

Dissenyant un depredador subtil: causes i processos coevolutius en l'origen i diversificació dels rèptils

Fèlix Amat Orriols

Àrea d'Herpetologia, Museu de Granollers-Ciències Naturals

DESIGNING A SUBTLE PREDATOR: COEVOLUTIONARY CAUSES AND PROCESSES IN THE ORIGIN AND DIVERSIFICATION OF THE REPTILES. – Snakes are one of the most fascinating living creatures in the natural world. Their strange body form, extremely elongated and without limbs, and the powerful venoms they produce, have made them steeped in mystery and mythology since the origin of humanity. Recent evidence from embryology, fossil records, molecular phylogenetics, ecology, and biochemistry has shown that snakes represent an evolutionary summit of processes involving correlated changes in body plan, locomotor performance, and trophic behavior with one final goal: to break the dietary limitations faced by most squamate reptiles by increasing their trophic diversity, particularly towards larger prey. In common with the ancestral conditions shared by Rhynchocephalians and Gekkotas, the evolution of several squamate lineages underwent body elongation and limb reduction, as well as active foraging of prey during daytime, by means of rapid movement and high metabolic rates. One crucial step in this evolutionary pathway was the development of forked tongues and vomeronasal senses, allowing high discriminatory powers and olfactory directionality. Molecular phylogenetics has discovered one unique and older origin of the venom in reptiles. All of the poisonous groups (Varanidae, Serpentes, Iguania, Anguinae, and Helodermatidae) constitute a monophyletic clade sharing basal toxins and specialized glands. The venomous systems of the clade Toxicofera became progressively more complex, reaching their zenith in advanced snakes, which depredate on a larger variety and size of preys than do other squamates. Indeed, there is much evidence showing that the capture of prey, versus its defensive aspects, is the main force driving the evolution of snakes venom. In this review, a hypothesis to explain the evolution of these highly sophisticated venomous snakes is proposed. Snakes today retain a large body plan with a short tail, which originated from a burrowing ancestor, as well as a large digestive cavity, which allows for the digestion of small clumped prey (e.g., social insects, as is the case with phylogenetically basal blind snakes) or a unique large prey. Since advanced snakes have flexible but fragile skulls, the benefits of feeding on relatively large prey not only balance the risks associated with aggression, but also work well in concert with two strategies: constriction and rapid envenomation. The first requires a body size similar to that of the prey for its immobilization, and was developed independently by some groups of snakes (Acrochroidea, Colubroids, and Boids). The second allows for the capture of relatively larger prey and minimizes any risks by greatly reducing the time frame of contact between prey and predator. Fast venom injection, by means of grooved front fangs, has increased both the specific toxicities and diversity of their venoms, and ensured the effectiveness of this strategy. Advanced venomous snakes (viperids and elapids) have benefited from this evolutionary progress, resulting not only in a great diversification of species and ecologies, but also in wide geographic distributions via intercontinental dispersal. This evolution began during the end of the Cretaceous period as a result of the explosive propagation of mammals. Indeed, certain kinds of preys, rodents for example, provided an excellent opportunity to change the feeding ecology of snakes, leading to the subtle, elegant, and lethal predators we know today.

Introducció

Recents progressos en el coneixement de la història evolutiva del llinatge més avançat dels rèptils actuals, els escamosos o Squamata, han revolucionat la visió que es tenia de l'origen i evolució del verí en aquest grup i de forma destacable en el seu màxim exponent, les serps o ofidis. Com i perquè la natura ha fet possible l'existència de serps dotades de verí, un armament químic extremadament poderós, és una qüestió que la biologia evolutiva comença a resoldre. Actualment existeix un cert consens sobre el fet que les serps són el resultat de la combinació de dues innova-

cions clau: la cerca activa de preses mitjançant un sistema olfactiu localitzat a la llengua i una locomoció corporal sense extremitats, que permet moure's dins d'un ampli ventall de microhàbitats. Atès que l'objectiu d'ambdues vies evolutives és la captura de preses, això ha tingut notables implicacions en la diversificació de la dieta i en el comportament tròfic dels ofidis. Tanmateix, a banda d'aquest vessant estrictament descriptiu i funcional, quan s'interpreten tots aquests aspectes en el context filogenètic dels rèptils escamosos és possible d'establir-ne la seva trajectòria evolutiva. L'objectiu final és definir una hipòtesi coevolutiva per proposar quines són les causes que han





Figura 1. Un escurçó (*Cerastes gasperettii*) espera enterrat en la sorra el pas d'una presa. El desenvolupament d'un sistema verinós ha assolit en els rèptils, i especialment en les serps, una sofisticació que supera a la d'altres organismes i és el resultat d'una cursa evolutiva de més de 200 milions d'anys envers la captura de preses grans.

impulsat aquest disseny i explicar els processos implicats en la gènesi d'uns depredadors tan extraordinaris (fig. 1).

De les tuatares a les serps: diversificació morfològica i alimentària dels rèptils escamosos

Actualment, prop de 8.300 espècies de rèptils ocupen tots els hàbitats del planeta amb l'excepció de les regions terrestres i marines extremadament més fredes. Les tortugues i els cocodrils són dos grups morfològicament homogenis, actualment força reduïts en nombre d'espècies en relació a la resta i amb un origen molt antic. Un tercer grup, els rinocèfals, es troben avui en dia únicament representats pels esfenodòntids o tuatares de Nova Zelanda i són autèntics fòssils vivents. Presenten un metabolisme lent, amb temperatures corporals baixes i un cicle vital llarg amb un esforç reproductor escàs. Tot i que antigament havien estat molt més nombrosos i presentaven una distribució geogràfica força més àmplia, han estat substituïts pels seus parents evolutivament més propers, els rèptils escamosos o Squamata amb 7.800 espècies actuals (fig. 2). Aquests darrers són, doncs, la gran majoria dels rèptils actuals, evolucionats a partir d'un ancestre comú compartit amb els

rincocèfals que va aparèixer fa com a mínim 230 Ma (Datta i Rayz, 2006).

Fonamentalment, es pot considerar que hi ha dos eixos sobre els quals s'ha desenvolupat la diversificació dels Squamata. El primer és el canvi de pla corporal, des d'un patró ancestral de cos curt amb quatre extremitats exemplificat pel seu grup germà els rinocèfals, a un cos extremadament llarg d'aspecte tubular i sense extremitats, especialment desenvolupat en les serps. Aquesta coevolució de l'elongació corporal i la reducció o fins i tot la pèrdua de les extremitats (Wiens *et al.*, 2006), ha succeït en diversos llinatges d'escamosos de forma independent (fig. 2) i defineix dos patrons corporals bàsics. En les espècies que es mouen per l'herba, per la fullaraca o en ambients oberts, la cua, atès que actua com a propulsor, és força més llarga que el cos. En canvi, en aquelles espècies o llinatges que estan adaptats a l'excavació per dur una vida subterrània, com els *Amphisbaenia* o els *Dibamidae*, el cos és molt llarg i la cua curta (fig. 2).

El segon eix és l'estratègia d'alimentació, que ve determinada per la combinació d'una sèrie d'opcions. Les més importants són la mida de la presa en relació a la del depredador, el mode de cerca (a l'aguait o activa) i els mitjans per a capturar-la. La majoria dels llinatges dels escamosos, amb l'excepció dels filoge-



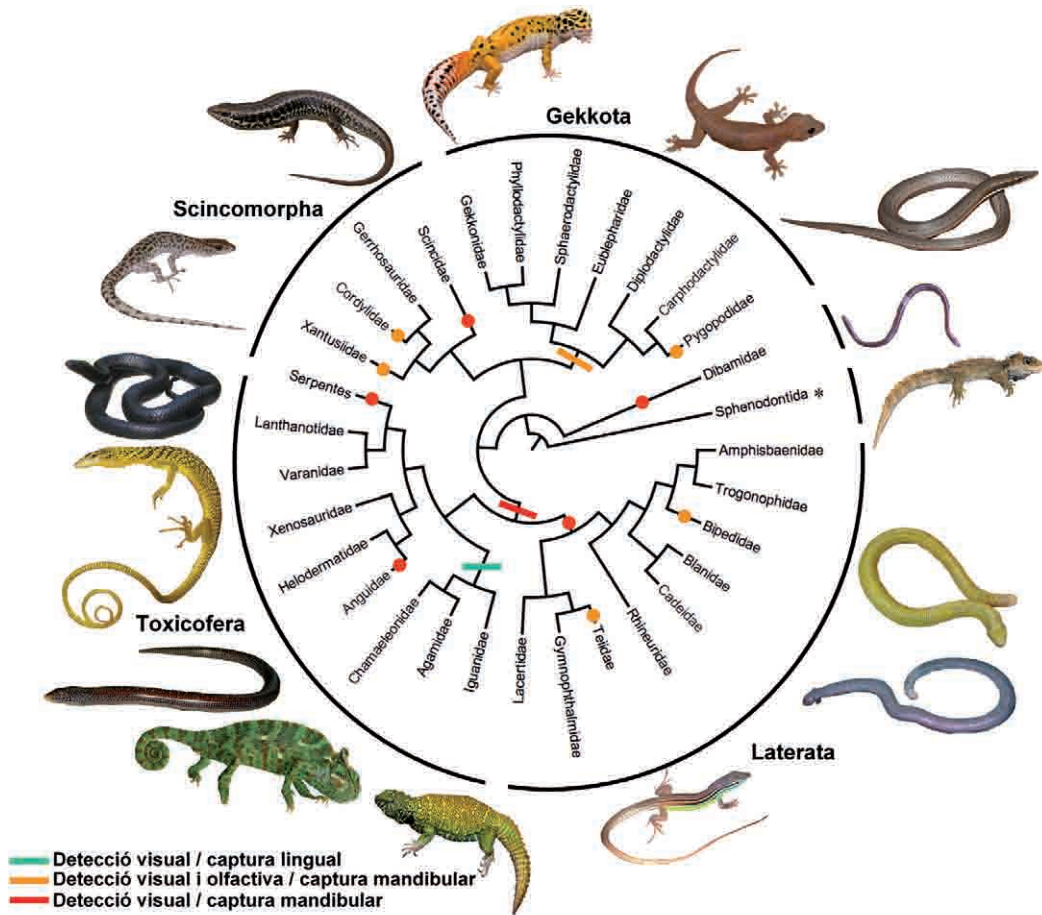


Figura 2. Per entendre les grans tendències evolutives que han desenvolupat els rèptils escamosos en termes de diversificació morfològica i alimentària, i la importància de les serps en aquest context, és necessari tenir en compte les darreres filogènies moleculars del grup (Fry *et al.*, 2006; Lee, 2009). Les tuatares (rincocèfals, marcats amb *) són el grup germà dels escamosos, amb els que constitueixen el grup dels lepidosaures. A la base de la filogènia, per ordre de diferenciació, hi trobem una sèrie de clades de característiques força diverses: dibàmids (rèptils excavadors), gekkotes (geckos i llangardaixos d'aletes) i scincomorfes (escincos, llangardaixos cuirassats i llangardaixos de nit). Situat més a l'interior de l'arbre filogenètic hi ha els laterats, que inclou les sargantanes i llangardaixos típics (famílies Lacertidae, Teiidae i Gymnophthalmidae) i els rèptils excavadors de cos anellat (Amphisbaenia). Els laterats són el grup germà dels clades de rèptils verinosos, anomenats Toxicofera. Com es pot observar, hi ha diversos llinatges d'espècies de cos allargat i completament àpodes (cercles vermells), apareguts de forma independent i d'altres que presenten extremitats molt reduïdes (cercles taronja), com els llangardaixos d'aletes o Pygopodidae. Igualment, hi ha canvis en els patrons de cerca i captura de la presa que evolucionen alhora amb aquests canvis de pla corporal bàsic.

nèticament basals, com els Gekkota (geckos i llangardaixos amb aletes) i els Iguania, són fonamentalment depredadors que cerquen les seves preses movent-se activament i detectant-les mitjançant un sistema olfatiu molt desenvolupat. La mecànica d'aquest sistema quimiosensorial es basa en el desenvolupament d'un òrgan vomeronasal situat al sostre del paladar (Schwenk, 1995). Les partícules olfactives són recollides per la llengua i transportades per un conducte a aquest òrgan per a la seva posterior anàlisi. Diversos estudis indiquen que aquest òrgan té una gran capacitat de discriminació d'estímuls olfactius, tant pel que fa a les preses potencials com als depredadors o als individus de la mateixa espècie (vegeu per exemple, Cooper, 1998; Cooper i Vitt, 1984; Lewis *et al.*, 2007). En determinades

famílies de rèptils escamosos com els lacèrtids o els teïds, la part terminal de la llengua està dividida en dos lòbuls, que proporcionen una certa discriminació direccional dels estímuls olfactius. En els Gekkota, les prop de 1.100 espècies de geckos cacen en la majoria dels casos a l'aguait i utilitzen molt més la visió per detectar les preses que l'olfacte, però hi ha excepcions. Algunes espècies presenten un tipus de cerca intermèdia, realitzant moviments d'escaneig i restant durant certs períodes de temps a l'aguait. En el cas dels llangardaixos amb aletes, geckos de cos serpentiforme i sense extremitats anteriors, hi ha espècies que actuen clarament com a cercadors actius. L'arbre filogenètic dels Squamata (fig. 2) mostra els dibàmids (uns petits rèptils amb els ulls atrofiats, sense extremitats i amb





Figura 3. El vidriol (*Anguis fragilis*) és l'únic representant de la família dels ànguids present a la península Ibèrica. Confós sovint amb les serps, es pot distingir d'elles per la presència de parpelles i d'un timpà cobert per una escata. A més, la forma del seu cap és més semblant al de les sargantanes que al de les serps. La mitologia popular considera el vidriol una espècie força verinosa: "el vidriol porta el dol". En realitat és completament inofensiu per a les persones, atès que quan se'l manipula no mossega gairebé mai i no es coneix cap cas d'enverinament. El seu verí està pensat per capturar grans llimacs, impossibles d'empassar vius, als quals subjecta amb la boca mentre el verí que flueix per les dents de la mandíbula inferior va paralitzant lentament la presa.

el cos allargat, que semblen cuc) com a bals respecte de la resta, seguits pels Gekkota. Tot i la manca d'informació sobre la biologia dels dibàmids, el fet que les tuatares i els geckos siguin cercadors passius, nocturns i de ritme metabòlic baix, fa pensar que l'ancestre dels Squamata actuals era així. El desenvolupament, secundàriament durant l'evolució del grup, de llinatges amb un cos allargat i amb extremitats reduïdes, va comportar un increment de la taxa metabòlica i un augment de la velocitat de locomoció. D'altra banda, en els Gekkota i les tuatares, la força de pressió de les mandíbules s'utilitza per a capturar les preses. Així, la captura lingual desenvolupada en les iguanes i les agames, que assoleix la seva màxima especialització en els camaleons, és també una via evolutiva derivada. El fet que la llengua tingui la funció de capturar i manipular la presa a la boca representa un impediment per a desenvolupar llengües per funcions quimiosensorials avançades, atès que per fer això cal una llengua gran i robusta.

Els rèptils tòxics: Toxicofera

El principal problema quan es tracta de definir un rèptil com a verinós és que tradicionalment això s'ha fet tenint en compte la presència de símptomes clínics en l'home com a resultat de la seva mossegada. Atès que la nostra espècie no és objecte d'atacs significatius per part de la major part dels rèptils, molts dels que són realment verinosos han passat



Figura 4. El dragó de Komodo (*Varanus komodoensis*) és el vertebrat i l'animal terrestre verinós més gran que existeix, i es troba en unes poques illes d'Indonèsia al voltant de la de Komodo. Excepcionalment pot assolir els 3.5 m de longitud total. *Varanus prisca*, emparentada amb ell, va habitar Austràlia fa 18.000 anys i podia assolir els 6 m. El dragó de Komodo és capaç de matar grans mamífers com búfals o cérvols que caça a l'aguait, mitjançant una ràpida mossegada verinosa. El verí produeix una hemorràgia contínua que acaba provocant la mort de la presa, sovint unes setmanes després. Durant aquest temps, el dragó és capaç de seguir la seva víctima i esperar la seva mort. S'han produït alguns atacs mortals a humans. La fotografia correspon a un dels exemplars en captivitat al Parc Zoològic de Barcelona.



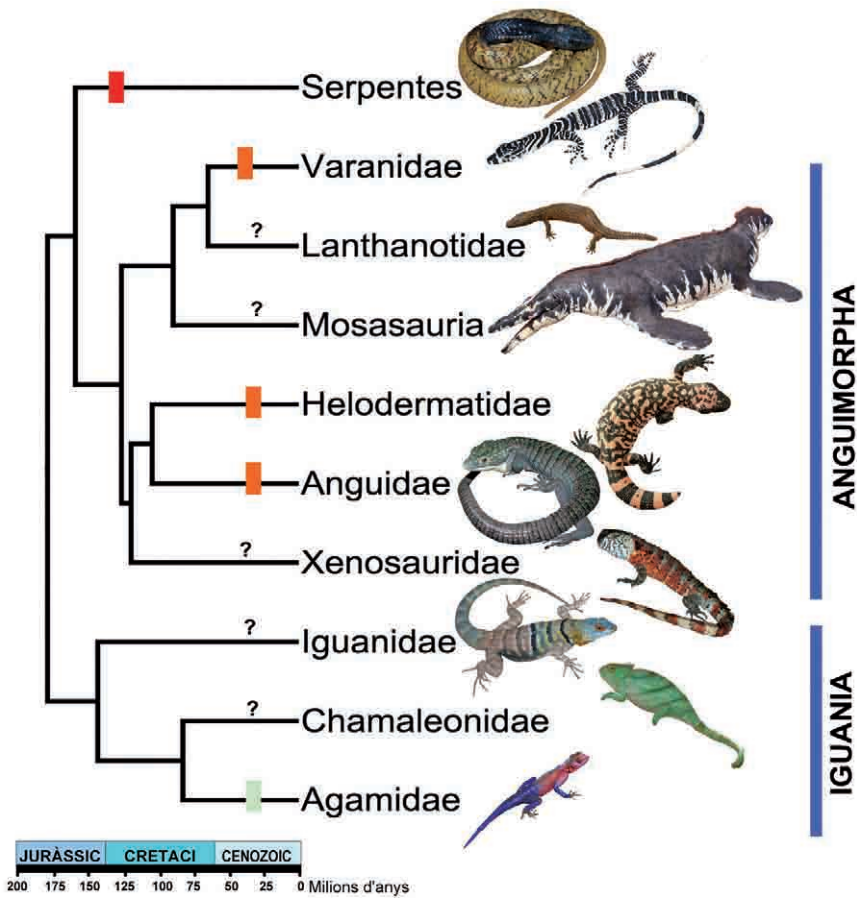


Figura 5. Toxicofera (rèptils verinosos) està constituït per tres grans grups actuals, amb les següents famílies: ofidis, anguimorfes (famílies Varanidae, Lanthanotidae, Helodermatidae, Xenosauridae i Anguidae) i Iguania (Chamaeleonidae, Agamidae i Iguanidae). Anàlisis moleculars mostren que totes aquestes famílies presenten un sistema basal de gens comú que han donat lloc a la producció de proteïnes, que posteriorment han esdevingut verins. A l'arbre filogenètic està mapat l'existència de glàndules secretores de proteïnes tòxiques situades en les dues mandíbules (en verd), mandibulars inferiors (en taronja) i maxil·lars (en roig). Aquestes dades i la datació de la filogènia estan extretes de bibliografia (Hedges i Vidal, 2009; Fry *et al.*, 2006; Wiens *et al.*, 2010). L'únic grup fòssil inclòs són els mosasàurids, que van aparèixer fa 90 milions d'anys i es van extingir fa 65 milions d'anys (al final del Cretaci). Eren formes marines de fins a 10 m de longitud, amb una morfologia externa que recorda la dels cocodrils actuals, però amb aletes en comptes de mans i peus. Fins i tot hi ha evidències indirectes que posseïen llengües bifides (Schulp *et al.*, 2005).

desapercebuts. Fins fa ben poc, a banda d'un cert nombre de serps, els únics rèptils considerats verinosos eren els monstres de Gila (família Helodermatidae). Posteriorment es va descobrir que alguns ànguids com el vidriol (*Anguis fragilis*) (fig. 3) eren també verinosos. Finalment, es va proposar que la mossegada d'alguns varans com el de Komodo (*Varanus komodoensis*) tenia efectes tòxics inicialment atribuïts a la presència d'una abundant flora bacteriana en la seva boca (fig. 4). Tanmateix, investigacions posteriors han desmentit aquesta hipòtesi demostrant que els varànids posseeixen veritables toxines de fabricació pròpia (Fry *et al.*, 2009).

Les dades moleculars basades en la seqüenciació de l'ADN i la construcció d'arbres evolutius mostren un elevat suport a un clade de rèptils situat a l'interior de la filogènia dels Squamata. Dins d'aquest, les serps són el

grup germà dels altres grups considerats com a verinosos: varànids, helodermatids i ànguids (Fry *et al.*, 2006; Hedges i Vidal, 2009) (fig. 5). Tot i que no s'han fet estudis en aquest sentit, no és descartable que els representats de dues famílies petites i microendèmiques, els lanthanotids i shinisàurids, per la seva proximitat filogenètica amb les serps i els varànids, també puguin ser verinosos. Més espectacular és encara el fet que en aquest mateix clade s'hi ha d'incloure els Iguania (iguanes, camaleons i agames), dins del qual hi ha com a mínim algunes espècies capaces de produir rudimentàries toxines, fet del tot insospitat. La conseqüència d'això és que totes les famílies d'escamosos verinosos s'han desenvolupat a partir d'un ancestre comú (són un grup monofilètic) i per tant l'origen del verí durant l'evolució dels rèptils escamosos és únic. Segons els rellotges moleculars, aquest origen



es pot datar dins el període Juràssic. Aquest grup monofilètic ha estat denominat Toxicofera (Hedges i Vidal, 2009) i la millor prova del seu èxit evolutiu és que conté el 58% de les 7.900 espècies de Squamata actuals. A banda de la possibilitat que existissin dinosaures verinosos (Gong *et al.*, 2010), tots els rèptils verinosos que viuen actualment pertanyen doncs a Toxicofera.

En comparació amb els altres rèptils escamosos, els Toxicofera han dut a l'extrem el desenvolupament de patrons de coevolució entre el pla corporal bàsic i les estratègies de depredació. El grup Iguania està format exclusivament per formes semblants a l'ancestre dels Squamata amb cos curt i extremitats completament desenvolupades. Presenten actualment prop de 1.300 espècies distribuïdes per gran part del món i són minoritaris en relació al grup format per les serps i les famílies afins (anguimorfes). Dins d'aquests darrers, els ànguids són cercadors actius que s'alimenten de preses de mida petita o mitjana, utilitzant l'olfacte vomeronasal amb una llengua bilobulada a l'extrem. El seu cos és allargat i en algunes espècies és serpentiforme i sense extremitats. Els helodermàtids (monstres de Gila) són únicament dues espècies americanes. Si bé no tenen un cos àpode, presenten un coll i un cos comparativament llargs. Els lantanòtids presenten un únic representant vivent, l'enigmàtic varà semiaquàtic de Borneo (*Lanthanotus borneensis*), del qual s'han capturat menys d'una cinquantena d'exemplars. *Lanthanotus* comparteix amb els helodermàtids i amb el següent grup (el varans) el seu coll allargat i l'aparició d'una llengua completament bífida, com a adaptació extrema a la cerca i discriminació de rastres químics. Els varans són un grup d'unes 80 espècies, algunes de les quals poden assolir en relació a la resta d'escamosos, mides corporals considerables. Les serps per la seva extraordinària significació, són tractades en els apartats següents.

Evolució i diversificació de les serps

Els ofidis representen un cas extrem d'elongació corporal. El mecanisme que ha produït aquesta sorprenent morfologia es basa en l'adquisició d'una o més mutacions en l'ancestre de les serps sobre els gens que controlen la velocitat de formació dels somites (Vonk i Richardson, 2008). Aquests, són els compartiments bàsics en què s'organitza el cos dels embrions de vertebrats durant el seu desenvolupament. En el cas dels embrions de serp, aquests produeixen somites més ràpidament i són més petits que en altres Squamata. Atès que cada somita produeix una vèrtebra, el resultat és un cos extremadament allargat que pot arribar a tenir de 300 a 500 vèrtebres. Partint d'aquesta condició morfològica inalte-

rada, les serps han estat capaces de realitzar diversos tipus de reptació, trepar sobre diferents substrats, nedar o fins i tot planar entre les capçades dels arbres adaptant-se a una àmplia varietat d'hàbitats.

L'arbre de les serps mostra una primera dicotomia basal entre les serps cegues (Scolecophidia) i la resta d' ofidis (Alethinophidia) (fig. 6). Aquest primer llinatge inclou actualment cinc famílies de serps subterrànies que abasten prop de 310 espècies (Vidal *et al.*, 2010). Són serps de mida petita (excepcionalment assoleixen fins a 1 m de longitud) amb el cos perfectament cilíndric, amb escates llises i iguals entre elles, tant en el ventre com en el dors, i una cua molt curta. El seu cap té els ulls molt petits i rudimentaris situats sota les escates. Aquestes serps, s'alimenten fonamentalment de tèrmits i altres insectes socials que cacen dins els seus caus. Així, segueixen el rastre químic deixat per aquestes preses en la més absoluta foscor fins a localitzar-ne un niu i capturar-les amb un sorprenent mecanisme mandibular (Kley i Brainerd, 1999; Kley, 2001). Es tracta de serps completament mancades de verí i dentició especialitzada per a aquesta finalitat.

Dins els aletínofidis, el primer grup en diferenciar-se respecte els altres, són els Amerophidia, format per dues antigues famílies d'Amèrica Tropical: els anilíids i els troidòfids. La primera família està constituïda per una única espècie excavadora i tropical que s'alimenta de petits vertebrats i serps -encara més petites que ella- que cerca activament. El seu crani és bastant rígid, per bé que la mandíbula inferior és capaç d'una certa articulació. Els troidòfids, són 17 espècies anomenades boes nanes, atès que presenten una morfologia corporal similar a la dels boids, amb un cos curt i gruixut, per bé que no hi estan directament emparentades (Vidal *et al.*, 2009). Es tracta de serps nocturnes que cacen a l'aguait de forma oportunista tota mena de vertebrats de mida relativament gran mitjançant constricció. Aquesta forma d'alimentació està associada a un increment de la capacitat d'obrir força la boca, com a resultat de la manca d'una unió òssia entre les dues mandíbules, que queden unides simplement per un lligament muscular, augmentant així l'articulació cranial. Per tant, dins els amerofidis s'hi troben dues estratègies de captura de preses totalment oposades.

La següent dicotomia separa dos grups filogenèticament ben suportats: els Henophidia i els Caenophidia. Els primers presenten poques espècies, tenen una distribució més o menys restringida i en tots els casos no hi ha cap tipus d'aparell verinós. Inclouen dues famílies de serps de cos curt i gruixut que actuen com a depredadors passius esperant el pas de les seves preses. Les boes i pitons (Boidae i Pythonidae) són constrictores i s'ali-



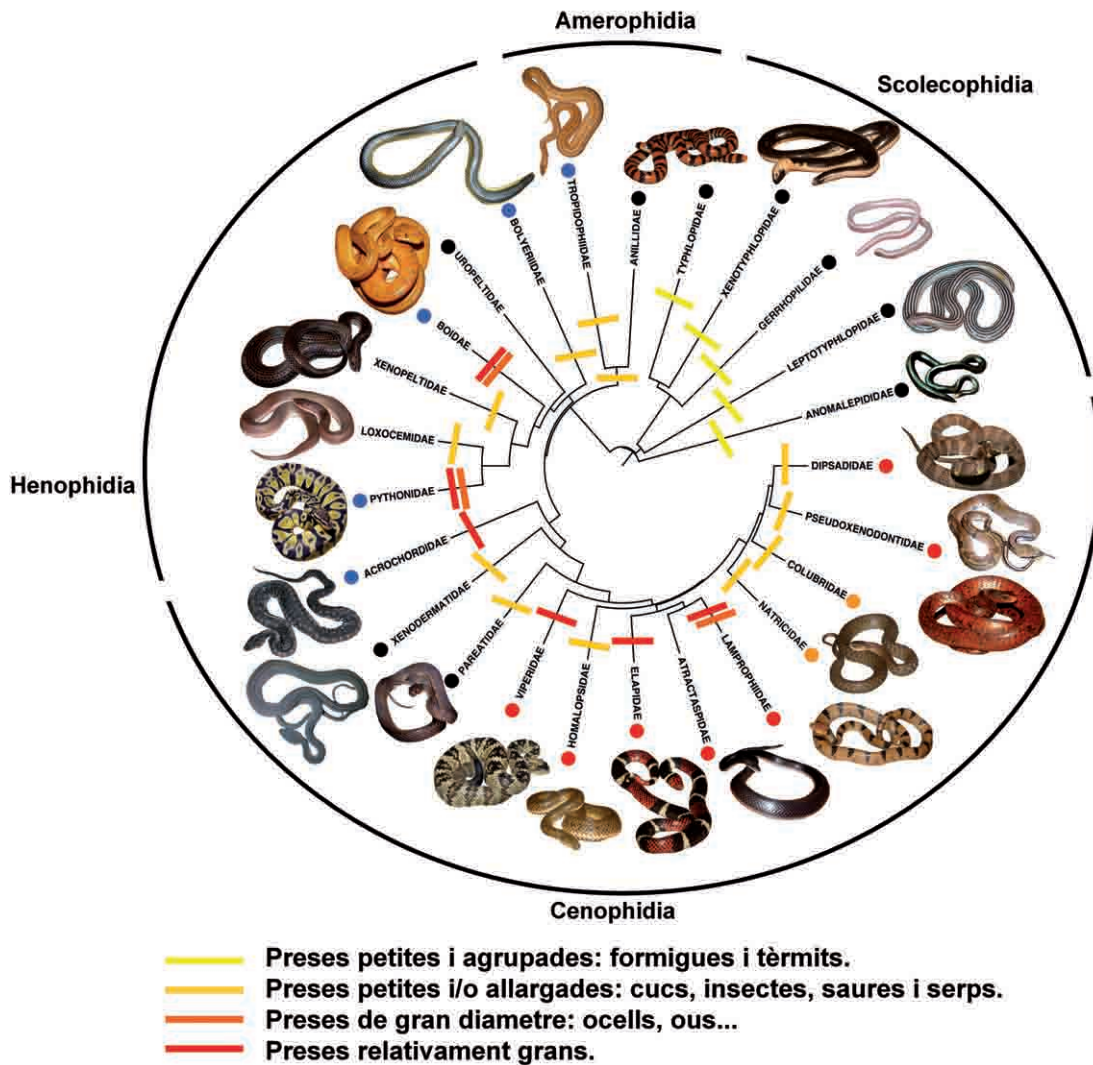


Figura 6. Filogènia molecular dels principals llinatges de serps actuals, mapant la tipologia general de les preses capturades per cada família i l'estratègia de captura: empassada directa (cercle negre), fonamentalment constricció (cercle blau), espècies constrictores o verinoses (cercle taronja) i exclusivament verinoses (cercle vermell). Com es pot observar, el grup més nombros, el cenofidis, és alhora el que presenta més diversitat d'estratègies tròfiques. Dins les famílies verinoses, els atractàspsids, elàpids i vipèrids tenen ullals verinosos anteriors i a la resta, quan hi són presents, són posteriors. La filogènia està basada en els resultats obtinguts per Vidal *et al.*, (2009-2010).

menten de preses relativament grans per la seva mida corporal. Algunes espècies poden assolir mides força grans, fins a 9 m en el cas de la pitó *Python reticulatus* (Murphy i Henderson, 1997), potser l'ananconda (*Eunectes murinus*) o més en l'extingida *Titanoboa cerrejonensis* (Head *et al.*, 2009). Com a resultat, són les serps que s'alimenten de les preses de més mida corporal en termes absoluts. Els altres henofidis, són espècies fossorials o excavadores que viuen en caus o sota la fullaraca de les selves tropicals. La seva dieta varia segons les famílies i va des de preses allargades com cucs de terra o petits vertebrats. Els henofidis comprenen actualment tan sols unes 125 espècies, aproximadament.

Els integrants del següent grup (els cenofidis) s'anomenen serps avançades i inclouen

la major part de les espècies actuals (78%) i totes les que són verinoses. La família més basal, els Acrochordidae inclou només tres espècies aquàtiques i no verinoses, que mantenen les seves preses per constricció. Les altres dues famílies basals són asiàtiques: els Pareatidae, extremadament especialitzats en capturar cargols i llimacs, i els Xenodermatidae, que s'alimenten de rèptils. La resta de famílies han aparegut a partir d'un ancestre que va adquirir la capacitat de generar toxines, fet que implica un únic origen del verí en les serps. En aquest grup, l'evolució bioquímica i morfològica envers el desenvolupament de tipologies de verins i denticions ha tingut lloc de forma independent en diversos grups. El producte final d'aquests processos és l'aparició de diferents tipus de toxines especialitzades i de sistemes





Figura 7. Els escurçons, les serps de cascavell i els cròtals són depredadors especialitzats en la captura de preses a l'aguait. El verí de la majoria de les espècies no afecta el sistema nerviós i en canvi ho fa sobre els teixits i el sistema sanguini. No són gaire ràpids movent-se, el seu cos és curt i gruixut, però sí mossegant: part superior esquerra, *Vipera latastei* (península Ibèrica), part superior dreta, *Bitis arietans* (Àfrica i part d'Àràbia); part inferior esquerra, *Macrovipera mauritanica* (nord d'Àfrica) i part inferior dreta, *Echis coloratus* (Àràbia). Aquestes serps acostumen a presentar caps relativament grans per poder empassar-se un ventall de mides de presa ampli, atès que la caça a l'aguait no permet tanta selecció com en la caça activa.



Figura 8. A la península Ibèrica hi ha sis ofidis verinosos. Les tres fotografies de dalt corresponen als tres escurçons del gènere *Vipera* (d'esquerra a dreta: *Vipera seoanei*, *V. aspis* i *V. latastei*) que de forma excepcional poden causar la mort als humans, especialment nens, vells o persones amb greus malalties que afectin el sistema circulatori. Les tres fotografies de baix corresponen a *Macropodon brevis* (Colubridae), *Malpolon monspessulanus* (Lamprophiidae) i *Natrix natrix* (Natricidae), totes elles amb ullals posteriors. La primera espècie s'alimenta de petits saurís. La seva escassa mida i el seu verí poc tòxic fa que no representi cap problema mèdic per als humans. *Malpolon* posseïx un verí més potent, tot i que habitualment no injecta verí per defensar-se. Així, rarament hi ha enverinaments i quan es produeixen els símptomes no passen habitualment d'una inflamació local, sense haver-se registrat morts. Finalment, *Natrix natrix* està especialitzada en la captura d'amfibis, especialment gripaus, que subjecta amb la boca mentre el verí els paralitza. Aquesta espècie no mossega mai l'home, raó per la qual no es coneixen enverinaments i és completament inofensiva.





Figura 9. La majoria de les serps verinoses amb ullals posteriors, com la nostra serp verda (*Malpolon monspessulanus*), no són perilloses per a l'home. Com es pot apreciar a la fotografia, els ullals són curts, immòbils i situats a la part posterior de la boca. Això dificulta injectar verí quan es tracta d'una mossegada defensiva, atès que aquesta dura normalment menys d'un segon. Els rars enverinaments en humans succeeixen quan la serp es queda enganxada al lloc on ha mossegat, i permet així que el verí, que no es tan tòxic com el dels escurçons, vagi fluint a poc a poc dins la ferida. Tot i que és una serp agressiva, sempre que té l'oportunitat prefereix fugir en comptes d'atacar els humans i només mossega quan se la intenta capturar.

d'inoculació. A escala evolutiva, la posició dels ullals verinosos a la boca ha estat clau per la seva alimentació. En els diversos grups de serps que tenen originalment ullals posteriors però, hi ha espècies que s'alimenten de preses molt petites (artròpodes i altres invertebrats) o indefenses (ous), o bé que maten per constricció. En aquests casos hi ha una pèrdua considerable de toxicitat i han desaparegut secundàriament els ullals inoculadors de verí, raó per la qual moltes d'aquestes colobres s'han de considerar a efectes pràctics com a no verinoses. En canvi, aquest mateix procés és molt rar en les serps amb ullals anteriors. Només s'ha produït en una serp talp i en una serp marina, fet que indica que la seva elevada especialització verinosa ha dificultat enormement una reversió cap a la condició ancestral dels cenofidís. Així, les famílies dels vipèrids (fig. 7), elàpids i atractàspids suposen, atès el seu avançat sistema verinós una via sense retorn en el procés de construcció d'un depredador extremadament especialitzat i complex. Les dues primeres famílies presenten un elevat nombre d'espècies a les zones tropicals i semiàrides. A la península Ibèrica, només hi ha sis espècies de serps verinoses

de les quals només tres, els escurçons, poden per la mida i posició dels ullals així com per la toxicitat del verí (fig. 8), ser realment perilloses per a l'home. *Malpolon monspessulanus*, la comuna serp verda dels ecosistemes mediterranis (fig. 9), és l'única serp amb ullals posteriors capaç de causar una mínima simptomatologia, per bé que lleu en la majoria dels casos.

Alimentació o defensa?

L'existència de sistema verinós en els ofidis respon a dues pressions adaptatives no excloents: la captura de les preses i la defensa enfront els depredadors. Existeixen diverses evidències en favor de la primera causa i del caràcter secundari de l'ús defensiú. D'entrada, les serps són en gran mesura refractàries a mossegar animals que no entren dins el seu ventall de preses, com per exemple els humans. Fins i tot les serps més verinoses prefereixen fugir, si tenen la possibilitat de fer-ho, abans d'enfrontar-se amb la nostra espècie. Tot i que no es coneix certament la causalitat, s'ha trobat una correlació entre la composició de la dieta i les característiques del verí en el cròtal asiàtic *Calloselasma rhodostoma*



(Daltry *et al.*, 1996). Aquesta espècie presenta una variabilitat geogràfica acusada pel que fa a les preses que formen part de la seva dieta. Per tal d'optimitzar-ne la captura, la selecció natural ha produït canvis locals en les característiques de les seves toxines. Un altre bon exemple d'aquesta evolució correlacionada entre la dieta i les característiques del verí però en un àmbit taxonòmic més alt, el trobem en els escurçons del gènere *Echis*. Les espècies que s'alimenten predominantment d'artròpodes com els escorpins, produeixen toxines més letals per a aquestes preses que per als vertebrats (Barlow *et al.*, 2009). Un exemple espectacular el constitueix el cròtal *Bothrops insularis*, una serp de color groc que habita únicament a l'illa de Queimada Grande a la costa sud del Brasil, on és extraordinàriament abundant. El fet que gran part de les seves preses siguin ocells i la gran competència pel menjar derivada de l'elevada densitat d'individus, han fet que aquesta espècie sigui molt més verinosa que les seves congèneres del continent. Atès que els ocells poden sortir volant després de ser mossegats per la serp, cal que el verí sigui molt potent, per poder matar-los molt ràpidament. Un altre exemple d'evolució insular envers serps molt tòxiques per diferències de dieta, es pot trobar a les poblacions de la serp elàpida *Notechis ater* que habiten les illes de l'estret de Tasmània i que com el *Bothrops insularis*, s'alimenta en gran mesura d'aus. Una evidència més la constitueix l'especialització de la serp marina *Aipysurus eydouxii*, que en alimentar-se exclusivament d'ous de peixos ha experimentat una pèrdua de neurotoxicitat del verí, l'atròfia de les glàndules verinoses i la pèrdua dels ullals (Li *et al.*, 2005). No obstant això, en alguns pocs casos el verí sembla tenir una certa utilitat defensiva com en el cas de les cobres escopidores. Diverses espècies d'aquestes serps que pertanyen als gèneres *Naja* i *Hemachatus* presenten petites obertures frontals situades a l'extrem dels ullals verinosos que permeten escopir verí fins a 1,5 m de distància. El verí destrueix la còrnia i produeix una ceguera que pot arribar a ser total i irreversible. Aquesta estratègia és únicament defensiva i la serp injecta el verí a les preses mitjançant una mossegada típica.

Tenint en compte la causalitat dietària en l'evolució dels verins, no és estrany que la major part de les 600 espècies de serps que són verinoses (prop del 20% dels ofidis) no siguin perilloses per a l'home, atès que aquest no constitueix part de la seva dieta. Tot i això, els enverinaments per mossegada de serp verinosa són un problema important als països del tercer món amb població nombrosa i un sistema sanitari deficient. La manca de dades en aquestes regions fa difícil una quantificació precisa del problema, però les estimacions oscil·len entre 1,2-5,5 milions de mossegades

anuals, que deriven en 0,4-2,5 milions d'enverinaments (Kasturiratne *et al.*, 2008). Aquesta discrepància és deguda al fet que afortunadament no totes les mossegades impliquen la injecció de verins en unes dosis suficients com per produir símptomes d'enverinament. La mortalitat anual oscil·la entre 420.000-95.000 morts. A banda d'això, una certa part de les mossegades no mortals produeixen efectes secundaris que afecten severament la vida dels supervivents.

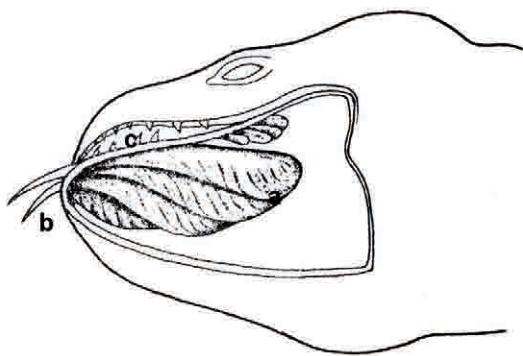
Origen i evolució del sistema verinós dels Squamata

Les característiques de l'aparell verinós ancestral es poden trobar ben exemplificades en els Iguania i estaria constituït per glàndules productores de mucus ric en proteïnes, situades a les mandíbules inferior i superior, envoltant gran part de la superfície bucal. El verí, un complex proteic, fluïria pel conjunt de dents sense que existissin modificacions específiques en la dentició. Anàlisis filogenètiques (Fry *et al.*, 2006) mostren que l'ancestre verinós dels toxicofera estava dotat de vuit tipus diferents de toxines si, bé de toxicitat lleu, amb un ampli ventall d'efectes destinats a incapacitar la presa per respondre a l'atac del depredador.

En la majoria dels Iguania, els símptomes provocats per l'enverinament sobre les preses no han estat investigats i la funcionalitat del verí és desconeguda. D'altra banda, és probable que s'hagi perdut la toxicitat secundàriament en moltes espècies, com per exemple en el cas dels iguànids i agàmids herbívors. En els anguimorfes (ànguids, varànids i helodermatids), es desenvolupa una glàndula productora d'un verí més tòxic, localitzada només en la mandíbula inferior. En els ànguids que han estat investigats, l'efecte del verí és probablement una certa paràlisi sobre les preses. En els varans, segurament per la magnitud de les seves dimensions, les mossegades produeixen símptomes apreciables fins i tot en els humans, com inflamació, dolors, augment de la pressió i manca de coagulació sanguínia. En el cas dels helodermatids (fig. 10), apareix ja per primera vegada una certa especialització dentària.

Aquest progressiu increment en la sofisticació dels sistemes verinosos en els Toxicofera guarda concordança amb la seva diversificació tròfica. La gran majoria dels llinatges de Squamata són depredadors de preses de mida petita en relació a la del depredador, fonamentalment invertebrats i especialment artròpodes, que són extraordinàriament abundants en els ecosistemes (Vitt i Pianka, 2005). Excepcionalment, algunes espècies de mida relativament gran depreden sobre altres rèptils o petits mamífers. Més rarament, i sovint associat a la insularitat, una part important de





- a) Glàndules verinoses
- b) Llengua bífida
- c) Dents acanalades
- d) Orificis i canal de sortida del verí

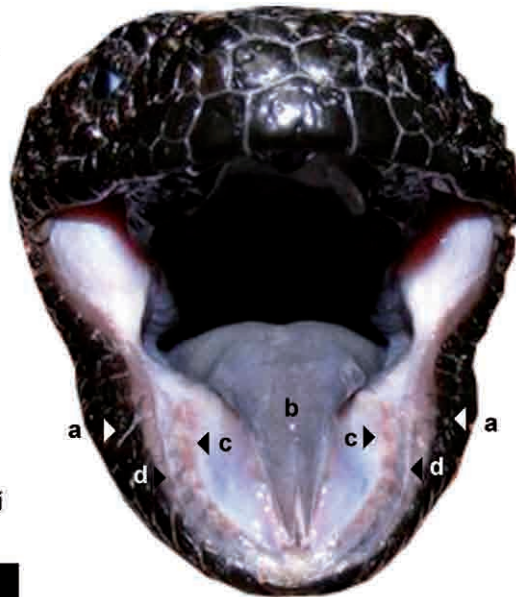


Figura 10. Els helodermàtids (*Heloderma suspectum* i *H. horridum*, a l'imatge) són dues espècies de sauris que habiten les àrees tropicals, subtropicals i desèrtiques d'Amèrica del Nord i Amèrica Central. El seu sistema verinós està constituït per diverses dents especialitzades (c) situades a la maxil·la que són força més llargues que els de la mandíbula superior i tenen un solc exterior. La glàndula verinosa (a) es troba doncs a la part inferior de la boca, situada entre els ossos de la maxil·la i el teixit connectiu, i està dividida en quatre compartiments. Durant l'atac, l'heloderma mossega i subjecta amb força la seva presa. Els moviments de la maxil·la causen una pressió sobre la glàndula verinosa que fa que el verí surti per uns orificis situats al llarg d'una canal on s'acumula el verí (d). Així, el verí és conduït a la punta de la dent a través del solc exterior. En els mamífers els efectes del verí produeixen taquicàrdia, una caiguda de la pressió sanguínia i hemorràgies internes en diversos òrgans. No es coneixen casos comprovats de mort causats a humans.

la dieta està basada en matèria vegetal com fruits, flors i llavors, com en algunes iguanes, agames o fins hi tot varans (Anguimorpha). Les serps i el seu llinatge germà, els anguimorfes, representen una notable desviació d'aquest patró tròfic. Si bé els ànguids no destaquen per alimentar-se de preses gaire grans, algunes espècies com el vidriol (*Anguis fragilis*) són capaces de capturar baves que són relativament grans. En canvi, els helodermàtids s'alimenten especialment d'ous de rèptil o d'ocell i de cries de mamífer, buscant-los dins de caus, forats o cavitats mitjançant el seu sistema vomeronasal i la seva llengua bífida (Beck, 2005; Pianka, 2004). El cas dels varans és el més significatiu. Cerquen de forma activa preses amb l'ajut de la llengua bífida, alimentant-se fins i tot de grans mamífers. Les espècies més grans com el varà de Komodo (*Varanus komodoensis*) (fig. 4), que pot assolir fins a 3.5 m, són depredadors que es troben al capda-

lunt de la cadena alimentària. En algunes illes d'Indonèsia, a Nova Guinea i a Austràlia els varans han substituït els mamífers carnívors en aquest paper com a producte del seu gigantisme (Sweet i Pianka, 2007).

La maquinària verinosa dels ofidis

Si algú a la natura exemplifica el poder del verí, és sens dubte la serp. Des dels inicis de la humanitat la misteriosa capacitat per matar els éssers humans mitjançant una simple mossegada per part d'una estranya criatura amb el cos llarg i sense extremitats, devia causar autèntic terror. Així, no és estrany que la por a les serps formi part d'un dels aprenentatges humans bàsics (Öhman i Mineka, 2003), i que aquests animals siguin un dels membres més destacats de les nostres mitologies. No va ser fins a 1670 que el metge italià Francesco Redi va descobrir que les serps mataven les seves preses injectant verí per mitjà d'un



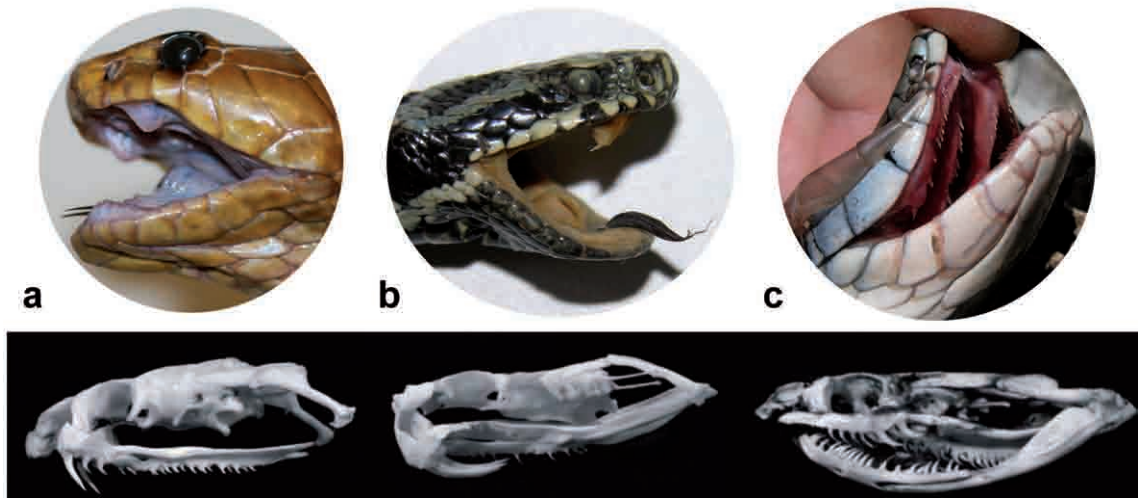


Figura 11. Els ofidis més avançats (cenofidis) han desenvolupat tres sistemes inoculadors de verí al llarg de la seva evolució. El sistema proteroglif (a) es troba en tots els elàpids (cobres, mambes, serps marines i de coral), els ullals són immòbils i presenten un solc profund que condueix el verí. A la fotografia es pot observar el cap i el crani d'una cobra (*Naja*). El sistema solenoglif (b) presenta un parell d'ullals emplaçats en la part anterior de la boca, articulables i que resten plegats sobre el sostre de la boca quan no són utilitzats. El verí flueix per un conducte tancat situat a l'interior de l'ullal. És el que presenten les serps de la família dels vipèrids, com els escurçons, els cròtals o les serps de cascavell, com l'escurçó europeu (*Vipera berus*) de la fotografia. El sistema opistoglif (c) es defineix per l'existència d'un o de vegades dos parells d'ullals amb solc, situats a la part mitjana de la mandíbula superior. És present en les colobres verinoses com *Natrix natrix* (cap i crani), ofidis en general poc verinosos per a l'home, tot i que amb algunes destacades excepcions. Finalment, les serps aglifes es troben mancades de dents i glàndules especialitzades, i són, en la majoria dels casos, no perilloses.

sofisticat sistema allotjat a la mandíbula superior. L'aparell inoculador està constituït per una dentició i glàndules productores de verí. En general, hi ha quatre tipus generals de sistemes dentaris en les serps (fig. 11). Els ullals són dents especialitzades en la inoculació de verí, tenen una mida variable segons els grups d'ofidis i les mides corporals de les espècies. A tall d'exemple, l'escurçó africà *Bitis gabonica* de fins a 1,8 m de longitud té uns ullals que poden assolir els 29 mm. En canvi, la serp verinosa més gran, la cobra reial *Ophiophagus hannah*, amb una longitud màxima de 5.5 m, està dotada d'uns ullals que no superen 1 cm de longitud. Un cas singular són les serps talp (família Atractaspidae) que presenten una notable variació. Una espècie s'alimenta de cucs de terra i no té dents especialitzades en la injecció de verí. Hi ha un gènere que té ullals fixos situats a la part anterior de la boca. Finalment, el gènere *Atractaspis* destaca per tenir ullals davanters extremadament llargs i no presenta cap altre tipus de dentició a la maxil·la. Aquestes serps són capaces de moure els ullals i fer-ne sortir la punta per la commissura bucal i així mossegar amb la boca tancada. Aquesta capacitat s'interpreta com una adaptació per caçar rosegadors dins dels seus caus força estrets on no hi ha gaire espai per obrir la boca.

La glàndula verinosa es localitza a la part posterior del cap, darrere els ulls. És una estructura dividida en lòbuls que contenen túbuls amb cèl·lules productores que aboquen el verí

en un lumen interior. En els elàpids aquest és petit i el verí s'acumula bàsicament en les cèl·lules; com a conseqüència la quantitat injectada és petita en relació als vipèrids. En relació a la mida del cap, els vipèrids acostumen a tenir glàndules verinoses més grans que els elàpids, probablement a causa de la preponderància de citotoxines en el seu verí que afecten el gran volum de teixits de la presa, requerint així que s'injectin dosis més grans.

Si bé antigament s'havia utilitzat el terme "glàndula de Duvernoy" per denominar la glàndula salivar modificada per produir mucus amb propietats tòxiques de les colobres aglifes i opistoglifes, actualment es tendeix a considerar-la com una veritable glàndula verinosa. En les serps opistoglifes, el verí segregat per la glàndula del verí desemboca en un conducte a la base d'una o dues dents diferenciades, situades a la part mitjana de la maxil·la. Aquest sistema inoculador és menys eficient, atès que el verí ha de fluir per les dents i la quantitat injectada és petita. Les glàndules verinoses en les serps més avançades (solenoglifs i proteroglifs) es troben situades a la part posterior del cap, darrere dels ulls i envoltades d'una musculatura que en contraure's injecta el verí a pressió. Aquest mecanisme permet la inoculació de dosis de verí de forma molt ràpida.

El verí de les serps és fonamentalment un còctel de proteïnes que desenvolupen a grans trets tres tipus d'efectes. Les neurotoxines paralitzen el sistema muscular interrompent la transmissió sinàptica, ja sigui bloquejant



l'alliberament de l'acetilcolina (el neurotransmissor bàsic) o la seva unió amb el receptor específic. Altres toxines actuen sobre el sistema sanguini, produint coagulació, anticoagulació o hemorràgies. El darrer cas correspon a les toxines que destrueixen cèl·lules i teixits de diferents tipus: muscular (miotoxines), cèl·lules sanguínies (hemotoxines) o de forma no específica (citotoxines). L'objectiu és facilitar la digestió de la presa ja que les serps no tenen capacitat de masticació.

Evolució del sistema verinós de les serps

Segons evidències morfològiques i embriològiques, i considerant les relacions filogenètiques entre els principals grups de serps, és possible reconstruir com l'evolució ha construït el seu aparell verinós. L'ancestre comú de les serps amb els Toxicofera més afins com els varans o els helodermàtids, va perdre les glàndules de verí i la dentició associada. La dieta de les serps excavadores actuals, que són les més basals en la filogènia, basada en formigues i tèrmits, fa innecessària la conservació

d'un aparell verinós. Probablement, la serp ancestral tenia una dieta constituïda per petites preses i igualment no necessitava verí per matar-les. No obstant això, la serp ancestral va conservar les glàndules seroses precursors de les verinoses però, a diferència dels anguimorfes, restringida únicament a la mandíbula superior. El procés seguit pel desenvolupament del sistema verinós durant l'evolució de les serps va consistir fonamentalment primer en l'aparició d'una glàndula especialitzada en la producció de toxines i després en l'aparició d'un aparell inoculador. En aquest procés hi ha una sèrie de passos clau. El primer és la diferenciació de la part posterior de la glàndula serosa en una de més especialitzada, la glàndula de Duvernoy, que va començar a produir toxines. S'ha postulat que el verí podria haver-se desenvolupat mitjançant el reclutament d'enzims pancreàtics usats primerament en la digestió de la presa. L'expressió del gen responsable d'aquests enzims seria diferent en la glàndula verinosa, donant lloc a l'aparició d'una nova proteïna de funció tòxica. La repetició d'aquest procés seria responsable de

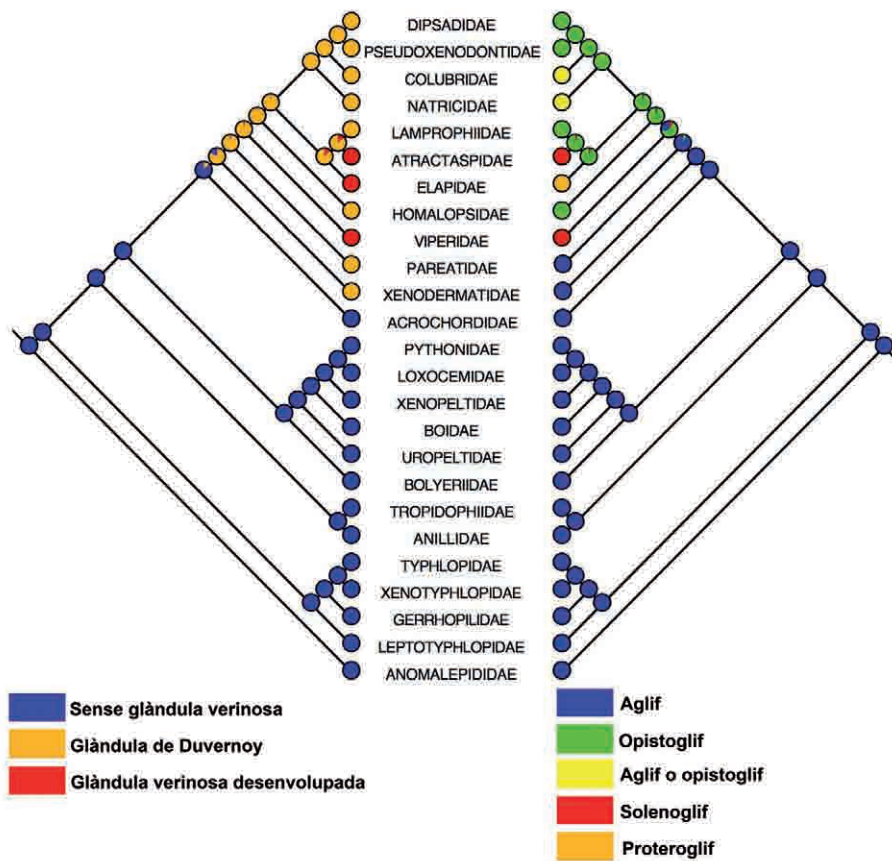


Figura 12. Reconstrucció de l'evolució de la glàndula secretora de verí i els tipus de dentició associada en els ofidis, basada en el mètode de la màxima versemblança. Com es pot observar, l'adquisició d'una glàndula de verí força desenvolupada s'ha assolit dos o tres cops de forma independent durant la història evolutiva de les serps. En el cas de les denticions verinoses, el sistema solenoglif presenta dos orígens independents, mentre que la reversió des d'una dentició amb ullals posteriors a un sistema aglif ha ocorregut com a mínim dues vegades separadament.



la constitució dels veritables còctels tòxics presents a les serps verinoses més avançades. No obstant això, les darreres evidències apunten a una realitat molt més complexa. Prop de 20 famílies de proteïnes produïdes per diferents tipus de teixits haurien estat la base per desenvolupar el complex de toxines com a mínim 24 vegades al llarg de l'evolució de les serps. Alhora, per evitar l'autointoxicació de la serp s'haurien desenvolupat inhibidors de la circulació d'aquestes toxines.

El segon pas és l'aparició dels ullals posteriors presents als ofidis opistoglifs, durant l'embriogènesi, a causa del desacoblament d'una part de l'epiteli responsable del desenvolupament de la dentició. A partir d'aquí, les serps haurien desenvolupat unes denticions solenoglifes i proteroglifes mitjançant un creixement al·lomètric diferenciat que faria migrar aquests ullals a la posició anterior de la mandíbula en els darrers estadis embrionaris (Vonk *et al.*, 2008). El canal transportador de verí, s'aniria tancant fins a formar el conducte interior que es pot trobar en els vipèrids. Així, el desenvolupament de glàndules verinoses avançades i de la dentició solenoglifa hauria succeït diversos cops de forma independent en els cenofidis (fig. 12).

Una hipòtesi per explicar la gènesi d'un nou depredador

Malgrat el seu disseny corporal tan simple, les serps més avançades (Caenophidia) són components força recents de les faunes dels ecosistemes i s'han diversificat notablement en l'àmbit ecològic i alimentari. L'especialització ecològica és en gran mesura el principal factor causal responsable produint extraordinàries i sorprenents adaptacions (fig. 13). Basant-nos en la història evolutiva dels escamosos i de les serps, és possible analitzar com canvis morfològics i en el comportament tròfic han produït una notable diversificació de la dieta. Les particulars característiques morfològiques de les serps (cos extremadament cilíndric i allargat, i sense extremitats) obliguen a considerar quatre tipus generals de preses. El primer correspon a preses que són tan petites en relació a la mida de la serp que poden ser empassades directament sense que hagin de ser immobilitzades. Així, aquestes serps no necessiten ser verinoses o constrictores. Les preses allargades i poc gruixudes, constitueixen la segona categoria i en són un bon exemple molts rèptils escamosos, però també cucs de terra o llímacs. No és gens estrany doncs, que a les regions tropicals del món hi hagi força espècies de serps que s'alimentin d'altres, donat que el que cap millor dins de l'estómac d'una serp és una altra serp. El cas oposat, la tercera categoria, és l'alimentació de preses no gaire més grans que la serp, però

que presenten un diàmetre relativament gran, com certs tipus d'ous, o els ocells. Finalment, cal considerar aquelles preses que són força grans en relació a la mida del depredador, cas perfectament exemplificat en les boes o pitons, que són capaces d'alimentar-se de mamífers ungulats o de cocodrils.

Totes les serps, sigui quina sigui la seva ecologia, costums i hàbitats, posseeixen un cos força més llarg que la seva cua. Aquesta característica seria el resultat de l'herència d'unes proporcions corporals procedents d'un ancestre subterrani (Shine i Wall, 2008). Aquest origen ha estat recentment reforçat a partir de diverses evidències morfològiques i moleculars (Apestiguía i Zaher, 2006; Wiens *et al.*, 2010; Zaher i Rieppel, 2002), descartant així la teoria de l'ancestre marí (Lee, 2005-2009). Aquesta morfologia amb un gran abdomen tubular on es troba l'estómac allargat i voluminos, permet que hi càpiga aquesta quantitat de menjar. La primera estratègia tròfica desenvolupada per les serps podria ser de la primera categoria de preses, especialment quan els ítems consumits es troben agrupats. El millor exemple són les serps cegues (Scoleophidia) que s'alimenten de tèrmit i formigues (fig. 5). Atès que aquestes apareixen agrupades formant colònies d'insectes socials, si bé la mida de cada presa és petita, la biomassa consumida és gran. En l'estómac d'una d'aquestes serps es van arribar a comptabilitzar fins a 1.400 larves i pupes de tèrmit. Alhora, la seva petita mida no fa necessari que les serps cugin un gran cap, amb un crani i mandíbules flexibles per manipular la presa. Aquesta condició és important atès que tenen un crani fort i massís, i per tant escassament flexible, per poder excavar i viure sota terra.

L'augment de restes fòssils de serps procedents de finals del Cretàcic suggereix que durant aquest període les serps van experimentar una diversificació de formes i van abandonar la seva vida subterrània per emergir a la superfície. Aquest fet coincideix amb l'expansió dels mamífers i en especial de les formes de petita mida com els primers rosegadors (fa 58 milions d'anys, Van Isterbeeck *et al.*, 2007). Aquests mamífers, atès el seu cicle biològic tan ràpid i la seva posició en les xarxes tròfiques, representen una biomassa considerable en molts ecosistemes. Atretes per aquesta gran disponibilitat de preses o per altres causes, com la disminució de la competència i/o depredació, o l'extinció de grans rèptils a finals del Cretaci, alguns llinatges de serps van abandonar el medi subterrani i van colonitzar la superfície. Els petits mamífers que es refugiaven dels depredadors aeris o terrestres amagant-se dins dels seus caus eren vulnerables a aquests nous depredadors amb un cos allargat que els permetia d'entrar-hi i que mitjançant el seu olfacte vomeronasal podien





Figura 13. L'escurçó de banyes (*Cerastes gasperetti*) és una serp especialitzada en la vida en els deserts de sorra d'Àràbia. La seva morfologia és un compendi d'adaptacions a aquests hàbitats extrems que tenen com a objectiu la captura de les seves preses (rèptils i mamífers), que són en aquests hàbitats habitualment rars, com el gecko *Sphenodactylus doriae* de la fotografia. Aquesta serp s'enterra a la sorra mitjançant torsions laterals del tronc, amb l'ajut de les fileres d'escates dorsals properes a les ventrals, que estan unides més laxament a la pell i actuen com a petites pales drenant la sorra durant els moviments. Enterrada a la sorra és gairebé invisible per als seus depredadors i les seves preses, les quals caça a l'aguait. Aquesta estratègia en comparació amb la recerca activa de preses, minimitza els riscos fisiològics i de depredació, alhora que augmenta la probabilitat d'alimentar-se quan la disponibilitat de preses és baixa. Les banyes que la serp té al cap es creu que imiten la forma dels brots tendres de les plantes, fet que podria servir d'esquer per a la captura de preses. Amb tot, el millor mètode és l'ús de la seva cua, que, a diferència de la coloració mimètica de la resta del cos, és d'un color groc que crida l'atenció a rosegadors, aus i rèptils. El moviment de la cua davant del cap de la serp serveix per atreure-les a una mort gairebé segura. Finalment, la serp pot desplaçar-se grans distàncies utilitzant un moviment de reptació lateral ("sidewinder") que minimitza el fregament amb la sorra. Aquest tipus de locomoció ha estat desenvolupat independentment pels escurçons *Cerastes* del nord d'Àfrica i Àràbia, l'escurçó del desert africà del Namib, *Bitis peringueyi* i la serp de cascavell dels deserts d'Amèrica del Nord, *Crotalus cerastes*. Per un fenomen de convergència evolutiva, tots tres grups de serps presenten morfologies i ecologies similars com a resultat d'una adaptació òptima als deserts de sorra.

seguir el seu rastre en la completa foscor. Un bon exemple d'aquest enorme nou potencial tròfic és el desenvolupament de forma independent en les boes i els cròtals d'òrgans que detecten la calor dels mamífers, situats dins de fossetes a les escates labials en el primer

cas i prop del musell en l'altre. La captura dels petits mamífers representa un canvi d'estratègia tròfica notable en la història evolutiva de les serps que presenta certs avantatges. La captura de preses relativament grans per la mida del depredador permet reduir la fre-



qüència d'alimentació, ja que s'adquireix més quantitat de biomassa en menys temps. Això comporta una menor exposició als depredadors, un menor risc fisiològic a causa per exemple de condicions climàtiques adverses, i la possibilitat d'invertir més temps en altres activitats com la reproducció.

Així, les serps van passar de capturar un elevat nombre de minúscules preses a la captura d'una única presa de més mida corporal, fet que va tenir profundes implicacions comportamentals, ecològiques i morfològiques (Colston *et al.*, 2010). El crani d'aquestes noves serps, el llinatge dels Amerophiida i els Henophiida, alliberat de la rigidesa requerida per l'excavació, va experimentar una sèrie de modificacions. La mida del cap va augmentar per incrementar la capacitat de mossegada i canvis osteològics van fer possible un crani més flexible. Especialment destacable és l'eliminació de l'articulació mandibular i la seva substitució per un lligament muscular. Com a resultat, aquestes serps usen el cap de forma molt eficient, tant per capturar, com per manipular i empassar-se preses d'un diàmetre més gran que el seu cos, com si fos una mà.

Ara bé, alimentar-se de preses relativament grans representa potencialment un risc més gran per al predador. En augmentar la mida de la presa, també pot augmentar el dany que poden causar en defensar-se, produint-li importants lesions. Una conseqüència de l'increment de flexibilitat cranial és que el cap esdevé bastant fràgil. L'intent de fugida de la presa pot produir danys en les mandíbules que incapaciten la serp per alimentar-se de nou i provocar-li la mort per inanició. Per tal d'afrontar aquest problema, l'evolució ha adoptat en les serps dues solucions diferents. La primera és la immobilització de la presa usant el mateix cos de la serp, mitjançant el procés de constricció. Aquest mètode consisteix a enroscar el cos de la serp sobre el de la presa formant diversos anells, immobilitzant-la i posteriorment provocar-li la mort per asfíxia, en impedir l'entrada d'aire en els pulmons. No obstant això, no és descartable que pugui també produir un augment de la pressió sanguínia provocant una aturada cardíaca. Aquesta estratègia ha estat desenvolupada especialment pels boids (boes i pitons), els acrocòrdids i algunes colobres. La seva gran mida els permet d'alimentar-se de grans vertebrats, que en alguns casos representen fins el 95% del pes de la serp (Murphy i Henderson, 1997). El principal cost de la constricció és que la diferència de mida entre el depredador i la presa no pot ser gaire gran. Les serps capaces d'alimentar-se de grans preses, com mamífers ungulats, són també grans exemplars de boes i de pitons.

L'altra estratègia ha estat el desenvolupament de verins letals. Les colobres opistoglifes capturen les seves preses retenint-les amb

la boca durant un cert temps, mentre el verí va fluïnt de les dents fins al cos de la víctima. Aquesta menor capacitat d'inoculació de verí, que alhora és menys tòxic que els dels elàpids o vipèrids, implica un elevat risc que la presa pugui danyar el depredador. Quan més gran és la presa capturada en relació a la mida del depredador, més gran és la dificultat per retenir-la i a la vegada augmenta la capacitat d'agressió de la presa com a defensa a l'atac. Així, és previsible que la mida relativa de les preses consumides en relació a la d'aquestes serps sigui petita, per tal de disminuir el risc d'una lesió. Així mateix, hi ha serps d'ullals posteriors que utilitzen la constricció no per matar la presa sinó simplement per immobilitzar-la mentre el verí fa el seu efecte. Aquesta estratègia permet capturar preses relativament grans reduint els problemes que això comporta per al depredador. En aquestes serps, el fet d'utilitzar o no la constricció depèn no només de la mida de la presa sinó també de les seves característiques. Els peixos i els amfibis atès el seu cos tou i relliscós són empassats directament sense ser constrenyits.

Les serps verinoses més avançades, com les cobres, les mambes, els cròtals o els escurçons (famílies Elapidae, Viperidae i Atractaspididae), suposen la culminació final d'aquesta trajectòria evolutiva. La seva mossegada és extremadament ràpida (en algunes espècies pot durar menys de 0,2 segons), però permet la injecció d'una elevada dosi d'un verí molt potent i mortal. Així, la durada del contacte físic entre la presa i el depredador és tan insignificant que l'atac mitjançant la mossegada representa per a la serp un risc molt baix. Aquesta rapidesa fa que la presa no acostumi a respondre a l'atac, ja que no és capaç de localitzar el depredador o de comprendre amb exactitud el que acaba de passar. El fet de no retenir la presa a la boca mentre el verí fa efecte o d'immobilitzar-la amb el propi cos, tal com fan les serps verinoses menys avançades i constrictores, dóna l'oportunitat a la presa de fugir, evitant així l'enfrontament amb el depredador. Ara bé, aquesta fugida és en va, perquè la dosi de verí injectada li causarà finalment la mort. D'aquesta forma, aquestes serps han respost al problema de minimitzar el risc d'agressió d'una presa comparativament més gran, que d'altra banda és més rendible que haver d'atacar diverses preses petites. A tall d'exemple, la massa d'una presa ingerida pel cròtal *Bothrops atrox* pot arribar a representar el 156% del pes de la serp, molt més que en les colobres proteroglifes o en les serps constrictores.

Els ofidis verinosos estan presents en el registre fòssil des de fa 36 Ma, fet que representa tan sols el 25% de l'edat del conjunt de les serps. Tot i que les dades moleculars (Vidal *et al.*, 2009) daten aquest origen en un



període més antic (Cretàcic), alhora també endarrerixen notablement l'edat d'aparició de la primera serp. Per tant, independentment del sistema de datació, durant aquest curt període de temps, l'evolució ha produït aproximadament el 72% de les espècies d'ofidis, que representen el 30% dels rèptils escamosos. A més, les serps verinoses es troben en tots els ecosistemes i regions biogeogràfiques càlides del món, on ocupen una vasta diversitat d'hàbitats. Les serps cegues (Scolophoridae) estan presents en tots els continents de l'hemisferi sud perquè el seu ancestre habitava el supercontinent Gondwana abans que aquest es fragmentés en les masses de terra actuals (Vidal *et al.*, 2010). A diferència d'aquestes, les serps verinoses més avançades, els vipèrids i elàpids, presenten una distribució més àmplia i s'han expandit pels continents quan aquests estaven separats, creuant barreres marines o dispersant-se grans distàncies. En aquest sentit, si considerem la riquesa d'espècies, la seva capacitat de dispersió i distribució geogràfica, així com la seva gran diversitat ecològica, no hi ha gaires dubtes que les serps verinoses han aconseguit un èxit destacable. Els processos coevolutius implicats han produït canvis en els plans morfològics bàsics (elongació corporal, sistema vomeronasal), patrons de locomoció, capacitat fisiològica i metabòlica, i estratègia de captura de les preses. L'etapa final ha sigut el desenvolupament d'un sistema verinós extraordinàriament potent i letal. El motor d'aquest procés tan singular en el context de l'evolució de la vida a la terra, ha estat probablement la diversificació dietètica envers preses més grans, produïda per l'èxit dels mamífers a la fi del Cretaci. Com a resultat final, l'evolució ha dissenyat les serps verinoses com uns caçadors tan subtils i elegants com eficaços i mortals, que maten gairebé a distància.

Agraïments

Voldria agrair a en Manel Pijoan i Albert Masó, la revisió del manuscrit.

Bibliografia

- Apestiguía, S. i Zaher, H. (2006). A Cretaceous terrestrial snake with robust hindlimbs and a sacrum. *Nature*, 440: 1037-1040.
- Barlow, A., Pook, C.E., Harrison, R.A. i Wüster, W. (2009). Coevolution of diet and prey-specific venom activity supports the role of selection in snake venom evolution. *Proceedings of the Royal Society. Series B, Biological Sciences*, 276: 2443-2449.
- Beck, D.B. (2005). *Biology of gila monsters and beaded lizards*. University of California Press, Berkeley and Los Angeles.
- Caldwell, M.S. i Lee, M.S.Y. (1997). A snake with legs from the marine Cretaceous of the Middle East. *Nature*, 386: 705-709.
- Colston, T.J. Costa, G.C. i Vitt, L.J. (2010). Snake diets and the deep history hypothesis. *Biological Journal of the Linnean Society*, 101: 476-486.
- Cooper, W.E. Jr. (1998). Evaluation of swab and related tests as a bioassay for assessing responses by squamate reptiles to chemical stimuli. *Journal of Chemical Ecology*, 24: 841-866.
- Cooper, W.E. Jr. i Vitt, L.J. (1984). Conspecific odor detection by the male Broadheaded Skink, *Eumeces laticeps*: effects of sex and site of odor source and of male reproductive condition. *Journal of Experimental Zoology*, 230: 199-209.
- Daltry, J.C., Wüster, W. i Thorpe, R.S. (1996). Diet and snake venom evolution. *Nature*, 379: 537-540.
- Datta, P.M. i Rayz, S. (2006). Earliest lizard from the Late Triassic (Carnian) of India. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 26: 795-800.
- Fry, B.G., Vidal, N., Norman, J.A., Vonk, F.J., Scheib, H., Ramjan, R., Kuruppu, S., Fung, K., Hedges, S.B. Richardson, M.K., Hodgson, W.C., Ignjatovic, V., Summerhayes, R. i Kochva, E. (2006). Early evolution of the venom system in lizards and snakes. *Nature*, 439: 584-588.
- Fry, B.G., Wroe, S., Teeuwisse, W., van Osch, M.J., Moreno, K., Ingle, J., McHenry, C., Ferrara, T., Clausen, P., Scheib, H., Winter, K.L., Greisman, L., Roelants, K., van der Weerd, L., Clemente, C.J., Giannakis, E., Hodgson, W.C., Luz, S., Martelli, P., Krishnasamy, K., Kochva, E., Kwok, H.F., Scanlon, D., Karas, J., Citron, D.M., Goldstein, E., McNaughtan, J., i Norman J. (2009). A central role for venom in predation by *Varanus komodoensis* (Komodo Dragon) and the extinct giant *Varanus (Megalania) priscus*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106(22): 8969-8974.
- Gong, E., Martin, L.D., Burnham D.A. i Falk, A.R. (2010). The birdlike raptor *Sinornithosaurus* was venomous. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 107(2): 766-768.
- Head, J.J., Bloch, J.I., Hastings, A.K., Bourque, J.R., Cadena, E.A, Herrera, F.A., Polly, P.D. i Jaramillo, C.A. (2009). Giant boid snake from the Palaeocene neotropics reveals hotter past equatorial temperatures. *Nature*, 475: 715-718.
- Hedges, S.B. i Vidal, N. (2009). Lizards, snakes, and amphisbaenians (Squamata). In: Hedges, S.B. i Kumar, S. (eds.), *The Timetree of Life*, pp. 383-389. Oxford University Press, New York.
- Kasturiratne, A., Wickremasinghe A.R., de Silva N., Gunawardena N. i Pathmeswaran, A.



- (2008). The global burden of snakebite: A literature analysis and modelling based on regional estimates of envenoming and deaths. *PLoS Medicine*, 5(11): e218.
- Kley, N.J. i Brainerd, E.L. (1999). Feeding by mandibular raking in a snake. *Nature*, 402: 369-370.
- Kley, N.J. (2001). Prey transport mechanisms in blindsnakes and the evolution of unilateral feeding systems in snakes. *American Zoologist*, 41: 1321-1337.
- Lee, M.S.Y. (2005). Molecular evidence and marine snake origins. *Biology Letters*, 1: 227-230.
- Lee, M.S.Y. (2009). Hidden support from unpromising datasets strongly unites snakes and anguimorph lizards. *Journal of Evolutionary Biology*, 22: 1308-1316.
- Lewis, B.A., Whiting, M.J. i Stapley, J. (2007). Male flat lizards prefer females with novel scent. *African Zoology*, 42(1): 91-96.
- Li, M., Fry, B.G. i Kini, R.M. (2005). Eggs-only diet: its implications for the toxin profile changes and ecology of the marbled sea snake (*Aipysurus eydouxii*). *Journal of Molecular Evolution*, 60: 81-89.
- Murphy, J.C. i Henderson, R.W. (1997). *Tales of giant snakes. A historical natural history of anacondas and pythons*. Krieger Publishing Company, Malabar, Florida, USA.
- Öhman, A. i Mineka, S. (2003). The malicious serpent: snakes as a prototypical stimulus for an evolved module of fear. *Current Directions in Psychological Science*, 12: 5-9.
- Pianka, E.R. (2004). *Lanthanotus borneensis*. In: Pianka, E.R., King, D.R. i King, R.A. (eds.), *Varanoid lizards of the world*, pp. 535-538. Indiana University Press, Bloomington.
- Shine, R. i Wall, M. (2008). Interactions between locomotion, feeding and bodily elongation during the evolution of snakes. *Biological Journal of the Linnean Society*, 95: 293-304.
- Schwenk, K. (1995). Of tongues and noses: chemoreception in lizards and snakes. *Trends in Ecology and Evolution*, 10(1): 7-12.
- Schulp, A.S., Mulder, E.W.A. i Schwenk, K. (2005). Did mosasaurs have forked tongues? *Netherlands Journal of Geosciences*, 84(3): 359-371.
- Sweet, S.S. i Pianka, E.R. (2007). Monitors, mammals and Wallace's Line. Third multidisciplinary world conference on monitor lizards, Alexander Koenig Museum, Bonn, Germany. *Mertensiella*, 16: 79-99.
- Van Itterbeeck, J., Missiaen, P., Folie, A., Markevich, V.S., Van Damme, D., Guo, D.-Y. i Smith, T. (2007). Woodland in a fluvio-lacustrine environment on the dry Mongolian Plateau during the late Paleocene: Evidence from the mammal bearing Subeng section (Inner Mongolia, P.R. China). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 243(1-2): 55-78.
- Vidal, N. i Hedges, S.B. (2004). Molecular evidence for a terrestrial origin of snake. *Proceedings of the Royal Society. Series B, Biological Sciences*, 271: S226-S229.
- Vidal, N., Marin, J., Morini, M., Donnellan, S., Branch, W.R., Thomas, R., Vences, M., Wynn, A., Cruaud, C. i Hedges, S.B. (2010). Blindsnake evolutionary tree reveals long history on Gondwana. *Biology Letters*, 6: 558-561.
- Vidal, N., Rage, J.-C., Couloux, A. i Hedges, S.B. (2009). *Snakes (Serpentes)*. In: Hedges, S.B. i Kumar, S. (eds.), *The Timetree of Life*, pp. 390-397. Oxford University Press, New York.
- Vitt, L. i Pianka, E.R. (2005). Deep history impacts present-day ecology and biodiversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102(22): 7877-7881.
- Vonk, F.J. i Richardson, M. (2008). Serpent cloaks tick faster. *Nature*, 454: 282-283.
- Vonk, F.J., Admiraal, J.F., Jackson, K., Reshef, R., de Bakker, M.A.G., Vanderschoot, K., van den Berge, I., van Atten, M., Burgerhout, E., Beck, A., Mirtschin, P.J., Kochva, E., Witte, F., Fry, B.G., Woods, A.E. i Richardson, M.K. (2008). Evolutionary origin and development of snake fangs. *Nature*, 454: 630-633.
- Wiens, J.J., Brandley, M.C. i Reeder, T.W. (2006). Why does a trait evolve multiple times within a clade? Repeated evolution of snake-like body form in squamate reptiles. *Evolution*, 60: 123-141.
- Wiens, J.J., Kuczynski, C.A., Townsend, T., Reeder, T.W., Mulcahy, D.G. i Sites Jr. J.W. (2010). Combining phylogenomics and fossils in higher-level squamate reptile phylogeny: molecular data change the placement of fossil taxa. *Systematic Biology*, 59(6): 674-688.
- Zaher, H. i Rieppel, O. (2002). On the phylogenetic relationships of the cretaceous snakes with legs, with special reference to *Pachyrhachis problematicus* (Squamata, Serpentes). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 22(1): 104-109.

