

MUNIBE(Ciencias Naturales)	40	19-27	SAN SEBASTIAN	1988	ISSN 0027 - 3414
----------------------------	----	-------	---------------	------	------------------

Recibido: 20-VII-1987

Aceptado: 29-XII-1987

Composición de la dieta y ciclos de alimentación en *Vipera seoanei* Lataste, 1879. Variaciones en relación con la edad y el ciclo reproductor.

Diet composition and feeding in *Vipera seoanei* Lataste, 1879. Variations in relation to age and reproductive cycle.

F. BRAÑA*

A. BEA**

H. SAINT GIRONS***

PALABRAS CLAVE: *Vipera seoanei*, Alimentación, Viperidae, Serpentes.

KEY WORDS: *Vipera seoanei*, Food, Viperidae, Serpentes.

RESUMEN

Se analiza el régimen de alimentación de *Vipera seoanei* Lataste, 1879, a partir de los datos de 91 individuos que aportan un total de 118 presas en su tracto digestivo.

El alimento básico está constituido por los micromamíferos (72.03%); el resto de presas pertenecen a los reptiles (13.56%), anfibios (9.32%) y aves (5.08%). Se ha constatado una marcada diferencia entre el régimen de alimentación de los adultos y los jóvenes de 1 y 2 años, tanto a nivel del número de unidades consumidas ($p < 0.05$), como de la aportación en biomasa de los diferentes tipos de presas ($p < 0.001$); las diferencias más notables hacen referencia a los porcentajes de presencia de reptiles y anfibios: 26.47 y 14.71% en los jóvenes, y 8.33 y 7.14% en los adultos, respectivamente. Respecto a los micromamíferos, hay que señalar que en los jóvenes un 23.53% son insectívoros y un 14.71% micrótidos, mientras que en los adultos los valores son de 16.67% y 39.29% respectivamente.

Se precisa el ciclo anual de alimentación de los machos y hembras adultos, estudiado en relación con el ciclo sexual. Se ha comprobado también que los machos adultos realizan 4.73 comidas al año por término medio, 4.0 las hembras reproductoras y 8.24 las hembras en reposo sexual. Finalmente, se contrastan los resultados obtenidos en la naturaleza con los provenientes de observaciones en condiciones seminaturales.

RESUME

Régime et cycles alimentaires de *Vipera seoanei* Lataste, 1879, Variations avec l'age et les cycles reproducteurs.

Canalyse du régime alimentaire de *Vipera seoanei* Lataste, 1879. est basé sur l'examen de 91 individus et des 118 proies présentes dans leur tractus digestif.

L'essentiel de l'alimentation est constitué par les Micromammifères (72.03%), les autres proies étant représentées par les Reptiles (13.56%), les Amphibiens (9.32%) et les Oiseaux (5.08%). Il existe des différences nettes entre le régime des adultes et celui des jeunes de un et deux ans, tant en ce qui concerne les types de proies ($p < 0.05$) que leur biomasse respective ($p < 0.001$). La principale différence porte sur le pourcentage de présence de Reptiles et Amphibiens, respectivement 26.47 et 14.71% chez les jeunes, contre 8.33 et 7.14% chez les adultes. En ce qui concerne les Mammifères, les jeunes consomment davantage d'Insectivores que les adultes (23.53% contre 16.67%) et moins de Microtidiés (14.71% contre 39.29%).

Le cycle annuel d'alimentation a été étudié en fonction du sexe et du stade du cycle reproducteur, d'après les résultats des autopsies aux différents mois et l'observation d'animaux vivant dans des conditions semi-naturelles. Chez ces derniers, le nombre moyen de repas par an est de 4.73 chez les mâles adultes, 4.0 chez les femelles reproductrices et 8.24 chez les femelles adultes non reproductrices.

LABURPENA

Vipera seoanei Lataste, 1879, delakoaren elikadur janeurria aztertzen da, beren liseri-tutuan 118 harrapakin zurkezten dituzten 91 aleetatik ateratako datuetan oinarrituz.

Oinarritzko elikagaia mikrougaztunez osatuta dago (%72.03 - a); Gainontzeko harrapakinak narrazti (% 13.56 - a), anfibio (% 9.32 - a) eta hegazti (% 5.08 - a) taldeei dagozkie. Helduen eta 1 eta 2 urteetako gazteen elikadur janeurriaren arteko desberdintasun nabarmen bat egiaztatzen da, bai kontsumitutako unitate-kopuru mailan ($p < 0.05$) eta bai harrapakin mota desberdinen biomasazko ekarpean ere ($p < 0.001$); Desberdintasun nabarmenenean, anfibio eta narraztien presentziaren portzentaia isladatzen dute; % 26.47 eta 14.71 -a gazteei dagokienez, eta % 8.33 eta 7.14 -a helduen kasuan. hain zuzen ere. Mikrougaztunei dagokienez, gazteen kasuan % 23.53 - a intsektujaleak eta % 14.71 - a mikrotidoak direla azpimarratu beharra dago, helduen kasuan balioak % 16.67 eta 39.29 -koak diren bitartean, hain zuzen ere.

Ar eta eme helduei dagokien urteko elikadur-zikloa zehazten da, ziklo sexualaren erlaziopean aztertuz. Halaber, ar helduek batezbestez urteko 4.73 jataldi, ugalketarako emeek 4.0 eta atsedendaldi sexuala pairatzen duten emeek 8.24 jataldi burutzen dituztela baieztatzen da. Azkenik, naturan lortutako emaitzak baldintza erdinaturaletan egindako behaketetatik datozen ondorioekin kontrastatzen dira.

* Departamento de Biología de Organismos y Sistemas (Zoo-
logía). Facultad de Biología. Universidad de Oviedo. 33005
OVIEDO. España.

** Sociedad de Ciencias Aranzadi. Sección de Vertebrados. Pla-
za I. Zuloaga (Museo). 20003 SAN SEBASTIAN. España.

*** Laboratoire d'Evolution des Etres Organisés. Université Pie-
rre et Marie Curie. 105, Boulevard Raspail. 75006 PARIS.
Francia.

INTRODUCCION

Se conocen con cierta precisión las líneas generales de la alimentación de los víboras europeas, sobre las que existe una abundante información dispersa que ha sido parcialmente recogida en faunas o tratados específicos (p. ej., BRUNO, 1985). Con la única excepción de *Vipera ursinii*, cuyo régimen está integrado básicamente por Ortópteros (BARON, 1980), y tal vez de *V. latastei* (VALVERDE, 1967) son fundamentalmente predadores de micromamíferos, pero apenas existen estudios locales detallados que aporten mayores precisiones y permitan conocer la variabilidad intra e interpoblacional de su dieta y el papel que desempeñan las especies del género (*Vipera* en las comunidades en que se integran. Las únicas excepciones destacables se refieren a *V. berus* en diferentes zonas de su amplia área de distribución (PIELOWSKI, 1962; PRESTT, 1971; POMIANOWSKA, 1974; SEBELA, 1980) y a *V. aspis* en el Oeste de Francia (SAINT GIRONS, 1980).

En lo que respecta a *Vipera seoanei*, a partir de su reconocimiento como una especie diferente de *V. berus* (SAINT GIRONS y DUGUY, 1976) se ha avanzado considerablemente en el estudio de su distribución y variabilidad morfológica (BRAÑA y BAS, 1983; BEA et al., 1984; SAINT GIRONS et al., 1986), pero no tanto en el conocimiento de su biología y ecología. Sobre la alimentación de esta especie se han publicado ya algunos datos referidos a observaciones en terrario (SAINT GIRONS, 1979 y 1980) y el inventario de un número reducido de presas determinadas en contenidos estomacales de ejemplares colectados en el campo (BRAÑA, 1978; BAS, 1982), pero esta información es aún demasiado parcial y apenas cubre más que una aproximación cualitativa a la dieta de *V. seoanei*.

El análisis de contenidos gastrointestinales de ejemplares de colección y las regurgitaciones de individuos recién capturados han proporcionado un volumen considerable de nuevos datos que permiten elaborar una visión más completa de la alimentación de *V. seoanei* y establecer comparaciones con las especies más próximas y mejor conocidas a este respecto, *V. berus* y *V. aspis*.

MATERIAL Y METODOS

Los datos utilizados en este estudio provienen del análisis de contenidos gastrointestinales de ejemplares de *Vipera seoanei* de las colecciones del Departamento de Biología de Organismos y Sistemas de la Universidad de Oviedo y de la Sociedad de Ciencias Aranzadi, y en número muy inferior, de

las regurgitaciones de presas derivadas de la manipulación de víboras en el campo. Los ejemplares estudiados proceden de numerosas localidades de Asturias, Norte de León, Cantabria y Guipúzcoa, cubriendo, por tanto, una gran parte del área de distribución de la especie, y han sido colectados a lo largo de varios años, fundamentalmente en los intervalos 1977-1978 y 1981-1984. Dada la dispersión espacial y temporal del material disponible, no ha sido posible analizar separadamente la alimentación de poblaciones locales o de las subespecies *V. s. seoanei* y *V. s. cantabrica*, sobre las que, en cualquier caso, no existen en nuestro material indicios de que puedan diferir de forma apreciable.

Se han analizado en este estudio un total de 199 víboras, 91 de las cuales contenían restos identificables de alimento correspondientes a 118 presas. Las presas se han determinado con ayuda de las claves y colecciones de comparación, y en el caso de los micromamíferos se ha recurrido a la identificación de los pelos mediante las claves de DAY (1966) y DZIURDZIK (1973) cuando no existían otros restos adecuados, limitándose en estos casos la determinación a los niveles de familia o género.

Se ha considerado el contenido de todo el tracto digestivo de los ejemplares estudiados, ya que esto permite inventariar un número mayor de presas, aunque es posible que resulten infravaloradas las presas que no presentan faneras o partes duras resistentes a la digestión (tal vez únicamente los anfibios en este caso).

Los cálculos de biomasa ingerida se han basado en los pesos en fresco de numerosos ejemplares de las especies-presa colectados en el área de estudio. Se han considerado en general pesos medios de cada especie, excepto cuando ha sido posible realizar una estimación individual más precisa basada en el tamaño de las presas que se conservan suficientemente intactas.

En el cómputo de víboras que se han alimentado recientemente, a partir del cual se han elaborado los ciclos de actividad trófica, hemos incluido tanto los individuos que presentan presas más o menos completas en la parte anterior del tubo digestivo como aquellos que contienen pelotas fecales voluminosas en la porción terminal del intestino, excluyéndose únicamente a los ejemplares que presentan simples vestigios de alimento. Podemos asumir que estos individuos han ingerido alimento en los días o semanas inmediatamente previos a su captura, ya que el tiempo de digestión en *V. seoanei*, como máximo, de unos 15 días a 15°C, produciéndose habitualmente la regurgitación de la presa a temperaturas inferiores (NAULLEAU, 1982).

Los periodos de alimentación han sido igualmente estudiados en víboras mantenidas en grandes terrarios al aire libre en Loire-Atlantique (Francia), sometidas a unas condiciones climáticas bastante semejantes a las que se encuentran en buena parte del área de distribución de *V. seoanei*. Las observaciones, realizadas en los años 1973-1978 y 1982-1986, se refieren a un total de 37 años/individuos y corresponden al seguimiento durante 1 a 5 años completos a 5 machos (11 años/individuos) y 9 hembras (26 años/individuos). Se trata en todos los casos de ejemplares ya aclimatados y en buen estado a los que se ha proporcionado como alimento, prácticamente «ad libitum», roedores muertos (Muridae y Microtidae) de 13 a 25 gramos.

RESULTADOS

Composición de la dieta

El análisis de contenidos gastrointestinales de *Vipera seoanei* ha proporcionado restos identificables de 118 presas cuyo inventario se detalla en la tabla I. El alimento básico de las víboras cantábricas son los micromamíferos, que suponen en conjunto el 72.03% de las presas identificadas, entre las cuales, excluyendo a los ejemplares no determinados a este nivel, un 72.84% corresponde a los roedores (múridos y micrótidos) y el 27.16% restante a los insectívoros (sorícidos). Las especies del género *Pitymys*, y fundamentalmente *P. lusitanicus* que es la única especie presente en un amplia franja del área de distribución de *V. seoanei*, son individualmente las presas dominantes, ya que representan el 34.78 % del número de micromamíferos determinados y el 20.34% del total de presas.

Entre los reptiles, las presas identificadas en contenidos gastrointestinales de *V. seoanei* son *Anguis fragilis* y pequeños lacértidos de los géneros *Lacerta* y *Podarcis*, que representan globalmente el 13.56% del número total de presas. Los anfibios, mayoritariamente salamándridos, suponen una aportación ligeramente inferior en la dieta de las víboras cantábricas, cifrada en el 9.32% del número total de presas identificadas.

Únicamente, hemos hallado restos de aves en el tracto digestivo de tres de las víboras examinadas. Se trata en todos los casos de passeriformes, 5 pollos nidícolas y un adulto de especie indeterminada, que suponen en conjunto el 5.08% del número total de presas.

	N	XN
<i>Chioglosa lusitanica</i>	1	0.85
<i>Salamandra salamandra</i>	3	2.54
Salamandridae indet.	2	1.69
<i>Rana</i> sp. (grupo <i>temporaria</i>)	1	0.85
Anfibios no det.	4	3.39
TOTAL ANFIBIOS	11	9.32
<i>Lacerta monticola</i>	4	3.39
<i>Lacerta vivipara</i>	1	0.85
<i>Podarcis muralis</i> y <i>Podarcis</i> sp.	5	4.24
<i>Anguis fragilis</i>	6	5.08
TOTAL REPTILES	16	13.56
Passeriformes no det. (pull.)	5	4.24
Passeriformes no det. (adulto)	1	0.85
TOTAL AVES	6	5.08
<i>Sorex coronatus</i> y <i>Sorex</i> sp.	9	7.63
<i>Crocidura russula</i> y <i>Crocidura</i> sp.	4	3.39
Soricidae no det.	9	7.63
<i>Apodemus</i> sp.	10	8.47
<i>Mus domesticus</i>	2	1.69
<i>Rattus norvegicus</i> (juv.)	1	0.85
Muridae no det.	2	1.69
<i>Pitymys</i> sp.	24	20.34
<i>Microtus agrestis</i>	3	2.54
<i>Microtus arvalis</i>	1	0.85
<i>Microtus</i> sp.	4	3.39
Microtidae no det.	6	5.08
Roedores no det.	6	5.08
Micromamíferos no det.	4	3.39
TOTAL MAMIFEROS	85	72.03

Tabla I. Inventario de presas determinadas en contenidos gastrointestinales de *Vipera seoanei*. Para cada taxón se incluye el número de individuos determinados y su porcentaje sobre el total de presas (118).

Además de las presas enumeradas en la tabla I, hemos hallado en dos de los ejemplares examinados restos de artrópodos: 7 Dípteros *Anthomyidae* y 1 Araneido respectivamente. Se trata en ambos casos de las únicas presas contenidas en el tracto digestivo de las víboras y aparecen en buen estado de conservación, apenas digeridas, circunstancias que parecen excluir la posibilidad de que estos artrópodos procedan del tubo digestivo de otras presas.

Considerando la biomasa de las presas consumidas destaca aún más la importancia de los micromamíferos en la alimentación de *V. seoanei*. Los mamíferos representan aproximadamente el 89% de la biomasa ingerida, con una aportación sustancial de los roedores, y en especial de los micrótidos, que suponen el 40.98% de la biomasa total. Los múridos aportan el 22.43% de la biomasa ingerida y los sorícidos el 10.22%. Para el conjunto de los micromamíferos no determinados, entre los que predominan los roedores, se ha estimado una aportación del 14.83%.

Los anfibios (3.02%), reptiles (5.28%) y aves (3.24%) constituyen únicamente una fracción marginal de la dieta de *V. seoanei* si atendemos a su aportación relativa en la biomasa consumida.

No hay diferencias en la composición de la dieta entre los machos y hembras adultos.

Variaciones de la alimentación en función de la edad

Para analizar las posibles variaciones de la alimentación en función de la edad en *Vipera seoanei* hemos agrupado a los ejemplares de 1 y 2 años, que no difieren sustancialmente en la composición de la dieta, con el fin de alcanzar un tamaño de muestra aceptable, comparando las presas correspondientes a estos ejemplares con las ingeridas por individuos de tres o más años de edad. Esta delimitación parece tener, por otra parte, un significado biológico real, ya que las variaciones en la dieta son debidas fundamentalmente al diferente tamaño de los individuos de ambos grupos y el análisis del modelo de crecimiento de *V. seoanei*, basado en las edades determinadas mediante recuento de bandas en el articular mandibular muestra una inflexión entre los 2 y 3 años, con una delimitación bastante nítida en torno a los 30 cm de longitud hocico-cloaca (datos propios inéditos). Esta delimitación permite, además, las comparaciones directas de nuestros resultados con los datos aportados por otros autores sobre la variación de la dieta en relación con la talla en otras víboras europeas (PRESIT, 1971; SAINT GIRONS, 1980).

En la figura 1 se representa la variación de los valores de diversidad trófica acumulada (H' ; índice de Shannon, PIELOU, 1975), obtenidos tomando al azar de uno en uno sucesivos contenidos estomacales de las víboras de los dos grupos de edad. En estos cálculos se han considerado los grandes tipos de presas reflejados en la tabla II, ya que el nivel de

determinación alcanzado en algunos casos no permite utilizar agrupamientos de presas de un nivel taxonómico inferior. La estabilización de las respectivas curvas de diversidad acumulada indica que las muestras analizadas proporcionan probablemente una representación válida de la dieta de las víboras de los dos grupos de edad, que presentan valores de diversidad y equitabilidad semejantes y muy elevados en ambos casos: 2.48 y 0.96 respectivamente para los ejemplares menores de tres años, 2.49 y 0.89 para los individuos de tres o más años.

En la tabla II, se refleja la participación de los grupos básicos de presas en la dieta de las víboras de las dos clases de edad consideradas, mostrando diferencias que son estadísticamente significativas tanto en el número de unidades consumidas como en la aportación en biomasa de los diferentes tipos de presas $\chi^2; p < 0.05$ y $p < 0.001$, respectivamente). En la alimentación de las víboras de tres o más años predominan ampliamente los micromamíferos (77.38% del total de presas) y entre ellos destacan los micrótidos (50.77% del número de mamíferos y 39.29% del total de presas). Reptiles, aves y anfibios son comparativamente presas secundarias, ya que ninguno de estos grupos alcanza individualmente el 9% del total de presas.

Por el contrario, en los ejemplares menores de tres años, los anfibios (14.71%) y más aún los reptiles (26.47%) constituyen una fracción importante de la dieta, aun cuando los micromamíferos sean igualmente las presas dominantes (58.82%). Se produce además una inversión en las proporciones de consumo de los distintos grupos de micromamíferos, ya que los insectívoros (sorícidos) son las presas dominantes de las víboras más jóvenes, en tanto que los roedores, especialmente los micrótidos, constituyen el alimento básico de las víboras de más de dos años. No hemos hallado restos de aves en

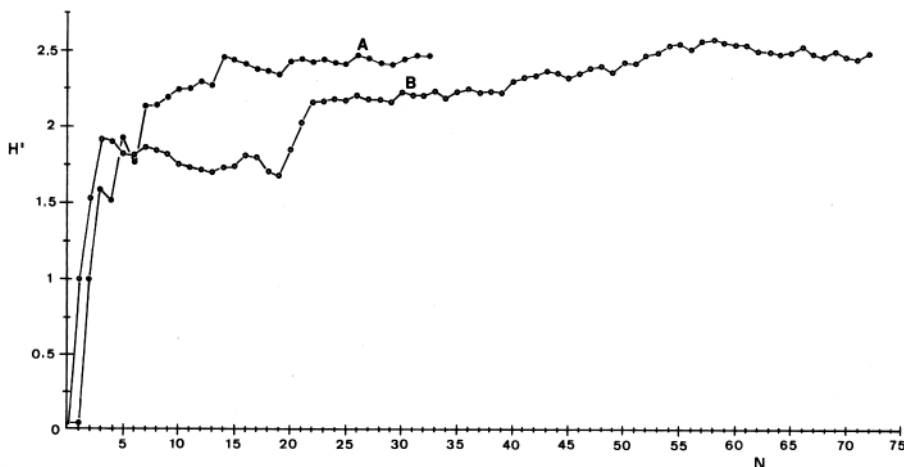


Figura 1. Variación de la diversidad trófica acumulada (H') en sucesivos contenidos gastrointestinales de *Vipera seoanei* tomados al azar. Se representan separadamente los valores correspondientes a los individuos juveniles (1 y 2 años; A) y a los ejemplares de tres a más años (B).

	INDIVIDUOS MENORES DE TRES AÑOS			INDIVIDUOS DE TRES O MAS AÑOS		
	N	%N	%B	N	%N	%B
	ANFIBIOS	5	14.71	5.53	6	7.14
REPTILES	9	26.47	14.34	7	8.33	2.81
AVES	-	---	---	6	7.14	4.12
INSECTIVOROS	8	23.53	17.74	14	16.67	8.17
(Soricidae)						
ROEDORES	5	14.71	20.13	33	39.29	46.67
(Microtidae)						
ROEDORES	4	11.76	23.40	11	13.10	22.17
(Muridae)						
MAMIFEROS INDET.	3	8.82	18.87	7	8.33	13.73
NUMERO DE PRESAS	34			84		118

Tabla II. Variaciones de las proporciones de consumo (% N) y la aportación en biomasa (% B) de los tipos básicos de presas en función de la edad de las víboras.

el tracto digestivo de ninguna de las víboras menores de tres años.

Considerando la aportación en biomasa de los tipos de presas diferenciados, se refuerza la importancia de los micromamíferos en la dieta de las víboras de ambos grupos de edad. Entre las más jóvenes se reduce considerablemente la aportación de los anfibios y reptiles (aunque siguen suponiendo en conjunto casi el 20% de la biomasa consumida, frente al 5.14% en los ejemplares de más de dos años) y aumenta la participación relativa de los roedores frente a los sorícidos. En las víboras de tres o más años se incrementa aún más la aportación de los roedores, y entre ellos particularmente de los micrótidos, en detrimento de los sorícidos.

Existe paralelamente una importante diferencia en el tamaño medio de las presas (expresado como peso en gramos) entre las víboras de uno y dos años ($\bar{x} = 11.69$; $sd = 7.63$) y las de tres o más años ($\bar{x} = 17.74$; $sd = 10.78$): $t=3.44$ 116 g.l.; $p < 0.001$.

Ciclos de alimentación

El estudio de los ciclos de alimentación y sus variaciones en función de la edad y el estado sexual de los individuos se ha basado tanto en los datos obtenidos de la disección de ejemplares de colección como en la información proporcionada por las víboras mantenidas en cautividad en Loire-Atlantique.

En la tabla III figuran las proporciones de individuos que se alimentan en cada mes y el número medio de comidas por año en terrario, diferenciando sexos y estado sexual. Los machos adultos se alimentan de mayo a agosto, y raramente en septiembre, con máxima frecuencia de alimentación en junio y julio (90.0%). El número de comidas por año

varía entre 3 y 7, con un valor medio de 4.73 ± 1.49 (N=11). El periodo de alimentación de las hembras reproductoras comienza en abril y finaliza habitualmente en la segunda mitad de julio, produciéndose la máxima frecuencia de alimentación en mayo y junio. Las hembras en fases avanzadas de gestación (segunda mitad de julio y agosto) no se alimentan habitualmente, pero puede existir un corto periodo adicional de alimentación en el mes de septiembre cuando los partos son precoces. El número de comidas por año en las hembras reproductoras varía entre 3 y 6 ($\bar{x} = 4.0 \pm 0.87$; N=9), correspondientes en su mayor parte al periodo de primavera (2 a 4 presas; $\bar{x} = 3.56 \pm 0.88$). Las hembras adultas en situación de reposo, en año no reproductivo en el contexto de un ciclo bienal o trienal, se alimentan prácticamente durante todo el periodo activo, con un máximo destacado entre junio y agosto, variando el número de comidas por año entre 5 y 13 ($\bar{x} = 8.24 \pm 2.77$; N= 17). En general, cuando existen ciclos trienales, el número de comidas y la amplitud del periodo de alimentación son mayores en el año que sigue al del parto que en el segundo año de reposo sexual, pero esta diferencia no es estadísticamente significativa. Por el contrario, la diferencia en el número de comidas por año entre las hembras reproductoras y no reproductoras es altamente significativa (t de Student; $p < 0.001$).

No disponemos de datos sobre frecuencia y periodos de alimentación en terrario de los individuos inmaduros (menores de 4 años), pero la disección de 58 ejemplares de colección repartidos de forma muy homogénea en el intervalo abril-septiembre permite deducir que éstos se alimentan durante todo el periodo de vida activa, aunque el porcentaje de individuos que contienen presas no es demasiado elevado en ningún mes (27 a 67% en los 6 meses del intervalo señalado, con un promedio de $48.1\% \pm 15.41$, lo cual refleja probablemente la escasa disponibilidad de presas del tamaño adecuado.

En la tabla IV se reflejan las proporciones de individuos adultos que contienen restos de alimento y el número medio de presas en estos ejemplares, como indicadores de la actividad trófica. Estos datos se refieren exclusivamente al periodo junio-

	ABRIL	MAYO	JUNIO	JULIO	AGOSTO	SEPTIEMBRE	NUMERO DE INDIVIDUOS-AÑOS
MACHOS ADULTOS	0	63.6	90.9	90.9	54.6	18.2	11
HEMBRAS REPRODUCTORAS	44.4	100	77.8	55.6	0	33.3	9
HEMBRAS NO REPRODUCTORAS	11.8	71.4	85.7	10	94.1	41.2	17

Tabla III. Actividad alimenticia de *Vipera seoanei* en condiciones seminaturales (ver Material y Métodos). Las cifras mensuales indican, para cada grupo, la proporción (%) de individuos que aceptan alimento, ya sea una o más veces.

septiembre, del que disponemos de un mayor volumen de datos y que incluye básicamente el periodo de gestación y, al mismo tiempo, una de las fases de más intensa actividad trófica para el conjunto de la población. Los resultados obtenidos refuerzan, en líneas generales, el esquema trazado a partir de los datos de terrario. Las hembras en situación de reposo reproductivo son los ejemplares que manifiestan una actividad trófica más intensa, reflejada tanto en el porcentaje de tractos digestivos repletos (75%) como en el número medio de presas que contienen (1.33 ± 0.59). Les siguen, con valores ligeramente inferiores en ambos índices de actividad trófica, los machos adultos (64.29% y 1.28 respectivamente) y los individuos inmaduros, menores de 4 años, entre los que la proporción de ejemplares con alimento alcanza el 51.16%, pero, por razones evidentes de tamaño rara vez contienen más de una presa. En el grupo de las hembras en gestación únicamente el 34.09% de los individuos, mayoritariamente capturados en los dos primeros meses del intervalo considerado, presentan restos de presas, resultando un número medio de 1.13 ± 0.34 presas por estómago ocupado.

DISCUSION

Globalmente, la composición de la dieta de *Vipera seoanei* es bastante semejante a la de las especies europeas más próximas, *V. aspis* y *V. berus*, pero presenta, con relación a estas mismas especies, una mayor amplitud taxonómica. En efecto, considerando las presas determinadas a nivel de género, sin incluir por tanto a las aves, la muestra de alimentación de *V. seoanei* en la región cantábrica comprende 79 presas repartidas en 13 géneros y 7 familias (índice de diversidad genérica, $H' = 3.15$), mientras que en diferentes poblaciones de *V. berus* (PIELOWSKI, 1962; PRESTT, 1971; POMIANOWSKA, 1974; SEBELA, 1980), con un número total de presas determinadas a ese nivel semejante o muy poco inferior, el espectro taxonómico comprende entre 5 y 8 géneros y los valores de diversidad varían entre 1.94 y 2.25. Incluso acumulando las presas de las diferentes poblaciones de *V. berus*, tanto el número de taxones representados (9 géneros y 6 familias) como la diversidad a nivel genérico ($H' = 2.62$) son sensiblemente inferiores a los obtenidos para *V. seoanei* en la región cantábrica. La misma situación se da con respecto a la dieta de *V. aspis* en el oeste de Francia (SAINT GIRONS, 1980), que comprende 8 géneros sobre 44 presas determinadas a ese nivel, con una diversidad de 2.39.

	MACHOS ADULTOS	HEMBRAS REPRODUCTORAS	HEMBRAS NO REPRODUCTORAS	JUVENILES Y SUBADULTOS	
% INDIVIDUOS CON ALIMENTO	64.29	34.09	75.00	51.16	
Nº DE PRESAS ($\bar{x} \pm sd$)	1.28 \pm 0.46	1.13 \pm 0.34	1.33 \pm 0.59	1.05 \pm 0.21	
Nº DE INDIVIDUOS	28	44	24	43	139

Tabla IV. Proporciones de individuos que contienen restos de alimento y número medio de presas por individuo entre los ejemplares que se han alimentado en el periodo junio-septiembre. Los datos se refieren a ejemplares de colección.

Sin embargo, los valores de equitabilidad ($E = H'/H$ max.) son elevados y mucho más próximos en todos los casos: 0.85 en *V. seoanei*, 0.74 a 0.83 en *V. berus* y 0.80 en *V. aspis*. Esto indica que las diferencias observadas en cuanto a la diversidad trófica son debidas básicamente a la amplitud del espectro taxonómico de presas consumidas, y no a la heterogeneidad de su representación en la dieta, que es muy semejante en las tres especies.

Entre los anfibios, que representan el 9.32% de las presas de *V. seoanei*, merece ser destacado el fuerte predominio de los urodelos y la escasa representación de las especies del género *Rana*. En efecto, los salamándridos no forman parte de la dieta normal de otras víboras europeas y únicamente aparecen citados excepcionalmente como presas ocasionales de *V. berus* (SMITH, 1951), por lo que la presencia más o menos regular de este grupo entre las presas de *V. seoanei* supone una peculiaridad destacable de esta especie. Por el contrario, la escasa representación de las ranas pardas (grupo temporaria) resulta en cierto modo sorprendente, ya que éstas son abundantes en el área de estudio, son aceptadas como alimento por ejemplares en cautividad (SAINT GIRONS y DUGUY, 1976) y habían sido previamente citadas como presas de *V. seoanei* en condiciones naturales (BAS 1982). Sin embargo, es posible que las ranas pardas constituyan únicamente una presa de reemplazamiento para las víboras, cuyo consumo pueda tener un marcado carácter local, como ocurre evidentemente en *V. berus*: no están representadas entre las presas determinadas por PRESTT (1971) en Inglaterra y están representadas por un sólo ejemplar en las muestras analizadas por SEBELA (1980), pero constituyen el taxón dominante en la dieta de otras poblaciones de *V. berus*, suponiendo el 45% de las presas en algunos biotopos forestales de Polonia (PIELOWSKI, 1962).

Los saurios, en general pequeños lacértidos, juegan un papel importante en la dieta de las víboras europeas en sus fases juveniles, pero apenas intervienen en la alimentación de los adultos (SAINT GIRONS, 1980). Por ejemplo, en los análisis de PESTT (1971) y PIELOWSKI (1962), los lacértidos representan respectivamente el 31.25 y el 80% de las presas de las víboras de menos de 30 cm de longitud, pero solamente el 4.62 y el 1.71% de las consumidas por los ejemplares adultos. En *V. seoanei* la diferencia es mucho menos acusada (26.47 y 8.33%, respectivamente), presentando igualmente los ejemplares adultos un consumo apreciable de saurios, lo que confirma la tendencia de esta especie a mantener un régimen algo más ecléctico que otras víboras europeas.

El consumo de aves se limita casi exclusivamente a pollos nidícolas de passeriformes, al igual que ocurre en otras especies (p.ej., *V. berus*: PRESTT, 1971; TJERNBERG, 1978; SEBELA, 1980). En nuestro material aparece también entre las presas de *V. seoanei* un passeriforme adulto, que constituye un tipo de presa absolutamente excepcional en *Vipera*, ya que el procedimiento habitual de búsqueda tras la mordedura requiere que la presa se desplace por el suelo (ver, p.ej., NAULLEAU, 1966).

Los micromamíferos constituyen la parte básica de la dieta de *V. seoanei* como de las restantes víboras europeas. En todas las especies y poblaciones estudiadas existe una gran constancia en la participación relativa de los sorícidos, múridos y micrótidos, que son las tres familias en que se agrupan la totalidad de las presas determinadas, hasta el punto de que no existen diferencias significativas en las proporciones de consumo de estos grupos entre *V. seoanei* en la región cantábrica, *V. berus* en Inglaterra y Polonia y *V. aspis* en Francia (χ^2 ; $p < 0.05$). En promedio, el porcentaje de consumo de sorícidos es de 21.89 ± 8.48 con respecto al total de micromamíferos, los micrótidos suponen el $63.27\% \pm 10.85$ y los múridos el $14.85\% \pm 6.41$. En todos los casos existe una especie-presa ampliamente dominante, cuya identidad es diferente para cada población, aunque se trate siempre de un micrótido: *Pitymys* sp (casi exclusivamente *P. lusitanicus*) para *V. seoanei* en la región cantábrica (41.38% de los mamíferos determinados a nivel genérico), *Microtus arvalis* para *V. aspis* en Francia (54.05%), *Microtus agrestis* para *V. berus* en Inglaterra (57.14%) y *Clethrionomys glareolus* para la misma especie en Polonia (60%) y Checoslovaquia (64.81%). Tanto en *V. seoanei* como en *V. berus* (PESTT, 1971) los sorícidos de los géneros *Sorex* y/o *Crocidura* tienen mayor importancia en el régimen de los jóvenes que en el de los adultos. Los múridos están representados

principalmente por el género *Apodemus*, que constituye entre el 7.4 y el 18.3% del número total de mamíferos en la dieta de *V. berus* y *V. aspis*; para *V. seoanei*, excluyendo del cálculo a los taxones indeterminados en que pudieran estar incluidos individuos de este género, la proporción es del 13.70%.

La escasa representación de *Apodemus* en la dieta de *V. seoanei* contrasta fuertemente con su abundancia en los trampeos y en las egagrópilas de estrigiformes analizadas en la región cantábrica. Así, este género representa el 60.54% de los 1115 micromamíferos capturados en el sector oriental de la Cordillera Cantábrica (RUIZ DE LARRAMENDI, 1981) el 80.34% sobre 290 micromamíferos trampeados en el concejo de Somiedo (Asturias, BRAÑA y HERNANDEZ, 1986) y el 26% sobre 2900 micromamíferos determinados en egagrópilas de *Tyto alba* procedentes de 20 localidades de Asturias y Cantabria (C. NORES, com. pers.). En todos los casos las diferencias con respecto a la proporción de *Apodemus* en la dieta de *V. seoanei* son estadísticamente significativas (χ^2 ; $p < 0.05$ a 0.001).

Esta aparente selección negativa de *Apodemus* se relaciona probablemente con el ritmo nictemeral de las víboras y no con preferencias alimenticias específicas, ya que *V. seoanei* acepta perfectamente en cautividad estas presas. En efecto, los ciclos de actividad diaria de diversas especies de micromamíferos que son presas habituales de *V. seoanei* estudiados por SAINT GIRONS (1966) y BAUMLER (1975), muestran un fuerte predominio de la actividad crepuscular y nocturna en las especies del género *Apodemus*, que apenas coinciden en el periodo activo con *Vipera*, y ciclos polifásicos que cubren la práctica totalidad del día en sorícidos y *Microtus*. SEBELA (1980) propone una interpretación semejante para explicar la escasa representación de *Apodemus* en el régimen de *V. berus*. Ello implica que la incidencia de las especies del género *Vipera* sobre las comunidades de micromamíferos sea diferente, y en cierto modo complementaria, de la predación ejercida por otros especialistas en su captura, principalmente estrigiformes y pequeños mamíferos carnívoros, con actividad básicamente crepuscular o nocturna y alto consumo de *Apodemus*.

Salvo en *Vipera ursinii*, los invertebrados no forman parte de la dieta de las víboras europeas y son rechazados incluso por los individuos jóvenes en cautividad. Los escasos restos que pueden encontrarse eventualmente en el tracto digestivo de las víboras proceden de otras presas, ya sea como parásitos o presas de las mismas, y únicamente figuran inventariados en la dieta de *V. berus* (SMITH, 1951; POMIANOWSKA, 1974), como presas absolutamente

excepcionales. Como ya hemos señalado, los artrópodos hallados en el tracto digestivo de dos ejemplares de *V. seoanei* parecen haber sido ingeridos como presas, y ello resulta aún más excepcional en el caso de los 7 Dípteros hallados en el estómago de un macho adulto capturado en el mes de marzo, fecha en que los machos no se alimentan habitualmente. En todo caso, estas presas representarían en la dieta de *V. seoanei* una aportación en biomasa inferior al 0.05% del total.

Las diferencias entre el régimen de los jóvenes menores de tres años (y prácticamente sin excepción menores de 30 cm. de longitud hocico-cloaca) y el de los individuos de tres o más años, muy significativas incluso sin tener en cuenta el consumo de aves, se explican básicamente en función de la talla. Así, algunas de las presas habituales de las víboras adultas, como las especies de los géneros *Apodemus* o *Microtus*, son prácticamente inaccesibles para las víboras de menos de 30 cm, que únicamente pueden ingerir de forma ocasional individuos juveniles de muy pequeño tamaño. En consecuencia, la dieta de las víboras jóvenes presenta, frente a la de los adultos, una mayor representación de otros tipos de presas de tamaño más adecuado, principalmente Saurios en el primer año y sorícidos en el segundo. En otras víboras europeas se han descrito pautas semejantes de variación de la dieta de función del tamaño y la edad (PRESTT, 1971; SEBELA, 1980; SAINT GIRONC, 1980).

Aunque hemos hallado algunos individuos conteniendo presas durante todo el periodo de actividad, que se extiende básicamente desde marzo hasta octubre, las fases de alimentación más intensa se limitan, para el conjunto de la población, al intervalo abril-septiembre, como en otras víboras europeas (SAINT GIRONC, 1979). En general, los ciclos de alimentación de las víboras varían según la edad y el estado sexual de los individuos (PRESTT, 1971; SAINT GIRONC, 1979): los machos no se alimentan durante el periodo (o los periodos) de acoplamiento y lo mismo ocurre prácticamente con las hembras reproductoras en la segunda mitad de la gestación, alimentándose durante todo el periodo de actividad únicamente los individuos inmaduros y las hembras no reproductoras. *Vipera seoanei* sigue igualmente este esquema general, en términos muy semejan-

tes a los descritos por PRESTT (1971) para *V. berus*. Merece ser destacada la baja proporción de inmaduros que contienen restos de presas en el intervalo junio-septiembre (51.16%), en contraste con la amplitud del periodo de alimentación, lo que sugiere que estos individuos, con elevados requerimientos alimenticios por encontrarse en fase de crecimiento activo, encuentran mayores dificultades que los adultos para capturar presas adecuadas, dada la limitación de tamaños. Las hembras no reproductoras, con un periodo de alimentación igualmente amplio, presentan, por el contrario, los máximos valores en otros índices de actividad trófica (ver tabla IV). La intensa y prolongada actividad alimenticia de las hembras no reproductoras permite la acumulación de reservas a expensas de las cuales se realizará la vitelogénesis en el siguiente periodo reproductor. Las hembras reproductoras apenas se alimentan en la última fase de la gestación, como ya hemos señalado, y solo disponen de un corto periodo «postparto» de alimentación en años de partos excepcionalmente precoces, lo cual explica que cumplan habitualmente ciclos reproductores bienales. Una excepción a esta norma se ha producido, por ejemplo, en el año 1976, en que como consecuencia de una climatología excepcionalmente favorable los partos se han producido desde mediados de agosto, propiciando la prolongación de la fase de intensa alimentación otoñal y la reproducción de la mayor parte de las hembras de nuevo en 1977 (datos propios inéditos).

Las observaciones realizadas en Loire-Atlantique con animales en terrario confirman plenamente los resultados obtenidos en la disección de ejemplares colectados en la naturaleza. Permiten precisar, además, que no sólo los periodos de alimentación, sino también el número de comidas por año dependen del estado sexual de los individuos: Los machos adultos realizan en promedio casi 5 comidas por año, los hembras reproductoras 4 y las hembras en reposo aproximadamente el doble. Las diferencias esenciales con respecto a *V. berus* (PRESTT, 1971; SAINT GIRONC, 1979) consisten en que las hembras reproductoras de *V. seoanei* se alimentan más intensamente en primavera y menos en el otoño, en razón de un periodo de partos habitualmente más tardío.

BIBLIOGRAFIA

BARON, J.P.

1980 Données sur l'écologie de *Vipera ursinii ursinii* au Mont Ventoux. *Bull. Soc. Herpet.Fr.*, 14 26-27.

BAS, S.

1982 La comunidad herpetológica de Caurel. Biogeografía y Ecología. *Amphibia-Reptilia*, 3: 1-26.

BAUMLER, W.

1975 Activity of some small mammals in the field. *Acta Theriologica*, 20 (28): 365-377.

- BEA, A., BAS, S., BRAÑA, F. & SAINT GIRONS, H.
 1984 Morphologie comparée et répartition de *Vipera seoanei* Lataste, 1879, en Espagne. *Amphibia-Reptilia*, 5: 395-410.
- BRAÑA, F.
 1978 Algunos datos sobre morfología y biología de *Vipera seoanei* Lataste, 1879, en Asturias. *Supl. Cienc. Biol. IDEA*, 23: 143-153.
- BRAÑA, F. & BAS, S.
 1983 *Vipera seoanei cantabrica* ssp. n. *Munibe*, 35:93-94.
- BRAÑA, F. & HERNANDEZ, O.
 1986 Recursos faunísticos. In: *Estudio ambiental del concejo de Somiedo*. Universidad de Oviedo. 195-378.
- BRUNO, S.
 1985 *Le vipere d'Italia e d'Europe*. Bologna. Edagricole. 269 pp
- DAY, M. G.
 1966 Identification of hair and feather remains in the gut and faeces of stoats and weasels. *J. Zool. Lond.*, 148: 201-217.
- DZIURDZIK, B.
 1973 Key to the identification of hairs of mammals from Poland. *Acta Zool. Cracoviensia*, 18 (4): 73-92.
- NAULLEAU, G.
 1966 La biologie et le comportement prédateur de *Vipera aspis* au laboratoire et dans la nature. *Bull. Biol. Fr. Belg.*, 99: 395-524.
 1982 Action de la température sur la digestion chez les Vipères espagnoles du genre *Vipera*. *P. Cent. Pir. Biol. Exp.*, 13: 89-94.
- PIELOU, E. C.
 1975 *Ecological diversity*. New York. Wiley Interscience. 165 pp.
- PIELOWSKI, Z.
 1962 Untersuchungen über die Ökologie der Kreuzotter (*Vipera berus* L.). *Zool. Jb. Syst.*, 89: 479-500.
- POMIANOWSKA, I.
 1974 Energy balance and food requirements of adult vipers *Vipera berus* (L.). *Ekol. pol.*, 22: 195-211.
- PRESTT, I.
 1971 An ecological study of the viper *Vipera berus* in southern Britain. *J. Zool. Lond.*, 164 373-418.
- RUIZ DE LARRAMENDI, A.
 1981 *Diferencias morfológicas en un gradiente altitudinal de la Cordillera Cantábrica para la especie Apodemus sylvaticus*. Tesis de Licenciatura, Universidad de Oviedo, 93 pp.
- SAINT GIRONS, H.
 1979 Les cycles alimentaires de Vipères européennes dans des conditions semi-naturelles. *Ann. Biol. anim. Bioch. Biophys*, 19 (1 A): 125-134.
 1980 Modifications sélectives du régime des Vipères (Reptiha: Viperidae) lors de la croissance. *Amphibia-Reptilia*, 1: 127-136.
- SAINT GIRONS, M. C.
 1966 Le rythme circadien de l'activité chez les mammifères holarctiques. *Mem. Mus. Natl. Hist. Nat., Sér. A (Zool.)*. XL (3): 101-187.
- SAINT GIRONS, H. & DUGUY, R.
 1976 Ecologie et position systématique de *Vipera seoanei* Lataste, 1879. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 101: 325-339.
- SAINT GIRONS, H., BEA, A. & BRAÑA, F.
 1986 La distribución de los diferentes fenotipos de *Vipera seoanei* Lataste, 1879, en la región de los Picos de Europa (Norte de la Península Ibérica). *Munibe*, 38: 121-128.
- SEBELA, M.
 1980 The diet of the common viper (*Vipera berus*) in the area of Mt. Králický Sněžník. *Folia Zoologica*, 29 (2): 117-123.
- SMITH, M.
 1951 *The British Amphibians and Reptiles*. London. Collins: (5ª ed., 1973). 322 pp.
- STJERNBERG, M.
 1978 Huggorm som holkfagelplundrare (A Viper *Vipera berus* plundering nest-box with nestlings of *Parus major*). *Memoranda Soc. Fauna Flora Fennica*, 54 1-58.
- VALVERDE, J. A.
 1967 *Estructura de una comunidad mediterránea de vertebrados terrestres*. Madrid: C.S.I.C., 218 pp.