

Culebra de escalera – *Rhinechis scalaris* (Linnaeus, 1758)

Juan M. Pleguezuelos
Departamento de Biología Animal y Ecología, Facultad de Ciencias
Universidad de Granada

Fecha de publicación: 13-02-2006

Versión 27-06-2008



(c) A. Salvador.

Identificación

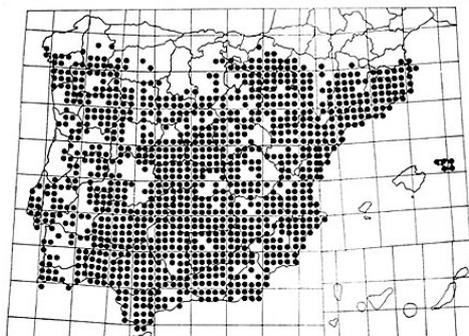
Longitud hocico-cloaca media de 720 mm (rango 233-1.385 mm), cola relativamente corta. Cabeza algo pequeña, con hocico agudo, que sobrepasa netamente el extremo anterior de la mandíbula. 27 rangos de escamas dorsales. Color de fondo amarillento, con diseño de manchas dorsales en escalera en los ejemplares pequeños, y dos líneas dorsolaterales en los ejemplares de mayor tamaño.

Estatus de conservación

A escala mundial, nacional y regional, se considera Preocupación Menor (categorías UICN). Sin embargo, muchos ejemplares mueren atropellados en las carreteras, donde se localizan puntos negros para esta especie en ecotonos y coincidiendo con formaciones de galería de río. La desaparición de setos entre cultivos y sotos ribereños, podría estar afectándole negativamente.

Distribución

Típica distribución ibero-occitana; en la Península Ibérica su presencia se ajusta muy bien a los límites de la región Mediterránea, pues apenas penetra en la Eurosiberiana. Escasea en zonas frías de la meseta castellano-leonesa y en las montañas de la mitad norte peninsular. Introducida en Menorca.



Habitat

En la mitad sur peninsular tiende a ocupar medios naturales con formaciones boscosas aclaradas, dehesas, ecotonos, y sobre todo la galería de río. Es frecuente en medios cerealistas y otros cultivos, siempre que existan setos o matorral próximo. En la mitad norte peninsular prefiere medios menos arbolados, y ocupa laderas orientadas al sur, con vegetación escasa o cultivos. En general, en zonas con poblaciones densas de micromamíferos.

Ecología trófica

Se alimenta casi exclusivamente de vertebrados endotermos, entre los que los micromamíferos representan casi el 95% de su dieta en biomasa. Es un forrajeador activo que busca sus presas al atardecer y primeras horas de la noche. Buena trepadora, también depreda sobre nidos de aves, incluso aquellos en matorrales y árboles.

Biología de la reproducción

Especie ovípara. Los machos presentan espermatogénesis estival, y las cópulas suceden en primavera. Las hembras realizan la vitelogénesis en primavera avanzada y la puesta, de relativamente pocos y grandes huevos, ocurre en julio. Las eclosiones son tardías, en el mes de octubre. La mayoría de los ejemplares adultos se reproducen todos los años.

Interacciones entre especies

Forma parte de la dieta de numerosos depredadores ibéricos, siendo la segunda presa más consumida por un especialista en ofidiofagia, el águila culebrera. Un porcentaje muy significativo de individuos presentan la cola dañada, lo cual es indicio de una elevada presión de depredación.

Patrón social y comportamiento

En la mitad sur peninsular pueden encontrarse ejemplares activos durante los meses de invierno, y en las comarcas más térmicas se aprecia un cierto letargo estival. Durante la época de celo se observan y capturan más machos que hembras, probablemente por ser aquellos más móviles. Su ritmo de actividad diaria es crepuscular y nocturno en buena medida.

Descripción

Longitud hocico-cloaca (LHC) media 720 mm (rango 233- 1385 mm) y peso medio 240 g (rango 11.2- 1720.2 g) en el sureste de la Península Ibérica (Pleguezuelos y Feriche 2006; más información en Maluquer, 1915). 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). 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.

En relación a la foliosis, 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 (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). Más información sobre la foliosis puede encontrarse 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). 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).

Existe una fuerte variación ontogénica en el diseño y coloración de fondo de los individuos, algo común a muchas especies del extenso género *Elaphe* (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). 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 un 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, 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). Lesparre (2001) cita un caso de albinismo parcial en un ejemplar juvenil. A veces aparecen ejemplares con total falta de pigmentos (color blanco) en alguna parte del cuerpo (D. Cañizares, com. per.). Ojo con pupila redonda e iris marrón oscuro.

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.

Pleguezuelos, J. M. (2006). Culebra de escalera – *Rhinechis scalaris*. En: Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles. Carrascal, L. M., Salvador, A. (Eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid.
<http://www.vertebradosibericos.org/>

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.

En el 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 precigapófisis/anchura del centrum < 1.85 (Blain, 2005). Hay en promedio 15.1 ± 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; Pleguezuelos et al., 2007). En estas obras se puede encontrar además información sobre los huesos frontal, parietal, supraoccipital, proótico, ectopterigoides, parabasiesfenoides, basioccipital, y cuadrado.

Aspectos citogenéticos y bioquímicos: el número cromosómico es $2n = 36$, con 16 macromosomas y 20 micromosomas (Cano et al., 1986). Número de eritrocitos entre $1.18-1.30 \times 10^6/\text{mm}^3$; su diámetro mayor varía entre $16.2-18.8 \mu\text{m}$, el diámetro menor es de $8.7 \mu\text{m}$, superficie de $115.8 \mu\text{m}^2$, y el volumen medio de $230 \mu\text{m}^3$. Núcleo de los eritrocitos con un diámetro mayor de $6.8 \mu\text{m}$, menor de $4.2 \mu\text{m}$, y superficie de $22.4 \mu\text{m}^2$. 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 $5700/\text{mm}^3$, reconociéndose granulocitos eosinófilos ($15.7 \mu\text{m}$ de tamaño, 11.5% del conjunto), granulocitos basófilos ($10.1 \mu\text{m}$, 8.5%), granulocitos neutrófilos ($12-14 \mu\text{m}$, 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 $44.5 \text{ mg}/100 \text{ cm}^3$ (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). 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).

En la web www.ncbi.nlm.nih.gov/entrez aparecen varias secuencias para esta especie de los genes 12S rRNA, COI, cit b, c-mos, ND1, ND2, y ND4.

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).

Dimorfismo sexual

Cuando se consideran los ejemplares maduros sexualmente, hay un aparente dimorfismo sexual en LHC; el tamaño medio (\pm d.t.) de las hembras es de $819.8 \pm 146.0 \text{ mm}$ y de los machos $771.6 \pm 166.7 \text{ mm}$. Sin embargo, este dimorfismo puede estar condicionado por la distinta talla a la que cada sexo adquiere la madurez sexual (ver apartado de reproducción).

Pleguezuelos, J. M. (2006). Culebra de escalera – *Rhinechis scalaris*. En: Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles. Carrascal, L. M., Salvador, A. (Eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid. <http://www.vertebradosibericos.org/>

Por ello, cuando se compara el decil superior de cada sexo en una amplia muestra, desaparece el dimorfismo en LHC. 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 16.56% de la longitud total en machos frente al 14.54% 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).

Variación geográfica

Se considera especie monotípica (Maluquer, 1917b; Pleguezuelos et al., 1990). En la comarca del valle de Lemos, en la 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 1570 mm de longitud total y 1934 g de peso (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).

Filogenia y Taxonomía

Los 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, y entre muchas otras modificaciones, algunos sugieren la revalidación del género *Rhinechis* Michahelles, 1833 como género monotípico, con la combinación *Rhinechis scalaris* (Schinz, 1822). La posición de *R. scalaris* dentro del género *Elaphe* s.l. siempre ha sido controvertida, y ya Minton (1976), basándose en la particular foliosis 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. Más recientemente, diferentes aproximaciones a la filogenia de las serpientes rateras europeas a partir de la secuenciación de ADN mitocondrial, siempre sitúan a *R. scalaris* como el taxón más basal, claramente diferenciado del resto de las especies de *Elaphe* (Lenk et al., 2001; Utiger et al., 2002). *Elaphe algorensis*, del Mioceno superior (6.5-5.5 x 10⁶ años) del centro de Europa, ha sido considerada ancestro de *R. scalaris* (Ivanov, 1997, citado por Lenk et al., 2001). El género estaría incluido en la tribu monofilética *Coronellini* Jan 1863, que incluye otros ocho géneros de colúbridos del Viejo Mundo (*Coronella*, *Elaphe* (sensu stricto), *Euprepiophis*, *Oocatochus*, *Oreocryptophis*, *Orthriophis*, *Rhinechis*, and *Zamenis*) y diez del Nuevo mundo (Utiger et al., 2005).

Los restos fósiles de *Elaphe*, 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%/10⁶ años (Lenk et al., 2001); según esta calibración, la divergencia basal en *Elaphe* pudo haber ocurrido hacia el comienzo del Mioceno (Lenk et al., 2001), fecha por tanto probable para la separación de *Rhinechis* de la línea que condujo al resto de las serpientes rateras europeas. Lenk et al. (2001) sugieren que esta radiación pudo haber ocurrido no en Europa, sino en Asia.

A pesar de la adopción aquí de la combinación *Rhinechis 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 debe ser sustituido por el siguiente nombre disponible, *Rhinechis agassizii* Michahelles, 1833 (ver también Hallermann, 2006). La razón que se aduce para la validación y mantenimiento de *scalaris*, es su amplia utilización durante más de 50 años (Alonso-Zarazaga, 1998; Montori et al., 2005).

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 hacia el norte (Bas, 1984; Bea, 1986; Pleguezuelos y Honrubia, 2002). En el sur ocupa todo tipo de matorrales, encinares, alconorcales 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 las formaciones cerealistas, aunque en estas últimas siempre está ligada a la vegetación de galería de río o setos bien conservados, donde busca refugio (Pleguezuelos, 1989, 1997). 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). 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, en prensa). 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 noreste ocupa principalmente las zonas más áridas, en todo tipo de cultivos, pero 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. 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 al 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).

Pleguezuelos, J. M. (2006). Culebra de escalera – *Rhinechis scalaris*. En: Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles. Carrascal, L. M., Salvador, A. (Eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid.
<http://www.vertebradosibericos.org/>

Estatus de conservación

La UICN la considera con la categoría de amenaza Preocupación Menor (Pleguezuelos et al., 2006), la misma que se considera para el territorio español (Pleguezuelos et al., 2002) y Andalucía (Franco y Rodríguez de los Santos, 2001). 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 Regalado, 2003). 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, 2006).

Amenazas

En Galicia, la labor de deforestación que ha realizado el hombre en los últimos 4000 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., 2006). Probablemente la mayor amenaza para esta especie proviene del tráfico rodado. En Portugal por ejemplo, más del 30% de los registros recientes de esta especie corresponden a ejemplares encontrados atropellados en las carreteras (Malkmus, 2004). 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). 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). La población insular de Ons parece haber regresionado 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 Regalado, 2003). En Andalucía, 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). 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.). Influencia del laboreo sobre las poblaciones de esta especie en el sudoeste ibérico en Belmonte (1993).

Distribución

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 (prov. 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, Pisuegra, Arlanza y Ebro (evita las áreas con 80-85 días de helada al año). En el País Vasco está presente en

Pleguezuelos, J. M. (2006). Culebra de escalera – *Rhinechis scalaris*. En: Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles. Carrascal, L. M., Salvador, A. (Eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid.
<http://www.vertebradosibericos.org/>

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 Prepirenáticas 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 Albeses, 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, en prensa); 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) y la Isla de Menorca (prov. Mallorca); en esta fue introducida en época histórica o prehistórica (Vigne y Alcover, 1985), actualmente está bien repartida (Esteban et al., 1994), y es más abundante en la zona sur (Martínez-Rica, 1967). 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, 1997; Pleguezuelos y Cheylan, 1997; Pleguezuelos y Brito, en prensa). 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 Albeses, 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, 1997).

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, en prensa). 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, 1997).

Registro fósil

En una reciente revisión para la Península Ibérica, Blain (2005) la cita en los yacimientos de Baza (Plioceno Inferior, 4.5 Ma), Barranco del León (Pleistoceno Inferior, 1-1.5 Ma), Fuente Nueva (Pleistoceno Inferior, 1 Ma), Cúllar Baza (Pleistoceno Medio, 0.5 Ma), todos de la provincia de Granada; Casablanca-Almenara, en la provincia de Castellón (Plioceno Superior, 2 Ma y Pleistoceno Inferior, 1 Ma); Cova Bonica (Plioceno, 2.2 Ma); Vallirana (Plioceno, 1.9 Ma), Cueva Victoria (Pleistoceno Inferior, 1 Ma), Bagur 2 y Can Altisench (Pleistoceno Inferior, 1.1 Ma), Cova del Rinoceront (Pleistoceno Superior, 0.2 Ma), todos en la provincia de Barcelona; y en los niveles TD4, TD5, TD6, TD7 (Pleistoceno Inferior, aprox. 1-1.5 Ma), TD8b, TD10 (Pleistoceno Medio; aprox. 0.5 Ma), de Atapuerca, en la provincia de Burgos. En la Sierra de Quibas (Abanilla, prov. Murcia), Elaphe cf. *Scalaris* aparece en el Pleistoceno Inferior (1.3-1

Pleguezuelos, J. M. (2006). Culebra de escalera – *Rhinechis scalaris*. En: Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles. Carrascal, L. M., Salvador, A. (Eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid.
<http://www.vertebradosibericos.org/>

Ma; Montoya et al. 1999). En el Valle del Jarama (Arganda, prov. Madrid), se encontró cf. *Rhinechis scalaris* en niveles del Pleistoceno Medio (Áridos-I, 1.3-0.7 Ma; Sanz y Sanchíz, 1980; Bailón, 1991; S. Bailón, com. per.). En el yacimiento de Casablanca-Almenara aparece con una asociación faunística que indica condiciones levemente más frías y húmedas que las presentes en esa localidad, en biotopo de bosque mediterráneo abierto, con puntos de agua (Blain et al., 2007). En el yacimiento de la Sierra de Quibas aparece 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 la Isla de Menorca se conoce como fósil desde los siglos III y IV a.C. (Torre den Gaumés, J.A. Alcover y B. Sanchíz, com. per.), y para el año 150 de nuestra era (Torralba den Salort; Vigne y Alcover, 1985). El primero de los registros corresponde a una época previa a la conquista definitiva de esta isla por parte de los romanos, por lo que la especie podría haber llegado allí con la cultura talaiótica. Otras especies filogenéticamente próximas, integradas dentro del antiguo y parafilético género *Elaphe* y restringidas actualmente a otras penínsulas mediterráneas, como *E. quatuorlineata* y *E. situla*, estaban distribuidas mucho más al norte durante el Terciario y Cuaternario (Schulz, 1996). Por ello cabe la posibilidad que sucediera lo mismo con *R. 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).

Dieta

La culebra de escalera se alimenta casi exclusivamente de vertebrados endotermos (mamíferos, aves); presas excepcionales son invertebrados y reptiles (Tabla 1; Pleguezuelos, 1998).

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 Mauguéri, 1990; Butler, 1991; Schulz, 1996; Amo et al., 2004), solo un ejemplar de cerca de 500 analizados en la Península Ibérica había consumido un reptil adulto (*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 la naturaleza se han encontrado ejemplares compartiendo refugios temporales con otros reptiles (datos inéditos autor). 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 *R. scalaris*, en relación a las señales químicas de otros colúbridos saurófagos (Amo et al., 2004). Se conocen algunos casos concretos de depredación sobre huevos de *Lacerta lepida* o en general sobre huevos de reptiles y aves (Laferre, 1970; Pleguezuelos et al., 2007; J.R. Fernández-Cardenete, com. per.).

Tabla 1. Composición taxonómica de la dieta de *Rhinechis scalaris* en la Península Ibérica : sureste ibérico (S. Honrubia, com. per.), Alicante (Vericad y Escarré, 1976), sudeste, sudoeste y centro (Valverde, 1967).

	SE P. Ibérica	Alicante	SW, SE y Centro P. Ibérica
Oligochaeta	2,9		
Hexapoda	1,4	23,1	28,6
Total Invertebrados	4,3	23,1	28,6
<i>Passer domesticus</i> (pull.)	2,9		
<i>Passer domesticus</i> (huevos)	7,2		
<i>Petronia petronia</i>			4,8
Total aves	10,1	7,7	4,8
<i>Lepus granatensis</i>	1,4		
<i>Oryctolagus cuniculus</i>	1,4	7,7	4,8
<i>Talpa occidentalis</i>	2,9		
<i>Neomys anomalus</i>	1,4		
<i>Suncus etruscus</i>	4,3		
<i>Crocidura russula</i>	7,2	15,4	
<i>Eliomys quercinus</i>	1,4		
<i>Apodemus sylvaticus</i>	13		
<i>Rattus norvegicus</i>	1,4		
<i>R. rattus</i> y <i>Rattus</i> sp.	4,3		
<i>Mus musculus</i> y <i>Mus</i> sp.	21,7	7,7	19
<i>Microtus duodecimcostatus</i>	24,6	4,8	
Micromamíferos no identif.		38,5	38,1
Total mamíferos	85	69,3	66,7
número de ejemplares	171	22	15
número de presas	69	13	21
individuos con presa	61 (35,7%)	8 (36,0%)	14 (93,3%)
tipos de presas	16	6	6

Pleguezuelos, J. M. (2006). Culebra de escalera – *Rhinechis scalaris*. En: Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles. Carrascal, L. M., Salvador, A. (Eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid.
<http://www.vertebradosibericos.org/>

En el sureste de la Península Ibérica el 22% (n = 368) de los ejemplares tiene presa en el estómago, aunque si se consideran los restos intestinales, el porcentaje de animales con presa sube considerablemente (Schreiber, 1912; Angel, 1946; Valverde, 1967). La mayoría de los ejemplares con presa tienen una sola en el estómago (media = 1.16 ± 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). El reducido número de dientes maxilares que tiene (el más reducido dentro del antiguo género *Elaphe*; 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 ± 38.6 mm (n = 94) de longitud cabeza + cuerpo y el rango 20- 190 mm (respectivamente huevo de ave y conejo juvenil), y el peso de aproximadamente 29.9 ± 40.1 gr (n = 94), 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 ± 0.043 , n = 94) como en biomasa (0.106 ± 0.08 , n = 94), lo que indica que consume presas relativamente pequeñas. La mayoría de las presas son ingeridas comenzando por la cabeza (83.1%, n = 65), 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.

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 careta, 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).

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

Pleguezuelos, J. M. (2006). Culebra de escalera – *Rhinechis scalaris*. En: Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles. Carrascal, L. M., Salvador, A. (Eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid.
<http://www.vertebradosibericos.org/>

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). 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, 1997). 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 nidos de *Coracias garrulus* (López-Jurado y Dos Santos, 1979), *Merops apiaster* (Vargas et al., 1983), *Upupa epops*, *Oenanthe hispanica* (Stehle, 1988), *Riparia riparia*, *Hirundo rustica*, *Monticola solitarius* (Pérez-Chiscano et al., 1978), *Delichon urbica*, *Troglodytes troglodytes*, *Passer domesticus* (Pleguezuelos, 1998), *Rodopechys githaginea* (J. Manrique, com. per.), *Petronia petronia* (Valverde, 1967), y murciélagos (Hellmich, 1956). Además de las presas que aparecen en la tabla 1 y de las citadas en este párrafo, se cita depredación sobre *Alectoris rufa* (Calderón, 1977).



Figura 1. Culebra de escalera devorando huevo de mirlo. (C) Eduardo Cruz.
www.ecrucasanova.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, asoleándolo, sin apenas movimiento, y con una temperatura corporal levemente superior a la de otros ejemplares asoleándose pero sin presa (Blázquez, 1993).

Pleguezuelos, J. M. (2006). Culebra de escalera – *Rhinechis scalaris*. En: Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles. Carrascal, L. M., Salvador, A. (Eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid.
<http://www.vertebradosibericos.org/>

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

Reproducción

La adquisición de madurez sexual en el sudeste de la Península Ibérica en machos parece ocurrir hacia los 450 mm de longitud hocico-cloaca (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).

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 cautividad, en ejemplares de las Marismas del Guadalquivir, 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 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 (M. Feriche, com. per.; 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.

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 ± 2.8 (media \pm desviación típica; n = 19) y oscila entre 4-14 huevos en el sudeste ibérico (Pleguezuelos y Feriche, 2006); en ejemplares en cautividad procedentes del

Pleguezuelos, J. M. (2006). Culebra de escalera – *Rhinechis scalaris*. En: Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles. Carrascal, L. M., Salvador, A. (Eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid.
<http://www.vertebradosibericos.org/>

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. 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 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 el tamaño 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 (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 ± 28.3 mm LHC (rango 240- 310 mm ; $n = 11$), y un peso medio de 15.1 ± 2.2 gr (rango 11.2-17.5 gr; $n = 6$) (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).

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 (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).

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 amplio género *Elaphe* s.l. (Schulz, 1996), que probablemente esté relacionado con distintas estrategias antidepredatorias (Pleguezuelos et al., 2007). Según observaciones en la naturaleza, los ejemplares neonatos y juveniles, con diseño dorsal en escalera y numerosas manchas oscuras, tienden a quedarse quietos ante los depredadores, probablemente confiando en su cripsis. Los ejemplares de mayor tamaño, sin machas negras en la cabeza y con sólo dos líneas dorsales, ante la misma situación emprenden más frecuentemente la huida, probablemente confiando en que esas líneas confundan al depredador sobre el sentido de su huida. 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). Incluso, los ejemplares con distinto diseño dorsal tienden a utilizar medios con distinta cobertura (datos inéditos). Cuando los ejemplares son capturados bufan ruidosamente, intentan morder, y secretan por las glándulas cloacales un líquido espeso y de olor desagradable (Pleguezuelos, 1997).

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 introducido con el que coincide desde época histórica 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]). Entre las aves *Aquila adalberti* (0.6%, Marismas del Guadalquivir [Delibes, 1978]), *Aquila chrysaetos* (Bernis, 1973), *Buteo buteo* (0.7%, Extremadura [Garzón, 1973], Badajoz [Pérez-Chiscano, 1973], Galicia [Castroviejo y Salvador, 1970]), *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 egragrópilas 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 de longitud hocico-cloaca (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). Entre las aves también aparece en la dieta de *Neophron percnopterus* en Navarra (0.7%), aunque probablemente este buitre la consume a partir de los ejemplares atropellados en las carreteras (Donázar y Ceballos, 1988). Entre los mamíferos es consumida por *Herpestes*

Pleguezuelos, J. M. (2006). Culebra de escalera – *Rhinechis scalaris*. En: Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles. Carrascal, L. M., Salvador, A. (Eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid.
<http://www.vertebradosibericos.org/>

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]) y por *Martes foina* (0.52%, sudeste ibérico [Gíl-Sánchez, 1996]). Más información sobre estos aspectos en Valverde (1967), Cheylan y Guillaume (1993).

Parásitos

No hay datos.

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 la 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.). En poblaciones de montaña, por el contrario, la actividad cesa en septiembre (Antúnez, 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 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 (ver Fig. 5.27 en 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, en prensa). 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. Durante la segunda quincena de mayo y todo junio, se encuentra significativamente más ejemplares machos que hembras (Cheylan y Guillaume, 1993; Feriche, 1998), época en la que ocurre mayor actividad y movilidad de machos durante el periodo de celo; 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).

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

Pleguezuelos, J. M. (2006). Culebra de escalera – *Rhinechis scalaris*. En: Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles. Carrascal, L. M., Salvador, A. (Eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid.
<http://www.vertebradosibericos.org/>

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 sedentariedad variaron entre 1-12 días consecutivos en hembras, y 1-7 días en machos, con una media para los dos sexos de 4.8 ± 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 ± 5.5 m/día y la distancia mínima de desplazamiento por día activo fue como media de 132.8 ± 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° 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° C) algo inferior a la de machos (24.3° C). Las hembras sin embargo muestran una temperatura corporal más alta durante el mes de junio, mes que concentra la mayor parte del periodo de gravidez, 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 heliotermita 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).

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).

Bibliografía

Alonso-Zarazaga, M.A. (1997). 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.

- 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.
- Antúnez, A. (1983). *Contribución al conocimiento faunístico y zoogeográfico de las Cordilleras Béticas: los vertebrados de Sierra Tejada*. Tes. doc. Univ. Málaga, Málaga.
- 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.
- 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. Pp. 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.
- 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.
- Bernis, F. (1973). Algunos datos de alimentación y depredación de Falconiformes y Estrigiformes ibéricas. *Ardeola*, 19: 225-248.
- 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., Bailón S., Agusti J. (2007). Anurans and squamate reptiles from the latest early Pleistocene of Almenara-Casablanca-3 (Castellon, East of Spain). Systematic, climatic and environmental considerations. *Geodiversitas*, 29(2): 269-295.
- Blázquez, M. C. (1993). *Ecología de dos especies de colúbridos Malpolon monspessulanus y Elaphe scalaris en Doñana (Huelva)*. Tes. Doc. Univ. 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.
- Bruno, S., Maugueri, S. (1990). *Serpenti d'Italia e d'Europa*. G. Mondadori, Milano.
- 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.

- Butler, R. (1991). Notes on the keeping and breeding of the ladder snake, *Elaphe scalaris*. *Herptile*, 16: 28-34.
- Butler, R. (2004). Retention of juvenile markings into adulthood in a females ladder snake *Rhinechis scalaris* (= *Elaphe scalaris*). *Herptile*, 29: 157-161.
- Calderón, J. (1977). El papel de la perdiz roja (*Alectoris rufa*) en la dieta de los predadores ibéricos. *Doñana, Acta Vertebr.*, 4: 61-126.
- 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., 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. Asoc. Herpet. Esp.*, Benicàssim: 33.
- 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.
- 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: Böhme, W. (Ed.). *Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas*. Band 3/I: *Schlangen (Serpentes) I (Typhlopidae, Boidae, Colubridae 1: Colubrinae)*. Aula-Verlag. Wiesbaden.
- Curt, J., Galán, P. (1982). *Esos anfibios y reptiles gallegos*. Galicia Viva, Pontevedra.
- 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. *Saug. 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., García, L. (1984). Hábitos alimenticios del milano real en Doñana durante el periodo de cría. *Ardeola*, 31: 115-121.
- Delibes, M., Aymerich, M., Cuesta, L. (1984). Feeding habits of the egyptian mongoose or ichneumon in Spain. *Acta Theriol.*, 29: 205-218.
- Domergue, C. A. (1962). Observation sur les pénis des ophiidiens (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.
- Duguy, R. (1970). Number of blood cells and their variation. Pp. 93-109. En: Gans, C., Parsons, T. R. (Eds.). *Biology of the Reptilia*, vol. 3. *Morphology 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. Alicant.*, ser. II, 15: 1-101.
- 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.
- 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.
- Feriche, M. (1989). *Biometría, folidosis 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*. Tes. Doc., Univ. Granada, Granada.
- Fernández-Cruz, M. (1973). Sobre la alimentación del Milano Negro (*Milvus migrans*) en la estación ornitológica de "El Borbollón" (Cáceres). *Ardeola*, 19: 337-343.
- 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.
- Galán, P. (1999). *Conservación de la herpetofauna gallega*. Serv. Publ. Univ. A Coruña, A. Coruña.
- Galán Regalado, 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., Fernández-Arias, G. (1993). *Anfibios e réptiles de Galicia*. Xerais de Galicia, Vigo.
- García-París, M., Martín, C. (1987). Herpetofauna del área urbana de Madrid. *Rev. Esp. Herpetol.*, 2: 131-144.
- Garzón, J. (1973). Contribución al estudio del estatus, alimentación y reproducción de las Falconiformes en España Central. *Ardeola*, 19: 279- 330.
- 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, *Circus gallicus*, during the breeding period in Southeastern Spain. *J. Zool. (Lond.)* 255: 131-137.
- González de la Vega, J.P. (1988). *Anfibios y Reptiles de la provincia de Huelva*. Ertisa, Huelva.
- González-Prieto, S., Villarino, A., Freán, M. M. (1993). Mortalidad de vertebrados por atropello en una carretera nacional del NO de España. *Ecología*, 7: 375-389.

- Guillaume, C.-P. (1976). Contribution à la connaissance des ophidiens de la Grande Camargue. *Terre Vie*, 30: 599-612.
- 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 aguililla culebrera (*Circaetus gallicus*), Navarra, 1972. *Ardeola*, 19: 101-106.
- Laferre, M. (1970). Observations érpétologiques. *Riv. Sicilicent.*, 1970: 89-90.
- Langeveld, K. (1992). Care on breeding of *Elaphe scalaris*. *Lacerta*, 50: 112-117.
- Lanza, B. (1987). Tutti i serpenti italiani. *Silva*, 2: 48-69.
- Lawson, R., Dessauer, H.C. (1981). Electrophoretic evaluation of the colubrid genus *Elaphe*. *Isozyme Bulletin*, 14: 83.
- Lenk, P., Joger, Ul., Wink, M. (2001). Phylogenetic relationships among European ratsnakes of the genus *Elaphe* Fitzinger Basec on mitochondrial DNA. *Amph.-Rep.*, 22: 329-339.
- Lesparre, D. (2001). Un caso de albinismo en la culebra de escalera. *Bol. Asoc. Herpetol. Esp.*, 12: 17.
- 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., Ciudad, M.J., Pérez-Mellado, V. (1988). Distribución altitudinal de la herpetofauna en el macizo central de la Sierra de Gredos. *Rev. Esp. Herpetol.*, 3(1): 55-67.
- 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-Jurado, L. F., Dos Santos, L. (1979). *Elaphe scalaris* merodeando en nidos de *Merops apiaster* y *Coracias garrulus*. *Doñana, Acta Vertebr.*, 6: 119.
- 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 algunes variacions del *Coluber scalaris* Boie a Catalunya. *Butl. Inst. Cat. Hist. Nat.*, 1917: 109.
- Maluquer, J. (1917b). Catalog de Reptiles i Batracis del Museu. *Annuari de la Junta des Ciències Naturals de Barcelona*, 2: 555-567.
- Maluquer, J. (1918). La secció herpetològica en 1918. *Annuari 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.
- Márquez, F. (1987). *Fauna de Castilla-La Mancha. II, mamíferos, anfibios y reptiles*. Junta de Comunidades de Castilla-La Mancha, Ciudad Real.
- 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.
- Mattison, C. (1977). The ladder-snake. *Aquar. Pondk.*, 42: 26.
- 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.
- 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.
- 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.
- Montoya, P., Alberdi, M.T., Blázquez, A.M., Barbadillo, L.J., Fumanal, Ma. P., van der Made, J., Marín, J.M., 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): 127-61.
- 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.
- Naulleau, G. (1984). Les serpents de France. *Rev. Fr. d'Aquar. Herpét.*, 11: 1-56.
- Niederhauser, H. (1981). Die Zucht der Treppennatter *Elaphe scalaris*. *Das Aquarium Aqua Terra*, 15: 314-318.

Pleguezuelos, J. M. (2006). Culebra de escalera – *Rhinechis scalaris*. En: Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles. Carrascal, L. M., Salvador, A. (Eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid.
<http://www.vertebradosibericos.org/>

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.

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*. Tes. Doc., Univ. Granada, Granada.

Palomares, F., Delibes, M. (1991a). Alimentación del meloncillo *Herpestes ichneumon* y de la gineta *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.

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.

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

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. MNCN, C.S.I.C. Madrid.

Pleguezuelos J. M., Brito J. C. (2006). *Rhinechis scalaris* (Schinz, 1822), Cobra-de-escada, En: Loudeiro, A., Carretero, M. A. (Eds.). *Atlas da Distribuição dos Anfíbios e Répteis de Portugal*. CIBIO, Vairao, Portugal.

Pleguezuelos J. M., Cheylan, M. (1997). *Elaphe scalaris* (Schinz, 1822). Pp. 360-361. En: Gasc, J. P. et al. (Eds.). *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). Dip. Granada, Granada.

Pleguezuelos J.M., Feriche M. (2006). Reproductive ecology of a Mediterranean ratsnake, the ladder snake *Rhinechis scalaris* (Schinz, 1822). *Herpetological Journal*, 16 (2): 177-182.

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

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

- 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.
- 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., Feriche, M., García-Peña, H. (1990). Caractères externes et coloration chez *Elaphe scalaris* (Schinz, 1822) (Squamata, Colubridae) de la Péninsule Ibérique. *Bull. Soc. Herpétol. Fr.*, 55: 24-39.
- Pleguezuelos J.M., Sá-Sousa P., Pérez-Mellado V., Marquez R., Cheylan M., Corti C. (2006). *Rhinechis scalaris*. In: IUCN 2006. 2006 IUCN Red List of Threatened Species. <<http://www.iucnredlist.org/>>.
- 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: 28.
- 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.
- Ruíz, I. (1986). *Flora y Fauna de la Carolina*. Seminario de Estudios Carolinenses, La Carolina.
- Saint Girons, M.C. (1970). Morphology of the circulating blood-cells. Pp. 73-92. En: C. Gans, C., Parsons, T.S. (Eds.). *Biology of the Reptilia, vol. 3. Morphology*, Academic. Press, London.
- Saint Girons, H., Duguy, R. (1963). Notes de citologie 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. Herpetol.*, 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.
- Sanz, J.L., Sanchíz, F.B. (1980). Nota preliminar sobre los Squamata (Reptilia) del Pleistoceno Medio de Aridos-I (Arganda, Madrid). En: *Ocupaciones Achelenses en el Valle del Jarama*. Santonja, M. (Ed.). Dip. Prov. Madrid, Madrid: 127-138.
- 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.
- 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.
- 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.

- Szyndlar, Z. (1991). A review of Neogene and Cuaternary snakes of central and eastern Europe. Part. I: Scolecophidia, Boidae, Colubridae. *Est. Geol.*, Madrid, 47: 103-126.
- 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.
- Valverde, J.A. (1960). Vertebrados de las marismas del Guadalquivir (Introducción a su estudio ecológico). *Arch. Inst. Aclim.*, 9: 1-168.
- Valverde, J.A. (1967). Estructura de una comunidad de vertebrados terrestres. *Monogr. Est. Biol. Doñana*, 1: 1-218.
- 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.
- 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.

Revisiones: 19-12-2006; 27-06-2008