer tercio del cuerpo) se puede inferir el tamaño corporal según la relación $LHC = 185,8 \cdot VL - 35,5$ ($r = 0,98$, $p < 0,0001$; Gil y Pleguezuelos, 2001). Las vértebras de esta especie se diferencian de las de otros colúbridos terrestres ibéricos por presentar la relación anchura del cuello del cóndilo/anchura del centrum $> 0,47$, la longitud del centrum/anchura del centrum $< 1,3$, y la anchura entre los bordes externos de las superficies articulares de las precigapósis/anchura del centrum $< 1,85$ (Blain, 2005). Hay en promedio $15,1 \pm 0,7$ dientes en el maxilar (rango 14-16; $n = 25$), 7-9 en el palatino, 6-8 en el pterigoides, y 15-17 en el dentario. Los dientes más retrasados del maxilar son los de mayor tamaño (Underwood, 1967; Sanz y Sanchíz, 1980; Bailón, 1991; Schulz, 1996; Blain et al., 2007; Pleguezuelos et al., 2007). En estas obras se puede encontrar además información sobre los huesos articular, frontal, parietal, supraoccipital, proótico, ectopterigoides, parabasifenoides, basioccipital, y cuadrado. Las vértebras están fotografiadas en Martínez-Solano y Sanchíz (2005) y en Benítez de Lugo et al. (2015). Osteometría vertebral en Morales (1984-1985) y en Laplana y Blain (2008); detallada comparativa con otros colúbridos de la morfología vertebral, así como dibujos, en Blain et al. (2007), Laplana y Blain (2008) y Blain (2005, 2009); ver también Barroso y Bailón (2006).

Se conocen casos con bifurcación axial (Wallach, 2007). En la provincia de Alicante recientemente fue encontrado un juvenil (30 cm longitud total) con somatodicotomía (bifurcación axial en alguna parte del cuerpo), concretamente con prodictomía (cabeza y parte anterior del cuerpo duplicadas). El ejemplar solo sobrevivió a su primer letargo invernal (Font et al., 2002).

Muestra una cresta horizontal baja como estructura pre-glotis (Saiff, 1975); esta estructura interviene en el sonido que los ofidios producen (bufidos) cuando están irritados.

Aspectos citogenéticos y bioquímicos

El número cromosómico es $2n = 36$, con 16 macrosomas y 20 microsomas (Cano et al., 1986). Número de eritrocitos entre $1,18-1,30 \times 10^6/\text{mm}^3$; su diámetro mayor varía entre 16,2-18,8 μm , el diámetro menor es de 8,7 μm , superficie de 115,8 μm^2 , y el volumen medio de 230 μm^3 . Núcleo de los eritrocitos con un diámetro mayor de 6,8 μm , menor de 4,2 μm , y superficie de 22,4 μm^2 . La relación entre la superficie del núcleo y la de la célula es de 0,192, el valor más elevado entre los conocidos para los colúbridos. El contenido celular medio de ADN es de 3,5 pg ($n = 20$). Glóbulos blancos en número de 5700/ mm^3 , reconociéndose granulocitos eosinófilos (15,7 μm de tamaño, 11,5% del conjunto), granulocitos basófilos (10,1 μm , 8,5%), granulocitos neutrófilos (12-14 μm , 34%), linfocitos (44%), monocitos (1,5%), y diversas células

plasmáticas y trombocitos (0,5%). Otros parámetros sanguíneos son hematocrito del 34%, concentración de hemoglobina del 8%, hemoglobina corpuscular 29,7%, y concentración de glucosa 44,5 mg/100 cm³ (Salgues, 1937; Saint Girons y Duguy, 1963; Saint Girons y Saint Girons, 1969; Duguy, 1970; Saint Girons, 1970; de Smet, 1981; Cheylan y Guillaume, 1993). Concentración de zinc en su plasma muy elevada, de 34,5 µg/ml (Lance et al. 1995). Más información sobre valores sanguíneos en Palacios et al. (1972). La histoquímica de la vesícula biliar y los pulmones en Madrid et al. (1989) y Castelles et al. (1990). Datos sobre la histología de su glándula suprarrenal en Gabe y Martoja (1961).

Utilizando marcadores mitocondriales y nucleares, se confirma la baja diversidad genética en la especie ya citada por Nulchis et al., (2008), lo que fuertemente sugiere que tuvo un expansión reciente en rango y en tamaño de población, así como un severo evento de cuello de botella (Machado, 2012). En la web www.ncbi.nlm.nih.gov/entrez aparecen secuencias para esta especie de los genes 12S rRNA, COI, cit b, c-mos, ND1, ND2, y ND4.

Variación geográfica

Se considera especie monotípica (Maluquer, 1917b; Pleguezuelos et al., 1990). En la comarca del valle de Lemos, provincia de Lugo, se ha citado una fuerte pigmentación en las placas ventrales (Meijide, 1981). En islas próximas a la costa mediterránea, en Francia, se aprecia un porcentaje elevado de ejemplares de gran tamaño, registrándose una hembra de 1.570 mm de longitud total y 1.934 g de masa corporal (Salgues, 1937; Cheylan, 1983). Probablemente solo sea consecuencia de una baja tasa de depredación y mortalidad sobre los ejemplares de estas islas (Cheylan y Guillaume, 1993).

Un estudio de variación genética de ADN mitocondrial ha mostrado ausencia de variación geográfica (Nulchis et al., 2008)¹.

Como resultado de la retracción durante las glaciaciones, la mayor diversidad haplotípica se encuentra en el sur peninsular (L. Machado, com. per., en Carretero y Silva-Rocha, 2015).

Otras contribuciones: 1. Alfredo Salvador. 16-11-2009; 2. Alfredo Salvador. 29-09-2015

Hábitat

Ocupa matorrales mediterráneos de cierta cobertura, bosques aclarados, o el borde entre ambos medios, dentro de los pisos bioclimáticos termo-, meso- y supramediterráneo. En general prefiere medios húmedos y umbríos en el sur, y áridos, orientados al mediodía y despejados, en el norte (Bas, 1984; Bea, 1986; Pleguezuelos y Honrubia, 2002). En el sur ocupa todo tipo de matorrales, encinares, alcornocales y pinares, como medios naturales (Valverde, 1960, 1967; Ruiz, 1986), y medios modificados por el hombre, pero con restos de vegetación natural (Busack y Jaksic, 1982). En medios modificados por el hombre es frecuente en el olivar, dehesas de encinas, y en los campos cerealistas, aunque en estos últimos siempre está ligada a la vegetación de galería de río o setos bien conservados, donde busca refugio (Pleguezuelos, 1989, 1997; Valera et al., 2011). En general, nunca suele alejarse del arbolado (Guillaume, 1976), y a menudo utiliza las galerías de micromamíferos como refugio (S. Honrubia, com. per.). Quizás por ello escasea o falta en ambientes áridos continentales, con vegetación rala (Pleguezuelos y Moreno, 1990), aunque se ha llegado a encontrar en ambientes áridos costeros, como tomillares y tarajes del cabo de Gata (Almería).

En Portugal se adapta muy bien al paisaje en mosaico en zonas de cultivos tradicionales, donde abundan los lugares para esconderse (Malkmus, 1997, 2004; Pleguezuelos y Brito, 2008). Hacia el norte, en Galicia, habita laderas rocosas con matorral disperso de aulagas, brezos y zarzas, y en la costa vegetación psammófila y saladares (Galán y Fernández-Arias, 1993). En el País Vasco solo aparece en zonas de viñedos y los escasos carrascales que se conservan (Bea, 1986). En el noreste ocupa principalmente las zonas más áridas, en todo tipo de formaciones naturales y cultivos (Sanuy, 2007), especialmente en medios con poca cobertura arbórea o arbustiva (Llorente et al., 1995). En la isla de Menorca ocupa todos los ambientes, especialmente garrigas, pastos y bordes de bosques (Martínez-Rica, 1967; Mayol, 1985). En la isla de Ons (Pontevedra), de un total de 14 observaciones, 5 se realizaron en roquedos con matorral, 4 en construcciones, 2 en matorral abierto con herbazal, 2 en

herbazales nitrófilo-ruderales, 2 en matorral abierto con herbazal, y una en matorral denso (Galán Regalado, 2003). Esporádicamente entra en las construcciones humanas y núcleos habitados rurales e incluso urbanos (Maluquer-Margalef, 1983; García-París y Marín, 1987; Malkmus, 2004), aunque en mucho menor medida que la culebra de herradura. En el norte de Portugal, en la transición entre las regiones Mediterránea y Eurosiberiana, su presencia a microescala está condicionada por las siguientes variables ambientales: zonas de baja altitud, con numerosos cuerpos de agua, escasa cobertura de matorral, y elevada diversidad de árboles (Soares y Brito, 2007). En el sur de Francia ocupa los refugios artificiales más soleados y en zonas con el pastizal más elevado y continuo (Jay et al., 2013). Se ha encontrado en el interior de la sima de San Pedro de los Griegos, en Teruel (Serra-Cobo et al., 1993) y en el interior de una sima cálida (temperatura de 31° C) en la zona oscura, en Alhama de Murcia, Murcia (Strinati, 1953).

Se ha examinado la respuesta al fuego en una comunidad de reptiles mediterráneos del NE Ibérico mediante la comparación de sitios no quemados, quemados recientemente (2003) y quemados con anterioridad (1985-1986); el número medio de citas de *Z. scalaris* en sitios no quemados no difirió con el de sitios quemados recientemente (Santos y Poquet, 2010)².

En la península Ibérica existe una correlación entre su abundancia relativa y la abundancia relativa de *M. monspessulanus* (cuadrícula UTM 10 x 10 km como unidad; Moreno, 2010). Aunque coincide significativamente con la culebra bastarda en el uso del macrohábitat, la culebra de escalera siempre prefiere ambientes con mayor cobertura y altura de vegetación. En el sureste ibérico, en un análisis del hábitat usado por las especies de ofidios presentes, esta fue la que ocupaba el mayor número de hábitats definidos en el estudio, y la segunda en diversidad ecológica en la utilización de hábitats, después de la culebra bastarda (Tabla IV en Segura et al., 2007); el número de citas en hábitats alterados o naturales era proporcional a la importancia de estos dos tipos de hábitats, lo que indica que también está presente en medios modificados por el hombre (Tabla III en Segura et al., 2007); todo ello indica su carácter generalista en relación la hábitat. Sin embargo, en el límite norte de su distribución, en el Alto Languedoc (S Francia), ocupa un moderado rango de hábitats en relación al resto de las especies de reptiles que forman la comunidad (Livet, 1982).

Abundancia

Es un ofidio relativamente frecuente en hábitats mediterráneos adecuados; en el sureste ibérico fue la segunda especie más abundante en muestreos específicos para ofidios (Segura et al., 2007). En la provincia de Cádiz su abundancia está correlacionada positivamente con la precipitación, tanto anual como mensual (Busack y Jaksic, 1982), y fue el ofidio más frecuentemente encontrado en la base naval de Rota (Petersen, 2010). En Portugal, las dehesas con poca o ninguna carga ganadera y presencia de matorral en mosaico, favorecen su presencia (Godinho et al., 2011).

Estatus de conservación

Categoría global IUCN (2008): Preocupación Menor LC (Pleguezuelos et al., 2009¹).

Categoría España IUCN (2002): Preocupación Menor LC (Pleguezuelos et al., 2002).

Incluida en la categoría de amenaza Preocupación Menor en Andalucía (Franco y Rodríguez de los Santos, 2001).

No incluida en el Catálogo Español de Especies Amenazadas, incluida en el Listado de Especies Silvestres en Régimen de Protección Especial, aunque se propone la exclusión de las poblaciones de Baleares de ese listado (Ayllón et al., 2015). La Asociación Herpetológica Española propone como medidas de gestión la no acción para las poblaciones de la isla de Menorca, pero la erradicación para las poblaciones de las islas de Mallorca, Ibiza y Formentera (Pleguezuelos et al., 2015).

A diversas escalas geográficas dentro de la península Ibérica, cuando se ordenaron los ofidios en relación a los valores que tomaban para variables ecológicas y no ecológicas ilustrativas sobre su grado de amenaza, la culebra de escalera tomó valores medios dentro de la comunidad (Tabla 2 en Santos et al., 2007), aunque en la franja costera mediterránea de la

península Ibérica el número de citas recientes para esta especie ha sido menor al esperado, lo que sugiere precario estado de conservación actual (Tabla 1 en Santos et al., 2007). En Andalucía, en los últimos 20 años, la importancia relativa de la culebra de escalera en la comunidad de ofidios parece haber disminuido a costa de un incremento de otra especie mediterránea, la culebra bastarda (Segura, 2004).

Las poblaciones insulares de Ons y Menorca se consideran con la categoría Datos Insuficientes (Galán, 1999; Mejía y Amengual, 2000). Se ha propuesto pasar la población de Ons a Vulnerable (VU B1 + 2bcd) (Galán, 2003). La población insular de Ons parece haber sufrido regresión entre 1980-1990, probablemente por la acción humana directa sobre ella (Galán, 1999). Entre 1983 y 1988 las frecuencias de observación fueron de 0,083 – 0,104 individuos/ hora de muestreo, mientras que en 2001-2002 fueron de 0,045 – 0,062 (Galán, 2003). En Montes et al. (2015) se expone el resultado de los primeros intentos de erradicación en la isla de Ibiza. En la isla de Formentera, donde llega a ser muy abundante en su extremo oriental, la utilización de trampas para su captura y erradicación parece que está aportando buenos resultados (E. Montes, com. per.).

La proporción de la población mundial de la especie en territorio español es del orden del 75%, por lo que España tiene máxima responsabilidad internacional en la conservación de la culebra de escalera (Pleguezuelos et al., 2002, 2009). Está presente en 264 espacios protegidos en Europa, y la proporción de su distribución que solapa con la espacios protegidos a escala nacional es del 12,6%, mientras del 26,1% dentro de espacios de la Red Natura 2000; utilizando modelos nulos, se considera que en los primeros espacios la especie está infra-representada, y en los segundos espacios sobre-representada (Sánchez-Fernández y Abellán, 2015).



Figura 1. Trampa de captura de ofidios utilizada en las islas Pitiusas. (C) Cofib. Consorci de Recuperació de la Fauna, Illes Balears. Govern Illes Balears.

La población introducida en la isla de Formentera ha tenido un rápido crecimiento, pero la campaña de erradicación realizada por el Gobierno Balear durante 2016 está teniendo éxito, con una tasa media de captura por trampa (Figura 1; cebada con ratón vivo) y por día de 0,043 (n = 72 trampas), de las más elevadas encontradas en la bibliografía en campañas equivalentes (una culebra por trampa cada 23 días, aproximadamente; Parpal et al., 2017; E. Montes, com. Per.).

Amenazas

En Galicia, la labor de deforestación que ha realizado el hombre en los últimos 4.000 años se supone que le ha favorecido (Bas, 1984). Pero en Portugal se considera en regresión (Malkmus, 2004), y en toda su distribución se ve afectada por la desaparición o simplificación de los sotos ribereños, y los setos y muros entre campos de cultivo en los paisajes agrícolas tradicionales (Bea, 1985; Galán, 1999; Pleguezuelos y Honrubia, 2002; Pleguezuelos et al., 2009). En la base aérea de Getafe, la aplicación de herbicidas desde el año 2000 ha sido paralela con la completa desaparición de esta especie del entorno, así como la de otros vertebrados (Cano, 2009). En la Serra da Estrela, Portugal, aparece en zonas sometidas a uno

o varios fuegos en los últimos 10-20 años (Ferreira, 2015), pero el sur de Francia solo apareció en zonas no quemadas y estuvo ausente de zonas sujetas a uno o varios incendios forestales en el plazo de los últimos 50 años (Santos y Cheylan, 2013).

Probablemente la mayor amenaza para esta especie proviene del tráfico rodado (Loureiro, 2014; Tabla 1). En Portugal por ejemplo, más del 30% de los registros recientes de esta especie corresponden a ejemplares encontrados atropellados en las carreteras (Malkmus, 2004) y en el centro (Moreira, 2015) y sur de este país es el ofidio y reptil más veces encontrado atropellado (Ascensao y Mira, 2005; 49% del total de ofidios [Loureiro, 2014]). *Zamenis scalaris* representa el 25,1% de los reptiles atropellados en Cataluña de 1987 a 1992 (Llorente et al., 1995²). En este sentido, es uno de los reptiles más atropellados en esta región, incluso en las carreteras que atraviesan los espacios protegidos (Garriga et al., 2012). En el Valle del Páular, norte de la provincia de Madrid, representa el 2,7% de los reptiles atropellados en carreteras (Espinosa et al., 2012). En el entorno de Doñana es, junto con *Malpolon monspessulanus*, el ofidio más atropellado (D'Amico et al., 2015). En la isla de Menorca, sin embargo, apenas aparece atropellada (GOB, 2001).

La especie es fundamentalmente nocturna (Cheylan, 1986), y aprovecha el calor retenido por el asfalto en sus desplazamientos en estas horas de déficit térmico ambiental; es por ello frecuentemente atropellada por los automóviles (González-Prieto et al., 1993; Pleguezuelos, 1997). Montori et al. (2003) sugieren para Cataluña que los ejemplares inmaduros son más atropellados que los adultos, basándose en que el pico de atropellos coincide con el periodo de dispersión de los juveniles; pero en general, el impacto de los atropellos en los juveniles está infraestimado (Colino y Lizana, 2012). Los puntos negros suelen corresponder a las zonas en que las carreteras cruzan formaciones riparias o atraviesan paisajes agrícolas en mosaico; podrían ser fácilmente corregidos con la instalación de vallas direccionadoras (Pleguezuelos y Honrubia, 2002; D'Amico et al., 2015). En el sur de Portugal la presencia de ambiente tipo dehesa cerrada fue una variable relacionada con la aparición de ejemplares atropellados, y lo contrario ocurrió con los ambientes de dehesa abierta (Loureiro, 2014). En el entorno de Doñana se observó que las temperaturas más elevadas estaban relacionadas con el incremento de sus atropellos (D'Amico et al., 2015).

Tabla 1. Mortalidad por atropello de *Zamenis scalaris* en carreteras de España y Portugal²

Área	Periodo	Nº <i>Z. scalaris</i>	Nº total reptiles	Referencia
Portalegre (Portugal)	1996, 2005	4	125	Carvalho y Mira (2011)
España		249	1796	López Redondo y López Redondo (1992)
España	1990-1992	393	2714	PMVC (2003)
Cataluña	2002	22	245	Montori et al. (2007)
Barcelona		16	80	Babiloni (1992)
Salamanca		12	55	Lizana (1992)
Sureste Madrid		5	56	Traverso (1992)
Madrid		120	302	López Redondo (1992)
Castellón	1990	7	35	Palomo (1992)
Castellón	1991	27	118	Palomo (1992)
Valencia		2	44	Caletrío (1992)
Albacete		11	34	Reolid y Zamora (1992)
Badajoz		60	278	Gragera et al. (1992)
Granada		12	38	Sánchez Clemot (1992)
Sevilla		3	20	Marcos Portillo (1992)
Córdoba		16	54	Rodríguez Rojas (1992)
Huelva		15	270	López Fernández (1992)
Cádiz		3	61	Galán (1992)

Sobre mortalidad por atropello en líneas de ferrocarril, SCV (1996) registraron 6 casos entre un total de 16 reptiles².

Numerosos ejemplares mueren por caída en infraestructuras de las cuales no pueden salir, como canales, pozos y aljibes (García, 2013; León et al., 2015). En el sur de Portugal es la segunda especie de reptil que más veces fue encontrada atrapada o muerta en canales de riego (Godinho y Onofre, 2013).

La reciente proliferación de *Herpestes ichneumon* en el sudoeste ibérico va paralela a una cada vez menor frecuencia de observaciones de esta especie en la naturaleza (S. Honrubia, com. per.).

Es el vertebrado ibérico más versátil en etno-veterinaria tradicional, pues se ha localizado su uso en al menos 16 tratamientos; bien todo el animal, su ecdisis o su carne, ha sido utilizada para tratar neumonía, sarna, fiebre, diarrea, enfriamientos, problemas digestivos, indigestión, retención de placenta, distocia, muerte temprana del feto, inflamaciones internas en el periodo postparto, quemaduras, fiebre aftosa, enfermedades de la boca y de las pezuñas, enterotoxemia, viruela, y purificación de la sangre, en cerdos, ovejas, vacas, y ganado equino (ver González et al., 2016 y referencias incluidas). En el sur ibérico su grasa es empleada por curanderos para tratar leucodermias en humanos y por los pastores para tratar heridas en el ganado. En la provincia de Granada se hace una tisana con el conjunto del animal y se usa como anticatarral (Benítez, 2011). En Portugal su grasa también es utilizada para la cura de heridas (Ceriaco, 2013). En las tierras de Urgell, Lérida, antiguamente su lengua, arrancada a un animal vivo y colgada a un bebé en forma de escapulario, garantizaba el nacimiento de los dientes; su grasa era empleada para tratar golpes, heridas y la extracción de espinas clavadas profundamente; una mezcla de sus tejidos, ruda (*Ruta chalepensis*) y una planta umbelífera, hervido en un libro de aceite y aplicado sobre articulaciones o edemas, ayudaba a eliminar el exceso de líquido corporal, los dolores y las inflamaciones (Agelet, 1990). En Olzinelles (Cataluña), su lengua colgada en el cuello de los bebés se creía que aliviaba el dolor cuando la emergencia de los dientes (Otero et al., 2013).

Ver Influencia del laboreo sobre las poblaciones de esta especie en el sudoeste ibérico en Belmonte (1993).

Otras contribuciones: 1. Alfredo Salvador. 16-11-2009; 2. Alfredo Salvador. 29-09-2015

Distribución geográfica

De típica distribución ibero-occitana, ocupa la mayor parte de la Península Ibérica, el sudeste francés, y penetra un poco en el noroeste de Italia (Calmonte y Ferri, 1987; Cheylan y Guillaume, 1993; Pleguezuelos y Honrubia, 2002; Malkmus, 2005). El límite noroeste de su distribución ibérica comienza en los Montes del Pindo y Ría de Corcubión (A Coruña), con distribución costera hacia el sur, penetrando levemente hacia el interior a través del valle del Río Ulla, y más ampliamente a través de los ríos Miño, Sil y Támega. En el interior de Galicia se ha registrado en Vilachá de Mera (PH26), en la provincia de Lugo, lo que hace suponer que su presencia en el sur de esta provincia podría ser más amplia de lo que hasta ahora se conoce. En esta provincia también está la única localidad en vertiente cantábrica, en Negueira de Muñiz (PH77). Hacia el este está ausente de todos los sistemas montañosos cantábricos y de la mayor parte de las provincias de León, Palencia y Burgos, donde solo penetra tímidamente hacia el norte a través de los valles de los ríos Esla, Órbigo, Pisuerga, Arlanza y Ebro (evita las áreas con 80-85 días de helada al año). En el País Vasco está presente en ambientes mediterráneos próximos al Río Ebro. Hacia el este sobrepasa claramente este río, y a través de los valles de sus tributarios cruza las sierras Prepirenaicas y llega a Los Pirineos, en una distribución que se ajusta muy bien a la de la coscoja (*Quercus coccifera*; Martínez-Rica, 1983). En el extremo nororiental ibérico alcanza el istmo peninsular, y a través de los Montes Albares, Sierra de la Balmeta y litoral gerundense, contacta con las poblaciones francesas (Polls, 1985). En el Rosellón sobrepasa Carcassonne, a través del valle del Ródano alcanza la confluencia con el Río Drôme, y hacia el este los Alpes Marítimos le limitan a una distribución exclusivamente costera (Cheylan y Guillaume, 1993). En Italia se han registrado ejemplares en las cercanías de Ventimiglia (Calmonte y Ferri, 1987). Al sur de esta línea su distribución es casi continua en la Península Ibérica, pues solo evita las altas cumbres de montañas y comarcas costeras portuguesas (Beira Litoral, Coimbra, Aveiro y Viana do Castelo), donde las temperaturas estivales son relativamente bajas (temperatura media de julio < 20° C) y la nubosidad frecuente (Pleguezuelos y Brito, 2008); otras lagunas en su mapa de

distribución corresponden a defectos en el muestreo más que a una ausencia real (Pleguezuelos y Honrubia, 2002). Está presente en las islas más grandes de Galicia (Ons y Arousa, prov. Pontevedra; Galán, 1999). En Cataluña es una de las especies más constantes en zonas de elevada biodiversidad (Ribeiro et al., 2009).

Bajo escenarios climáticos disponibles para el siglo XXI, los modelos proyectan expansión en el 44% de su distribución ibérica, contracción en el 44% y estabilidad en el 39%, particularmente una expansión en su distribución hacia el noroeste ibérico (Muthoni, 2010). En los modelos de distribución para esta especie elaborados por Muthoni (2010) la variable con más contribución al modelo fue la estacionalidad de las temperaturas, y la segunda la temperatura máxima durante el verano. Araújo et al. (2011¹) indican aumentos en la distribución potencial actual en España entre un 25-29% en 2041-2070, y el nivel de coincidencia entre la distribución observada y potencial se reduce hasta un rango entre un 81-82% en 2041-2070. Sin embargo, cuando los valores futuros de las variables ambientales se restringen al rango de valores que tienen esas variables ambientales utilizadas para el modelo actual (*clamping*) aparece mucha incertidumbre en algunas regiones ibéricas en las predicciones para la distribución futura de esta especie (Muthoni, 2010). Además, en una comparativa de su distribución en la península Ibérica entre los periodos 1940-1975 y 1991-2005, no se aprecia desplazamiento latitudinal de su límite norte, algo que sí ocurre para la mayoría de los reptiles mediterráneos de esta región (Moreno et al., 2012). En este sentido, en Portugal parece no ser vulnerable frente al cambio climático, lo cual ha sido establecido mediante diversas aproximaciones (Cruz et al., 2015). Por último, comentar que modelar la distribución en la península Ibérica de una especie ampliamente distribuida y con amplia valencia medioambiental como *Z. scalaris*, es en general complicado y difícil (Niamir, 2009).

Se encuentra en la Isla de Menorca; en esta fue introducida en época histórica (año 150; Vigne y Alcover, 1985) y quizás prehistórica (s. IV BCE; Mateo 2015; Mateo et al., 2011), donde actualmente está bien repartida (Esteban et al., 1994), y es más abundante en la zona sur (Martínez-Rica, 1967). Recientemente ha colonizado las islas de Mallorca, Ibiza y Formentera, a partir del transporte desde la península Ibérica de olivos centenarios con fines ornamentales (Álvarez et al., 2010; Oliver y Álvarez, 2010; Pinya y Carretero, 2011); la evidencia filogeográfica apunta a un origen en el sur peninsular (Silva-Rocha et al., 2015). En la isla de Mallorca se conoce su presencia desde el año 2004, y actualmente se distribuye en tres núcleos separados, occidental, central y oriental (Oliver y Álvarez, 2010; Álvarez et al., 2010), y se han observado hembras con folículos ováricos y juveniles de pequeño tamaño; en Torres (2013) se indican los ejemplares registrados en esta isla desde 2006. Aunque pudo ser la primera especie de ofidio observada en esta isla, posteriormente parece que está siendo desplazada por la más generalista *Hemorrhois hippocrepsis* (Mateo et al., 2011); la introducción en esta isla probablemente proceda de Valencia y Sevilla (Mateo, 2015). En Ibiza, está presente al menos desde el año 2003 (Ayllón et al., 2014), reproduciéndose al menos desde 2009, y en una extensión de 19 cuadrículas de 1 x 1 km² en 2010, en el sector nororiental (Montes et al., 2015), aunque aparentemente no se expande (Santos et al., 2015). En Formentera está presente al menos desde 2006 (Álvarez et al., 2010; Mateo et al., 2015), con núcleos densos en el sector sudoriental (Alvarez et al., 2010; E. Montes, com. per.), en una extensión de 321 ha (estimada a partir de los animales que son trapeados; Parpal et al., 2017). Según Mateo et al. (2011) su población se mantiene en la isla de Menorca, y se expande en las islas de Mallorca, Ibiza y Formentera. En la isla de Formentera hay una campaña de erradicación que aparentemente está dando buenos resultados (Parpal et al., 2017); en Ibiza también está afectada por una campaña de erradicación (Montes et al., 2015). Los modelos de distribución basados en variables climáticas indican que una gran parte del territorio balear ya es adecuado para la especie, y las proyecciones de estos modelos para escenarios futuros de cambio climático apuntan a un incremento de las zonas favorables en el archipiélago hasta 2080; en estos modelos, la variable bioclimática que más contribuye es la precipitación en el trimestre más cálido, y la segunda la estacionalidad de la temperatura (Silva-Rocha et al., 2015).

En su área de distribución ibero-balear la precipitación media anual varía entre los 170 mm (Cabo de Gata, sureste ibérico) y 3200 mm (Peneda-Geres, noroeste ibérico), el número de horas de insolación anual entre 1700 en el noroeste ibérico y 3050 en el sureste, y la temperatura media anual entre 10 y 18,5° C (muchas localidades de su límite norte y la costa del sureste ibérico, respectivamente; Pleguezuelos, 1998; Pleguezuelos y Cheylan, 1997;

Pleguezuelos y Brito, 2008). En Niamir (2009; tabla 3-2) se indican los valores medios, mínimos y máximos de varias variables climáticas dentro de su distribución ibérica. El borde norte de su distribución coincide bastante bien con el de la culebra bastarda (Pleguezuelos y Honrubia, 2002); pero en una comparación más fina se aprecia que, al no tener la culebra de escalera las limitaciones fisiológicas que impone la espermatogénesis primaveral a la culebra bastarda, está un poco mejor repartida en comarcas altas y continentales del interior, o en comarcas portuguesas y gallegas de carácter atlántico. Está en simpatria con la culebra de Esculapio en una estrecha franja al sur de El Pirineo Oriental (Montes Alberes, Sierra de Valmeta, occidente de la Garrotxa, sierras de Puig Estela, Santa Magdalena, San Miguel, Puig del Moro, Vieilla y Montseny (Llorente et al., 1995; Pleguezuelos, 1998).

La curva de su distribución altitudinal para el conjunto de la Península Ibérica indica que es escasa a nivel del mar, y más abundante a niveles medios (piso bioclimático mesomediterráneo, 400-1000 msm; Pleguezuelos y Villafranca, 1997). En la parte portuguesa de la Península Ibérica, donde está más cerca de los límites climáticos a su distribución, es más abundante a nivel del mar (Malkmus, 2004; Pleguezuelos y Brito, 2008). Alcanza los 2080 msm en las Sierras Béticas (Pleguezuelos y Villafranca, 1997), pero en regiones más septentrionales alcanza paulatinamente cotas menos elevadas: 1400 msm en el Sistema Central y nordeste peninsular (Bas, 1984; Lizana et al., 1988), 1200 msm en el noreste (Vives-Balmaña, 1984), 1100 msm en el Pirineo aragonés (Martínez-Rica, 1979), 1020 msm en Portugal (Malkmus, 2004), y 550 msm en el País Vasco (Bea, 1985). En la Isla de Menorca ocupa todo el rango altitudinal (Pleguezuelos, 1998); ver también Guillaume et al. (1985).

Registro fósil

Es de los reptiles ibéricos con presencia fósil más antigua y continua.

Plioceno

Se ha encontrado en el Plioceno superior (MN16; entre 3,4-2,1 millones de años) en Cova Bonica (Gavà, provincia de Barcelona; Blain, 2005, 2009; Blain y Bailón, 2006). En el Plioceno superior (Mn17; 2,1-1,8 Ma) de Vallirana (Castelldefels, provincia de Barcelona; Blain, 2005, 2009). En el mismo período en Casablanca 1 (Almenara, provincia de Castellón; Blain, 2005, 2009; Blain y Bailón, 2006). En el final del Plioceno tardío (MN17) e inicio del Pleistoceno temprano (entre 2,1-1,5 millones de años) en el yacimiento Fonelas P-1, en la Depresión de Guadix (provincia de Granada; Laplana y Blain, 2008). En Fonelas P-1 (provincia de Granada), en sedimentos de finales del Plioceno superior y la base del Pleistoceno inferior (MN17, 2 Ma; Arribas et al., 2008; Laplana y Blain, 2008). Agustí et al. (2009), recogen hasta 13 localidades en la península Ibérica con presencia de esta especie para el periodo plio-pleistocénico (3,2-0,6 Ma).

Pleistoceno Inferior

Aparece en Barranco del León (Orce; 1-1,5 Ma; Blain, 2009), con una temperatura media anual en el momento del depósito claramente por encima de 13° C, con prevalencia de humedad ambiental (Agustí et al., 2015); en Fuente Nueva-3 (Orce; 1,4-1,2 Ma; Blain, 2005, 2009); en Cúllar Baza (0,5 Ma; Blain, 2005; Torrente, 2010), todos de la provincia de Granada. En el yacimiento de la Sierra de Quibas (Abanilla, provincia de Murcia; 1,3 Ma; Rodríguez-Estrella, 2004). En Casablanca-Almenara-3 (provincia de Castellón; 1 Ma), contemporáneo con condiciones climáticas ligeramente más frías y húmedas que las actuales en la región, en biotopo de bosque mediterráneo abierto, con puntos de agua (Blain, 2009; Blain et al., 2007). En Cueva Victoria (La Unión, provincia de Murcia; 1 Ma; Blain, 2009; Blain y Bailón, 2006; Fernández-Cañadel y Gibert, 2015). En los niveles TD4, TD5, TD6, TD7, TD8 de Gran Dolina (Atapuerca, provincia de Burgos; 0,8-0,9 Ma; Blain 2005, 2009; Cuenca-Bescós et al., 2015), en condiciones climáticas levemente más cálidas y precipitación más elevada que en la actualidad; sin embargo, está ausente de niveles con temperatura media anual <10°C, como el TD5 final, base de TD6, y todo el TD10 (Blain et al., 2009). En Bagur 2 y Can Altisench (provincia de Girona; 1,1 Ma; Blain y Bailón, 2006). En la Sierra de Quibas (Abanilla, provincia de Murcia) *Zamenis cf. scalaris* aparece en el Pleistoceno Inferior (1,3-1 Ma), en asociación con fauna que sugiere clima seco, aunque ligeramente más cálido y húmedo que el actual, en ambiente rupícola, con matorral disperso (Montoya et al., 1999). En Can Altisench (Castelldefels, provincia de Barcelona; MmQ2-3; Blain, 2009).

Pleistoceno Medio

Aparece (cf. *Rhinechis*) en el límite entre el Pleistoceno inferior y el Pleistoceno medio de Vallparadís (provincia de Barcelona; 0,83 Ma), en paleoambiente de paisaje abierto y seco, suelo rocoso, con la presencia próxima de puntos de agua y bosque mediterráneo (Martínez et al., 2010). En los niveles TD8b, TD10 (aprox. 0,5-0,7 Ma), de Atapuerca (provincia de Burgos; Blain, 2009; Blasco et al., 2011). En Cúllar Baza-1 (provincia de Granada; MmQ4; Blain, 2009; Blain y Bailón, 2006). En el Nivel Áridos-I, en el Valle del Jarama (Arganda, provincia de Madrid; Sanz y Sanchíz, 1980; Bailón, 1991), con cronología de -379 ka (periodo Achelense; MIS 11, durante el interglaciador), en ambiente ligeramente más cálido (+1,7° C de temperatura media anual) y lluvioso (+224 mm de precipitación anual) que en el presente, con paisaje en mosaico y puntos de agua próximos (Blain et al., 2014, 2015). *Zamenis cf. scalaris* en el Pleistoceno Medio de Ambrona (provincia de Soria; 350 ka, final de MIS 5) en paleoambiente con proximidad de agua, en paisaje mixto de pastizales y bosques, con temperatura media anual y precipitación media anual 0,3° C y 74 mm más elevadas que las presentes (Blain et al., 2015; ver también Martínez-Solano y Sanchíz, 2005). En el Achelense (130 ka) en la Gruta de Lazaret (Niza, Francia), en ambiente de clima ligeramente más frío y húmedo que el actual (Valensi et al., 2007).

Pleistoceno Superior

Aparece en el 45,4% de los yacimientos ibéricos centrales y meridionales, y en menos del 25% de los yacimientos de la zona norte y noreste ibérica de este periodo y el Holoceno (MIS 3-MIS 1; Bisbal-Chinesta y Blain, 2017). En Cova del Rinoceront, niveles I y II (Castelldefels, provincia de Barcelona; MIS 5, último periodo interglaciador, 87-104 ka; Blain 2005; Daura et al., 2015), en paleoambiente correspondiente con formaciones forestales abiertas, más frías y húmedas que en la actualidad (nivel I), y con una precipitación inferior a la actual en la misma zona (nivel II; López-García et al., 2016). En la Cova del Gegant (Massif del Garraf, provincia de Barcelona; musteriense, 128-40 ka; Blain y Bailón, 2006; Daura y Sanz, 2012; Braga et al., 2007). En la Cova dels Musclos (Massif del Garraf, Sitges, provincia de Barcelona; Musteriense; Blain y Bailón, 2006). En la Cueva del Camino (Pinilla del Valle, provincia de Madrid; 91,6-74,5 ka; Laplana et al., 2013), en un paleoambiente de media montaña, con presencia de pino silvestre, abedul, quercíneas deciduas, avellano, aliso y sauces, lo que indica que la disponibilidad de agua era buena (Arsuaga et al., 2012). En la Gruta del Boque de Zafarraya (provincia de Málaga; Barroso y Bailón, 2006). En la Cueva de Higueral de Valleja (provincia de Sevilla; MIS 3, presencia de esta especie hasta niveles de 32 840 a BCE), en paleoambiente con clima más frío y seco que el actual (Jennings et al., 2009). En la Gruta de Figueira Brava (Arrábida, Portugal; 30 000 años) junto con industria musteriense y neandertales (Crespo, 2002). En el karst de Vaucluse (sureste de Francia), al final del último Glaciador (13 600-11 490 BP), y durante el Holoceno, en un paleoambiente muy abierto con clima algo más frío a seco que el actual (Crégut-Bonnoure et al., 2014). En el Paleolítico (Musteriense) des Fieux (Lot, Francia; Gerbe, 2010). En el Gran Abri aux Puces (río Ouvèze, sur de Francia) con cronología Musteriense (Último Interglaciador, MIS 5e, 127-117 ka; Slimak et al., 2010). En la península ibérica su presencia en algunos yacimientos orientales aporta evidencia de la posible ruta, a través del valle del río Ebro, para la colonización del norte ibérico después de los máximos glaciares (Bisbal-Chinesta y Blain, 2017).

Holoceno

En la Cueva de la Ventana (Torrelaguna, Madrid), en niveles finipleistocénicos (Paleolítico Superior) y neolíticos (Sánchez et al., 2005). En el complejo tumular prehistórico del Castillejo del Bonete (Terrinches, provincia de Ciudad Real; Edad del Bronce, 2200-1600 BCE), en condiciones climáticas similares a las actuales (Benítez de Lugo et al., 2015). En la Isla de Menorca huesos de esta especie datados entre el año 150-200 de nuestra era (Sanders y Reumer, 1984) o en el segundo siglo de nuestra era (Reumer y Sanders, 1984) o incluso hacia el año 150 de nuestra era (Sanders, 1984) en los yacimientos de Torre den Gaumés y de Torralba den Salord; estos datos sugieren que la especie se encontraba en la isla en la época de la ocupación romana; el primero de los yacimientos corresponde a una época previa a la conquista de esta isla por parte de los romanos, por lo que la especie podría haber llegado allí con la cultura talaiótica, aunque esto último no es seguro (J. A. Alcover, com. pers.). En el yacimiento ibérico Cerro de la Encantada, en la provincia de Ciudad Real (Morales, 1984-1985). En Santa Bárbara la Vilavella (provincia de Castelló; Sarrión, 1979), nivel

fundamentalmente de época romana, con posible extensión hacia Edad de Bronce y Edad Media. Se cita entre la fauna asociada a una tumba de la Edad del Bronce de Biniai Nou (isla de Menorca), aunque los restos pueden ser más recientes, y procedentes de contaminación (Morales y Rofes, 2007). Restos holocénicos en la cueva de El Mirón (Cantabria) se asignan al género *Zamenis* (Sanchíz et al., 2012).

Otras especies filogenéticamente próximas, integradas dentro del antiguo y parafilético género *Elaphe* y restringidas actualmente a otras penínsulas mediterráneas, como *Zamenis quatuorlineata* y *Z. situla*, estaban distribuidas mucho más al norte durante el Terciario y Cuaternario (Schulz, 1996). Por ello cabe la posibilidad que sucediera lo mismo con *Z. scalaris*, y a falta de registros fósiles más antiguos (pero ver Ivanov, 1997, citado por Lenk et al., 2001), se puede aventurar la hipótesis de que el género llegara a la Península Ibérica desde oriente, por el norte del Mediterráneo (Lenk et al., 2001), donde quedaría aislada en algún momento (ver filogenia en apartado de Identificación).

Otras contribuciones. 1. Alfredo Salvador. 29-09-2015

Ecología trófica

La culebra de escalera se alimenta casi exclusivamente de vertebrados endotermos (mamíferos, aves); presas excepcionales son invertebrados y reptiles (Tabla 2; Pleguezuelos et al., 2007).

Tabla 2. Composición taxonómica de la dieta de *Zamenis scalaris* en la Península Ibérica: sureste ibérico (Pleguezuelos et al., 2007), Alicante (Vericad y Escarré, 1976), sudeste, sudoeste y centro (Valverde, 1967).

	SE P. Ibérica (frecuencia)	Alicante (porcentaje)	SW SE y C P. Ibérica (porcentaje)
Hexapoda		23,1	28,6
Total Invertebrados		23,1	28,6
<i>Passer domesticus</i> (pull.)	4		
<i>Passer domesticus</i> (huevos)	6		
<i>Petronia petronia</i> (pull.)	1		4,8
Total aves	11	7,7	4,8
<i>Lepus granatensis</i> (joven)	1		
<i>Oryctolagus cuniculus</i> (joven)	7	7,7	4,8
<i>Talpa occidentalis</i> (adulto y camada)	2		
<i>Neomys anomalus</i>	1		
<i>Suncus etruscus</i>	3		
<i>Crocidura russula</i>	3	15,4	
<i>Eliomys quercinus</i> (adulto y camada)	2		
<i>Apodemus sylvaticus</i> (adulto y camada)	15		
<i>R. rattus</i> y <i>Rattus</i> sp.	5		
<i>Mus spretus</i> y <i>Mus</i> sp. (adulto y camada)	21	7,7	19
<i>Microtus cabrerae</i>	2		
<i>Microtus duodecimcostatus</i> (adulto y camada)	20	4,8	
Micromamíferos no identif.		38,5	38,1
Total mamíferos	82	69,3	66,7
número de ejemplares	368	22	15
número de presas	94	13	21
individuos con presa	81 (22%)	8 (36,0%)	14 (93,3%)
tipos de presas	15	6	6

Aunque son numerosas las referencias genéricas al consumo de reptiles (Salgues, 1937; Angel, 1946; Steward, 1971; Mattison, 1977; Curt y Galán, 1982; Naulleau, 1984; Mayol, 1985; Lanza, 1987; González de la Vega, 1988; Bruno y Maugueri, 1990; Butler, 1991; Schulz, 1996; Amo et al., 2004), solo un ejemplar de cerca de 350 procedentes de la naturaleza había consumido un reptil adulto en la península Ibérica (*Acanthodactylus erithrurus*; S. Honrubia, com. per.), y conocemos pocas referencias concretas al consumo de reptiles por parte de esta especie (Cheylan y Guillaume, 1993). En este sentido, en cautividad no aceptan reptiles (Proschowsky, 1930; Valverde, 1967), aunque Galán y Fernández-Arias (1993) comentan que este comportamiento solo se manifiesta en los ejemplares adultos, y no en los juveniles. Su no herpetofagia queda también de manifiesto de manera indirecta cuando se comprobó que una lagartija-presa tan común para otros ofidios en la Península Ibérica como es *Podarcis muralis* mostraba una menor tasa de protusión lingual y un comportamiento más tranquilo cuando se exponían a señales químicas de *Z. scalaris*, en relación a las señales químicas de otros colúbridos saurófagos (Amo et al., 2004). En la isla de Menorca, *Scelarcis perspicillata*, *Podarcis siculus* y *Podarcis lilfordi*, según ejemplares de la isla principal o de islotes donde coinciden con la culebra de escalera, no reconocen el olor de este ofidio como el de un depredador (Mencía et al., 2017). Se conocen algunos casos concretos de depredación sobre huevos de *Timon lepidus* o en general sobre huevos de reptiles y aves (Laferre, 1970; Pleguezuelos et al., 2007; J.R. Fernández-Cardenete, com. per.). En la isla de Formentera sin embargo incluyen en su dieta un porcentaje muy elevado de *Podarcis pityusensis* (E. Montes, com. per.). En la naturaleza se han encontrado ejemplares compartiendo refugios temporales con otros reptiles (datos inéditos autor).

En el sureste de la Península Ibérica el 22% de los ejemplares tiene presa en el estómago (Pleguezuelos et al., 2007), aunque si se consideran los restos intestinales, el porcentaje de animales con presa sube considerablemente (Schreiber, 1912; Angel, 1946; Valverde, 1967). En las islas Hyeres, sur de Francia, los ejemplares de talla media mostraban una frecuencia más elevada de presas en el tubo digestivo que los de otras tallas (Ballouard et al., 2016). La mayoría de los ejemplares con presa tienen una sola en el estómago (media = $1,16 \pm 0,58$ (d.t.); n = 81), aunque no son infrecuentes los ejemplares con camadas completas de micromamíferos, o polladas completas de aves. La mayoría de las presas son micromamíferos, que representan sobre el 87,2% de la dieta en frecuencia; cuando se considera la biomasa aportada por las presas, la importancia de los micromamíferos como presa aumenta (93,9%). Otras presas fueron aves (11,7% en frecuencia, 5,5% en biomasa) y presas ectodérmicas (una puesta de reptil, 1,1% en frecuencia, 0,5% en biomasa). El porcentaje de camadas de micromamíferos consumidas por esta especie es el más elevado entre los ofidios mediterráneos (25,5%), y este porcentaje es aún superior cuando se consideran las presas inmóviles (camadas de micromamíferos, polladas de aves nidícolas, huevos; 38,3% en frecuencia, 49,6% en biomasa; Pleguezuelos et al., 2007; Alarcos et al., 2009). En el entorno de Doñana *Oryctolagus cuniculus* representa el 5,3% de su dieta (Jaksic y Ostfeld, 1983). En el sur ibérico, en olivares, depreda sobre el 1,2% de nidos y el 1,7% de huevos de *Alectoris rufa* (Duarte y Vargas, 2001). El reducido número de dientes maxilares que tiene (el más reducido dentro del grupo de las serpientes rateras; Schulz, 1996), se interpreta como una adaptación a su especialización trófica en estas presas inmóviles y relativamente pequeñas (ver más abajo; Pleguezuelos et al., 2007).

El tamaño medio de las presas es de $82,6 \pm 38,6$ mm de longitud cabeza + cuerpo y el rango 20-190 mm (respectivamente huevo de ave y conejo juvenil), y el peso de aproximadamente $29,9 \pm 40,1$ gr, rango 1,8-180 gr (respectivamente neonato de ratón mediterráneo y juvenil de conejo); el tamaño relativo de las presas consumidas es bajo, tanto en longitud ($0,112 \pm 0,043$) como en biomasa ($0,106 \pm 0,08$), lo que indica que consume presas relativamente pequeñas (Pleguezuelos et al., 2007). Una comida le aporta, de media, 166,4 kilocalorías (Zuffi et al., 2010). La mayoría de las presas son ingeridas comenzando por la cabeza (83,1%), y las presas que eran ingeridas comenzando por la cola eran de menor tamaño que las ingeridas a partir de la cabeza, tanto en longitud relativa como en biomasa relativa. Hay una débil correlación entre el tamaño de la culebra y el de sus presas, pues los ejemplares adultos continúan consumiendo camadas y polladas, presas de pequeño tamaño (Pleguezuelos et al., 2007).

La culebra de escalera modifica su dieta a lo largo de su desarrollo ontogénico: las culebras recién nacidas y juveniles solo se alimentan de las especies presa más pequeñas (musarañas,

neonatos de ratones), las aves son consumidas por ejemplares que ya han alcanzado la madurez sexual, y las especies presa de mayor tamaño (topo común, rata común, lirón careto, conejo, liebre) solo son consumidas por las culebras de mayor tamaño. Los recién nacidos parece que no ingieren presa en su primer año calendario, pues afrontan el primer letargo invernal confiando en sus elevadas reservas lipídicas (Pleguezuelos y Feriche, 2006), y el porcentaje de individuos con presa en el estómago aumenta en las clases de mayor tamaño corporal. No se observó una clara tendencia en el consumo de camadas de micromamíferos: las culebras pequeñas consumían camadas de las presas de menor tamaño, y las culebras de mayor tamaño consumen camadas de las presas de mayor tamaño. Las culebras de mayor tamaño consumen presas de mayor tamaño, aunque el coeficiente de determinación de la relación entre tamaño de la culebra y tamaño de sus presas fue bastante bajo ($r^2 = 0,32$), probablemente porque culebras de tamaño medio continuaban consumiendo presas de muy pequeño tamaño (huevos y polluelos de aves, camadas de micromamíferos) (Pleguezuelos et al., 2007). En general, la dieta de *Z. scalaris* solapa bastante con la dieta de los ejemplares de mayor tamaño de *Hemorrhois hippocrepis* (Pleguezuelos y Moreno 1990).

No se detectó diferencia sexual en la dieta en términos de frecuencia de las presas consumidas ni en la frecuencia de ejemplares con presa en sus estómagos. Machos tendían a depredar sobre presas más largas y pesadas, aunque no de manera estadísticamente significativa (Pleguezuelos et al., 2007).

Se aprecian algunos cambios en la dieta según las estaciones: i) el porcentaje más bajo de individuos con presa ocurre en primavera, probablemente porque en esta estación los ejemplares mudan antes del cortejo, y durante la muda no se alimentan (Blázquez, 1993); posteriormente, durante el cortejo, los machos probablemente tengan menos actividad trófica; ii) el porcentaje más elevado de individuos con presa ocurre en el invierno; iii) las aves solo aparecen en la dieta en primavera, ya que la especie depreda exclusivamente nidos (Pleguezuelos, 1998; Pleguezuelos et al., 2007). En el sudoeste ibérico solo se encuentran ejemplares con presa a partir de abril (Valverde, 1967; Blázquez, 1993). Algunos matices en relación a aspectos fenológicos de la alimentación de la especie en Valverde (1967), Calderón (1977), Pérez-Chiscano et al. (1978), López-Jurado y Dos Santos (1979a), Cheylan (1986), Stehle (1988), Blázquez (1993).

La culebra de escalera es un forrajeador activo que recorre sistemáticamente el terreno en busca de sus presas (Curt y Galán, 1982; González de la Vega, 1988; Blázquez, 1993; Pleguezuelos et al., 2007). Esta afirmación también se puede deducir a partir de la observación de sus largos desplazamientos diarios con relación a otros colúbridos ibéricos (Blázquez, 1993; ver apartado de Actividad), o de la elevada frecuencia con la que aparecen presas inmóviles en su dieta (ver más arriba; Pleguezuelos et al., 2007). Inspecciona las galerías de micromamíferos en busca de presas (Pleguezuelos et al., 2007). También es una buena trepadora (Valverde, 1967), que sube por taludes y árboles en busca de los pollos en nidos de *Falco naumanni* (Blanco y Tella, 1997), *Coracias garrulus* (López-Jurado y Dos Santos, 1979; Expósito-Granados et al., 2016), *Merops apiaster* (Vargas et al., 1983; Lessells et al., 1994), *Upupa epops* (Stehle, 1988; Martín-Vivaldi, 2014), *Streptopelia turtur* (Peiró, 1990), *Oenanthe hispanica* (Stehle, 1988), *Riparia riparia*, *Hirundo rustica*, *Monticola solitarius* (Pérez-Chiscano et al., 1978), *Turdus merula* (Figura 2), *Ficedula hypoleuca* (Morales, 2014), *Delichon urbica*, *Troglodytes troglodytes*, *Acrocephalus arundinaceus* (Bussmann, 1979), *Passer domesticus* y *P. montanus* (Veiga 1993; Pleguezuelos et al., 2007; ver también Behidj-Benyounes et al., 2013), volantes de *P. domesticus* (Cordero, 1991), *Rodopechys githaginea* (Barrientos et al., 2009; J. Manrique, com. per.), *Petronia petronia* (Valverde, 1967), *Parus major* (Atiénzar et al., 2012; Bueno-Enciso et al., 2016a, b), *Cyanistes caeruleus* (Bueno-Enciso et al., 2016a, b), *Pyrrhocorax pyrrhocorax* (Blanco y Tella, 1997), *Cyanopica cooki* (De la Cruz y Valencia, 2012). También murciélagos (Hellmich, 1956). Bueno-Enciso et al. (2016b) establecen la tasa de depredación sobre *Parus major* y *Cyanistes caeruleus* por arte de *Z. scalaris* según que los nidales sean de madera u hormigón.

Además de las presas que aparecen en la tabla 2 y de las citadas anteriormente, se cita depredación sobre presas que están y nidifican a nivel del suelo, como *Alectoris rufa* (Calderón, 1977; Duarte y Vargas, 2001), *Burhinus oedicephalus* (Solís y De Lope, 1995), alúridos (*Galerida theklae*, *Calandrella brachydactyla*, *C. rufescens*; Suárez et al., 1993; Yanes y Oñate, 1996) y *Microtus arvalis* (Alarcos et al., 2009); ver también Pita et al. (2011) y Grácio et al.

(2017) para *Microtus cabreræ*, y Delibes-Mateos et al. (2008) para *Oryctolagus cuniculus*. Serra-Cobo et al. (1993) establecen las relaciones tróficas entre esta especie y los habitantes de una sima en Teruel (depredación sobre aves y quirópteros). La población introducida en la isla de Formentera amenaza, por depredación, a las poblaciones locales de *Podarcis pityusensis*, *Eliomys quercinus* y *Puffinus mauretanicus* (Parpal et al., 2017).

Torres (2013) aporta algunos datos sobre la dieta de las poblaciones recientemente introducidas en las islas Baleares.



Figura 2. Culebra de escalera devorando huevo de mirlo. (C) E. Cruz www.ecruzcasanova.com

Cuando captura sus presas las mata por asfixia, mediante la constricción con uno o dos anillos de la parte delantera del cuerpo, mientras la mantiene agarrada con la boca (Naulleau, 1984; Rasmussen, 1985; Meijide y Salas, 1987; González de la Vega, 1988; Pleguezuelos, datos inéd.). La asfixia de las presas se produce en un plazo de cinco minutos (Galán y Fernández-Arias, 1993). En el suroeste ibérico, en condiciones naturales, un ejemplar estuvo siete días realizando la digestión, asoleándole, sin apenas movimiento, y con una temperatura corporal levemente superior a la de otros ejemplares asoleándose pero sin presa (Blázquez, 1993).

Datos sobre la dieta en cautividad en Hingley (1987).

Otras contribuciones: 1. Alfredo Salvador. 29-09-2015

Biología de la reproducción

El ciclo reproductivo es estacional. En machos la recrudescencia testicular comienza hacia mediados de mayo, alcanza el máximo en julio y agosto, y disminuye en otoño, alcanzando el mínimo volumen durante invierno; a falta de estudios histológicos, se interpreta que el ciclo del volumen testicular es un buen indicativo que el ciclo de la espermatogénesis en esta especie es estival. Los espermatozoides quedan almacenados durante todo el invierno hasta el periodo de cortejo en la siguiente primavera. La mayoría de los machos con tamaño para ser maduros sexualmente realizan espermatogénesis todos los años. El comienzo del periodo de cópulas se deduce a partir de la observación de bolas de cortejo en la naturaleza, lo cual ocurrió temprano en esta especie, hacia finales de marzo (S. Honrubia, com. per.). En ejemplares de las Marismas del Guadalquivir en cautividad se observan apareamientos durante todo junio (Blázquez, 1993); otras fechas de cópulas en cautividad son entre abril y el comienzo de junio (Cheylan y Guillaume, 1993), entre mayo y julio (González de la Vega, 1988), o entre finales de abril y comienzos de mayo (Butler, 1991; Duprés, 1991). La cópula (Figura 3) presenta tres fases, es muy prolongada, y está descrita en Blázquez (1994) (ver también Butler, 1991; Duprés, 1991). En hembras la ovulación también es temprana en la primavera, pues folículos en vitelogénesis se observan desde abril, y huevos oviductales durante todo junio y la primera mitad de julio; es en esta quincena cuando ocurren las puestas (Pleguezuelos y Feriche, 2006). En las Marismas del Guadalquivir se observan hembras con huevos oviductales hasta finales de julio (Blázquez, 1994). Fuera del periodo primaveral, los folículos ováricos no superan los 12

mm (Cheylan y Guillaume, 1993; Pleguezuelos y Feriche, 2006). La mayoría de las hembras maduras (83,3%; n = 27) se reproducen todos los años (Pleguezuelos y Feriche, 2006); sin embargo en el sudoeste ibérico Blázquez (1994) cita que solo el 40% de las hembras se reproducen cada año.



Figura 3. Cópula de *Zamenis scalaris*. (C) J. M. Guillén

Los cuerpos grasos abdominales de ejemplares sexualmente maduros de ambos sexos están muy desarrollados y al contrario de lo que sucede en otros ofidios mediterráneos, apenas oscilan durante el ciclo reproductivo. Los de hembras maduras sexualmente están relativamente más desarrollados que los de machos maduros o individuos inmaduros de ambos sexos. En individuos maduros aparentemente no existe consumo de reservas lipídicas durante el periodo de letargo invernal. Al contrario de lo que es común en ofidios, las hembras continúan alimentándose durante la vitelogénesis (Pleguezuelos y Feriche, 2006), aunque no en la etapa final de los huevos oviductales, unos 20 días antes de la puesta (Blázquez, 1994).

La puesta se realiza en un número de días tras la última cópula comprendido entre 20-25 (Schreiber, 1912), 35 (Niederhauser, 1981; Langeveld, 1992), 22-44 (González de la Vega, 1988) y 46 (Blázquez, 1994). Antes de la puesta las hembras mudan (Butler, 1991; Duprés, 1991; Blázquez, 1994). Puestas observadas en cautividad tardaron en completarse entre 8 horas y 4 días (Butler, 1991; Blázquez, 1993). La puesta se realiza en lugares húmedos y soleados, debajo de rocas y escombros de grandes dimensiones, en madrigueras de micromamíferos y conejo abandonadas, y si el terreno es suelto, en una hura excavada por la hembra (González de la Vega, 1988; Blázquez, 1993); bajo la vegetación en el nordeste ibérico (Curt y Galán, 1982). Al menos en cautividad la hembra defiende vehementemente la puesta y permanece junto a ella la mayor parte del tiempo (Langeveld, 1992; J.P. González de la Vega, com. per.).

El tamaño de puesta es relativamente pequeño para este colúbrido grande y pesado, de $7,4 \pm 2,8$ (media \pm desviación típica) y oscila entre 4-14 huevos en el sudeste ibérico (Pleguezuelos y Feriche, 2006); en ejemplares en cautividad procedentes del sudoeste ibérico se cita 4-13 huevos (González de la Vega, 1988; Blázquez, 1994); en ejemplares del nordeste ibérico 8-10 (Curt y Galán, 1982); en ejemplares de Francia 6-10 (Salgues, 1937) y 6-15 (Cheylan y Guillaume, 1993); Schreiber (1912) cita 10 huevos, y Langeveld (1992) entre 7-9 en cautividad. El ovario situado en posición anterior, el derecho, es el que siempre porta más huevos (M. Feriche, com. per.); en algunos casos uno solo de los ovarios participa en la reproducción (Cheylan y Guillaume, 1993). Los huevos son amarillentos y poco alargados con relación a su grosor, a menudo están semiadheridos unos a otros, y sus dimensiones oscilan entre 51-70 x 21- 25 mm (González de la Vega, 1988, Blázquez, 1994), 45,9-55,6 x 26,8- 33,1 mm (Blázquez, 1994), y hasta 66 mm de longitud en huevos oviductales (ver Fig. 2 en Pleguezuelos y Feriche, 2006); cada huevo puede pesar hasta 26 gr (Proschowsky, 1930). Como su tamaño es relativamente grande, el peso relativo de la puesta es algo elevado: una hembra de 1070 mm de longitud hocico-cloaca (LHC) perdió el 30,7% de su peso corporal al realizar una puesta de 11 huevos que pesaban 223 gr (Blázquez, 1993), y una hembra de 950 mm de longitud total (LT) realizó una puesta de 10 huevos que representó el 46,4% de su peso corporal (Cheylan y Guillaume, 1993). Pueden encontrarse datos sobre la composición mineralógica y microfotografías de la cáscara de los huevos en Blázquez (1993). Hay una correlación positiva

entre la longitud hocico-cloaca (LHC) de las hembras y el de la puesta (tamaño de puesta = $0,0099 \cdot \text{LHC} - 1605$, $r = 0,69$, $p < 0,001$; Pleguezuelos y Feriche, 2006).

El periodo de incubación en la naturaleza es relativamente largo, de 65 días, y los primeros neonatos se observan en el sudeste ibérico en fecha tardía, a partir del 5 de octubre (Pleguezuelos y Feriche, 2006). En el sudoeste ibérico las eclosiones ocurren a partir de mediados de septiembre (Blázquez, 1993). En cautividad se citan tiempos de incubación de 52-62 días (a 23,5° C, ejemplares de las Marismas del Guadalquivir [Blázquez, 1993]); 80 días (ejemplares del noroeste ibérico [Curt y Galán, 1982]); 71 días y 51 días, respectivamente Proschowsky (1930) y Niederhauser (1981), en ambos casos con ejemplares del sur de Francia y la puesta mantenida a 28° C aproximadamente; 56 días para temperatura entre 25-30°C (Langeveld, 1992); 50 días (Butler, 1991).

Entre la aparición de las grietas en el huevo y el abandono definitivo de este por parte del neonato, ocurre un día (Blázquez, 1993). Estos tienen un tamaño medio relativamente elevado, $277,0 \pm 28,3$ mm LHC (rango 240- 310 mm), y un peso medio de $15,1 \pm 2,2$ gr (rango 11,2-17,5 gr) (Pleguezuelos y Feriche, 2006). El peso relativo de los neonatos (peso neonato/peso medio de los adultos) es el más elevado (5,1%) entre los conocidos para los ofidios mediterráneos (Pleguezuelos y Feriche, 2006). En ejemplares nacidos en cautividad a partir de padres del sudoeste ibérico se citan las dimensiones de 234- 321 mm LHC (González de la Vega, 1988) y 280- 315 mm LHC (Blázquez, 1993). Para ejemplares del sudoeste ibérico Blázquez (1993) encuentra un peso al nacimiento de 16-23 gr. Niederhauser (1981) cita 25- 27 cm LT. La primera muda de los neonatos es bastante sincrónica y ocurre a los 7-13 días después de la eclosión; posteriormente se muestran muy activos (Butler, 1991; Blázquez, 1993). Estos nacen con cuerpos grasos abdominales muy desarrollados y en la naturaleza aparentemente no se alimentan antes de la entrada en su primer periodo de latencia invernal; después de pasar su primer periodo de latencia invernal muestran nivel menor de cuerpos grasos. Esto ha sido interpretado como estrategia de cuidado parental retardado: la madre pone relativamente pocos huevos, pero de tamaño grande, de los que nacen crías grandes con elevada reserva lipídica, que le permite retrasar la ingestión de la primera y voluminosa presa (micromamífero) hasta la siguiente primavera (Pleguezuelos et al., 2007; Pleguezuelos y Feriche, 2006). Neonatos sí llegan a alimentarse en cautividad (Butler, 1991).

Más información sobre la reproducción en cautividad de esta especie en Mattison (1977), Niederhauser (1981), Hingley (1987, 1996), van der Rijst (1988), Butler (1991), Duprés (1991), Stevens (1995), Bonny (1998).

Estructura y dinámica de poblaciones

La adquisición de madurez sexual en el sudeste de la Península Ibérica en machos parece ocurrir hacia los 450 mm LHC, pues muestran una hipertrofia testicular (entre 4-5 veces en volumen) a partir de esta talla. En hembras, el ejemplar de menor tamaño que mostraba folículos en vitelogénesis (13 mm eje mayor) medía 660 mm LHC, y esta talla se interpreta como la de adquisición de madurez sexual. Los machos alcanzan la madurez sexual aproximadamente al 40% de su máxima talla y las hembras sobre el 48% (Feriche, 1998; Pleguezuelos y Feriche, 2006).

Se dispone de datos sobre el crecimiento de 39 ejemplares procedentes del sur de la Península Ibérica, que se obtuvieron mediante esqueletocronología, contando los anillos de crecimiento en el hueso pterigomaxilar en animales no cautivos (Valverde, 1967; M. Moreno, com. per.). Hay mucha variación en tamaño entre ejemplares de la misma edad, especialmente para el primer año de vida, probablemente debido a las dificultades para obtener la primera presa (Cheylan y Guillaume, 1993). Parece ocurrir una ralentización en el crecimiento después de alcanzar la madurez sexual, que debe ocurrir sobre los 4-5 años en hembras y 3-4 años en machos (Pleguezuelos, 1998). La máxima edad calculada mediante esta técnica en ejemplares de vida libre ha sido de 15-16 años (Castanet, 1982) y 19 años (M. Moreno, com. per.), aunque estas edades podrían estar infravaloradas (Cheylan y Guillaume, 1993).

La relación de sexos secundaria (machos: hembras) es de 1,161:1 (Pleguezuelos, 1998) y de 1,08:1 (Feriche, 1998) en el sudeste ibérico, 2,6:1 en la provincia de Alicante (Vericad y Escarré, 1976), y 1,25:1 en el sur de Francia continental (Cheylan y Guillaume, 1993). Pero estas relaciones pueden ser debidas a que los machos sean más móviles que las hembras, por

lo que son más frecuentemente capturados y atropellados en carreteras (Pleguezuelos, 1998). En las islas Hyeres, sur de Francia, donde no hay tráfico rodado, la razón de sexos secundaria es paritaria (Ballouard et al., 2016).

Interacciones con otras especies

No hay datos.

Estrategias antidepredatorias

El diseño dorsal está sujeto a un importante y elaborado cambio ontogénico (Pleguezuelos et al., 1990; ver apartado de identificación), común en las especies del género *Elaphe* s.l. (Schulz, 1996), que probablemente esté relacionado con distintas estrategias antidepredatorias (Pleguezuelos et al., 2007; 2010). Según observaciones en la naturaleza, los ejemplares neonatos y juveniles, con diseño dorsal en escalera y numerosas manchas oscuras, tienden a quedarse quietos ante los depredadores, probablemente confiando en su crípsis. Los ejemplares de mayor tamaño, sin manchas negras en la cabeza y con sólo dos líneas dorsales, ante la misma situación emprenden más frecuentemente la huida, probablemente confiando en que esas líneas confundan al depredador sobre el sentido de su huida. Las hembras, que cuando grávidas están en desventaja para una huida rápida con respecto a los machos, conservan hasta tamaños superiores el diseño críptico de las barras transversales en el dorso y manchas esparcidas por el cuerpo (Pleguezuelos et al., 1990; Butler, 2004, Pleguezuelos et al., 2010).

En el SE ibérico el 14,9% de los machos y el 19,2% de las hembras, ambos adultos, exhiben colas incompletas, aunque las diferencias no llegan a ser estadísticamente significativas; los machos exhiben más cicatrices corporales (18,7%) que las hembras (8,8%), lo que es interpretado por una mayor exposición de los machos a los depredadores con motivo del cortejo (Pleguezuelos et al., 2010)¹. En las islas Hyeres, sur de Francia, el 44% de los ejemplares con talla inferior a 80 cm de longitud hocico-cloaca (LHC), el 93% de los de talla 80-120 cm LHC, y el 100% de los de talla LHC > 120 cm, mostraban cicatrices corporales (Ballouard et al., 2016). La coincidencia entre el tamaño mínimo de los ejemplares depredados por *Circaetus gallicus* y la aparición de colas dañadas, la coincidencia de la mayor incidencia de colas dañadas en los ejemplares de tamaño intermedio (700 < LHC > 1000 mm, justo los que activamente selecciona *C. gallicus*), así como la coincidencia del cambio ontogénico del patrón dorsal, hacen pensar que estos daños son producidos fundamentalmente por los depredadores (Gil y Pleguezuelos, 2001; Pleguezuelos et al., 2010).

La pérdida parcial de la cola podría tener un coste para el individuo, disminuyendo su capacidad de locomoción, lo cual podría afectar a su eficiencia para forrajear y en consecuencia, a su tasa reproductora y supervivencia; sin embargo, los ejemplares con cola incompleta alcanzan tamaños grandes, lo que sugiere que llegan a elevada edad, y en ellos el nivel de cuerpos grasos abdominales no difiere del encontrado en los ejemplares con cola completa (resultado que se mantiene cuando se consideran aisladamente los sexos), lo que indica una ausencia de coste en términos de condición corporal. Además, no se encontró una relación entre el tamaño del muñón de la cola y el nivel de cuerpos grasos, lo que insinúa la ausencia de un efecto de severidad del daño. Estos resultados se interpretan como consecuencia de la poca importancia de la cola en la locomoción terrestre de ofidios, a la ausencia de estructuras fisiológicas importantes en ella (excepto los hemipenes en machos), y a la ausencia de regeneración después de la pérdida parcial de la cola (Pleguezuelos et al., 2013)¹.

Cuando los ejemplares son capturados bufan ruidosamente, intentan morder, y secretan por las glándulas cloacales un líquido espeso y de olor desagradable (Pleguezuelos, 1998).

Su actividad eminentemente nocturna podría interpretarse como una evitación del riesgo de depredación (Salvador y Pleguezuelos, 2002); su principal y tradicional depredador, *Circaetus gallicus*, y un importante depredador con el que coincide en parte de su distribución, *Herpestes ichneumon*, son diurnos. Sin embargo, la actividad nocturna también puede ser debida a otras fuerzas selectivas, como la coincidencia temporal con la actividad de sus principales presas, los micromamíferos.

Depredadores

Aparece en la dieta de numerosos depredadores mediterráneos. Entre los reptiles, *Malpolon monspessulanus* (0,5% de las presas en frecuencia en el sudeste ibérico [Pleguezuelos, 1998]; Castilla la Mancha [Márquez, 1987]); en el sur de Francia *Z. scalaris* evita los refugios utilizados por *M. monspessulanus* (Jay et al., 2013). Entre las aves *Bubo bubo* (1,3% de las presas en nido; provincia de Alicante; Antón et al., 2008), *Aquila adalberti* (0,6%, Marismas del Guadalquivir [Delibes, 1978]), *Aquila chrysaetos* (Bernis, 1973; 5,2% centro de la península Ibérica [Blanco et al., 2017]), *Buteo buteo* (0,7%, Extremadura [Garzón, 1973], 1,8% en Murcia [Zuberogoitia et al., 2006], Badajoz [Pérez-Chiscano, 1973], Galicia [Castroviejo y Salvador, 1970]; noroeste de Iberia [Tapia et al., 2007]), *Milvus milvus* (0,3%, Marismas del Guadalquivir [Delibes y García, 1984]; 0,13%, Madrid [Ortega y Casado, 1991]; Extremadura [Garzón, 1973]), *Milvus migrans* (0,6%, Cáceres [Fernández-Cruz, 1973]), y sobre todo *Circaetus gallicus*, el depredador más especializado en la captura de la culebra de escalera. En el sudeste ibérico esta culebra representa el 39,5% de las presas en egragópilas del águila, y el 33,7% de la biomasa ingerida; el águila consume a esta culebra proporcionalmente a su abundancia en el medio; pero selecciona positivamente ejemplares relativamente grandes, con 700-1000 mm LHC, y selecciona negativamente ejemplares pequeños (< 600 mm LHC, siendo el menor consumido de 465 mm LHC) o muy grandes (> 1200 mm LHC, siendo el más grande consumido de 1190 mm LHC); las águilas adultas consumen esta culebra en la misma proporción que es aportada al nido para el pollo, aunque consumen ejemplares de menor tamaño que los aportados al nido (Gil-Sánchez y Pleguezuelos, 2001). En Sierra Morena representa el 10,6% de las presas consumidas por este águila y el 12,7% de la biomasa (Amores y Franco, 1981), y en Extremadura el 10% (Garzón, 1973). En Navarra esta culebra, junto con *Malpolon monspessulanus*, representa casi el total de la dieta del águila (Iribarren y Rodríguez-Arbeola, 1973). Según Moreno y Pizarro (2007), el consumo de *C. gallicus* sobre esta culebra y las otras de tamaño grande en ambientes mediterráneos ibéricos, favorece la diversidad de ofidios, a través de un efecto *top-down*. La concordancia de la distribución de la culebrera con la distribución de sus presas es mayor que con la distribución de otras especies de reptiles de las que no se alimenta (Aragón y Sánchez-Fernández, 2013). A la escala de la península Ibérica Romero (2010) encuentra que la abundancia relativa de *Z. scalaris* no parece tener un efecto directo sobre la abundancia relativa de *C. gallicus*. Entre las aves también aparece en la dieta de *Neophron percnopterus* en Navarra (0,7%), aunque probablemente este buitre la consuma a partir de los ejemplares atropellados en las carreteras (Donázar y Ceballos, 1988). Entre los mamíferos es consumida por *Herpestes ichneumon* (0,5-2,6% en el sudoeste ibérico, según los biotopos considerados [Valverde, 1967; Delibes, 1976; Delibes et al., 1984; Palomares, 1990; Palomares y Delibes, 1991a, 1991b]), y es la culebra sobre la que más depreda este mamífero, especialmente en época estival (Delibes, 1980); en muy pequeña proporción es consumida por *Lynx pardina* (0,1%, Marismas del Guadalquivir; Delibes [1980]), *Felis silvestris* (0,2% en Sierra Nevada; Moleón y Gil-Sánchez, 2003), *Vulpes vulpes* (hábitat de dehesa en Doñana; Fedriani [1996]; principalmente en primavera-verano; Díaz-Ruiz et al., 2013) y por *Martes foina* (0,5%, sudeste ibérico; Gil-Sánchez [1996]). Más información sobre estos aspectos en Valverde (1967), y Cheylan y Guillaume (1993).

Parásitos y patógenos

Se citan el cestodo *Mesocestoides ambiguus* (Joyeux et al., 1932) y los nematodos *Physocephalus sexalatus*, *Synhimantus robertdolfusi* (Dollfus y Chabaud, 1949; Chabaud, 1950), *Kalicephalus viperae* (Ribas et al., 2010¹) y *Oswaldocruzia filiformis* (Roca y Cardona, 2016). Es hospedador final para el protozoo *Sarcocystis clethrionomyelaphis* (Matuschka, 1987). Briones et al. (2004) encuentran en heces de ejemplares silvestres del centro de la península Ibérica dos casos positivos (sobre 14 analizados) para *Salmonella enterica diarizonae* (serotipo IIIb (38:z10:z53)).

Grosso-Silva y Soares-Vieira (2009) citan los Derméstidos (*Dermestes frischii*, *Dermestes undulatus*) y Sílfidos (*Thanatophilus sinuatus*) encontrados en carcasas de *Z. scalaris* en Portugal.

Otras contribuciones: 1. Alfredo Salvador. 29-09-2015

Actividad

La extensión del periodo anual de actividad varía a lo largo de su área de distribución, siendo más dilatado en las zonas más meridionales, bajas y cálidas (Pleguezuelos, 1998). En la mitad norte de la Península Ibérica su actividad comienza en marzo y finaliza en octubre (Martínez-Rica, 1979; Escarré y Vericad, 1981; Bas, 1984; Pleguezuelos y Brito, 2006), mientras que en el sudeste y suroeste ibérico no son infrecuentes las observaciones en noviembre, diciembre y enero (Feriche, 1998; Malkmus, 2008), especialmente en las zonas costeras (M. Moreno, com. per.). Hay registros de individuos atropellados todos los meses del año, correspondiendo los de diciembre, enero y febrero al sur peninsular, Levante y Madrid. En Huesca se encontró un individuo en febrero (PMVC, 2003). En poblaciones de montaña, por el contrario, la actividad cesa en septiembre (Antúñez, 1983). En las marismas del Guadalquivir se ha observado activa durante todos los meses del año, aunque con menos frecuencia durante los meses más cálidos (julio, agosto, septiembre), y más fríos (diciembre, enero, febrero; Blázquez, 1995). La población introducida en la isla de Ibiza no muestra actividad después de finales de noviembre (E. Montes, com. per.). La extensión de periodo de actividad anual es similar en ambos sexos (Feriche, 1998).

El ciclo anual de actividad tiende a la bimodalidad en ambos sexos en el sudeste ibérico, con mayor aportación por parte de los machos al pico de primavera y por parte de las hembras al pico de otoño (Feriche, 1998); a este pico otoñal (octubre) contribuyen en especial los neonatos, pues las eclosiones son tardías en esta especie (Pleguezuelos y Feriche, 2006). Esta bimodalidad lógicamente define dos periodos de menos actividad, el invernal y otro estival; en comarcas de veranos calurosos, resulta difícil encontrar ejemplares entre la segunda quincena de julio y la primera de agosto (Feriche, 1998), y en las Marismas del Guadalquivir el número de ejemplares observados es igual de bajo en verano que en invierno (Blázquez, 1995). En Portugal, donde la especie está próxima a los límites climáticos de su distribución, la actividad anual está muy concentrada en los meses de mayo y junio (65% de los contactos; n = 631), aunque sigue apareciendo un pequeño pico otoñal que corresponde a la aparición de los neonatos (Pleguezuelos y Brito, 2009). En el Pirineo aragonés también hay un pico de actividad en el mes de junio (Martínez-Rica, 1979). No obstante, parte de estos máximos estacionales en los registros con la especie pueden ser debidos a un sesgo temporal en las prospecciones. En las Marismas del Guadalquivir no se observaron cambios en esta época del año en la frecuencia o longitud de los desplazamientos diarios por parte de los machos, aunque el tamaño de muestra fue algo bajo (Blázquez, 1995). En el sur de Francia los animales mostraron un pico muy marcado en el mes de mayo en la utilización de refugios artificiales (Jay et al., 2013). En las trampas para su erradicación de la isla de Formentera, la tasa de capturas muestra un cierto patrón bimodal, aunque con muchas más capturas en primavera (finales de mayo y todo junio) que en otoño (octubre; Parpal et al., 2017).

El ritmo de actividad diario se extiende por el día, el crepúsculo y la noche (Pleguezuelos, 1998); son numerosas las referencias que indican observaciones de actividad nocturna (Valverde, 1967; Otero et al., 1978; Franco et al., 1980; Malkmus, 1982; Cheylan, 1986; Pfau, 1988; Pleguezuelos y Feriche, 2004) y probablemente sea el colúbrido ibérico más nocturno. En el sur de Francia, donde de manera más exhaustiva se ha estudiado este patrón de actividad, las observaciones nocturnas se extienden entre el 4 de abril y el 5 de noviembre (Cheylan, 1986). En esta misma región se encontró una frecuencia de actividad nocturna más alta en ejemplares de edad inferior o igual a un año; se interpretó por la dificultad de estos ejemplares para encontrar su primera presa, lo cual les conducía a extender su ritmo de actividad diario a horas térmicamente no favorables (Cheylan, 1986). En el sudoeste ibérico existe no obstante poca actividad nocturna y esta se localiza durante el verano (Blázquez, 1993). En esta región la distribución horaria de cada tipo de actividad (ejemplares escondidos, en asoleamiento, en movimiento) no parece variar a lo largo de los meses; asoleamientos y movimientos son más frecuentes por la mañana con relación a la tarde, mientras que al medio día los ejemplares suelen permanecer escondidos (Blázquez, 1993).

Ejemplares radio-marcados en las Marismas del Guadalquivir estaban quietos en el 80% de los contactos; el porcentaje de días con movimiento variaba en los ejemplares entre el 10-23,5%; los periodos de sedentarismo variaron entre 1-12 días consecutivos en hembras, y 1-7 días en machos, con una media para los dos sexos de $4,8 \pm 3,4$ días; los periodos de movimiento fueron cortos, de 1-3 días consecutivos en hembras, y siempre de un solo día en machos; dentro de periodo anual de actividad, no hubo diferencia en la temperatura del aire para los

contactos con individuos activos e inactivos; la distancia media de desplazamiento por día de seguimiento fue de $22 \pm 5,5$ m/día y la distancia mínima de desplazamiento por día activo fue cómo media de $132,8 \pm 36,1$ m/día (Blázquez, 1995).

Más información sobre actividad en (Cheylan, 1986; Cheylan y Guillaume, 1993).

Muda

En el sudeste peninsular se observaron las primeras mudas en la segunda quincena de mayo (S. Honrubia, com. per.); siempre hay una muda antes del periodo reproductor (Blázquez, 1993). Durante el proceso de muda, que dura 8-9 días, las culebras permanecen escondidas en profundas madrigueras, como las de conejos, y mantienen una temperatura corporal casi constante; después de la eclosión los ejemplares neonatos no abandonan el nido hasta realizar una muda (Blázquez, 1993).

Biología térmica

La temperatura corporal de ejemplares activos oscila entre $10,0-32,5^{\circ}$ C, aunque la temperatura preferida para moverse se sitúa a partir de los 24° C (Blázquez, 1993). Las hembras muestran una temperatura media ($22,6^{\circ}$ C) algo inferior a la de machos ($24,3^{\circ}$ C). Las hembras sin embargo muestran una temperatura corporal más alta durante el mes de junio, mes que concentra la mayor parte de la vitelogénesis, y en el que podrían seleccionar temperaturas corporales más altas (Blázquez, 1993; Feriche, 1998). La temperatura corporal de los ejemplares en movimiento era más alta que la de ejemplares en asoleamiento o escondidos (Blázquez, 1993). En las mañanas de abundante rocío los ejemplares trepan a la vegetación para aislarse de la arena húmeda y fría durante el asoleamiento; en general, la especie mantiene mediante helioterminia una temperatura corporal independiente de la temperatura del substrato y del aire, por lo que es un termoregulador activo (Blázquez, 1993). Se han visto a menudo ejemplares activos a temperaturas del aire bajas, como los 12° C (Cheylan, 1986; Blázquez, 1995; datos inéditos del autor). En el sur de Francia ocuparon refugios artificiales fundamentalmente cuando la temperatura bajo ellos estaba entre 22 y 24° C (Jay et al., 2013).

Dominio vital

En las Marismas del Guadalquivir el tamaño medio de las áreas recorridas es de $1,183 \pm 1,876$ ha (rango $0,32-4,87$ ha) y aparentemente no está influido por la talla de los ejemplares (Blázquez, 1995). El desplazamiento medio diario de los ejemplares activos fue mayor durante el verano con respecto a la primavera, y similar en ambos sexos (Blázquez, 1993). Estos valores son los más elevados entre los encontrados para los ofidios ibéricos. Se observó en ejemplares radiomarcados que no se mueven en un área definida, y que no vuelven a los mismos lugares de asoleamiento o de refugio, sino que muestran tendencia a moverse al azar (Blázquez, 1995).

Patrón social y comportamiento

Ver apartado de Biología de la reproducción.

Bibliografía

- Agelet, A. (1990). Farmacopea popular en les terres urgellenques: assaig de tipificació i sistematització. *Urtx: revista cultural de l'Urgell*, 2: 261-275.
- Agustí, J., Blain, H. A., Cuenca-Bescós, G., Bailon, S. (2009). Climate forcing of first hominid dispersal in Western Europe. *Journal of Human Evolution*, 57(6): 815-821.
- Agustí, J., Blain, H. A., Lozano-Fernández, I., Piñero, P., Oms, O., Furió, M., Blanco, A., López-García, J.M., Sala, R. (2015). Chronological and environmental context of the first hominin

dispersal into Western Europe: The case of Barranco León (Guadix-Baza Basin, SE Spain). *Journal of Human Evolution*, 87: 87-94.

Alarcos, G., Flechoso, F., Rodríguez-Pereira, A., Lizana, M. (2009). Depredación de culebra de escalera *Rhinechis scalaris* sobre una camada de topillo campesino (*Microtus arvalis*). *Boletín de la Asociación Herpetológica Española*, 20: 61-62.

Alonso-Zarazaga, M. A. (1998). Apéndice 1. Nomenclatura: lista de sinónimos y combinaciones. Pp. 645-685. En: Salvador, A. (Coord.). Reptiles. En: Ramos, M. A. et al. (Eds.). Fauna Ibérica, vol. 10. MNCN, CSIC, Madrid.

Álvarez, C., Mateo, J. A., Oliver, J., Mayol, J. (2010). Los ofidios ibéricos de introducción reciente en las Islas Baleares. *Boletín de la Asociación Herpetológica Española*, 21: 126-131.

Amo, L., López, P., Martín, J. (2004). Chemosensory recognition and behavioral responses of wall lizards, *Podarcis muralis*, to scents of snakes that pose different risks of predation. *Copeia*, 2004: 691-696.

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

Angel, F. (1946). Reptiles et Amphibiens. En: *Faune de France*, vol. 45. Pierre André Imprimerie. Librairie de la Faculté des Sciences. Fédération Française des Sociétés de Sciences Naturelles, Office Central de Faunistique, Paris.

Antón, M., Pérez-García, J. M., Botella, F., Sánchez-Zapata, J. A. (2008). Dieta del Búho Real (*Bubo bubo*) en el sur de la provincia de Alicante. Pp. 165-170. En García-Moreno P. (Ed.). *Actas Cuarto Congreso de la Naturaleza de la Región De Murcia y I Sureste Ibérico*. Anse, Murcia.

Antúnez, A. (1983). *Contribución al conocimiento faunístico y zoogeográfico de las Cordilleras Béticas: los vertebrados de Sierra Tejeda*. Tesis doctoral. Universidad de Málaga, Málaga.

Aragón, P., Sánchez-Fernández, D. (2013). Can we disentangle predator-prey interactions from species distributions at a macro-scale? A case study with a raptor species. *Oikos*, 122 (1): 64-72.

Araújo, M. B., Guilhaumon, F., Rodrigues Neto, D., Pozo Ortega, I., Gómez-Calmaestra, R. (2011). *Impactos, vulnerabilidad y adaptación de la biodiversidad española frente al cambio climático*. 2. Fauna de vertebrados. Dirección general de medio Natural y Política Forestal. Ministerio de Medio Ambiente, y Medio Rural y Marino, Madrid. 640 pp.

Arribas, A., Garrido, G., Viseras, C., Soria, J. M., Solano, J. G., Hernández, R., Baeza, E., Durán, J. J., Laplana, C., Plá, S., Carrión, J. S., Carroza, J. A., Lorenzo, C., Lozano, R. P., Díez, J. C., Navazo, M., Terradillos, M., Alonso, R., Fernández, S., Gumiel, J. C., de Frutos, C., Garcés, M., López-Martínez, J. (2008). Investigación paleontológica y estratigráfica de la formación guadix entre los años 2001 y 2007: Fonelas p-1 y el proyecto Fonelas. In Arribas A. (Ed.), *Vertebrados del Plioceno Superior terminal en el suroeste de Europa: Fonelas p-1 y el proyecto Fonelas*. *Cuadernos del Museo Geominero*, 10: 21-54.

Arsuaga, J. L., Baquedano, E., Pérez-González, A., Sala, N., Quam, R. M., Rodríguez, L., García, R., García, N., Álvarez-Lao, D. J., Laplana, C., Huguet, R., Sevilla, P., Maldonado, E., Blain, H- A., Ruíz-Zapata, M. B., Sala, P., Gil-García, M. A., Uzquiano, P., Pantoja, A., Huguet, R. (2012). Understanding the ancient habitats of the last-interglacial (late MIS 5) Neanderthals of central Iberia: Paleoenvironmental and taphonomic evidence from the Cueva del Camino (Spain) site. *Quaternary International*, 275: 55-75.

Ascensão, F., Mira, A. (2005). Spatial patterns of road kills: a case study in Southern Portugal. *Road Ecology Center*. <http://escholarship.org/uc/item/8r07z6nf>

Atiénzar, F., Álvarez, E., Barba, E. (2012). Carbonero común – *Parus major*. En: *Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles*. Salvador, A., Morales, M. B. (Eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid. <http://www.vertebradosibericos.org/>

Ayllón E., Carretero, M. A., Estarellas, J., Feriche, M., Hernández, P. L., Mateo, J. A., Montes, E., Pleguezuelos, J., Santos, X. (2014) ¿Se equivocaba Plinio el Viejo? Primeros resultados del proyecto piloto de control de ofidios en Eivissa. *Libro de Resúmenes del XIII Congreso Luso-Español de Herpetología*, AHE- Aveiro: 73.

Ayllón, E., Santos, X., Arribas, O., Bertolero, A., Bosch, J., Cabido, C., Carranza, S., Carretero, M. A., Díaz-Paniagua, C., Egea-Serrano, A., Garin-Barrio, I., Giménez, A., Gosá, A., Graciá, E., Guicking, D., Llorente, G. A., Martínez-Solano, I., Mateo, J. A., Montori, A., Palomar, G., Perera, A., Pinya, S., Pretus, J. L., Pujol-Buxó, E., Rato, C., Recuero, E., Sanz-Azkue, I., Silva-Rocha, I., Vasconcelos, R., Velo-Antón, G., Vörös, J., Pleguezuelos, J. M. (2015). Propuesta de revisión de los listados y catálogos nacionales y autonómicos de especies amenazadas y protegidas, y del catálogo nacional de especies invasoras. *Boletín de la Asociación Herpetológica Española* 26 (2): 108-112.

Babiloni, G. (1992). Informe provisional del seguimiento de la mortalidad de vertebrados en las carreteras de la provincia de Barcelona. Pp. 127-135. Tomo I. *I Jornadas para el Estudio y Prevención de la Mortalidad de Vertebrados en Carreteras*. Coordinadora de Organizaciones de Defensa Ambiental. Madrid.

Bailón, S. (1991). *Amphibiens et reptiles du Pliocène et du Quaternaire de France et d'Espagne: mise en place et évolution des faunes*. 2 vol. Thèse Doc., Univ. Paris VII, Paris.

Ballouard, J. M., Ferrari, T., Bonnet, X., Caron, S., Maxime, L., Garnier, G., Gillet, P., Ausanneau, M. (2016). Snakes of Port-Cros National Park islands: Capture-Mark-Recapture study of *Malpolon monspessulanus* and *Rhinechis scalaris*. *Scientific Reports of the Port-Cros National Park*, 30: 23-44.

Barrientos, R., Valera, F., Barbosa, A., Carrillo, C. M., Moreno, E. (2009). Plasticity of nest-site selection in the trumpeter finch: A comparison between two different habitats. *Acta Oecologica*, 35 (4): 499-506.

Barroso, C., Bailon, S. (2006). Les amphibiens et les reptiles du pléistocène supérieur de la grotte du Boquete de Zafarraya. Pp.1053-1085. En: *La grotte du Boquete de Zafarraya, Málaga, Andalousie Tome II*, Junta de Andalucía. Consejería de Cultura, Sevilla.

Barroso, C., Bailon, S. (2006). Les amphibiens et les reptiles du pléistocène supérieur de la grotte du Boquete de Zafarraya. Pp.1053-1085. En: *La grotte du Boquete de Zafarraya, Málaga, Andalousie Tome II*, Junta de Andalucía. Consejería de Cultura, Sevilla.

Bas, S. (1984). Biogeografía de los anfibios y reptiles de Galicia, un ensayo de síntesis. *Amph.-Rep.*, 5: 289-310.

Bea, A. (1985). Atlas de los anfibios y reptiles de Álava, Vizcaya y Guipúzcoa. 57-99. En: Alvarez, J., Bea, A., Faus, J.-M., Castián, E. y Mendiola, I. (Eds.). *Atlas de los vertebrados continentales de Álava, Vizcaya y Guipúzcoa*. Dep. Polít. Terr. Trans. Gob. Vasco, Bilbao.

Bea, A. (1986). Anfibios y Reptiles. Pp. 103-145. En: *Vertebrados continentales de la Comunidad Autónoma del País Vasco*. Vicecons. Medio Ambiente, Gob. Vasco, Vitoria.

Behidj-Benyounes, N., Bissaad, F. Z., Behidj, K. K., Chebouti, N., Doumandji, S. (2013). Le Suivi De La Reproduction Chez Le Moineau Hybride *Passer Domesticus X P. Hispaniolensis* Dans Un Milieu Agricole De La Partie Extrême-Orientale De La Mitidja. *Bull. Soc. Zool. Fr*, 138 (1-4): 331-343.

Belmonte, J. (1993). Estudio comparativo sobre la influencia del laboreo en las poblaciones de vertebrados en la campiña de Jerez. *Bol. Sanid. Veg. Plag.*, 19: 211-220.

Benítez de Lugo Enrich, L., Palomares Zumajo, N., Álvarez García, H. J., Barroso Bermejo, R., Benito Sánchez, M., Blain, H. A., Bueno, P., de Balbín, R., Fernández-Martín, S., López-Sáez, J. A., Galindo-Pellicena, M. A., Garrido-Martínez, M. A., Laplana, C., Mata, E., Menchén, G., Montero, I., Moraleda, J., Morgado, A., Odriozola, C.P., Polo, E., Ruiz-Alonso, M., Sevilla, P., Schuhmacher, T. X., Galindo-Pellicena, M. Á. (2015). Paleoecología y cultura material en el

complejo tumular prehistórico del Castilejo del Bonete (Terrinches, Ciudad Real). *Menga*, 6: 113-140.

Benítez, G. (2011). Animals used for medicinal and magico-religious purposes in western Granada Province, Andalusia (Spain). *Journal of Ethnopharmacology* 137: 1113–1123.

Bernis, F. (1973). Algunos datos de alimentación y depredación de Falconiformes y Estrigiformes ibéricas. *Ardeola*, 19: 225-248.

Bisbal-Chinesta J. F., Blain H. A. (2017). Long-term changes in composition and distribution patterns in the Iberian herpetofaunal communities since the latest Pleistocene. *Quaternary Science Reviews*, <http://dx.doi.org/10.1016/j.quascirev.2017.06.010>.

Blain, H. A. (2005). *Contribution de la paleoherpetofaune (Amphibia & Squamata) a la connaissance de l'évolution du climat et du paysage du Pliocene Supérieur au Pleistocene Moyen d'Espagne*. Thès. Doc., MNHN, Paris.

Blain, H. A. (2009). Contribution of the palaeoherpetofauna (Amphibia & Squamata) to. *Treballs del Museu de Geologia de Barcelona*, 16 (1): 39-170.

Blain, H. A., Bailón, S. (2006). Catalogue of Spanish Plio-Pleistocene amphibians and squamate reptiles from the Museu de Geologia de Barcelona. *Treballs del Museu de Geologia de Barcelona*, 14: 61-80.

Blain, H. A., Bailón, S., Agustí, J. (2007). Anurans and squamate reptiles from the latest early Pleistocene of Almenara-Casablanca-3 (Castellón, East of Spain). Systematic, climatic and environmental considerations. *Geodiversitas*, 29 (2): 269-295.

Blain, H. A., Bailón, S., Cuenca-Bescos, G., Arsuaga, J. L., de Castro, J. M. B., Carbonell, E. (2009). Long-term climate record inferred from early-middle Pleistocene amphibian and squamate reptile assemblages at the Gran Dolina Cave, Atapuerca, Spain. *Journal of Human Evolution*, 56 (1): 55-65.

Blain, H. A., Lozano-Fernández, I., Ollé, A., Rodríguez, J., Santonja, M., Pérez-González, A. (2015). The continental record of Marine Isotope Stage 11 (Middle Pleistocene) on the Iberian Peninsula characterized by herpetofaunal assemblages. *Journal of Quaternary Science*, 30 (7): 667-678.

Blain, H.-A. (2009). Contribution de la paléoherpétofaune (Amphibia & Squamata) à la connaissance de l'évolution du climat et du paysage du Pliocène supérieur au Pléistocène moyen d'Espagne. *Treb. Mus Geol. Barcelona*, 16: 39–170.

Blanco, G., Junza, A., Barrón, D. (2017). Occurrence of veterinary pharmaceuticals in golden eagle nestlings: Unnoticed scavenging on livestock carcasses and other potential exposure routes. *Science of the Total Environment*, 586: 355-361.

Blanco, G., Tella, J. L. (1997). Protective association and breeding advantages of choughs nesting in lesser kestrel colonies. *Animal Behaviour*, 54: 335-342.

Blasco, R., Rosell, J., van der Made, J., Rodríguez, J., Campeny, G., Arsuaga, J. L., Carbonell, E. (2011). Hiding to eat: the role of carnivores in the early Middle Pleistocene from the TD8 level of Gran Dolina (Sierra de Atapuerca, Burgos, Spain). *Journal of Archaeological Science*, 38 (12): 3373-3386.

Blázquez, M. C. (1993). *Ecología de dos especies de colúbridos Malpolon monspessulanus y Elaphe scalaris en Doñana (Huelva)*. Tesis doctoral. Universidad de Sevilla, Sevilla.

Blázquez, M. C. (1994). Notes on the reproduction of *Elaphe scalaris* (Schinz, 1822) in Southern Spain. *Herpetol. J.*, 4: 109-111.

Blázquez, M. C. (1995). Movement patterns in *Elaphe scalaris* at Doñana National Park, South West Spain. *Isr. J. Zool.*, 41: 125-130.

- Bonny, K. (1998). *Elaphe scalaris* (Schinz, 1821). Care and breeding of the ladder snake in the terrarium. *Elaphe*, 6: 13-16.
- Boscá, E. (1877). Catálogo de los anfibios y reptiles observados en España, Portugal e islas Baleares. *An. Soc. Esp. Hist. Nat.*, 6: 39-68.
- Boulenger, G. A. (1894). *Catalogue of the Snakes in the British Museum (Natural History)*. Vol. II. *Conclusion of the Colubridae Aglyphae*. Trustees of the British Museum (Natural History), London.
- Briones, V., Téllez, S., Goyache, J., Ballesteros, C., del Pilar Lanzarot, M., Domínguez, L., Fernández-Garayzábal, J. F. (2004). Salmonella diversity associated with wild reptiles and amphibians in Spain. *Environmental Microbiology*, 6 (8): 868-871.
- Bruno, S., Maugueri, S. (1990). *Serpenti d'Italia e d'Europa*. G. Mondadori, Milano.
- Bueno-Enciso, J., Ferrer, E. S., Barrientos, R., Sanz, J. J. (2016b). Effect of nestbox type on the breeding performance of two secondary hole-nesting passerines. *Journal of Ornithology*, 157 (3): 759-772.
- Bueno-Enciso, J., Ferrer, E. S., Barrientos, R., Serrano-Davies, E., Sanz, J. J. (2016a). Habitat fragmentation influences nestling growth in Mediterranean blue and great tits. *Acta Oecologica*, 70: 129-137.
- Burbrink, F. T., Lawson, R. (2007). How and when did Old World ratsnakes disperse into the New World? *Mol. Phylogenet. Evol.*, 43: 173–189.
- Busack, S. D., Jaksic, F. M. (1982). Ecological and historical correlates of Iberian herpetofaunal diversity; an analysis at regional and local levels. *J. Biogeog.*, 9: 289-302.
- Bussmann, C. (1979). Okologische Sonderung der Rohrsanger Sudfrankreichs aufgrund von Nahrungsstudien. *Die Vogelwarte*, 30: 84-101
- Butler, R. (1991). Notes on the keeping and breeding of the ladder snake, *Elaphe scalaris*. *Herpstile*, 16: 28-34.
- Butler, R. (2004). Retention of juvenile markings into adulthood in a females ladder snake *Rhinechis scalaris* (= *Elaphe scalaris*). *Herpstile*, 29: 157-161.
- Butler, R. (1991). Notes on the keeping and breeding of the ladder snake, *Elaphe scalaris*. *Herpstile*, 16: 28-34.
- Calderón, J. (1977). El papel de la perdiz roja (*Alectoris rufa*) en la dieta de los predadores ibéricos. *Doñana, Acta Vertebr.*, 4: 61-126.
- Caletrío, J (1992). Informe provisional del seguimiento de la mortalidad de vertebrados en las carreteras de Valencia. Septiembre 1991. Pp. 222-230. Tomo II. *I Jornadas para el Estudio y Prevención de la Mortalidad de Vertebrados en Carreteras*. Coordinadora de Organizaciones de Defensa Ambiental. Madrid.
- Calmonte, T., Ferri, V. (1987). Un serpente nuovo per la fauna Italiana : il Colubro scalare, *Elaphe scalaris* (Schinz 1922) (Reptilia, Colubridae). *Att. Soc. It. Sc. Nat. Mus. Civ. Stor. Nat. Milano*, 128: 314-316.
- Cano, J. 2009. La población de sisón común (*Tetrax tetrax*) en la base aérea de Getafe. Pp. 92-115. En: De la Puente, J., Pérez-Tris, J.; Juan, M. y Bermejo, A. (Eds.). Anuario Ornitológico de Madrid, 2007-2008. Madrid, Grupo Ornitológico SEO-Monticola.
- Cano, J., Orozco, J. C., Mateo, J. A., Redondo, I. C. (1986). Nuevos datos cariológicos para las familias Lacertidae (*Lacerta schreiberi* y *L. perspicillata*) y Colubridae (*Coluber hippocrepis* y *Elaphe scalaris*). *Res. I Congr. Assoc. Herpet. Esp.*, Benicàssim: 33.
- Carretero M. A., Silva-Rocha, I. (2015). La culebra de escalera (*Rhinechis scalaris*) en las islas Baleares. *Boletín de la Asociación Herpetológica Española*, 26: 84-87.

- Carretero M. A., Silva-Rocha, I. (2015). La culebra de escalera (*Rhinechis scalaris*) en las islas Baleares. *Boletín de la Asociación Herpetológica Española*, 26: 84-87.
- Carvalho, F., Mira, A. (2011). Comparing annual vertebrate road kills over two time periods, 9 years apart: a case study in mediterranean farmland. *European Journal of Wildlife Research*, 57: 157-174.
- Castanet, J. (1982). Synthèse sur la méthode squelettocronologie chez les amphibiens et chez les reptiles. *Bull. Soc. Herpét. Fr.*, 22: 23-25.
- Castelles, M. T., Ballesta, J., Madrid, J. F., Hernández, F., Martínez-Menargue, J. A., Avilés, M. (1990). Histochemistry of glycoconjugates in the lung of several vertebrates. *Zool. Jahrb. Abt. Anat. Ont. Tier.*, 120: 331-346.
- Castroviejo, J., Salvador, A. (1970). Nota sobre herpetología del noroeste de España. *Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat. (Sec. Biol.)*, 68: 119-122.
- Ceríaco, L. M. P. (2013). A review of fauna used in zootherapeutic remedies in Portugal: historical origins, current uses, and implications for conservation. pp. 317-345. En: Alves, R. R. N., Rosa, I. L. (Eds.). *Animals in Traditional Folk Medicine*. Springer Berlin Heidelberg.
- Chabaud, A. G. (1950). Sur le reencapsulement des larves d'Acuariidae. *Vie et Milieu*, 1: 69-73.
- Cheyland, M. (1983). Statut actuel des Reptiles et Amphibiens de l'Archipel des îles d'Hyères (Var, sud-est de la France). *Trav. Sc. Parc Nat. Port-Cros*, 9: 35-51.
- Cheyland, M. (1986). Mise en évidence d'une activité nocturne chez le serpent méditerranéen *Elaphe scalaris* (Ophidia, Colubridae). *Amph.-Rep.*, 7: 181-186.
- Cheyland, M. Guillaume, C. P. (1993). *Elaphe scalaris* (Schinz, 1822) - Treppennatter. Pp. 397-429. En: *Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas*. Band 3/I: *Schlangen (Serpentes) I (Typhlopidae, Boidae, Colubridae 1: Colubrinae)*. Böhme, W. (Ed.). Aula-Verlag. Wiesbaden.
- Colino-Rabanal, V. J., Lizana, M. (2012). Herpetofauna and roads: a review. *Basic and Applied Herpetology*, 26: 5-31.
- Cordero, P. J. (1991). Predation in house sparrow and tree sparrow (*Passer* spp.) nests. Pp. 112-120. En: *Proceedings of the International Symposium of the Working Group on Granivorous Birds*. Warsaw.
- Crégut-Bonnoure, E., Argant, J., Bailon, S., Boulbes, N., Bouville, C., Buisson-Catil, J., ... Frèrebeau, N. (2014). The karst of the Vaucluse, an exceptional record for the Last Glacial Maximum (LGM) and the Late-glacial period palaeoenvironment of southeastern France. *Quaternary International*, 339: 41-61.
- Crespo, E. G. (2002). Paleoherpetofauna portuguesa. *Revista Española de Herpetología*, 16: 17-35.
- Cruz, M. J., Robert, E. M. R., Costa, T., Avelar, D., Rebelo, R., Pulquério, M. (2015). Assessing biodiversity vulnerability to climate change: testing different methodologies for Portuguese herpetofauna. *Regional Environmental Change*, 16 (5): 1293-1304.
- Cuenca-Bescós, G., Blain, H. A., Rofes, J., Lozano-Fernández, I., López-García, J. M., Duval, M., Galán, J., Núñez-Lahuerta, C. (2015). Comparing two different Early Pleistocene microfaunal sequences from the caves of Atapuerca, Sima del Elefante and Gran Dolina (Spain): biochronological implications and significance of the Jaramillo subchron. *Quaternary International*, 389: 148-158.
- Curt, J., Galán, P. (1982). *Esos anfibios y reptiles gallegos*. Galicia Viva, Pontevedra.
- D'Amico, M., Román, J., de los Reyes, L., Revilla, E. (2015). Vertebrate road-kill patterns in Mediterranean habitats: who, when and where. *Biological Conservation*, 191: 234-242.

- Daura, J., Sanz, M. (2012). Procedencia Estratigráfica de los restos humanos Neanderthales de la Cova del Gegant (Sitges, Barcelona). *Mainake*, 33: 215-232.
- Daura, J., Sanz, M., Julià, R., García-Fernández, D., Fornós, J. J., Vaquero, M., Allué, E., López-García, J. M., Blain, H. A., Ortiz, J. E., Torres, T., Albert, R. M., Rodríguez-Cintas, À., Sánchez-Marco, A., Cerdeño, E., Skinner, A. R., Asmeron, Y., Polyak, V. J., Garcés, M., Arnold, L. J., Demuro, M., Pike, A. W. G., Euba, I., Rodríguez, R. F., Yagüe, A. S., Villaescusa, L., Gómez, S., Rubio, A., Pedro, M., Fullola, J. M., Zilhão, J., (2015). Cova del Rinoceront (Castelldefels, Barcelona): a terrestrial record for the last interglacial period (MIS 5) in the Mediterranean coast of the Iberian Peninsula. *Quat. Sci. Rev.*, 114: 203–227.
- De la Cruz, C., Valencia, J. (2012). Rabilargo – *Cyanopica cooki*. En: Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles. Salvador, A., Morales, M. B. (Eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid. <http://www.vertebradosibericos.org/>
- De Smet, W. H. O. (1981). The nuclear Feulgen DNA content of the Vertebrates (especially Reptiles) as measured by fluorescence cytophotometry, with notes on the cell and the chromosome size. *Act. Zool. Pathol. Antv.*, 76: 119-167.
- Delibes, M. (1976). Datos sobre la alimentación del meloncillo, *Herpestes ichneumon widdringtoni* Gray, 1842 en España. *Säug. Mit.*, 24: 38-42.
- Delibes, M. (1978). Ecología alimenticia del águila imperial ibérica (*Aquila adalberti*) en el Coto Doñana durante la crianza de los pollos. *Doñana, Acta Vertebr.*, 5: 35-60.
- Delibes, M. (1980). El linco ibérico. Ecología y comportamiento alimenticio en el Coto Doñana, Huelva. *Doñana, Acta Vertebr.*, 7: 1-128.
- Delibes, M., Aymerich, M., Cuesta, L. (1984). Feeding habits of the egyptian mongoose or ichneumon in Spain. *Acta Theriol.*, 29: 205-218.
- Delibes, M., García, L. (1984). Hábitos alimenticios del milano real en Doñana durante el periodo de cría. *Ardeola*, 31: 115-121.
- Delibes-Mateos, M., Delibes, M., Ferreras, P., Villafuerte, R. (2008). Key role of European rabbits in the conservation of the Western Mediterranean basin hotspot. *Conservation Biology*, 22(5): 1106-1117.
- Díaz-Ruiz, F., Delibes-Mateos, M., García-Moreno, J. L., María López-Martín, J., Ferreira, C., Ferreras, P. (2013). Biogeographical patterns in the diet of an opportunistic predator: the red fox *Vulpes vulpes* in the Iberian Peninsula. *Mammal Review*, 43 (1): 59-70.
- Dollfus, R. P., Chabaud, A. G. (1949). *Kalicephalus viperae* (Rudolphi 1819) (Nematoda Strongyloidea): un parasite de serpents a ajouter a la faune de France. *Annales de Parasitologie*, 24 (5-6): 414-423.
- Domergue, C. A. (1962). Observation sur les pénis des ophidiens (deuxième note). *Var. Sc. Soc. Sc. Nat. Phys. Maroc*, 42 (1-2): 87-105.
- Donázar, J. A., Ceballos, O. (1988). Alimentación y tasas reproductoras del alimoche (*Neophron percnopterus*) en Navarra. *Ardeola*, 35: 3-14.
- Dowling, H. G., Highton, R., Maha, G. C. Maxson, L. R. (1983). Biochemical evaluation of colubrid snakes phylogeny. *J. Zool. (Lond.)*, 201: 309-329.
- Duarte, J., Vargas, J. M. (2001). Mamíferos predadores de nidos de perdiz roja (*Alectoris rufa* Linnaeus, 1758) en olivares del sur de España. *Galemys*, 13: 47-58.
- Duguy, R. (1970). Number of blood cells and their variation. 93-109. En: Gans, C., Parsons, T. R. (Eds.). *Biology of the Reptilia*, vol. 3. *Morphology C*. Academic Press, London.
- Duprés, F. (1991). The ladder snake, *Elaphe scalaris*. *Herptile*, 16: 142-143.

- Escarré, A., Vericad, J. R. (1981). Fauna alicantina. I. Saurios y ofidios. Cuadernos de la fauna alicantina. *Pub. Inst. Est. Alic., ser. II*, 15: 1-101.
- Espinosa, A., Serrano, J. A., Montori, A. (2012). Incidencia de los atropellos sobre la fauna vertebrada en el Valle de El Paular. LIC" Cuenca del río Lozoya y Sierra Norte. *Munibe*, 60: 209-236.
- Esteban, I., Filella, E., García-Paris, M., GOB Menorca, Martín, C., Pérez-Mellado, V., Zapirain, E. (1994). Atlas provisional de la distribución geográfica de la herpetofauna de Menorca (Islas Baleares, España). *Rev. Esp. Herpetol.*, 8: 19-28.
- Expósito-Granados, M., Parejo, D., Avilés, J. M. (2016). Sex-specific Parental Care in Response to Predation Risk in the European Roller, *Coracias garrulus*. *Ethology*, 122 (1): 72-79.
- Fedriani, J. M. (1996). Dieta anual del zorro, *Vulpes vulpes*, en dos hábitats del Parque Nacional de Doñana. *Doñana Acta Vertebrata*, 23: 143-152.
- Feriche, M. (1989). *Biometría, foliosis y diseño de Coluber hippocrepis Linnaeus, 1758 y Elaphe scalaris (Schinz, 1822) (Ophidia, Colubridae) en el sureste de la Península Ibérica*. Tes. Lic. Univ. Granada, Granada.
- Feriche, M. (1998). *Ecología de la reproducción en colúbridos del sureste de la Península Ibérica*. Tesis Doctoral. Univ. Granada, Granada.
- Feriche, M. (1998). *Ecología de la reproducción en colúbridos del sureste de la Península Ibérica*. Tesos doctoral. Universidad de Granada, Granada.
- Feriche M., Pleguezuelos J. M., Cerro A. (1993). Sexual dimorphism and sexing of mediterranean Colubrids based on external characteristics. *J. Herpetol.*, 27 (4): 357-362.
- Fernández-Cruz, M. (1973). Sobre la alimentación del Milano Negro (*Milvus migrans*) en la estación ornitológica de "El Borbollón" (Cáceres). *Ardeola*, 19: 337-343.
- Ferrández-Cañadell, C., Gibert, L. (2015). Introducción. Cueva Victoria, un Yacimiento de Vertebrados del Pleistoceno Inferior. *Mastia, Revista del Museo Arqueológico Municipal de Cartagena "Enrique Escudero de Castro"*, 17-45.
- Ferreira, T. A. P. (2015). *The response of reptile communities to wildfires in the Serra da Estrela Natural Park*. Tesis de Máster, Universidad de Coimbra.
- Figueroa, A., McKelvy, A. D., Grismer, L. L., Bell, C. D., Lailvaux, S. P. (2016). A Species-Level Phylogeny of Extant Snakes with Description of a New Colubrid Subfamily and Genus. *PLoS One*, 11 (9): e0161070.
- Font, E., Roca, V., Lluch, J., Navarro, P., Desfilis, E. (2002). Primer caso de somatodicotomía en una serpiente de escalera, *Elaphe scalaris*. *Bol. Asoc. Herpetol. Esp.*, 13: 39-41.
- Franco, A., Mellado, J., Amores, F. (1980). Observaciones sobre actividad nocturna de reptiles en la España mediterránea occidental. *Doñana, Act. Vertebr.*, 7: 261-262.
- Franco, A., Rodríguez de los Santos, M. (2001). *Libro Rojo de los Vertebrados Amenazados de Andalucía*. Junta de Andalucía, Sevilla.
- Gabe, M., Martonja, M. (1961). Contribution a l'histologie de la glande surrenale des squamata (reptiles). *Archives d' Anatomie Microscopique et de Morphologie Experimentale*, 50 (1): 1.
- Galán, P. (1994). *Demografía y dinámica de una población de Podarcis bocagei*. Tesis doctoral. Universidad de Santiago de Compostela.
- Galán, P. (1999). *Conservación de la herpetofauna gallega*. Serv. Publ. Univ. A Coruña, A. Coruña.

- Galán, P. (2003). *Anfibios y reptiles del Parque Nacional de las Islas Atlánticas de Galicia. Faunística, biología y conservación*. Naturaleza y Parques Nacionales. Serie Técnica. Organismo Autónomo Parques Nacionales, Madrid.
- Galán, P. (2003). Lagartija de Bocage – *Podarcis bocagei*. En: Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles. Carrascal, L. M., Salvador, A. (Eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid. <http://www.vertebradosibericos.org/>
- Galán, P., Fernández-Arias, G. (1993). *Anfibios e réptiles de Galicia*. Ed. Xerais de Galicia, Vigo.
- Galán Ortegón, F. (1992). Informe provisional del seguimiento de la mortalidad de vertebrados en las carreteras de Cádiz. Septiembre 1991. Pp. 66-71. Tomo I. *I Jornadas para el Estudio y Prevención de la Mortalidad de Vertebrados en Carreteras*. Coordinadora de Organizaciones de Defensa Ambiental. Madrid.
- García, P. (2009). Mortality of vertebrates in irrigation canals in an area of west-central Spain. *Animal Biodiversity and Conservation*, 32 (2): 123-126.
- García-París, M., Martín, C. (1987). Herpetofauna del área urbana de Madrid. *Rev. Esp. Herpet.*, 2: 131-144.
- Garriga, N., Santos, X., Montori, A., Richter-Boix, A., Franch, M., Llorente, G. A. (2012). Are protected areas truly protected? The impact of road traffic on vertebrate fauna. *Biodiversity and Conservation*, 21 (11): 2761-2774.
- Garzón, J. (1973). Contribución al estudio del estatus, alimentación y reproducción de las Falconiformes en España Central. *Ardeola*, 19: 279- 330.
- Gerbe, M. (2010). *Economie alimentaire et environnement en Quercy au Paleolithique. Etude des assemblages fauniques de la séquence des Fieux (Lot)*. Sciences de l'Homme et Société. Université Aix-Marseille I.
- Gil-Sánchez, J. M. (1996). Dieta de la garduña (*Martes foina* Erxleben, 1777) en una localidad de las sierras Subbéticas de Granada (Sureste de España). *Doñana, Acta Vertebr.*, 23: 83-90.
- Gil-Sánchez J. M., Pleguezuelos J. M. (2001). Prey and prey-size selection by the Short-toed eagle, *Circaetus gallicus*, during the breeding period in Southeastern Spain. *J. Zool. (Lond.)*, 255: 131-137.
- GOB (2001). *Memòria del projecte seguiment de la mortalitat de vertebrats en carretera*. <http://turismennatural.obsam.cat/documents/informes/seguiment-mortalitat-vertebrats-carretera.pdf>
- Godinho, S., Onofre, N. (2013). Mortalidade de vertebrados terrestres no canal do Vale da Ribeira de Seda (Cabeção-Alto Alentejo-Portugal). *Silva Lusitana*, 21 (1): 21-42.
- Godinho, S., Santos, A. P., Sá-Sousa, P. (2011). Montado management effects on the abundance and conservation of reptiles in Alentejo, Southern Portugal. *Agroforestry Systems*, 82(2): 197-207.
- González de la Vega, J. P. (1988). *Anfibios y Reptiles de la provincia de Huelva*. Ertisa, Huelva.
- González, J. A., Amich, F., Postigo-Mota, S., Vallejo, J. R. (2016). The use of wild vertebrates in contemporary Spanish ethnoveterinary medicine. *Journal of Ethnopharmacology*, 191: 135-151.
- González-Prieto, S., Villarino, A., Freán, M. (1993). Mortalidad de vertebrados por atropello en una carretera nacional del NO de España. *Ecología*, 7: 375-389.
- Grácio, A. R., Mira, A., Beja, P., Pita, R. (2017). Diel variation in movement patterns and habitat use by the Iberian endemic Cabrera vole: Implications for conservation and monitoring. *Mammalian Biology-Zeitschrift für Säugetierkunde*, 83: 21-26.
- Gragera Díaz, F., Corbacho, M. A., de Avalos Schlegel, J. (1992). Informe provisional del seguimiento de la mortalidad de vertebrados en las carreteras de la provincia de Badajoz. Septiembre 1991. Pp. 136-144. Tomo I. *I Jornadas para el Estudio y Prevención de la*

- Mortalidad de Vertebrados en Carreteras*. Coordinadora de Organizaciones de Defensa Ambiental. Madrid.
- Grosso-Silva, J., Soares-Vieira, P. (2009). Beetles (Coleoptera) associated with animal carcasses in Portugal: data collected since 1995 and a survey of earlier publications. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, 44: 481-491.
- Guillaume, C.-P. (1976). Contribution à la connaissance des ophiidiens de la Grande Camargue. *Terre Vie*, 30: 599-612.
- Guillaume, C. P., Geniez, P., Guillaume, G. (1985). Un record d'altitude pour deux espèces de reptiles: *Elaphe scalaris* (Schinz, 1822) et *Podarcis hispanica vaucheri*, Boulenger, 1905, dans la Sierra Nevada (Province de Grenade, Espagne). *Bulletin de la Société herpétologique de France*, 33: 49-51.
- Hallermann, J. Von (2006). Die von Lacepède (1756-1825) in die Herpetologie eingeführten Taxa und ihr Schicksal. *Sekretär*, 6 (2) : 26-29.
- Helfenberber, N. (2001). Phylogenetic relationships of Old World ratsnakes based on visceral organ topography, osteology, and allozyme variation. *Rus. J. Herpetol.*, 8 (suppl.): 1- 64.
- Hellmich, W. (1956). *Die Lurche und Kriechtiere Europas*. Carl Winter, Heidelberg.
- Hingley, K. J. (1987). Snakes of the genus *Elaphe*. Their care and breeding in captivity. Part. 3. *Snake Keeper*, 1: 6-10.
- Hingley, K. J. (1996). Keeping and breeding the ladder snake. *Elaphe scalaris*. *Litt. Serp.* (English ed.), 16: 18-20.
- Iribarren, J. J., Rodríguez-Arbeola, A. (1973). Observaciones en un nido de aguila culebrera (*Circaetus gallicus*), Navarra, 1972. *Ardeola*, 19: 101-106.
- Jaksic, F. M., Ostfeld, R. S. (1983). Numerical and behavioral estimates of predation upon rabbits in mediterranean-type shrublands: a paradoxical case. *Revista Chilena de Historia Natural*, 56: 39-49.
- Jay, M., Ricard, J. M., Bonnet, X. (2013). Biodiversité fonctionnelle en verger. Intérêt des plaques au sol pour étudier la faune terrestre. 1re partie: les serpents. *Infos CTIFL*, 296: 30-39.
- Jennings, R. P., Pacheco, F. G., Barton, R. N. E., Colclutt, S. N., Gale, R., Gleed-Owen, C. P., Gutiérrez-López, J. M., Higham, T. F. G., Parker, A., Price, C., Rhodes, E., Santiago, A., Schwenninger, J. L., Rhodes, E. (2009). New dates and palaeoenvironmental evidence for the Middle to Upper Palaeolithic occupation of Higueral de Valleja Cave, southern Spain. *Quaternary Science Reviews*, 28 (9): 830-839.
- Joyeux, C., Baer, J. G., Timon-David, J. (1932). Le developpement du Trematode *Brachyloemus* (*Brochyloemus nicolli*). *Compte Rendus des Séances de la Société de Biologie*, 109: 464-466.
- Laferre, M. (1970). Observations érpétologiques. *Riv. Sicient.*, 1970: 89-90.
- Lance, V. A., Cort, T., Masuoka, J., Lawson, R., Saltman, P. (1995). Unusually high zinc concentrations in snake plasma, with observations on plasma zinc concentrations in lizards, turtles and alligators. *Journal of Zoology*, 235 (4): 577-585.
- Langeveld, K. (1992). Care on breeding of *Elaphe scalaris*. *Lacerta*, 50: 112-117.
- Lanza, B. (1987). Tutti i serpenti italiani. *Silva*, 2: 48-69.
- Laplana, C., Blain, H. A. (2008). Microvertebrados (Squamata, Lagomorpha, Erinaceomorpha y Rodentia) de Fonelas P-1 (Cuenca de Guadlx, Granada). In Arribas A. (Ed.), *Vertebrados del Plioceno Superior terminal en el suroeste de Europa: Fonelas p-1 y el proyecto Fonelas*. *Cuadernos del Museo Geominero*, 10: 65-83.

- Laplana, C., Blain, H. A., Sevilla, P., Arsuaga, J. L., Baquedano, E., Pérez-González, A. (2013). Un assemblage de petits vertébrés hautement diversifié de la fin du MIS 5 dans un environnement montagnard au centre de l'Espagne (Cueva del Camino, Pinilla del Valle, Communauté autonome de Madrid). *Quaternaire*, 24(2) : 207-216.
- Lawson, R., Dessauer, H. C. (1981). Electrophoretic evaluation of the colubrid genus *Elaphe*. *Isozyme Bulletin*, 14: 83.
- Lenk, P., Joger, U., Wink, M. (2001). Phylogenetic relationships among European ratsnakes of the genus *Elaphe* Fitzinger based on mitochondrial DNA. *Amph.-Rep.*, 22: 329-339.
- León, R., Fernández-Cardenete, J. R., Yeste, A., Salado, I., Serrano, A., Zavia, A., Santa, M. (2015). Mortandad de reptiles por caída a un canal de conducción de agua en el Parque Natural de Sierra Nevada (Granada). *Boletín de la Asociación Herpetológica Española*, 26: 81-85.
- Lesparre, D. (2001). Un caso de albinismo en la culebra de escalera. *Bol. Asoc. Herpetol. Esp.*, 12: 17.
- Lessells, C. M., Avery, M. I., Krebs, J. R. (1994). Nonrandom dispersal of kin: why do European bee-eater (*Merops apiaster*) brothers nest close together? *Behavioral Ecology*, 5 (1): 105-113.
- Livet, F. (1982). Le peuplement herpétologique d'un massif du Haut Languedoc. 2. Influence de quelques facteurs sur la répartition des reptiles. *La Terre et la Vie*, 36(4): 603-620.
- Lizana, M. (1992). Informe provisional del seguimiento de la mortalidad de vertebrados en las carreteras de la provincia de Salamanca, con datos aislados de la Sierra de Gredos y provincia de Zamora. Septiembre 1991. Pp. 115-117. Tomo I. *I Jornadas para el Estudio y Prevención de la Mortalidad de Vertebrados en Carreteras*. Coordinadora de Organizaciones de Defensa Ambiental. Madrid.
- Lizana, M., Ciudad, M.J., Pérez-Mellado, V. (1988). Distribución altitudinal de la herpetofauna en el macizo central de la Sierra de Gredos. *Rev. Esp. Herpet.*, 3(1): 55-67.
- Llorente, G. A., Montori, A. (1981). Método rápido de obtención de réplicas de mudas de reptiles y plumas de aves. *Publicaciones del Departamento de Zoología*, 7: 73-76.
- Llorente, G. A., Montori, A., Santos, X., Carretero, M. A. (1995). *Atlas de distribució dels Anfibis y Rèptils de Catalunya y Andorra*. El Grau, Figueres.
- López-Camps, J., Bargalló, R. (1977). Espermatogénesis de reptiles. I. Ultraestructura de los espermatozoides de *Elaphe scalaris* (Schizn). *Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat. (Biol.)*, 75: 439-446.
- López-Fernández, L. R. (1992). Informe provisional del seguimiento de la mortalidad de vertebrados de varias carreteras costeras de Huelva. Septiembre 1991. Pp. 88-96. Tomo I. *I Jornadas para el Estudio y Prevención de la Mortalidad de Vertebrados en Carreteras*. Coordinadora de Organizaciones de Defensa Ambiental. Madrid.
- López-García, J. M., Blain, H. A., Cuenca-Bescós, G., Galindo-Pellicena, M. A. (2007). Nuevos datos sobre los microvertebrados (Amphibia, Squamata & Mammalia) del Pleistoceno superior de la Cova del Gegant (Sitges, Barcelona). Pp. 114-115. En: Braga, J. C., Checa, A., Company, M (Eds.). *XXIII Jornadas de Paleontología-Libro de resúmenes*. Instituto Geológico y Minero de España y Universidad de Granada, Granada.
- López-García, J. M., Fernández-García, M., Blain, H. A., Sanz, M., Daura, J. (2016). MIS 5 environmental and climatic reconstruction in northeastern Iberia using the small-vertebrate assemblage from the terrestrial sequence of Cova del Rinoceront (Castelldefels, Barcelona). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 451: 13-22.
- López-Jurado, L. F., Dos Santos, L. (1979). *Elaphe scalaris* merodeando en nidos de *Merops apiaster* y *Coracias garrulus*. *Doñana, Acta Vertebr.*, 6: 119.
- López-Redondo, J. (1992). Informe provisional del seguimiento de la mortalidad de vertebrados en las carreteras de la provincia de Madrid. Septiembre 1991. Pp. 168-179. Tomo II. *I*

Jornadas para el Estudio y Prevención de la Mortalidad de Vertebrados en Carreteras. Coordinadora de Organizaciones de Defensa Ambiental. Madrid.

López-Redondo, J., López Redondo, G. (1992). Aproximación a los primeros resultados globales provisionales del PMVC. Pp. 22-34. Tomo I. *Jornadas para el Estudio y Prevención de la Mortalidad de Vertebrados en Carreteras*. Coordinadora de Organizaciones de Defensa Ambiental. Madrid.

Loureiro, E. D. S. (2014). *Identificação de fatores determinantes que influenciam o atropelamento de serpentes no sul de Portugal*. Tesis de máster, Universidade de Évora.

Machado, L. C. R. (2012). Low genetic diversity or selective sweep in mediterranean snakes?- Comparing mitochondrial and nuclear variation in *Rhinechis scalaris*, *Hemorrhoids hippocrepis* and *Malpolon monspessulanus*. Tesis de Máster, Univ. de Oporto, Portugal.

Madrid, J. F., Ballesta, J., Galera, T., Castells, M. T., Pérez-Thomas, R. (1989). Histochemistry of glycoconjugates in the gallbladder epithelium of ten animal species. *Histochemistry*, 91: 437-443.

Malkmus, R. (1982). Beitrag zur Verbreitung der Amphibien und Reptilien in Portugal . *Salamandra*, 18: 218-299.

Malkmus, R. (1997). Snakes of Portugal (5): *Elaphe scalaris*. *Lacerta*, 55: 129-132.

Malkmus, R. (2004). *Amphibians and Reptiles of Portugal, Madeira and the Azores-Archipelago*. A.R.G. Gantner Verlag, Ruggell.

Malkmus, R. (2008). Winter activity of Portuguese snakes (additional remarks). *Zeitschrift fuer Feldherpetologie*, 15 (1): 97-98.

Maluquer, J. (1915). El *Rhinechis scalaris* Boie a Catalunya. *Butl. Inst. Cat. d'Hist. Nat.*, 15: 111.

Maluquer, J. (1917a). Sobre algunas variacions del *Coluber scalaris* Boie a Catalunya. *Butl. Inst. Cat. Hist. Nat.*, 1917: 109.

Maluquer, J. (1917b). Catalog de Reptiles i Batracis del Museu. *Anuari de la Junta des Ciències Naturals de Barcelona*, 2: 555-567.

Maluquer, J. (1918). La secció herpetològica en 1918. *Anuari de la Junta des Ciències Naturals de Barcelona*, 3: 277-293.

Maluquer-Margalef, J. (1983). Fauna herpetològica de les serralades exteriors del Pre-Pirineu occidental de Catalunya. *Misc. Zool., Barcelona*, [1981], 7: 117-129.

Manjón, N. (2011). Caso de albinismo total en *Rhinechis scalaris*. *Bol. Asoc. Herpetol. Esp*, 22: 78-79.

Marcos-Portillo, M. (1992). Informe provisional del seguimiento de la mortalidad de vertebrados en las carreteras de Sevilla. Septiembre 1.991. Pp. 97-100. Tomo I. *Jornadas para el Estudio y Prevención de la Mortalidad de Vertebrados en Carreteras*. Coordinadora de Organizaciones de Defensa Ambiental. Madrid.

Márquez, F. (1987). *Fauna de Castilla-La Mancha. II, mamíferos, anfibios y reptiles*. Junta de Comunidades de Castilla-La Mancha, Ciudad Real.

Martínez Solano, I., Sanchiz, B. (2005). Anfibios y Reptiles del Pleistoceno medio de Ambrona. *Los yacimientos paleolíticos de Ambrona y Torralba (Soria). Un siglo de investigaciones arqueológicas*. Museo Arqueológico Regional, Alcalá de Henares. *Zona Arqueológica*, 5: 232-239.

Martínez, K., Garcia, J., Carbonell, E., Agustí, J., Bahain, J. J., Blain, H. A., Burjachs S., Cáceres, I., Duval, M., Falguères, CH., Gómez, M., Huguet, R. (2010). A new lower Pleistocene archeological site in Europe (Vallparadís, Barcelona, Spain). *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107 (13): 5762-5767.

- Martínez-Rica, J. P. (1967). Reptiles hallados o citados en Menorca. *Revista de Menorca*, 1967: 211-216.
- Martínez-Rica, J. P. (1979). Los reptiles del alto Aragón. *Pub. Cent. Pir. Biol. Exp.*, 10: 49-102.
- Martínez-Rica, J. P. (1983). Atlas herpetológico del Pirineo. *Munibe* 35: 51-80.
- Martín-Vivaldi, M., Doña, J., Romero Masegosa, J., Soto Cárdenas, M. (2014). Abubilla – *Upupa epops*. En: Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles. Salvador, A., Morales, M. B. (Eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid. <http://www.vertebradosibericos.org/>
- Mateo, J. (2015). Los anfibios y los reptiles introducidos en Baleares: un repaso a lo que sabemos y un ejemplo de puerta de entrada. *Llibre verd de protecció d'espècies a les Balears*, 447-454.
- Mateo J. A., Ayres C., López-Jurado L. F. (2011). Los anfibios y reptiles naturalizados en España; historia y evolución de una problemática creciente. *Boletín de la Asociación Herpetológica Española*, 22: 2-42.
- Mattison, C. (1977). The ladder-snake. *Aquar. Pondk.*, 42: 26.
- Matuschka, F. R. (1987). Reptiles as intermediate and/or final hosts of Sarcosporidia. *Parasitology Research*, 73(1): 22-32.
- Mayol, J. (1985). *Rèptils i Amfibis de les Balears*. Manuals d'Introducció a la Naturalesa , nº 6. Moll, Palma de Mallorca.
- Meijide, M. W. (1981). Casos de melanismo en *Natrix natrix* y *Malpolon monspessulanus*. *Doñana, Acta Vertebr.*, 8: 302-303.
- Meijide, M. W., Salas, R. (1989). Observaciones sobre el comportamiento depredativo de algunos colúbridos ibéricos en estado salvaje. *Doñana, Acta Vertebr.*, 16: 329-332.
- Mejías, R., Amengual, J. (2000). *Libro Rojo de los Vertebrados de las Baleares*. Govern de les Illes Balears, Doc. Tecn. Conserv., 2 (8): 1-128.
- Mencía, A., Ortega, Z., Pérez-Mellado, V. (2017). From tameness to wariness: chemical recognition of snake predators by lizards in a Mediterranean island. *PeerJ*, 5: e2828.
- Mertens, R. (1925). Amphibien und Reptilien aus der nördlichen und istelichen Spanien, gesammelt von Dr. F. Haas. *Abhandlungen Heransgegeben von der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft*, 39: 27-129.
- Minton, S. A. (1976). Serological relationships among some congeneric north-american and eurAsian colubrid snakes. *Copeia*, 1976: 672-678.
- Moleón, M., Gil-Sánchez, J. M. (2003). Food habits of the wildcat (*Felis silvestris*) in a peculiar habitat: the Mediterranean high mountain. *Journal of Zoology*, 260 (1): 17-22.
- Montes, E. M., Estarellas, J., Ayllón, E., Carretero, M. A., Feriche, M., Hernández, P. L., Pleguezuelos, J. M. (2015). Dades preliminars del projecte pilot de control de serps a l'illa d'Eivissa. *Monografies de la Societat d'Història Natural de les Balears*, 20: 443-452.
- Montori, A., Llorente, G. A., Alonso-Zarazaga, M. A., Arribas, O., Ayllón, E., Bosch, J., Carranza, S., Carretero, M. A., Galán, P., García-París, M., Harris, D. J., Lluch, J., Márquez, R., Mateo, J. A., Navarro, P., Ortíz, M., Pérez-Mellado, V., Pleguezuelos, J. M., Roca, V., Santos, X., Tejedo, M. (2005). *Lista patrón actualizada de la herpetofauna española. Conclusiones de nomenclatura y taxonomía para las especies de anfibios y reptiles de España*. AHE, Barcelona.
- Montori, A., Llorente, G. A., Carretero, M. A., Santos, X., Richter-Boix, A., Franch, M., Garriga, N. (2007). Bases para la gestión forestal en relación con la herpetofauna. Pp. 275-335. En: Camprodon i Subirach, J., Plana Bach, E. (Eds.). *Conservación de la biodiversidad, fauna vertebrada y gestión forestal*. 2ª edición revisada y ampliada. Universitat de Barcelona.

- Montori, A., Llorente, G.A., Santos, X., Richter-Boix, A., Garriga, N. (2003). Incidencia dels atropellaments sobre l'herpetofauna al Parc del Garraf: eix viari Olivella-Rat-Penat, Pp. 107-112. En: Castells, K., Hernández, J., Melero, J. (Coords.) *IV Trobada d'Estudiosos del Garraf*. Series: Monografies, vol. 37. Diputacio de Barcelona, Barcelona, Spain.
- Montoya, P., Alberdi, M. T., Blázquez, A. M., Barbadillo, L. J., Fumanal, Ma. P., van der Made, J., Marin, J. M., Molina, A., Morales, J., Murelaga, X., Penalver, E., Robles, F., Ruiz Bustos, A., Sanchez, A., Sanchiz, B., Soria, D., Szyndlar, Z. (1999). La fauna del Pleistoceno inferior de la Sierra de Quibas (Abanilla, Murcia). *Estudios Geológicos (Madrid)*, 55 (3-4): 127-161.
- Morales, A. (1984-1985). Análisis de la microfauna de vertebrados del Cerro de La Encantada (Prov. Ciudad Real). *Cuadernos de Prehistoria y Arqueología de la Universidad Autónoma de Madrid*, 11-12: 117-131.
- Morales, J. (2014). Papamoscas cerrojillo – *Ficedula hypoleuca*. En: Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles. Salvador, A., Morales, M. B. (Eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid. <http://www.vertebradosibericos.org/>
- Moreira, D. M. D. C. M. (2015). *Caracterização dos padrões de mortalidade e identificação dos pontos negros de mortalidade da fauna na A21*. Tesis de máster, Universidade Nova de Lisboa.
- Moreno-Rueda, G., Pizarro, M. (2007). Snake species richness and shrubland correlate with the short-toed eagle (*Circaetus gallicus*) distribution in southeastern Spain. *Annales Zoologici Fennici*, 44: 314-320.
- Moreno-Rueda, G., Pleguezuelos, J. M., Pizarro, M., Montori, A. (2012). Northward shifts of the distributions of Spanish reptiles in association with climate change. *Conservation Biology*, 26 (2): 278-283.
- Muthoni, F. K. (2010). *Modelling the spatial distribution of snake species under changing climate scenario in Spain*. Tesis de Máster, Universidad de Twente.
- Nagy, Z. T., Lawson, R., Joger, U., Wink, M. (2004). Molecular systematics of racers, whipsnakes and relatives (Reptilia: Colubridae) using mitochondrial and nuclear markers. *J. Zool. Syst. Evol. Res.*, 42: 223-233.
- Nauelleau, G. (1984). Les serpents de France. *Rev. Fr. Aquar. Herpét.*, 11: 1-56.
- Niamir, A. (2009). *Distribution modelling of the Short-toed Eagle in relation to potential food availability*. Tesis de master, ITC Enschede, Holanda.
- Niederhauser, H. (1981). Die Zucht der Treppennatter *Elaphe scalaris*. *Das Aquarium Aqua Terra*, 15: 314-318.
- Nulchis, V., Biaggini, M., Carretero, M. A., Harris, D. J. (2008). Unexpectedly low mitochondrial DNA variation within the ladder snake *Rhinechis scalaris*. *North-Western Journal of Zoology*, 4 (1): 119-124.
- Oliver, J. A., Álvarez, C. (2010). Reptils i Amfibis introduïts a les Balears. Pp. 53-57. En: Álvarez, C. (Ed.) *Seminari sobre Espècies introduïdes i Invasores a les Illes Balears*. Conselleria de Medi Ambient i Mobilitat, Govern de les Illes Balears, Soller.
- Ortega, A., Casado, S. (1991). Alimentación invernal del milano real (*Milvus milvus*) en la provincia de Madrid. *Doñana, Acta Vertebr.*, 18: 195-204.
- Otero, C., Castián, E., Senosiain, R., Portillo, F. (1978). *Fauna de Cazorla. Vertebrados*. ICONA-Monografías, nº 19, Madrid: 123.
- Otero, I., Boada, M., Tàbara, J. D. (2013). Social-ecological heritage and the conservation of Mediterranean landscapes under global change. A case study in Olzinelles (Catalonia). *Land Use Policy*, 30 (1): 25-37.
- Palacios, L., Planas, J., Palaus, J. (1972). Valores hemáticos en varias especies de colúbridos (Serpentes). *Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat. (Biol.)*, 70: 137-151.

Palomares, F. (1990). *Ecología y organización social del meloncillo, Herpestes ichneumon, L. en el Parque Nacional de Doñana*. Tesis Doctoral. Universidad de Granada, Granada.

Palomares, F., Delibes, M. (1991a). Alimentación del meloncillo *Herpestes ichneumon* y de la gineteta *Genetta genetta* en la Reserva Biológica de Doñana, S.O. de la Península Ibérica. *Doñana, Acta Vertebr.*, 18: 5-20.

Palomares, F., Delibes, M. (1991b). Dieta del meloncillo, *Herpestes ichneumon* en el Coto del Rey (Norte del Parque Nacional de Doñana, S.O. de España). *Doñana, Acta Vertebr.*, 18: 187-194.

Palomo, J. J. (1992). Informe provisional del seguimiento de la mortalidad de vertebrados en las carreteras de Castellón. Septiembre 1.991. Pp. 195-211. Tomo II. *I Jornadas para el Estudio y Prevención de la Mortalidad de Vertebrados en Carreteras*. Coordinadora de Organizaciones de Defensa Ambiental. Madrid.

Parpal, L., Colomar, V., Picó, G., Fernández, M. J. (2017). *Informe del control de colúbridos invasores, Pitiusas 2016*. COFIB, Govern Balear, Palma de Mallorca.

Pedrajas, L., Ceacero, F., García-Muñoz, E. (2011). *Rinechis scalaris* (Ladder Snake). Maximum size. *Herpetological Review*, 42 (2): 303.

Peiró Clavell, V. (1990). Aspectos de la reproducción de la tortola común (*Streptopelia turtur*, L.) en Madrid. *Mediterránea*, 12: 89-95.

Pérez-Chiscano, J. L. (1973). Sumario informe sobre alimentación de rapaces en el nor-este de la provincia de Badajoz. *Ardeola*, 19: 331- 336.

Pérez-Chiscano, J. L., Carbajo, L., De Lope, F. (1978). Algunas presas de *Elaphe scalaris*. *Doñana, Acta Vertebr.*, 5: 103.

Petersen, C. (2010). *Naval Station Rota Reptile and Amphibian Survey*. Naval Facilities Engineering Command Atlantic, Rota.

Pfau, J. (1988). Beitrag zur Verbreitung der Herpetofauna in der Niederalgarve (Portugal). *Salamandra*, 24: 258-275.

Pinya, S., Carretero, M. A. (2011). The Balearic herpetofauna: A species update and a review on the evidence. *Acta Herpetologica*, 6 (1): 59-80.

Pita, R., A. Mira, P. Beja (2011). Circadian activity rhythms in relation to season, sex and interspecific interactions in two Mediterranean voles. *Animal Behaviour*, 81: 1023-1030.

Pleguezuelos, J. M. (1989). Distribución de los reptiles en la provincia de Granada (SE Península Ibérica). *Doñana, Act. Vertebr.*, 16: 15-44.

Pleguezuelos J. M. (1998). *Elaphe scalaris* (Schinz, 1822). Pp. 390-407. En: Salvador, A. (Coord.). *Reptiles*. En: Ramos, M. A. et al. (Eds.). *Fauna Ibérica*, vol. 10. Museo Nacional de Ciencias Naturales, C.S.I.C., Madrid.

Pleguezuelos J. M., E. Ayllón, E., Arribas, O., Bertolero, A., Bosch, J., Cabido, C., Carranza, S., Carretero, M. A., Díaz-Paniagua, C., Egea-Serrano, A., Garín-Barrio, I., Giménez, A., Gosá, A., Graciá, E., Guicking, D., Llorente, G. A., Martínez-Solano, I., Mateo, J. A., Montori, A., Palomar, G., Perera, A., Pinya, S., Pretus, J. L., Pujol-Buxó, E., Rato, C., Recuero, E., Sanz-Azkue, I., Silva-Rocha, I., Vasconcelos, R., Velo-Antón, G., Vörös, J., Santos, X. (2015). Conclusiones y propuestas de gestión de las poblaciones y especies de anfibios y reptiles alóctonos en España. *Boletín de la Asociación Herpetológica Española* 26 (2): 113-115.

Pleguezuelos, J. M., Brito, J. C. (2008). *Elaphe scalaris* (Schinz, 1822). Pp. 172-173. En: Loureiro, A., Ferrand de Almeida, N., Carretero, M. A., Paulo, O. S. (Eds.). *Atlas dos Anfíbios e Répteis de Portugal*. Instituto da Conservação da Natureza e da Biodiversidade, Lisboa. 257 pp.

Pleguezuelos, J. M., Cheylan, M. (1997). *Elaphe scalaris* (Schinz, 1822). Pp. 360-361. En: Gasc, J. P. (Ed.). *Atlas of Amphibians and Reptiles in Europe*. Societas Europaea Herpetologica & Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.

Pleguezuelos J. M., Feriche M. (2003). *Anfibios y Reptiles*. Los Libros de la Estrella, 18. Diputación de Granada, Granada.

Pleguezuelos, J. M., Feriche, M. (2006). Reproductive ecology of a Mediterranean ratsnake, the ladder snake *Rhinechis scalaris* (Schinz, 1822). *Herpetological Journal*, 16: 177-182.

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

Pleguezuelos, J. M., Feriche, M., Reguero, S., Santos, X. (2010). Patterns of tail breakage in the ladder snake (*Rhinechis scalaris*) reflect differential predation pressure according to body size. *Zoology*, 113 (5): 269-274.

Pleguezuelos, J. M., Feriche, M., Santos, X. (2013). Tail breakage effects on snake-body condition. *Zoologischer Anzeiger*, 252 (2): 243-245.

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

Pleguezuelos J. M., Honrubia S. (1997). La Culebra de escalera. En: *Distribución y Biogeografía de los anfibios y reptiles de España y Portugal*. J.M. Pleguezuelos, J. P. Martínez-Rica (Eds.). *Monogr. Rev. Esp. Herpet.*, 3: 264-266.

Pleguezuelos J. M., Honrubia, S. (2002). *Elaphe scalaris* (Schinz, 1822). Pp. 274-276. En: Pleguezuelos, J. M., Márquez, R., Lizana, M. (Eds.). *Atlas y Libro Rojo de los Anfibios y Reptiles de España*, Organismo Autónomo Parques Nacionales, Madrid.

Pleguezuelos, J. M., Márquez, R., Lizana, M. (Eds.) (2002). *Atlas y Libro Rojo de los Anfibios y Reptiles de España*. Organismo Autónomo de Parques Nacionales, Madrid.

Pleguezuelos, J. M., Moreno, M. (1990). Alimentación de *Coluber hippocrepis* en el SE de la Península Ibérica. *Amphibia-Reptilia*, 11 (4): 325-337.

Pleguezuelos, J. M., Moreno, M. (1990). *Atlas herpetológico de la provincia de Jaén*. Agencia del Medio Ambiente, Junta de Andalucía, Sevilla.

Pleguezuelos, J. M., Sá-Sousa, P., Pérez-Mellado, V., Márquez, R., Cheylan, M., Corti, C., Martínez-Solano, I. (2009). *Rhinechis scalaris*. En: *IUCN Red List of Threatened Species*. Version 2009.2. <www.iucnredlist.org>.

Pleguezuelos J. M., Villafranca, C. (1997). La distribución altitudinal de los anfibios y reptiles ibéricos. En: *Distribución y Biogeografía de los anfibios y reptiles de España y Portugal* J.M. Pleguezuelos, J.P. Martínez-Rica (Eds.). *Monogr. Rev. Esp. Herpetol.*, 3: 321-341.

PMVC (2003). *Mortalidad de vertebrados en carreteras*. Documento técnico de conservación nº 4. Sociedad para la Conservación de los Vertebrados (SCV). Madrid. 350 pp.

Polls, M. (1985). La herpetofauna del Alto Ampurdán. I, Faunística. *Misc. Zool.*, 9: 295-314.

Proschowsky, A. (1930). Reproduction du *Rhinechis scalaris*. *Bull. Soc. Nat. d'Accl. France*, 77 (2): 28.

Pyron, R. A., Burbrink, F. T., Colli, G. R., Montes de Oca, A. N., Vitt, L. J., Kuczynski, C. A., Wiens, J. J. (2011). The phylogeny of advanced snakes (Colubroidea), with discovery of a new subfamily and comparison of support methods for likelihood trees. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 58(2): 329-342.

- Pyron, R. A., Burbrink, F. T., Wiens, J. J. (2013). A phylogeny and revised classification of Squamata, including 4161 species of lizards and snakes. *BMC Evolutionary Biology*, 13 (1): 93.
- Rasmussen, J. B. (1985). A reevaluation of the systematics of the African rear-fanged snakes of Bogert's groups, XIII-XVI, including a discussion of some evolutionary trends within Caenophidia. Pp. 531-548. En: Schuchmann, K.-L. (Ed.). *Proceedings of the International Symposium on African Vertebrates. Systematics, Phylogeny and Evolutionary Ecology*. Museum Alexander König, Bonn.
- Reolid, J. M., Zamora, J. F. (1992). Informe provisional del seguimiento de la mortalidad de vertebrados en las carreteras de la provincia de Albacete. Pp. 118-122. Tomo I. *I Jornadas para el Estudio y Prevención de la Mortalidad de Vertebrados en Carreteras*. Coordinadora de Organizaciones de Defensa Ambiental. Madrid.
- Reumer, J. W. F., Sanders, E. A. C. (1984). Changes in the vertebrate fauna of Menorca in prehistoric and classical times. *Zeitschrift für Säugetierkunde*, 49 (6): 321-325.
- Ribas, A., López, S., Roca, V. (2010). Helminths from snakes in Northeast Spain. *Boletín de la Asociación Herpetológica Española*, 21: 44-46.
- Ribeiro, R., Santos, X., Sillero, N., Carretero, M. A., Llorente, G. A. (2009). Biodiversity and Land uses at a regional scale: Is agriculture the biggest threat for reptile assemblages?. *Acta Oecologica*, 35(2): 327-334.
- Roca, V., Cardona, A. (2016). Adiciones a la fauna de helmintos parásitos de reptiles en la Comunidad Valenciana. *Boletín de la Asociación Herpetológica Española*, 27 (1): 99-101.
- Rodríguez Estrella, T., Mancheño, M. Á., Romero, G., Hernández, J. M. (2003). Características geológicas de la Sierra de Quibas (Abanilla, Murcia). Su relación con un yacimiento paleontológico pleistoceno. *Geogaceta*, 35: 115-118.
- Rodríguez-Rojas, A. (1992). Informe provisional del seguimiento de la mortalidad de vertebrados en las carreteras de la provincia de Córdoba. Septiembre 1991. Pp. 72-78. Tomo I. *I Jornadas para el Estudio y Prevención de la Mortalidad de Vertebrados en Carreteras*. Coordinadora de Organizaciones de Defensa Ambiental. Madrid.
- Romero, C. P. (2010). *Examining the possible effect of forest area, abundance of snakes and snake species richness on the abundance of short-toed eagle, in Spain*. Tesis de Máster, Universidad de Twente.
- Ruíz, I. (1986). *Flora y Fauna de la Carolina*. Seminario de Estudios Carolinenses, La Carolina.
- Saiff, E. (1975). Preglottal Structures in the Snake Family Colubridae. *Copeia*, 1975: 589-592
- Saint Girons, M. C. (1970). Morphology of the circulating blood-cells. Pp. 73-92. En: Gans, C., Parsons, T. S. (Eds.). *Biology of the Reptilia, vol. 3. Morphology*, Academic Press, London.
- Saint Girons, H., Duguy, R. (1963). Notes de cytologie sanguine comparé sur les reptiles de France. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 88: 613-624.
- Saint Girons, M.-C., Saint-Girons, H. (1969). Contribution à la morphologie comparée des érythrocytes chez les reptiles. *Br. J. Herpet.*, 4: 67-82.
- Salgues, R. (1937). Faune des ophiidiens de Provence. *Ann. Soc. Hist. Nat. Toulon*, 21: 130-150.
- Salvador, A., Pleguezuelos, J. M. (2002). *Reptiles Españoles*. Esfagnos, Talavera de la Reina.
- Sánchez, A., Fraile, S., van der Made, J., Morales, J., Quiralte, V., Salesa, M. J., I. M. Sánchez, B. Sanchiz, D. Soria, J. Jiménez, L. J. Barbadiño, C. Laplana, Z. Szyndlar (2005). Primeros datos faunísticos del Neolítico madrileño: la cueva de la Ventana (Torrelaguna, Madrid). In *III Congreso del Neolítico en la Península Ibérica. Monografías del Instituto Internacional de Investigaciones Prehistóricas de Cantabria*, 1: 155-165.
- Sánchez-Clemot, J. F. (1992). Informe provisional del seguimiento de la mortalidad de vertebrados en las carreteras del área noroccidental de la provincia de Granada. Pp. 79-87.

Tomo I. *I Jornadas para el Estudio y Prevención de la Mortalidad de Vertebrados en Carreteras*. Coordinadora de Organizaciones de Defensa Ambiental. Madrid.

Sánchez-Fernández, D., Abellán, P. (2015). Using null models to identify under-represented species in protected areas: a case study using European amphibians and reptiles. *Biological Conservation*, 184: 290-299.

Sanchíz, B., Lobo, J. M., Bailon, S. (2012). The Holocene herpetofauna of El Mirón Cave. Pp. 250-261. En: Straus, L. G., González-Morales, M- R. (Eds.). *El Mirón Cave, Cantabrian Spain*. University of New Mexico Press, Albuquerque, NM, USA.

Sanders, E. D. (1984). Evidence concerning late survival and extinction in of endemic Amphibia and Reptilia from the Bronze and Iron Age settlement of Torralba d'en Salort (Alayor, Menorca). Pp. 123-127. En: Hemmer, H., Alcover, J. A. (Eds.). *Història Biològica del Ferreret (Life History of the Mallorcan Midwife Toad)*. Ed. Moll, Palma de Mallorca.

Sanders, E. A. C., Reumer, J. W. F. (1984). The influence of prehistoric and Roman migrations on the vertebrate fauna of Menorca (Spain). E: Waldren, W. H., Chapman, R., Lewthwaite, J., Kennard, R. C. (Eds.). *Early Settlement in the Western Mediterranean Islands and the Peripheral Areas. BAR Int. Series*, 229: 119-138.

Santos, X., Ayllón, E., Arribas, O., Bertolero, A., Bosch, J., Cabido, C., Carranza, S., Carretero, M. A., Díaz-Paniagua, C., Egea-Serrano, A., Garin-Barrio, I., Giménez, A., Gosá, A., Graciá, E., Guicking, D., Llorente, G. A., Martínez-Solano, I., Mateo, J. A. Montori, A., Palomar, G., Perera, A., Pinya, S., Pretus, J. L., Pujol-Buxó, E., Rato, C., Recuero, E., Sanz-Azkue, I., Silva-Rocha, I., Vasconcelos, R., Velo-Antón, G., Vörös, J., Pleguezuelos, J. M. (2015). Síntesis de las introducciones de anfibios y reptiles en España. *Boletín de la Asociación Herpetológica Española*, 26 (2): 98-108.

Santos, X., Brito, J. C., Pleguezuelos, J. M., Llorente, G. A. (2007). Comparing Filippi and Luiselli's (2000) method with a cartographic approach to assess the conservation status of secretive species: the case of the Iberian snake-fauna. *Amphibia-Reptilia*, 28 (1): 17-23.

Santos, X., Cheylan, M. (2013). Taxonomic and functional response of a Mediterranean reptile assemblage to a repeated fire regime. *Biological Conservation*, 168: 90-98.

Santos, X., Poquet, J. M. (2010). Ecological succession and habitat attributes affect the postfire response of a Mediterranean reptile community. *European Journal of Wildlife Research*, 56 (6): 895-905.

Sanuy, D. (2007). Fauna vertebrada de les zones semiàrides protegides de Catalunya. *Arxius de Miscel·lània Zoològica*, 5: 12-42.

Sanz, J. L., Sanchiz, F. B. (1980). Nota preliminar sobre los Squamata (Reptilia) del Pleistoceno Medio de Aridos-I (Arganda, Madrid). Pp. 127-138. En: Santonja, M. (Ed.). *Ocupaciones Achelenses en el Valle del Jarama*. Dip. Prov. Madrid, Madrid.

Sarrión, I. (1979). Clasificación de la fauna del yacimiento romano de Santa Bárbara (La Vilavella, Castellón). *Quaderns de prehistòria i arqueologia de Castelló*, 6: 247-258.

Schreiber, E. (1912). *Herpetologia Europaea. Eine systematische Bearbeitung der Amphibien und Reptilien welche bisher in Europa ausgefunden sind*. Fischer, Jena.

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

SCV (1996). *Mortalidad de vertebrados en líneas de ferrocarril*. Documentos técnicos de conservación SCV, nº 1. 23 pp.

Segura C. (2004). *Cambios en la comunidad y uso de hábitat en los colúbridos del Sureste ibérico*. Tes. Lic., Fac. Ciencias, Univ. Granada, Granada.

- Segura C., Feriche M., Pleguezuelos J. M., Santos X. (2007). Specialist and generalist species for habitat use: implications for conservation assessment in snakes. *Journal of Natural History*, 41: 2765-2774.
- Serra-Cobo, J., Barbault, R., Estrada-Peña, A. (1993). Le gouffre de San Pedro de los Griegos (Oliete, Teruel, Espagne): un refuge de biodiversité sans équivalent en Europe. *Revue d'Ecologie*, 48: 341-348.
- Silva-Rocha, I., Salvi, D., Sillero, N., Mateo, J.A., Carretero, M.A. (2015). Snakes on the Mediterranean Islands: an invasion tale with implications for native biodiversity conservation. *PLoS ONE*, 10: e0121026.
- Slimak, L., Lewis, J. E., Crégut-Bonnoure, E., Metz, L., Ollivier, V., André, P., Chrzavzez, J, Giraud, Y, Jeannet, M., Magnin, F. (2010). Le Grand Abri aux Puces, a Mousterian site from the Last Interglacial: paleogeography, paleoenvironment, and new excavation results. *Journal of Archaeological Science*, 37 (11): 2747-2761.
- Soares, C., Brito, J. C. (2007). Environmental correlates for species richness among amphibians and reptiles in a climate transition area. *Biodiversity and Conservation*, 16(4): 1087-1102.
- Solis, J. C., De Lope, F. (1995). Nest and egg crypsis in the ground-nesting stone curlew *Burhinus oedicnemus*. *Journal of Avian Biology*, 26: 135-138.
- Speybroeck, J., Crochet, P. A. (2007). Species list of the European herpetofauna—a tentative update. *Podarcis*, 8 (1/2): 8-34.
- Stehle, W. (1988). Observaciones ante un nido de abubillas. *Bol. Inst. Est. Almer.*, núm. Ext., Hom. Antonio Cano Gea: 177-178.
- Stevens, K. (1995). The european ratsnakes of the genus *Elaphe*. *Br. Herpetol. Soc. Bull.*, 54: 10-20.
- Steward, J. W. (1971). *The Snakes of Europe*. David & Charles Newton, Abbot.
- Strinati, P. (1953). Une grotte chaude près d'Alhama de Murcia. *Spelon*, 4: 91-100.
- Suárez, F., Yanes, M., Herranz, J., Manrique, J. (1993). Nature reserves and the conservation of Iberian shrubsteppe passerines: the paradox of nest predation. *Biological Conservation*, 64 (1): 77-81.
- Szyndlar, Z. (1991). A review of Neogene and Quaternary snakes of central and eastern Europe. Part. I: Scolecophidia, Boidae, Colubridae. *Est. Geol.*, Madrid, 47: 103-126.
- Tapia, L., Domínguez, J., Romeu, M. (2007). Diet of Common buzzard (*Buteo buteo*) (Linnaeus, 1758) in an area of Northwestern Spain as assessed by direct observation from blinds. *Nova Acta Científica Compostelana (Biología)*, 16: 145-149.
- Torrente, R. T. (2010). Aportes al estudio de las primeras ocupaciones humanas en el sur de la península ibérica. El caso de Cúllar-Baza. *Arqueología y Territorio*, 7: 1-19.
- Torres, N. (2013). *Estudi preliminar sobre els ofidis recentment introduïts a les Illes Balears: Morfometria, distribució, biologia, genètica i propostes de gestió*. Trabajo de Final de Grado, Universitat de les Illes Balears.
- Traverso Martínez, J. M. (1992). Atropellos de naimales en carreteras del sureste de la Comunidad de Madrid. Pp. 160-167. Tomo II. *I Jornadas para el Estudio y Prevención de la Mortalidad de Vertebrados en Carreteras*. Coordinadora de Organizaciones de Defensa Ambiental. Madrid.
- Underwood, G. (1967). *A Contribution to the Classification of Snakes*. Trustees of the British Museum (Natural History), London.

- Utiger, U., Helfenberger, N., Schätti, B., Schmidt, C., Ruf., M., Ziswiler, V. (2002). Molecular systematics and Phylogeny of Old and New World ratsnakes, *Elaphe* auct., and related genera (Reptilia, Squamata, Colubridae). *Rus. J. Herpetol.*, 9: 105-124.
- Utiger, U., Schätti, B., Helfenberger, N. (2005). The oriental colubrine genus *Coelognathus* Fitzinger, 1843 and classification of Old and New World racers and ratsnakes (Reptilia, Squamata, Colubridae, Colubrinae). *Rus. J. Herpetol.*, 12: 39-60.
- Valensi, P., Bailon, S., Michel, V., Desclaux, E., Rousseau, L., Onoratini, G., ... Lumley, H. D. (2007). Cadre climatique et environnemental des acheuléens de la grotte du Lazaret, à Nice. Données paléontologiques, biogéochimiques et radiométriques établies sur les faunes de vertébrés et d'invertébrés. *ArchéoSciences*, 31: 137-150.
- Valera, F., Díaz-Paniagua, C., Garrido-García, J. A., Manrique, J., Pleguezuelos, J. M., Suárez, F. (2011). History and adaptation stories of the vertebrate fauna of southern Spain's semi-arid habitats. *Journal of arid environments*, 75(12): 1342-1351.
- Valverde, J. A. (1967). Estructura de una comunidad de vertebrados terrestres. *Monogr. Est. Biol. Doñana*, 1: 1-218.
- Valverde, J.A. (1960). Vertebrados de las marismas del Guadalquivir (Introducción a su estudio ecológico). *Arch. Inst. Aclim.*, 9: 1-168.
- Van der Rijst, H. (1988). Successful breeding with *Elaphe scalaris*. *Litt. Serp.* (English ed.), 8: 62-66.
- Vargas, J. M., Blasco, M., Antúnez, A. (1983). *Los vertebrados de la Laguna de Fuentepiedra (Málaga)*. ICONA-Monografías nº 28, ICONA, Madrid.
- Veiga, J. (1993). Does brood heat loss influence seasonal patterns of brood size and hatching asynchrony in the House Sparrow? *Ardeola*, 40: 163-168.
- Vericard, J. R., Escarré, A. (1976). Datos de alimentación de ofidios en el Levante sur ibérico. *Mediterránea*, 1: 5-33.
- Vigne, J. D., Alcover, J. A. (1985). Incidence des relations historiques entre l'homme et l'animal dans la composition actuelle du peuplement amphibien, reptilien et mammalien des îles de Méditerranée occidentale. *Actes du 110ème Congrès National des Sociétés Savantes*, Montpellier, 2: 79-91.
- Vives-Balmaña, M.V. (1984). *Els amfibis i els rèptils de Catalunya*. Ketres, Barcelona.
- Wallach, V. (2007). Axial bifurcation and duplication in snakes. Part I. A synopsis of authentic and anecdotal cases. *Bulletin of the Maryland Herpetological Society*, 43: 57-95.
- Wallach, V., Williams, K.L., Boundy, J. (2014). *Snakes of the World: A Catalogue of Living and Extinct Species*. Taylor and Francis, CRC Press. 1237 pp.
- Yanes, M., Oñate, J. J. (1996). Does nest predation affect nest-site selection in Larks? *Rev. Ecol.*, 51: 259-267.
- Zaher, H., Grazziotin, F.G., Graboski, R., Fuentes R. G., Sánchez-Martínez P., Montingelli G.G., Zhang Y.-P., Murphy R.W. (2012). Phylogenetic relationships of the genus *Sibynophis* (Serpentes: Colubroidea). *Pap. Avuls. Zool.*, 52 (12): 141-149.
- Zuberogoitia, I., Martínez, J. E., Martínez, J. A., Zabala, J., Calvo, J. F., Castillo, I., Azcona, A., Iraeta, A., Hidalgo, S. (2006). Influence of management practices on nest site habitat selection, breeding and diet of the common buzzard *Buteo buteo* in two different areas of Spain. *Ardeola*, 53 (1): 83-98.
- Zuffi, M. A., Fornasiero, S., Picchiotti, R., Poli, P., Mele, M. (2010). Adaptive significance of food income in European snakes: body size is related to prey energetics. *Biological Journal of the Linnean Society*, 100 (2): 307-317.