

Trabajos

Serpientes venenosas de Santa Fe, Argentina: conocimientos sobre su historia natural aplicados para la prevención de ofidismo

RECIBIDO: 30/5/08

ACEPTADO: 25/9/08

Giraudó, A.R.^{1,2} • Arzamendia, V.^{1,2} • Lopez, S.M.¹ • Quaini, R.O.³ • Prieto, Y.¹ • Leiva, L.A.¹ • Regner, S.A.¹ • Urban, J.M.¹

¹ Instituto Nacional de Limnología (CONICET, UNL), Ciudad Universitaria, Paraje el Pozo s/n, 3000, Santa Fe, Argentina. Tel: (0342) 4511645/48 int.110. Email: alejandrogiraudó@hotmail.com.

² Facultad de Humanidades y Ciencias (UNL), Santa Fe.

³ Dirección General de Recursos Naturales y Ecología (Secretaría de Medio Ambiente de Santa Fe).

RESUMEN: Se estudiaron aspectos de la historia natural de *Bothrops alternatus*, *B. diporus* (antes considerada una subespecie de *B. neuwiedi*), *Crotalus durissus terrificus* y *Micrurus pyrrhocryptus* en Santa Fe, con el objetivo de aplicarlos en la prevención de los accidentes ofídicos. Sobre un total de 1650 especímenes santafesinos, *B. alternatus* fue la más abundante (75% de los registros) y la más ampliamente distribuida, seguida por *M. pyrrhocryptus* (14%), *B. diporus* (6%) y *C. durissus* (5%). Esta última está restringida al nordeste y noroeste provincial. Los departamentos del norte y centro presentan mayor abundancia y riqueza de serpientes venenosas en relación con los del sur. *Crotalus durissus* y *B. alternatus* tienen mayores dimensiones respecto a *B. diporus* y *M. pyrrhocryptus*. Todos los víperidos comieron mamíferos, única presa

encontrada en *B. alternatus* y *C. durissus*, y en conjunto con anfibios y reptiles en *B. diporus*. *Micrurus* comió serpientes. La vitelogénesis ocurrió en *B. alternatus* y *B. diporus* entre el otoño (mayo) y la primavera, el desarrollo embrionario entre noviembre y enero, y las pariciones en el verano tardío y otoño. *Micrurus* ovipone entre noviembre y enero con nacimientos en febrero. Todas están activas durante todo el año, con picos máximos en otoño (en coincidencia con comienzos de la actividad reproductiva y reclutamiento de neonatos), fines del invierno y primavera, y menor actividad en enero y febrero. *Bothrops alternatus* mostró un patrón unimodal, *Bothrops diporus* y *M. pyrrhocryptus* patrones bimodales. Se discute la aplicación de estos datos para mejorar estrategias de prevención y tratamiento de accidentes ofídicos en Santa Fe.

PALABRAS CLAVE: Serpientes venenosas, historia natural, Santa Fe, ofidismo.

SUMMARY: *Venomous snakes in Santa Fe, Argentina: knowledge of their natural history applied in the prevention of snakebite.* The natural history of *Bothrops alternatus*, *B. diporus* (formerly considered a subspecies of *B. neuwiedi*), *Crotalus durissus terrificus*, and *Micrurus pyrrhocryptus* was studied in Santa Fe, Argentina, in order to apply this information in the prevention of snakebite. *B. alternatus* was the most abundant (75% of the 1650 specimens examined) and most widely distributed one, followed by *M. pyrrhocryptus* (14%), *B. diporus* (6%) and *C. durissus* (5%). The latter species is restricted to the north of the province. The northern and central provincial districts have greater richness and abundance of venomous snakes compared to the southern districts. *Crotalus durissus* and *B. alternatus* are the largest species; *B. diporus* and *M. pyrrhocryptus* are the

smallest. It was found that viperids ate mammals, the unique prey found in *B. alternatus* and *C. durissus*, together with amphibians and reptiles in *B. diporus*. *Micrurus* ate only snakes. Vitellogenesis occurred in *B. alternatus* and *B. diporus* from autumn (May) to spring; embryonic development between November and January, and parturition in late summer and autumn. Oviposition in *Micrurus* occurred during November-January, with births in February. The four species were active all the year round, with more activity in autumn (in coincidence with the beginning of the reproductive activity and recruitment of neonates), in late winter and spring, and lesser activity in January and February. *Bothrops alternatus* showed a unimodal pattern of seasonal activity, *Bothrops diporus* and *M. pyrrhocryptus* a bimodal pattern. We discussed the application of this information in strategies of prevention and treatment of snakebite in Santa Fe.

KEYWORDS: Venomous snakes, natural history, Santa Fe, snakebite.

Introducción

La provincia de Santa Fe cuenta con una rica fauna de serpientes compuesta por 51 especies y subespecies (1, 2). Cuatro de ellas, la yarará grande (*Bothrops alternatus* Duméril, Bibron & Duméril, 1854), la yarará chica (*Bothrops diporus* Cope, 1862), la cascabel o campanilla (*Crotalus durissus terrificus* (Laurenti, 1768)) y la coral (*Micrurus pyrrhocryptus* (Cope 1862)), potencialmente peligrosas para el hombre, debido a su capacidad de provocar accidentes ofídicos que pueden ser graves, y eventualmente fatales, sin el tratamiento adecuado debido a la elevada toxicidad de sus venenos que,

además, son inyectados mediante sistemas de dentición sumamente eficientes.

El conocimiento profundo sobre la distribución y abundancia de las serpientes venenosas es fundamental para organizar la distribución de sueros antiofídicos, realizar campañas preventivas y educativas que permitan capacitar a la población para prevenir y tratar adecuadamente los accidentes ofídicos, disminuyendo su morbilidad (3). Existen otros factores ambientales que influyen sobre la actividad de las serpientes y por lo tanto sobre el aumento de riesgos de accidentes ofídicos (4). Se ha observado (5) que las cascabeles (*Crotalus duris-*

sus) en San Pablo (Brasil), estuvieron más activas entre abril y mayo, aunque se alimentaron más frecuentemente entre el verano y el otoño (febrero a mayo). Los juveniles fueron observados alimentándose entre el otoño tardío (mayo) y el invierno. El pico de alimentación precede a la vitelogénesis que se da en otoño e invierno. Las hembras fecundadas continúan alimentándose hasta la ovulación en primavera. Estos autores comprobaron que la mayoría de los accidentes fueron causados por serpientes con contenido estomacal (que se habían alimentado), especialmente machos. Este trabajo pone también de manifiesto que otros factores como la estaciones del año, la alimentación y la reproducción pueden influir en la actividad de las serpientes y en la probabilidad de que se produzcan accidentes ofídicos.

Los factores antes mencionados constituyen aspectos de la historia natural de las serpientes, y su conocimiento detallado resulta fundamental para generar normas de prevención que minimicen el riesgo de accidentes ofídicos sobre la población expuesta. Contar con información precisa sobre la actividad de las serpientes y su relación con factores ambientales y con variables biológicas tales como alimentación, reproducción, reclutamiento de juveniles y hábitats que ocupan, permitirá mejorar el diseño de medidas de prevención de ofidismo.

El objetivo de esta propuesta es analizar aspectos de la historia natural de *B. alternatus*, *B. diporus*, *C. durissus terrificus* y *M. pyrrhocryptus*, incluyendo su distribución, abundancia, actividad, alimentación y reproducción, poniendo énfasis en los aspectos que pueden ser aplicados a la prevención de los accidentes ofídicos.

Material y Métodos

Área de Estudio

La provincia de Santa Fe, tiene una superficie de 133.007 km² (Fig. 1). Su clima presenta dos gradientes, uno térmico de norte a sur, y otro hídrico de este a oeste. Por el régimen térmico puede definirse como templado sin estación fría en el sur y templado y cálido en el norte; y por el régimen hídrico varía de húmedo a sub-húmedo de este a oeste (6). El relieve es llano con una altura promedio de 40 m s. n. m. Los principales tipos de vegetación de Santa Fe han sido incluidos en dos dominios (Amazónico y Chaqueño), cuatro provincias fitogeográficas, cinco ecorregiones y siete subdivisiones (7) (Fig.1): Dominio Amazónico: (A) Valle de inundación del río Paraná: incluido en la Provincia Paranaense (8), aunque fue mencionado con identidad propia como ecorregión (9, 10). El Paraná es el segundo río más caudaloso de Sudamérica y su valle de inundación conforma un mosaico muy complejo de hábitats con una amplia influencia de las formaciones fitogeográficas con las que limita en su recorrido como la Chaqueña, el Espinal y la Paranaense, con una dinámica fuertemente modelada por los ciclos de crecientes y bajantes (11). Constituido por bosques subtropicales húmedos, selvas en galerías, sauzales de *Salix humboldtiana* y alisales de *Tessaria integrifolia*, diversos tipos de sabanas inundables y humedales (ríos, arroyos, lagunas, bañados y esteros). Dominio Chaqueño: La Provincia Chaqueña que presenta dos formaciones: (B) El Chaco Seco: ubicado al noroeste se caracteriza por su déficit hídrico, con predominio de bosques xerófilos denominados de tres quebrachos por contener al quebracho colorado santiagueño (*Schinopsis lorentzii*), el quebracho blanco (*Aspidosperma quebrachoblanco*) y el quebracho colorado

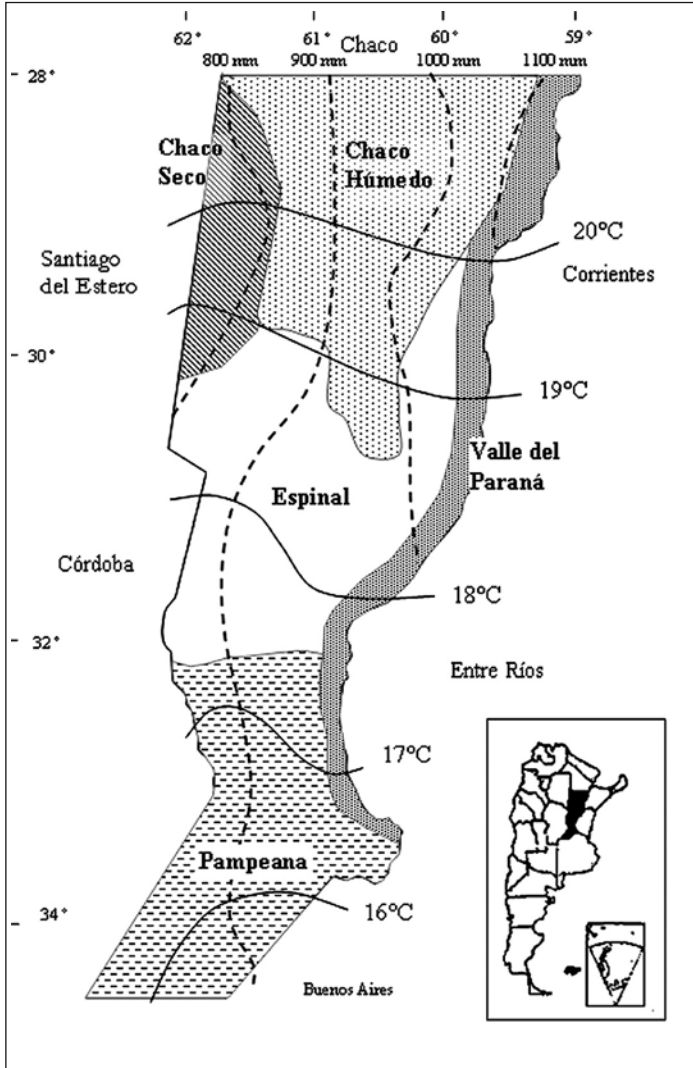


Figura 1: Provincia de Santa Fe (Argentina) incluyendo las ecorregiones mencionadas en el texto, las isolíneas de temperatura (línea continua) y precipitaciones (línea interrumpida) anuales promedio. La Cuña Boscosa ocupa el sector del Chaco húmedo a la derecha de la isohieta de 1.000 mm. aproximadamente. y los Bajos Submeridionales el sector restante a la izquierda de dicha isohieta.

chaqueño (*Schinopsis balansae*), además de varias especies de algarrobos (*Prosopis* spp.) y espinillos (*Acacia* spp.). (C) El Chaco húmedo: ubicado en el nordeste y centro norte, posee mayores precipitaciones (más de 1.000 mm). Su vegetación está formada por un mosaico de fisonomías que van desde bosques deciduos sub-húmedos subtropicales dominado por quebracho colorado chaqueño (*Schinopsis balansae*), sabanas

de palmeras y prados, además de diversos tipos de humedales. Contiene dos grandes formaciones vegetales: (Ca) La Cuña Boscosa: una cuña en sentido norte-sur entre dos depresiones, la del valle del río Paraná al este y la de los Bajos Submeridionales al oeste, dominada por bosques xerofíticos de quebracho colorado chaqueño. Durante la estación de lluvias estos bosques permanecen inundados, las características xerofí-

ticas de su vegetación obedece al elevado contenido de arcilla que poseen los suelos, impidiendo que el agua infiltre y esté disponible para las plantas. Esta característica y la gran variación en el microrrelieve origina una importante cantidad microdepressiones que favorecen el encharcamiento y distintos tipos de vegetación palustre. (Cb) Los Bajos Submeridionales: una gran depresión entre la Cuña Boscosa y el dorso suboccidental (donde se desarrollan los bosques del Chaco Seco). Esta formación tiene su límite sur, aproximadamente, en el río Salado. Es una región plana, donde se acumula el agua de lluvias, con un escurrimiento muy lento y escaso drenaje con suelos arcillosos y salinos. La vegetación típica es de sabanas y pajonales, dominados por el espartillo (*Spartina spartinae*), en lugares más bajos y salinos, y por el aibe (*Elionurus muticus*), en lugares más altos y menos salinos. Contiene extensos esteros, lagunas y cañadas. (D) La Provincia del Espinal, en el centro, se caracteriza por la presencia de bosques bajos xerófilos compuestos por algarrobo negro (*Prosopis nigra*), ñandubay (*P. algarrobilla*), acompañado por quebracho blanco (*Aspidosperma quebrachoblanco*), tala (*Celtis spinosa*), espinillos (*Acacia caven*, *A. atramentaria*), y el chañar (*Geoffroea decorticans*). (E) La provincia Pampeana en el sur está compuesta principalmente por distintos tipos de praderas, principalmente "flechillar" de *Stipa neesiana*, *S. hyalina* y *S. papposa*, y "espartillares" de *Spartina argentinensis* y *S. densiflora* en los suelos bajos salobres. Contiene lagunas endorreicas con grandes espejos de agua.

Métodos

Se obtuvieron registros de serpientes venenosas de Santa Fe provenientes de 4 fuentes: (A) Muestreos de campo realiza-

dos entre 1995 y 2008, donde: (Aa) se registraron las serpientes atropelladas y vivas a través de 10.935 km de recorridos en rutas y caminos en un vehículo a velocidades bajas y constantes de 50-60 km/h (12, 13); (Ab) Mediante la búsqueda activa en diferentes hábitats y refugios (14); muchos de estos ofidios fueron depositados en el Instituto Nacional de Limnología, Santo Tomé (INALI). (B) la revisión del material de colecciones herpetológicas: Museo provincial de Ciencias Naturales "Florentino Ameghino", Santa Fe (MFA), Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", Buenos Aires (MACN); Fundación Miguel Lillo, Tucumán (FML); Universidad Nacional del Nordeste, Corrientes (UNNEC), Museo de Ciencias Naturales de La Plata (MLP). (C) el registro de los ejemplares recibidos por el Serpentario de la Dirección General de Ecología y Protección de la Fauna (MAGIC, Santa Fe) entre 1978 y 1998. (D) Se realizó una revisión exhaustiva de la literatura que contenía registros confiables para Santa Fe y provincias vecinas (1). Adicionalmente, se analizaron ejemplares de otras provincias argentinas, obteniéndose de esta manera datos complementarios de distribución, reproducción y alimentación.

Para determinar los patrones de distribución se georreferenciaron los registros utilizando GPS Garmin Vista, y las coordenadas de las localidades de museos y literatura mediante cartas del Instituto Geográfico Militar. Los mapas de distribución de las especies fueron realizados usando un Sistema de Información Geográfica mediante el programa Spring 4.1 (15).

Análisis de muestras

Morfología: se registró el sexo y peso (g) de los ejemplares y se midieron: longitud total (LT), longitud hocico cloaca (LHC),

longitud de la cola (LC), longitud de la cabeza (LCA), ancho de la cabeza (AC) y longitud de la mandíbula inferior (LMI), número de ventrales (VEN) y de subcaudales (SUB), de hileras al medio cuerpo y antes de la cloaca, de supra e infralabiales. Todas las medidas fueron tomadas en milímetros utilizando cinta métrica o calibre de vernier. Se calculó el porcentaje que ocupa la cola respecto a la longitud total ($LC/LT \cdot 100$) y la proporción LC/LHC. Para analizar el dimorfismo sexual sólo se consideraron los ejemplares adultos, y no se realizó en *C. durissus* y *M. pyrrhocryptus* debido a que la muestra de adultos fue baja ($n = 3$ y 12 respectivamente).

Alimentación y reproducción: Los contenidos digestivos de los ofidios fueron examinados siguiendo a Salomão y col. (5). Siempre que su grado de digestión lo permitió, se estimó el largo total (LTp) de las presas, si fuese necesario mediante comparaciones con especímenes intactos (16). Se relacionaron las categorías generales de las presas con el LHC (17). Se analizaron 120 ejemplares de *B. alternatus* registrándose 33 presas, 45 ejemplares de *B. diporus* con 14 presas, 29 de *M. pyrrhocryptus* con 6 presas y 5 de *C. durissus* con 3 presas.

La fenología reproductiva se estudió con mayor detalle en *B. alternatus* y *B. diporus*, las dos especies con el mayor número de ejemplares analizados. Se examinó el tracto genital de las hembras y el estado de desarrollo folicular midiéndose el diámetro del folículo ovárico derecho más largo, aquellas con folículos vitelogénicos mayores a 5 mm o con crías en oviducto fueron consideradas maduras (18, 19). Adicionalmente, se registró el número de nacimientos y posturas de los ejemplares en el serpentario. Los datos de reproducción y alimentación fue-

ron complementados con registros de otras provincias argentinas del litoral fluvial.

Análisis estadísticos

Se aplicaron las pruebas de Shapiro-Wilks para evaluar la normalidad y la prueba F para la igualdad de las varianzas. Para analizar el dimorfismo sexual se comparó el LHC, VEN y SUB entre machos y hembras utilizando la prueba Mann-Whitney. Debido a que el peso, LC, LCA, AC y LM varían con el LHC, para comparar estas variables entre los sexos se utilizó un análisis de covarianza (ANCOVA) usando el LHC como covariable (20). Se realizó una prueba de Kruskal Wallis para comparar el tamaño de las especies utilizando LT, LHC, LC, LC/LT y LC/LHC.

Resultados

Distribución y abundancia de las serpientes venenosas en Santa Fe

Se obtuvieron 1650 registros de serpientes venenosas de Santa Fe, siendo significativamente más abundante *Bothrops alternatus* con 1231 individuos, 75% ($\chi^2 = 2202.3$, $gl = 3$, $p < 0.0001$), respecto a *Micrurus pyrrhocryptus* con 239 (14%), *Bothrops diporus* con 104 ejemplares (6%) y por último *Crotalus durissus terrificus* con 76 (5%).

La especie más ampliamente distribuida es *B. alternatus* (Fig. 2) con registros en todos los departamentos de la provincia con excepción de tres del extremo sur, General López, Belgrano y Constitución, y en todas las ecorregiones provinciales. En segundo término se encuentra *M. pyrrhocryptus*, que se distribuye en 10 departamentos de la provincia incluyendo los 6 del norte provincial, y cuatro del centro (Fig. 5). Se encuentra en todas las ecorregiones de la provincia exceptuando la Pampeana. *Bothrops diporus* se encuentra en 8 departamentos de la provincia, los tres del extremo norte y cinco del

Figura 2: Distribución geográfica de *Bothrops alternatus* (yará grande) en la provincia de Santa Fe.

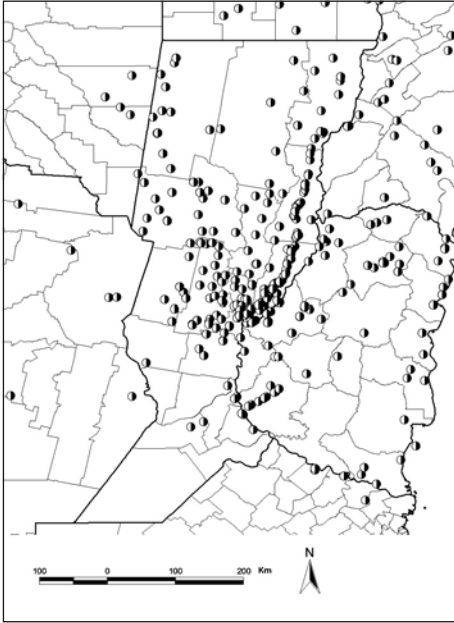


Figura 4: Distribución geográfica de *Crotalus durissus terrificus* (cascabel o campanilla) en la provincia de Santa Fe.

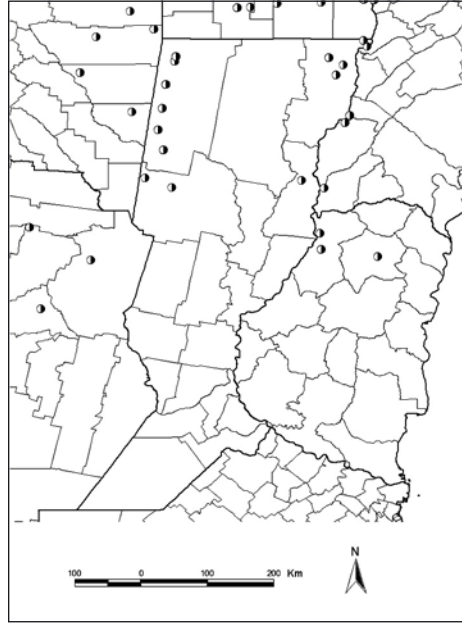
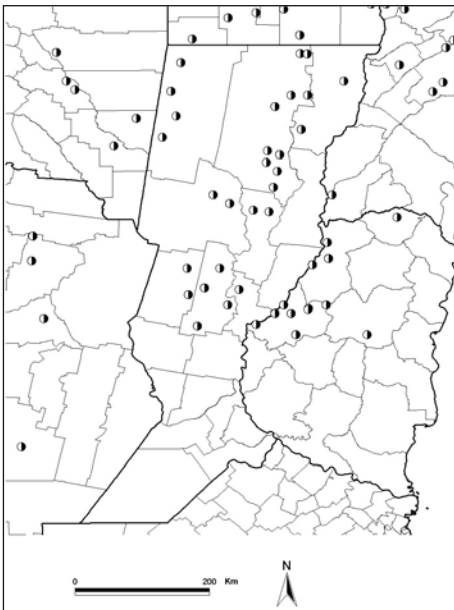
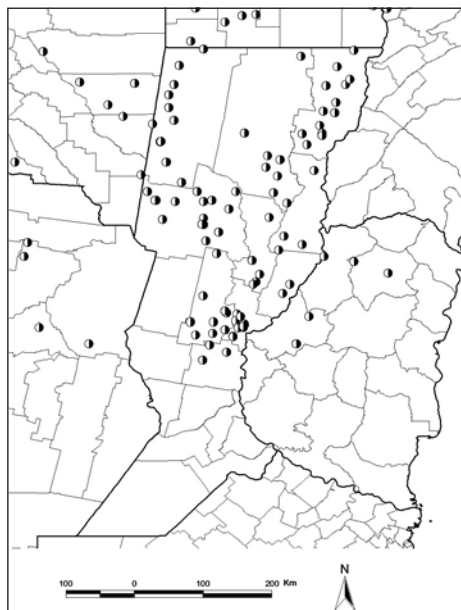


Figura 3: Distribución geográfica de *Bothrops diporus* (yará chica) en la provincia de Santa Fe.



centro. Ocupa las ecorregiones del Chaco Seco, la Cuña Boscosa en el Chaco Húmedo, y el Espinal, y llamativamente, no existen registros en áreas inundables de la ecorregión del Valle del Paraná, aunque si habita en la costa entrerriana que es más elevada (Fig. 3). La yará chica no fue registrada en la ecorregión Pampeana santafesina. *Crotalus durissus terrificus* presenta la distribución más restringida en la provincia con presencia en 4 departamentos del norte provincial (Fig. 4), dos del extremo nordeste (General Obligado y San Javier), y dos del extremo noroeste (9 de Julio y San Cristóbal). Los registros están restringidos en el nordeste en la ecorregión del Valle del Paraná con poblaciones que habitan en islas y en costas inundables, y escasos registros en áreas de la Cuña Boscosa santafesina; y en el noroeste en el área del Chaco Seco.

Figura 5: Distribución geográfica de *Micurus pyrrhocryptus* (coral) en la provincia de Santa Fe.

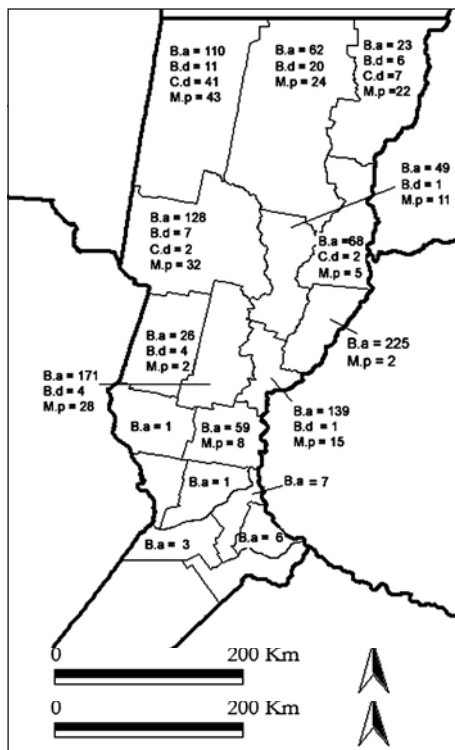


La abundancia y número de especies de serpientes venenosas por departamento no es equitativa. Los departamentos del norte y centro de Santa Fe presentan mayor cantidad de registros de serpientes venenosas respecto a los del sur (Fig. 6). Los departamentos de General Obligado, 9 de Julio y San Cristóbal presentan registros de las 4 especies venenosas de la provincia. Vera, San Javier, La Capital, Las Colonias, Castellanos y San Justo presentan 3 especies. San Jerónimo y Garay dos especies; y San Lorenzo, Rosario, Caseros, San Martín e Iriondo contienen una especie (Fig. 6).

Morfología, alimentación y reproducción

Morfología: *Crotalus durissus* es la especie que alcanzó mayor tamaño con una longitud total (LT) máxima de 1.680 mm, una longitud hocico cloaca (LHC) de 1540 mm y

Figura 6: Especies y cantidad de registros por departamentos de *Bothrops alternatus* (B.a), *Bothrops diporus* (B.d), *Crotalus durissus terrificus* (C.d) y *Micurus pyrrhocryptus* (M.p) en la provincia de Santa Fe.



un peso (P) de 3.640 g, seguida por *B. alternatus* (LT = 1.490, LHC = 1.360, P = 3.240). Estas dos especies no presentan diferencias significativas entre ellas (Tabla 1), aunque si son más grandes que *B. diporus* (LT = 1240, LHC = 1073, P = 1470) y *M. pyrrhocryptus* (LT = 1100, LHC = 1017, P = 207), que tampoco presentan diferencias significativas entre sí, con excepción del peso que es mayor en *B. diporus* respecto a *M. pyrrhocryptus*. La longitud de la cola no es significativamente diferente para los tres vipéridos, siendo más corta sólo en *M. pyrrhocryptus* (Tabla 1).

Tabla 1: Morfometría de las especies venenosas de Santa Fe. LT: longitud total, LHC: longitud hocio-cloaca, LC: longitud de la cola, Var: variable, DE: desvío estándar, KW: prueba de Kruskal Wallis, Compar: Comparación de rangos de a pares de especies, para cada variable letras diferentes indican $p \leq 0.05$.

Especies	Var	n	Media	DE	Mediana	KW	Compar
<i>Crotalus durissus</i>	LT	71	939.27	355.89	1000.00	H = 162.12 gl. = 3	A
<i>Bothrops alternatus</i>	LT	877	875.11	259.83	900.00		A
<i>Bothrops diporus</i>	LT	191	673.28	208.68	670.00	p < 0.0001	B
<i>Micrurus pyrrochryptus</i>	LT	146	692.84	198.09	700.00		B
<i>Crotalus durissus</i>	LHC	19	780.34	426.84	795.00	H = 26.56	A
<i>Bothrops alternatus</i>	LHC	128	752.65	277.59	779.00	gl. = 3	A
<i>Bothrops diporus</i>	LHC	80	586.83	204.50	574.00	p < 0.0001	B
<i>Micrurus pyrrochryptus</i>	LHC	30	593.24	189.75	551.50		B
<i>Crotalus durissus</i>	Peso	36	945.98	878.00	775.00	H = 220.21	A
<i>Bothrops alternatus</i>	Peso	537	600.04	501.13	410.28	gl. = 3	A
<i>Bothrops diporus</i>	Peso	125	171.01	212.43	112.88	p < 0.0001	B
<i>Micrurus pyrrochryptus</i>	Peso	77	68.68	49.59	55.00		C
<i>Crotalus durissus</i>	LC	17	87.59	53.56	90.00	H = 72.57	A
<i>Bothrops alternatus</i>	LC	118	101.14	45.36	104.00	gl. = 3	A
<i>Bothrops diporus</i>	LC	76	88.97	29.12	90.00	p < 0.0001	A
<i>Micrurus pyrrochryptus</i>	LC	34	40.20	12.47	38.00		B
<i>Crotalus durissus</i>	LC/LT	16	9.79	1.68	9.50	H = 108.19	A
<i>Bothrops alternatus</i>	LC/LT	106	12.19	1.90	12.25	gl. = 3	B
<i>Bothrops diporus</i>	LC/LT	72	13.31	1.61	13.70	p < 0.0001	C
<i>Micrurus pyrrochryptus</i>	LC/LT	32	6.30	0.91	6.35		D
<i>Crotalus durissus</i>	LC/LHC	17	0.10	0.02	0.10	H = 96.82	A
<i>Bothrops alternatus</i>	LC/LHC	68	0.14	0.02	0.14	Gl. = 3	B
<i>Bothrops diporus</i>	LC/LHC	72	0.15	0.02	0.16	p < 0.0001	C
<i>Micrurus pyrrochryptus</i>	LC/LHC	29	0.07	0.01	0.07		D

La proporción que ocupa la cola respecto a la longitud total y la relación LC/LHC presentan diferencias significativas entre todas las especies venenosas (Tabla 1). La cola es relativamente más larga en *Bothrops diporus* (LC/LT entre 10 y 18%, LC/LHC entre 0,11 y 0,22), seguida en orden decreciente por *B. alternatus* (LC/LT entre 9 y 16%, LC/LHC entre 0,10 y 0,19), luego por *C. durissus* (LC/LT entre 8 y 13%, LC/LHC entre 0,05 y 0,15), y por último *M. pyrrhocryptus* (LC/LT entre 4 y 9%, LC/LHC entre 0,05 y 0,10).

La escamación muestra algunas diferencias entre las especies analizadas. *Bothrops alternatus* tiene: 26 a 35 hileras al medio cuerpo y 21 a 26 cerca de la cloaca, 7 a 11 supralabiales, 11 a 16 infralabiales, anal única, 163 a 186 ventrales y 35 a 57 subcaudales; *Bothrops diporus*: 22 a 28 hileras al medio cuerpo y 15 a 21 cerca de la cloaca, 7 a 10 supralabiales, 10 a 14 infralabiales, anal única, 163 a 191 ventrales y 41 a 57 sub-

caudales; *Crotalus durissus*: 26 a 29 hileras al medio cuerpo y 20 a 21 cerca de la cloaca, 13 a 15 supralabiales, 14 a 17 infralabiales, anal única, 169 a 177 ventrales y 22 a 30 subcaudales; *Micrurus pyrrhocryptus*: 15 hileras al medio cuerpo y cerca de la cloaca (sin variación), 7 supralabiales, 7 infralabiales, anal dividida, 216 a 237 ventrales y 19 a 28 subcaudales.

Dimorfismo sexual: Tanto *B. alternatus* como *B. diporus* presentaron dimorfismo sexual, las hembras fueron más largas en LHC, LCT y LMI, presentaron colas más cortas, cabezas más anchas. En las dos especies las hembras pesaron más que los machos y presentaron mayor número de escamas VEN y menor de SUB (Tabla 2).

Alimentación: *Bothrops alternatus* y *C. durissus* se alimentaron exclusivamente de mamíferos, *B. diporus* presentó la dieta más

Tabla 2: Variables analizadas entre los sexos en las especies de *Bothrops*. Se indica la media para variables continuas (LHC: longitud hocico-cloaca, LC: longitud de la cola, LCT: longitud total de la cabeza, LMI: longitud de la mandíbula izquierda, ACT: Ancho total de la cabeza) y la mediana en las variables discretas (VEN: número de ventrales, SUB: número de subcaudales).

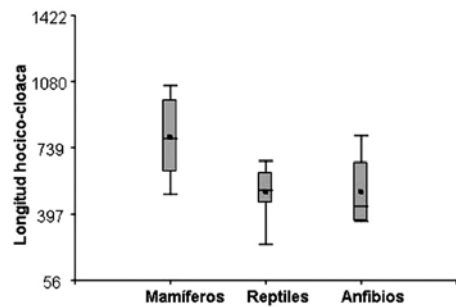
Especie	Variable	Media/ mediana ♀♀	n	Media/ mediana ♂♂	n	p	Estadístico
<i>B. alternatus</i>	LHC	973.11	18	697.31	26	<0.0001	W = 616
	LC	103.32	15	130.34	21	<0.0001	F = 22.22
	LCT	41.49	16	39.55	18	<0.0001	F = 0.46
	LMI	42.01	12	37.07	14	<0.0001	F = 6.53
	ACT	28.54	16	25.06	18	<0.0001	F = 4.41
	Peso	612.96	6	409.30	17	<0.0001	F = 2.48
	VEN	174	17	171	24	0.0286	W = 439.5
	SUB	40	17	49	21	<0.0001	W = 163
<i>B. diporus</i>	LHC	758.64	11	573.80	10	0.0112	W = 74
	LC	98.76	8	105.15	10	0.0025	F = 9.16
	LCT	34.34	10	32.06	10	<0.0001	F = 47.73
	LMI	32.99	10	30.22	10	<0.0001	F = 54.53
	ACT	23.05	10	21.09	11	0.0001	F = 17.66
	Peso	448.95	14	118.08	25	0.0001	W = 410
	VEN	181	11	171	10	0.0004	W = 60
	SUB	45	10	47	8	0.2951	W = 87.5

Tabla 3: Presas consumidas por las serpientes venenosas examinadas.

Taxones	<i>B. alternatus</i>	<i>B. diporus</i>	<i>C. durissus</i>	<i>M. pyrrhocryptus</i>
Amphibia				
<i>Rhinella schneideri</i>		1		
<i>Hypsiboas</i> sp.		1		
<i>Leptodactylidae</i> no identificados		2		
Reptilia				
<i>Cercosaura schreibersi</i>		1		
<i>Leptotyphlops</i> sp.				2
<i>Liophis anomalus</i>				1
<i>Liophis poecilogyrus</i>		1		
<i>Lystrophis dorbignyi</i>				1
<i>Philodryas patagoniensis</i>				1
<i>Psomophis obtusus</i>				1
Reptiles no identificados		1		
Mammalia				
<i>Monodelphis</i> cf. <i>dimidiata</i>	1			
<i>Akodon</i> cf. <i>azarae</i>	1			
<i>Cavia aperea</i>	6			
Sigmodontinae	1			
Mamíferos no identificados	24	7	3	
Totales	33	14	3	6

variada incluyendo además de mamíferos, reptiles y anfibios. *M. pyrrhocryptus* consumió exclusivamente reptiles serpentiniformes (Tabla 3). Individuos con contenido estomacal en *B. alternatus* se encontraron a lo largo de todo el año excepto en los meses de enero, febrero, julio y octubre. Los LHC de los individuos que consumieron anfibios, reptiles y mamíferos fueron diferentes (Kruskal Wallis, $H = 12,75$, $p = 0,0017$), un análisis a posteriori muestra que aquellos que se alimentaron de mamíferos fueron diferentes en LHC a los que se alimentaron de anfibios y reptiles (Fig. 7).

Reproducción: En *B. alternatus* la vitelogenénesis comienza en mayo y se desarrolla durante el invierno y la primavera (Fig. 8). En noviembre se registró una hembra con 21 embriones desarrollados y en febrero otra con 11. Los nacimientos ($n = 28$) comenza-

Figura 7: Box-plot mostrando en largo hocico cloaca de los individuos de las 4 especies que se alimentaron de mamíferos, reptiles y anfibios.

ron en febrero ($n = 8$), alcanzando mayor frecuencia en marzo ($n = 18$), y se extendieron hasta abril ($n = 2$). El tamaño de camada osciló entre 3 y 37 crías (media = 18.7, DS = 8.1, $n = 28$). Se observaron cópulas en cautiverio en los meses de mayo y julio.

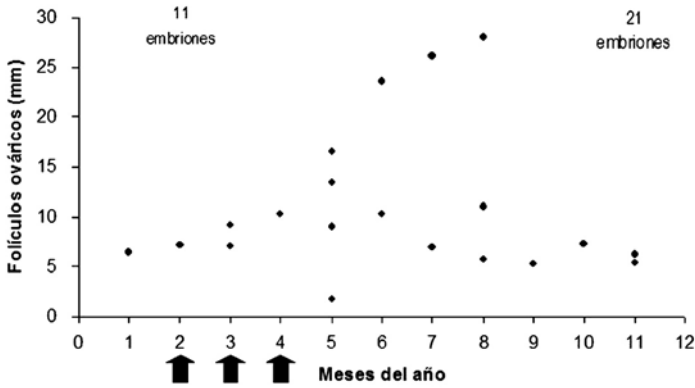


Figura 8: Fenología reproductiva de *B. alternatus* (n = 21). Las flechas negras indican los meses en lo que ocurrieron pariciones de crías (ver texto para detalles).

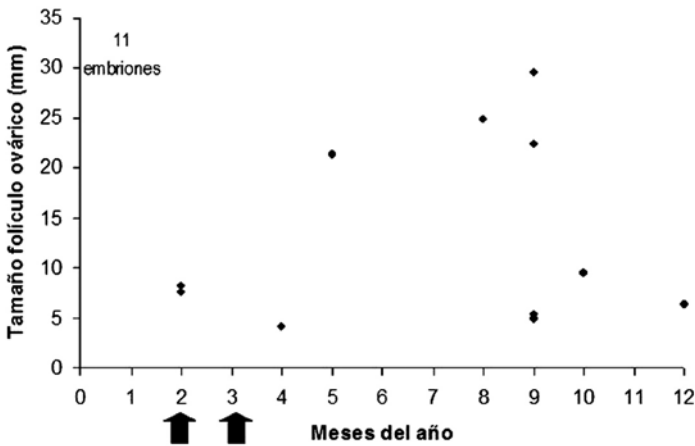


Figura 9: Fenología reproductiva de *B. diporus* (n = 8). Las flechas negras indican los meses en lo que ocurrieron pariciones de crías (ver texto para detalles).

En *B. diporus* se encontraron 8 hembras con folículos vitelogénicos entre los meses de mayo y agosto, y la única hembra con 11 embriones fue registrada en enero (Fig. 9). Los nacimientos ocurrieron también entre febrero (n = 2) y marzo (n = 6), y el número de crías vivas varió entre 2 y 18 (media = 9, DS = 6.6, n = 7). La parición de 2 crías incluyó 11 huevos adicionales no embrionados y otro ejemplar tuvo 39 huevos no embrionados más un huevo embrionado con desarrollo incompleto. Se observó una cópula en cautiverio en el mes de mayo.

Los escasos datos reproductivos sobre *M. pyrrhocryptus* muestran que en noviembre un ejemplar contenía 14 huevos en el oviducto, y las puestas se registraron en noviembre (1 huevo), diciembre (6 huevos) y enero (dos posturas de 4 y 6 huevos). La única eclosión observada fueron 7 crías en febrero.

En *Crotalus durissus terrificus* sólo se registraron 4 pariciones todas en el mes de marzo: una hembra que tuvo 10 crías (5 vivas, 2 muertas y 3 embriones con deficiente desarrollo) y 2 huevos no embrionados; y otras 3 pariciones de 4, 5 y 8 crías.

Patrones de actividad

Los patrones de actividad de las serpientes venenosas se indican en la Fig. 10 y son inferidos mediante una muestra de 1586 registros, aunque el tamaño muestral es más confiable en el caso de *B. alternatus* (n = 1205). Todas las especies fueron registradas durante todo el año, y en general todas presentan menor cantidad de registros en los meses de enero y febrero (verano medio y tardío) y picos máximos en otoño y en invierno tardío-primavera. *Bothrops alternatus* mostró el mayor pico de registros en mayo, *B. diporus*, *C. durissus* y *M. pyrrhocryptus* en abril (aunque esta última tiene un pico levemente mayor en octubre). *Bothrops alternatus* mostró un patrón unimodal, con mayor actividad en los meses de abril a noviembre y picos de encuentro en los meses de mayo y agosto. Dos especies muestran tendencias a patrones bimodales: *Bothrops diporus* dos picos de actividad, uno en los me-

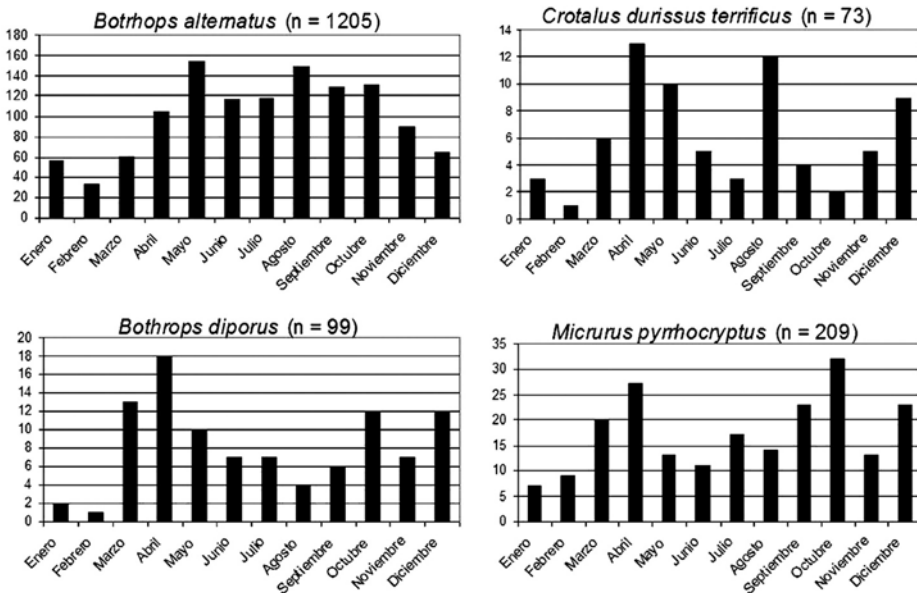
ses de otoño (marzo-mayo) y el otro desde mediados de primavera a principios del verano (octubre-diciembre). *Micrurus pyrrhocryptus* también muestra dos picos uno en otoño (marzo-abril) y el otro en la primavera-principios del verano (septiembre-diciembre). La cascabel muestra un patrón poco esclarecido con un pico entre abril y mayo (otoño), otro en agosto, y por último un pico menor en diciembre.

Discusión

Distribución y abundancia de las serpientes venenosas en Santa Fe

Crotalus durissus, tiene una distribución restringida al norte provincial con una población en el Chaco Seco y otra relacionada con el Valle de Inundación del río Paraná. En ambos sitios puede ser localmente relativamente abundante, tanto en bosques como en lugares abiertos. Dos ejemplares de *C. durissus terrificus* del Museo Provincial "F.

Figura 10: Variación mensual en los registros de cuatro serpientes venenosas en Santa Fe.



Ameghino" (MFA 304 y 439) citados para las localidades de "Recreo" y "Santa Fe" y un ejemplar de *B. diporus* (MFA 438) mencionado para "Rosario" por Bosisio y Trucco (21), fueron examinados en este trabajo y sus datos de localidad son considerados erróneos. Los ejemplares MFA 304 y 439, pertenecían a la colección del Colegio Inmaculada Concepción, donada al Museo Ameghino en 1977, cuyo libro de ingresos está extraviado (22). Lamentablemente, los ejemplares del mencionado Colegio, fueron etiquetados cuando ingresaron al Museo Ameghino con localidad "Santa Fe", a pesar de que muchos de ellos provenían de otras localidades y provincias del país (como lo confirman publicaciones del Colegio), generándose errores en la distribución de la cascabel y muchas otras especies como *Boa constrictor occidentalis* y *Philodryas baroni*. El ejemplar MFA 304 presenta datos contradictorios en el libro de entrada: "Puente Avi-Teray" escrito en la letra original (una localidad de la Provincia del Chaco, donde es probable la presencia de la cascabel), habiéndose agregado posteriormente con letra y color de bolígrafo diferente la localidad "Recreo, La Capital", en Santa Fe. Los datos del libro de ingreso y ficha del ejemplar *B. diporus* MFA 438 indican "En custodia Comisión Liquid. Biblioteca C. C. Vigil. Rosario (Dpto. Rosario)", tratándose de un espécimen depositado en la mencionada biblioteca sin localidad precisa. Por estas razones se considera que tales registros extralimitales no son confiables. Más detalles sobre problemas en los datos del Museo Ameghino pueden consultarse en las páginas 6 y 11 del aporte de Pautasso (22). Nuestros datos muestran que *Crotalus durissus terrificus* tiene en Santa Fe una distribución más restringida que la indicada por algunos autores, que la mapean hasta el centro (23) o sur provincial (24).

Micrurus pyrrhocryptus y *Bothrops diporus* se distribuyen en el centro y norte de la provincia, la primera ocupa todo tipo de hábitats incluyendo hormigueros en cultivos y hábitats muy antropizados. Ambas especies son poco frecuentes (la coral) o no poseen registros (la yará chica) en el Valle de inundación del río Paraná santafesino. La coral por sus hábitos subterráneos (24) puede verse afectada por las inundaciones recurrentes, y no se observó ningún ejemplar de *B. diporus* en islas y costas inundables, aunque si existen registros en la costa de Entre Ríos que posee barrancas altas no afectadas por inundaciones. La yará chica es una especie relacionada con bosques y arbustales más xerófilos (Chaqueños y del Espinal) en Santa Fe, aunque puede observarse en otros hábitats incluso con disturbios antropogénicos (cultivos), generalmente próximos a vegetación natural.

Bothrops alternatus, es la especie más abundante y ampliamente distribuida de la provincia, con una marcada preferencia por ambientes abiertos (pastizales, pajonales, esteros, bañados, bosques abiertos) registrándose en ambientes con modificaciones antrópicas y en proximidades de viviendas rurales e incluso en áreas periurbanas. Es muy frecuente en el Valle de inundación del Paraná en toda la provincia, y si bien no cuenta con registros en el departamento de Constitución, se considera que está presente en el área del río Paraná, aunque la ausencia de registros en tierras altas de dicho departamento y de General López, puede responder al límite de distribución meridional de la yará grande, que no está presente en la mayor parte de la provincia de Buenos Aires con la excepción de zonas costeras del Paraná, del Río de La Plata y del mar y de las sierras pampeanas de Tandil y la Ventana (25, 26), ni en áreas limítro-

fes de la Provincia de Córdoba con el Departamento de General López (27). En el departamento Belgrano, donde no fue registrada, se considera probable su presencia, por presentar registros en todos los departamentos limítrofes, incluyendo los de la provincia de Córdoba (Fig. 2). A diferencia de algunos autores (24, 28), nuestros datos no evidencian la presencia de *Bothrops alternatus* en la ecorregión pampeana del extremo sur de Santa Fe. La escasez de registros de yarará grande en áreas pampeanas del sur provincial podría ser el resultado de las profundas modificaciones antrópicas como la expansión de cultivos anuales que hicieron desaparecer sus hábitats sumado al efecto de fertilizantes y agroquímicos, factores que se comprobó afectan a las serpientes venenosas en Australia (29).

Morfología, alimentación y reproducción

Los datos de dimensiones registrados coinciden con los indicados en la literatura (23, 24, 30, 31, 32). El dimorfismo sexual encontrado en *B. alternatus* y *B. diporus* es usual en el género (33, 34), y en otras serpientes en general (35, 36). Es posible que la diferencia entre sexos en el LHC, se deba a ventajas reproductivas para las hembras que paren vivas un gran número de crías (hasta 37 en *B. alternatus* y hasta 18 en *B. diporus* según nuestros datos). Sin embargo las diferencias sexuales en caracteres como el LMI y el ACT pueden deberse a diferencias en la dieta entre los sexos. Si bien tanto machos como hembras de yarará grande se alimentaron de mamíferos es posible que las hembras se alimenten de presas de mayor tamaño como *Cavia aeperea* y *Rattus rattus*. Los machos se alimentaron de roedores más pequeños de la tribu Akodontini. La ingestión de presas más grandes por parte de las hembras repre-

sentaría probables ventajas reproductivas, debido a que poseen mayores demandas energéticas que los machos en esta etapa. Los escasos registros de presas obtenidos para *Crotalus durissus* fueron mamíferos en coincidencia con lo indicado por la literatura (5, 24, 30). La morfología de una serpiente puede limitar el tipo de presa que es capaz de consumir y otros autores han registrado que el largo de la presa está correlacionado al largo de la cabeza del predador (37). En nuestro trabajo los vipéridos consumieron mamíferos, mientras que *Micrurus* (un Elapidae de morfología más generalizada) consumió reptiles serpentiformes. Se ha postulado que los vipéridos son más corpulentos, tiene cabezas más grandes y mandíbulas más largas respecto a otras familias de serpientes, lo que le permite ingerir presas mucho más grandes y activas como los mamíferos (38). También se ha comprobado que especies con mayor número de escamas al medio cuerpo ingieren mayor proporción de mamíferos (39). En coincidencia con lo indicado por Martins y col. (40), encontramos que *Bothrops alternatus* se alimentó exclusivamente de mamíferos, lo que es considerado por estos autores una sinapomorfía en las especies del subclado "alternatus", por lo que esta especialización podría tener una raíz filogenética. El gran tamaño de *B. alternatus* y la elevada toxicidad para los mamíferos del veneno de los juveniles son factores que favorecen dicha especialización (40). *Bothrops diporus*, anteriormente considerada una subespecie de *B. neuwiedi* (23, 24, 41), consume un importante porcentaje de mamíferos (50%), aunque presentó una dieta mas variada como ocurre con otras especies del género *Bothrops*, cuyos juveniles tiene la cola blanca, utilizándola para atraer anfibios y lagartos, carácter observado en todos los juveniles de la yarará chi-

ca, aunque no se ha comprobado que realicen "caudal luring" (40, 42). Martins y col. (40) mencionan que poblaciones de Brasil de *Bothrops neuwiedi* presentan una especialización en el consumo de mamíferos, lo que las diferencia de las estudiadas por nosotros, aunque otros taxones considerados anteriormente subespecies de *B. neuwiedi*, como *B. neuwiedi pauloensis* presentan dietas que incluyen varios tipos de vertebrados e incluso invertebrados centípodos (34).

En ofidios de zonas subtropicales las actividades de alimentación y reproducción generalmente se limitan a los meses más cálidos (43, 44), sin embargo en este aporte encontramos que individuos de *B. alternatus* se alimentaron a lo largo de todo el año, incluso en los meses más fríos como junio y agosto, lo que permite presumir una actividad de forrajeo durante la mayor parte del año, aunque, durante el invierno, probablemente centrada en los días más cálidos.

El ciclo reproductivo de los reptiles presenta cambios regulares que son controlados por factores intrínsecos (aspectos filogenéticos, estado corporal, modos reproductivos vivíparos, como los vipéridos estudiados, u ovíparos como en *Micrurus*) o extrínsecos (temperatura, humedad, alimento). En las hembras los principales cambios ocurren en los ovarios y oviductos, cuando los folículos aumentan en tamaño preparándose para la ovulación (45). *Bothrops alternatus*, y en apariencia *B. diporus*, presentan un ciclo estacional comenzando con las primeras etapas de la vitelogenénesis en otoño (mayo), continuando con etapas de vitelogenénesis más avanzadas durante el invierno (julio y agosto) y presentando embriones desarrollados en oviducto en primavera y verano, con pariciones a fines del verano y otoño. Existen varias coincidencias entre la fenología reproductiva de las especies de

Bothrops estudiadas aquí en comparación con la de poblaciones de *B. neuwiedi pubescens* de Río Grande do sul en Brasil (33). Una mayor actividad relacionada a la reproducción en *B. alternatus* se registró entre los meses de mayo y noviembre, con pariciones entre febrero y abril. La actividad reproductiva en *B. diporus* probablemente sería similar a la de la yarará grande, aunque se obtuvieron pocos datos para confirmarlo. En el caso de *M. pyrrhocryptus*, la única ovípara entre las especies estudiadas, la oviposición es más temprana (primavera-principios del verano), con una eclosión registrada en febrero, lo que sugiere también un ciclo estacional.

Patrones de actividad estacional

La actividad de las serpientes puede verse influenciada por diversos factores como la reproducción, la disponibilidad de presas y las condiciones ambientales (46, 47). Los patrones observados en las serpientes venenosas santafesinas coinciden parcialmente con los indicados para varias especies de zonas templadas de Norteamérica (46), mostrando patrones unimodales (*B. alternatus*) o bimodales (*B. diporus* y *M. pyrrhocryptus*), aunque se diferencian en que varias especies norteamericanas no presentan actividad en los meses más fríos mientras que todas las serpientes venenosas santafesinas presentan actividad en el invierno. Estas diferencias podrían deberse a que el norte y centro de Santa Fe presenta un clima subtropical y las temperaturas invernales no son tan extremas como en el hemisferio norte. Existen además días invernales con temperaturas relativamente elevadas donde los ofidios salen de sus refugios para termoregular como se ha observado en el centro y norte provincial, pudiendo ser diferente la situación en el sur de la provin-

cia que presenta un clima templado. Para las cuatro especies la frecuencia de encuentros fue menor en los meses con mayor temperatura media (enero-febrero), esto indicaría que las temperaturas extremas de estos meses (que pueden superar los 40°C) influyen negativamente la actividad de las serpientes venenosas. No obstante, la actividad de los ofidios podría darse durante la noche cuando disminuye la temperatura y en tal caso bajaría la tasa de encuentros de serpientes con las personas cuya actividad nocturna en el campo es menor o nula. La actividad de serpientes venenosas parece disminuir en invierno, esto coincide con lo observado por Giraud y col. (43) en el Paraná Medio santafesino, que registraron mayor actividad en verano, otoño y primavera respecto al invierno. También han registrado que la actividad de reptiles y serpientes en el Paraná Medio santafesino se correlaciona positivamente con la temperatura, las precipitaciones y el nivel hidrométrico del río (43). Las inundaciones provocan el movimiento de una gran cantidad de serpientes que se desplazan buscando áreas no inundadas, generalmente ocupadas por el hombre, generando una mayor posibilidad de ocurrencia de accidentes ofídicos. La vegetación acuática flotante ("camalotales") arrastrada por el agua durante las inundaciones, pueden contener serpientes venenosas (48, 49), como se comprobó en la costanera de la ciudad de Santa Fe en un área densamente poblada, donde se encontraron 4 ejemplares de *Bothrops alternatus* entre marzo y mayo de 2007, durante un pico de inundación que arrastró numerosos camalotales.

En coincidencia con lo observado por otros autores (46, 47), la vitelogénesis y actividad reproductiva constituyen factores que influyen en la actividad, como se observa en *B. alternatus*, cuya mayor actividad

coincide con el comienzo y desarrollo de la vitelogénesis en las hembras y con las parturiciones de crías (Fig. 8, 9 y 10). Esto ocurre porque las hembras tendrían mayor actividad en este período debido a que incrementan sus necesidades termoregulatorias para favorecer el desarrollo de los huevos (47) y los neonatos se dispersan en busca de refugio y alimento.

Conclusiones

Se evidencian en este estudio algunos factores importantes a considerar en el diseño de estrategias para mejorar la prevención y tratamiento de accidentes ofídicos en Santa Fe:

(1) Las tareas de prevención, capacitación en tratamiento de ofidismo y distribución de sueros deben ser priorizadas en zonas donde la concentración de especies y la abundancia de serpientes venenosas es mayor, esto es, en los departamentos del norte y centro de la provincia de Santa Fe, todo el Valle de inundación del río Paraná, y las ecorregiones del Chaco Seco, del Chaco Húmedo y del Espinal.

(2) Todas las serpientes venenosas están activas la mayor parte del año, por lo que en todos los meses existen riesgos potenciales de ofidismo. No obstante, existen meses con mayor actividad (otoño, fines del invierno y de primavera), y por lo tanto con mayor riesgo potencial de accidentes ofídicos.

(3) En líneas generales la mayor actividad de ofidios venenosos está relacionada con factores intrínsecos de las serpientes como la reproducción (cópula, vitelogénesis, reclutamiento de neonatos) y la alimentación (abundancia y estacionalidad de presas), y con factores externos como la temperatura, las precipitaciones y las inundaciones que se correlacionan de manera directamente proporcional con la actividad de las serpientes.

(4) Debido a que la yarará grande, la cascabel y la yarará chica consumen roedores, se deben evitar el mal manejo de la basura y otras actividades antropogénicas que generen el aumento de roedores en áreas peridomésticas (urbanas y rurales), y eventualmente atraer a estos ofidios.

La mayoría de las serpientes que habitan en Santa Fe no presentan riesgo para el hombre, además las principales especies venenosas (Fig. 11) como la yarará grande, la yarará chica y la cascabel tienen una dieta especializada, o compuesta en parte, por roedores cumpliendo una función ecológica importante como predadores en la naturaleza de ratas y ratones que provocan enfermedades también serias y posiblemente más frecuentes como la Leptospirosis o el Hantavirus (50). Incluso se encuentran entre las serpientes, algunos de los más eficaces depredadores de los ofidios venenosos, como es el caso de las culebras de

los géneros *Clelia* y *Boiruna* (vulgarmente llamadas musuranas) inofensivas para el hombre, sin embargo también perseguidas y eliminadas (50, 51). Además las serpientes venenosas brindan diversos beneficios al hombre, por las propiedades y posibilidades terapéuticas de sus venenos que han permitido como en el caso del estudio de los venenos de *Bothrops*, descubrir un importantísimo mecanismo de control de la presión arterial humana que permitió el desarrollo de medicamentos contra la hipertensión (52). La necesidad de contar con "stock" de veneno para la producción de suero antiofídico (50, 51) es otra razón para que conozcamos y respetemos a estos animales, y tomemos medidas preventivas sencillas, por ejemplo el uso de botas y guantes de trabajo en áreas rurales (51) que permitan reducir la exigua cantidad de accidentes ofídicos que se producen en Santa Fe.



Figura 11: Serpientes venenosas en Santa Fe: Yarará chica, *Bothrops diporus* (arriba izquierda). Yarará grande, *Bothrops alternatus* (arriba derecha). Cascabel, *Crotalus durissus terrificus* (abajo izquierda). Coral, *Micrurus pyrrhocryptus* (abajo derecha).

Agradecimientos

Al CONICET que constituye el lugar de trabajo de varios de los autores y permitió la realización de este estudio. Esta investigación fue financiada mediante aportes de las siguientes instituciones y proyectos: PICTO 2004 N° 15-23191 (ANPCyT, UNL, Provincia de Santa Fe, UNR, UTN y UCS), CAID 2005 PE N° 249 (UNL), PEI N° 6129, PEIS 2008 (UNL) y PIP 6487 (CONICET). Al personal del Instituto Nacional de Limnología que colaboró con muestras actividades, especialmente a Lucrecia Valdeneu que confeccionó uno de los mapas, y a Ramón Regner, Estaban Creus, Eduardo Lordi, Lionel Mehaudy, Pablo Collins, Verónica Williner y Federico Giri por colaborar en la captura de serpientes venenosas. A los curadores de las colecciones que nos permitieron su revisión: Gustavo Carrizo (MACN), Carlos Virasoro y Andrés Pautasso (MFA), Gustavo Scrocchi y Sonia Krestzchmar (FML), Beatriz Alvarez de Avanza y Roberto Aguirre (UNNEC) y Jorge Williams (MLP). Especialmente agradecemos a Andrés Bortoluzzi por su colaboración en la realización de los bancos de datos y análisis de SIG.

Bibliografía

1. Arzamendia, V. y A. R. Giraudó. 2002. Lista y distribución de los ofidios (Reptilia: Serpentes) de Santa Fe, Argentina. Cuadernos de Herpetología, **16**:15-32.
2. Arzamendia, V. y Giraudó, A. R. 2004. Usando patrones de biodiversidad para la evaluación y diseño de áreas protegidas: las serpientes de la provincia de Santa Fe (Argentina) como ejemplo. Revista Chilena de Historia Natural, **77**: 1-14.
3. Cardoso, J. L. C. y F. H. Wen. 2003. Introdução ao ofidismo. Pp 3-5, en: Cardoso, J. L. C., França F. O. S., F. H. Wen, Málaque C. M. S. A. y Haddad Jr. V. "Animais peçonhentos no Brasil. Biologia, clínica e terapêutica dos acidentes". Sarvier (São Paulo). 1-468.
4. Ribeiro L. A. y M. T. Jorge. 1997. Acidente por serpentes do gênero *Bothrops*: série de 3.139 casos. Rev. Soc. Brasileira Medicina Tropical **30**: 475-480.
5. Salomão M., Santos S. M. A. y Puerto G. 1995. Activity Pattern of *Crotalus durissus* (Viperidae, Crotalinae): Feeding, Reproduction and Snakebite. Studies Neotropical Fauna & Environment, **30**: 101-106.
6. Lewis J. P. y M. B. Collantes. 1974. La vegetación de la provincia de Santa Fe. 1. Reseña general y enfoque del problema. Bol. Soc. Arg. Bot., **15**: 343-356.
7. Giraudó A. R., Pensiero J y V. Arzamendia. 2006. Jaaukanigás: una visión biogeográfica de la región. Pp.: 30-33. En: Giraudó A. R. (ed) "Sitio Ramsar Jaaukanigás: Biodiversidad, Aspectos Socioculturales y Conservación (Río Paraná, Santa Fe, Argentina)". Asoc. Cienc. Nat. Litoral, Humedales para el Futuro, Ramsar (Santa Fe). 1-146
8. Cabrera, A. L. 1994. Regiones fitogeográficas argentinas. Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería, **2**: 1-85.
9. Dinerstein, E.; D. M. Olson; D.J Graham; A.L Webster; S. A. Primmm; M. P. Bookbinder and G Ledec. 1995. A conservation assessment of the terrestrial ecoregions of Latin América and Caribbean. The World Bank & World Wildlife Foundation (Washington D. C.). 1-129 pp.
10. Burkart, R.; N. O. Bárbaro, R. O. Sánchez y D. A. Gómez. 1999. "Ecoregiones de la Argentina". Administración de Parques Nacionales (Buenos Aires). 1-42.
11. Neiff JJ (1990) Ideas para la interpretación ecológica del Paraná. Interciencia, **15**: 424-441.
12. Campbell, H. W. y S. P. Cristman. 1982. Field techniques for herpetofaunal community análisis. En: Scott, N. J. jr. (ed.). "Herpetological Communities". U. S. Depart. Int. Fish Wild. Serv.

- Wild. Reserarch Report, **13**: 193-200.
- 13.** Monje-Nájera, J. 1996. Vertebrate mortality on tropical Highways: The Costa Rican Case. *Vida Silvestre Neotropical*, **5**: 154-156.
- 14.** Scott, N. J. Jr. 1994. Complete Species Inventories. En: Heyer R. W.; M. A. Donnelly; R. W. Mcdiarmid; Hayk, L. A. C. y M. S. Foster (eds.). "Measuring and monitoring biological diversity standard methods for amphibians". Smithsonian Institute (Washington D. C.). 78-79.
- 15.** Câmara, G.; Souza, R.; Freitas, U. & Garrido, J. (1996) SPRING: Integrating remote sensing and GIS by object-oriented data modeling. *Computers & Graphics*, **20**: 395-403.
- 16.** Vit L. J. 1983. Ecology of an anuran-eating guild of terrestrial tropical snakes. *Herpetologica*, **39** :52-66.
- 17.** Rodríguez-Robles J. A. y Greene H. W. 1999. Food habits of the long-nosed snake (*Rhinocheilus lecontei*) a "specialist" predator?. *J. Zool. Lond.*, **248**: 489-499.
- 18.** Marques, O. A. V. y G. Puerto. 1998. Feeding, reproduction and growth in the crowned snake *Tantilla melanocephala* (Colubridae), from southeastern Brazil. *Amphibia-Reptilia*, **19**: 311-318.
- 19.** Aguiar, S. L. P. y M. Di-Bernardo. 2005. Reproduction of the water snake *Helicops infrataeniatus* (Colubridae) in southern Brazil. *Amphibia-Reptilia*, **26**: 527-533.
- 20.** Zar, J. H. 1996. Biostatistical analysis. Third edition. Prentice Hall (New Jersey). 1-662.
- 21.** Bosisio A. C. y Trucco, M. F. 2002. Listado sistemático de los ofidios pertenecientes a la colección herpetológica del Museo Provincial de Ciencias Naturales "Florentino Ameghino", Santa Fe, Argentina. *Serie Catálogos N°6*: 1-14.
- 22.** Pautasso, A. A. 2008. Mamíferos de la provincia de Santa Fe, Argentina. *Com. Mus. Prov. Cs. Nat. Florentino Ameghino*, **13**: 1-248.
- 23.** Campbell J. A. y W. W. Lamar. 1989. *The Venomous Reptiles of Latin America*. Cornell University Press (Nueva York). 1-425.
- 24.** Cei J. M. 1993. Reptiles del noroeste, nordeste y este de la Argentina. *Herpetofauna de las Selvas subtropicales, Puna y Pampas*. Mus. Reg. Sc. Nat. Torino, Monogr. (Torino), **14**. 1- 949.
- 25.** Miranda, E.M., G.A. Couturier y J.D. Williams. 1983. *Guía de los ofidios bonaerenses*. 2º Edición. Asoc. Coop. Jardín Zoológico de La Plata (La Plata). 1-71.
- 26.** Williams, J. D. 1991. *Anfibios y reptiles. Situación Ambiental de la Provincia de Buenos Aires*. A. Recursos y rasgos naturales en la evaluación ambiental. Comisión de Investigaciones Científicas (La Plata). 1-21.
- 27.** Reati, G. J. 1996. Serpientes de la Provincia de Córdoba, Argentina. En di Tada, E. I. y E. H. Bucher (eds.). *Biodiversidad de la Provincia de Córdoba*. Fauna (Córdoba) I. 239-254.
- 28.** Williams J. D. y Scrocchi G. 1994. Ofidios de agua dulce de la Republica Argentina. *Reptilia, Lepidosauria, Ophidia*. Fauna de agua dulce de la Republica Argentina, **42**: 1-55.
- 29.** Currie, B. J. 2000. Snakebite in tropical Australia, Papua New Guinea and Irian Jaya. *Emergency Medicine*, **12**: 285-294.
- 30.** Abalos, J. W., E. C. Baez y R. Nader. 1964. Serpientes de Santiago del Estero. *Acta Zoológica Lilloana*, **20**: 211-283.
- 31.** Scrocchi, G. J. 1990. El género *Micrurus* (Serpentes: Elapidae) en la República Argentina. *Boll. Mus. Reg. Scien. Nat. Torino*, **8**: 343-368.
- 32.** Da Silva, N. J. Jr. y J. W. Sites, Jr. 1999. Revision of the *Micrurus frontalis complex* (Serpentes: Elapidae). *Herpetological Monographs*, **13**: 142-194.
- 33.** Hartmann M. , Marques O. A. V., Almeida-Santos S. 2004. Reproductive biology of the southern Brazilian pitviper *Bothrops neuwiedi pubescens* (Serpentes, Viperidae) *Amphibia-Reptilia*, **25**: 77-85.
- 34.** Valdujo P. H., Nogueira C. y Martins M. 2002. Ecology of *Bothrops neuwiedi pauloensis* (Serpentes: Viperidae: Crotalinae) in the Brazilian Cerrado. *J. Herpetology*, **36**: 169-176.

35. Shine, R. 1993. Sexual dimorphism in snakes. En: Seigel, R. A. y J. T. Collins (eds.), *Snakes. Ecology and Behavior*. McGraw-Hill, Inc. (New York). 49-86.
36. Giraudó, A. R. 2004. Diversidad de serpientes de la selva Paranaense y del Chaco Húmedo: Taxonomía, biogeografía y conservación. *Literature of Latin America* (Buenos Aires) 17. i-xiv + 1-285.
37. Seib, R. J. 1984. Prey use in three syntopic neotropical racers. *J. Herpetology*, **18**: 412-420.
38. Pough F. H. y Groves J. D. 1983. Specializations of the body form and food habits of Snakes. *Amer. Zool.*, **23**: 443-454.
39. Shine, R. 2002. Do Dietary Habits Predict Scale Counts in Snakes?. *J. Herpetology*, **36**: 268-272.
40. Martins M, Marques O. A. V. y Sazima I. 2002. Ecological and phylogenetic correlates of feeding habits in neotropical pitvipers of the genus *Bothrops*. En *Biology of the vipers*. Schuett G. W., Hoggren M., Douglas M. E. y Greene H. W. (eds). Eagle Mountain Publishing (Eagle Mountain). 307-328.
41. Silva, V. X. 2004. The *Bothrops neuwiedi* complex. En Campbell, J. A. y W. W. Lamar. *The venomous reptiles of the Western Hemisphere*. Comstock Publishing Associates (Ithaca). 410-422.
42. Scrocchi, G. J., Moreta, J. C. y S. Kretzschmar. 2006. Serpientes del noroeste argentino. Fundación Miguel Lillo (Tucumán). 1-174.
43. Giraudó, A. R., Arzamendia, V. y S. M. López. 2007. Reptiles. En: Iriondo, M.H., Paggi, J.C. y M.J. Parma (eds.) *The Middle Paraná River: Limnology of a Subtropical Wetland*. Springer-Verlag (Berlin Heidelberg). 341-362.
44. López, M. S. y A. R. Giraudó. 2008. Ecology of the Snake *Philodryas patagoniensis* (Serpentes, Colubridae) from Northeast Argentina. *J. Herpetology*, **42**: 474-480.
45. Janeiro-Cinquini, T. R. F. 2004. Variação anual do sistema reprodutor de fêmeas de *Bothrops jararaca* (Serpentes, Viperidae). *Iheringia*, **94**: 325-328.
46. Gibbons, J.W. y Semlitsch, R.D. 1987. Activity patterns. En: Seigel, R.A., Collins, J. y Novak, S.S. (eds) *Snakes: Ecology and Evolutionary Biology*, MacGraw-Hill and Company (New York). 396-421.
47. Maciel, A. P., Di Bernardo, M., Hartz, S. M., Oliveira, R. B. y G. M. F. Pontes. 2003. Seasonal and daily activity patterns of *Liophis poecilogyrus* (Serpentes: Colubridae) on the north coast of Rio Grande do Sul, Brazil. *Amphibia-Reptilia*, **24**: 189-200.
48. Achaval, F.; Gonzalez, J. G.; Meneghel, D. M. y A. R. Melgarejo. 1979. Lista comentada del material recogido en costas uruguayas, transportado por camalotes desde el Río Paraná. *Acta Zool. Lilloana*, **35**: 195-200.
49. Giraudó, A. R. y Arzamendia V. 2004. ¿Son las planicies fluviales de la Cuenca del Plata, corredores de biodiversidad? Los vertebrados amniotas como ejemplo. En: Neiff JJ (ed) *Humedales de Iberoamérica*, Editado por el CYTED, Programa Iberoamericano de Ciencia y Tecnología para el Desarrollo (La Habana). 157-170.
50. Giraudó, A. R., Arzamendia, V. y M. S. López. 2003. Ofidios del litoral de Argentina (Reptilia: Serpentes): Biodiversidad y síntesis sobre el estado actual de conocimiento. *Insugeo, Miscelánea* **12**: 5-12.
51. Esteso, S. C. 1985. Ofidismo en la República Argentina. Editorial Arpón (Córdoba). 1-176.
52. Bon, C. 1996. Venenos de serpientes y farmacopea. En: Roland Bauchot (ed) *Serpientes*. Tusquets editores (Barcelona). 194-203.