



# UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

Escuela Nacional de Estudios Profesionales  
"IZTACALA"

B0428/87  
M35  
Es-1

## ECOLOGIA ALIMENTICIA DE LAS CULEBRAS SEMIACUATICAS *Nerodia rhombifera werleri* Y *Thamnophis proximus rutiloris* EN ALVARADO VERACRUZ

# T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:

B I O L O G O

P R E S E N T A :

FRANCISCO JAVIER MANJARREZ SILVA



Universidad Nacional  
Autónoma de México



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

A mis padres Everardo y Margarita por su apoyo y ayuda incondicional durante toda mi formación profesional, con todo mi amor.

A mis hermanos: Patricia

Margarita

Everardo

Daniel

Gerardo

Victor

Saul

# I N D I C E

Resúmen.....	2
I Introducción.....	3
II Sistemática y Distribución.....	3
<u>Nerodia rhombifera</u> .....	5
<u>Thamnophis proximus</u> .....	5
III Antecedentes.....	7
1) Dieta.....	7
a) Estudios en Simpatría.....	8
2) Variaciones de la dieta.....	9
a) Variación geográfica y temporal.....	9
b) Cambios ontógenicos.....	10
3) Quimiorrepción y Visión en la Dieta.....	12
4) <u>Nerodia rhombifera</u> y <u>Thamnophis proximus</u> ...	14
5) Trabajos en México.....	15
IV Objetivos.....	17
V Zona de estudio.....	18
VI Metodología.....	22
Trabajo de campo.....	22
Trabajo de laboratorio.....	26
VII Resultados.....	28
Condiciones ambientales.....	28
Abundancia.....	28
Abundancia mensual.....	29
Horario de captura.....	31
Microhabitat.....	31
Dieta.....	33
Conducta alimenticia.....	41
VIII Discusión y conclusiones.....	50
IX Apendices.....	56
X Referencias.....	67

## RESUMEN

La repartición de los recursos del microhabitat, tiempo y principalmente la dieta obtenida por regurgitación forzada, se estudiaron en dos especies de culebras semiacuáticas cercanamente emparentadas, en Alvarado, Veracruz, durante 16 visitas mensuales. De los 46 contenidos estomacales obtenidos para Nerodia rhombifera werleri (que corresponden al 33.8 % de culebras capturadas de esta especie) se encontró que se alimentaba en un 95 % de pez, mientras que Thamnophis proximus rutiloris se alimentó exclusivamente de anuros (ranas y renacuajos). Ambas especies también difirieron en sus horas de actividad y utilización del microhabitat. N. r. werleri presentó algunas diferencias intraespecíficas en dieta y microhabitat. Se estimó la abundancia relativa de las presas encontrándose que ambas especies de culebras aumentan la depredación en respuesta a la abundancia y disponibilidad de sus presas. Las dos especies mostraron diferencias en sus patrones de comportamiento forrajero: N. r. werleri buscó sus presas dentro del agua en las zonas más profundas y T. p. rutiloris en las orillas del pantano. Las conclusiones respecto a T. p. rutiloris deben tomarse con cautela debido a su poca abundancia.

## INTRODUCCION.

Hutchinson (1978) estableció al nicho como un hipervolumen n-dimensional de factores físicos y medioambientales que determinan la existencia de las especies, donde cada especie selecciona ciertas características del medio que le dan los requerimientos necesarios para sobrevivir y reproducirse.

Pianka (1974) caracterizó y delimitó estos requerimientos en espacio, tiempo y alimento, con desigual partición dentro de cada especie que conforma una comunidad ecológica, lo que da como resultado la segregación de las especies en simpatria en la utilización interespecifica de estos recursos. Así se ha reportado que sobre todo en vertebrados terrestres, esta segregación se manifiesta primordialmente en las dimensiones del habitat, seguidas del alimento y dimensiones de actividad temporal (Schoener 1974).

Este trabajo pretende establecer la importancia que tiene principalmente el recurso alimenticio, en una población donde son simpaticas dos culebras semiacuaticas, Nerodia rhombifera werleri y Thamnophis proximus rutiloris, en la determinación de sus relaciones competitivas y de coexistencia.

## SISTEMATICA Y DISTRIBUCION.

Los géneros Nerodia y Thamnophis de culebras semiacuáticas, pertenecen a la subfamilia Natricinae, de la familia Colubridae. El nombre de la subfamilia es dado por el género Natrix, ya que hasta antes de 1960 las especies que la comprenden se ubicaban en este género, que abarcaba aproximadamente 90 especies

distribuidas en todo el mundo (Malnate 1960).

En 1960, Malnate dividió al grupo con base en características morfológicas (forma del surco espermático, disposición de los dientes en el maxilar y forma de las escamas internasales) en 5 géneros: Amphiesma, Fowlea, Macropophis, Natrix y Rhabdophis.

A partir de esta división el género Natrix comprendió tres especies en Europa, cinco en el sureste de Asia, dos en el oeste de Africa y doce en Norteamérica. El mismo año, Smith y Huheey (1960) separaron algunas especies americanas que agruparon en el género Regina.

Rossmann y Eberle, en 1977, reagruparon el género (con base en las investigaciones de proteínas sanguíneas, cromosomas, escamación, osteología craneal y hemipenes) conservando para las especies Europeas el nombre Natrix; los nombres Afronatrix y Sinonatrix fueron propuestos para los géneros Africano y Asiático respectivamente, y para las especies Norteamericanas se propuso el nombre Nerodia.

También propusieron la creación de la tribu Thamnophiini, (que toma el nombre del antiguo género Thamnophis) para agrupar a los 10 géneros americanos de la subfamilia Natricinae, debido a que poseen mayores afinidades entre sí, que con las Natricine del resto del mundo (Mao y Dessauer 1971).

Evidencias paleontológicas indican que representantes de los antiguos géneros Natrix y Thamnophis han estado presentes en los tres continentes desde el final del Plioceno temprano (Holman 1977, 1978).

En Norteamérica existen 8 especies de Nerodia, distribuidas desde E.E.U.U., al este de las Rocallosas, hasta el sureste de México; las especies Mexicanas son tres: N. erythrogaster, N. rhombifera y N. valida, que es endémica de México (Conant 1969).

Por su parte el género Thamnophis comprende 23 especies distribuidas desde América del Norte, al sur de Canadá, hasta América Central, en Costa Rica, de las cuales 18 especies se encuentran en México. Parte de las especies de este género son terrestres, sin embargo especies del oeste de E.E.U.U. y México son semiacuáticas (Rossman 1963).

#### Nerodia rhombifera:

Se distribuye desde E.E.U.U., a partir de los estados de Kansas, Indiana, Alabama y Texas, hasta el sur de México, en Tabasco y probablemente dentro de Campeche, Chiapas y Oaxaca. En México existen 3 subespecies: N. r. rhombifera, N. r. blanchardi y N. r. werleri, estas dos últimas endémicas de México, presentes en sistemas de drenaje y cuencas de la costa Este del Golfo, en zonas pantanosas y deltas (Conant 1969).

Nerodia rhombifera werleri Conant, se distribuye en parte de la costa del Golfo de México; Conant (1969) ha reportado su distribución desde Alvarado a San Andrés Tuxtla, Veracruz.

Se caracteriza por tener los márgenes medio dorsales negros sólido café oscuro, sus márgenes laterales oscuros son menos prominentes y las escamas pueden ser invadidas por un color pálido.

#### Thamnophis proximus:

Se distribuye desde E.E.U.U., a partir de los estados de

Wisconsin, Indiana y el Valle del Mississippi, hasta Costa Rica, encontrándose en México por toda la costa del Golfo y en Acapulco e Istmo de Tehuantepec, por el lado del Pacífico (Rossman 1963, Smith 1938).

En México se encuentran cuatro de las seis subespecies de I. proximus: I. p. diabolicus, I. p. orarius, I. p. alpinus (endémica de México) y I. p. rutiloris.

Thamnophis proximus rutiloris Cope. Su rango de distribución abarca desde el sur de Tamaulipas, a lo largo de la planicie costera, por el borde oriental de la Sierra Madre Oriental y península de Yucatan, hasta América Central en Cartago, Costa Rica. También existen poblaciones aisladas en el Istmo de Tehuantepec y el centro de Guerrero (Rossman 1963).

Aunque I. proximus antiguamente había sido tratada como una sinonimia o subespecie de I. sauritus, ha quedado plenamente comprobado que ambas son morfológica y genéticamente dos especies distintas (Rossman 1962, 1963, Gartside et al 1977).

## ANTECEDENTES.

Las culebras semiacuáticas han estado siempre confinadas a cuerpos de agua dulce como ríos, lagos, pantanos, etc.; sin embargo, Dunson (1980) encontró que varias especies de Nerodia pueden sobrevivir en habitats salinos durante largos períodos debido a su baja capacidad de permeabilidad al Sodio y agua que les permite tolerar medios marinos y estuarinos sin sufrir alguna afección.

Se han tratado aspectos de la ecología de algunas culebras norteamericanas del género Thamnophis (por ej. T. butleri, T. sauritus, T. radix, T. sirtalis) analizando basicamente parámetros poblacionales en zonas específicas (Carpenter 1952, Hart 1979, Blaesing 1979).

### 1.- Dieta.

Muchos autores han estudiado la dieta de las culebras Thamnophiini en E.E.U.U. y Canadá. Dentro de las descripciones de dieta de Thamnophis en las últimas décadas, se encuentra el trabajo de Fitch (1941) quién hizo una revisión de la morfología, habitat y hábitos alimenticios de diez subespecies de Thamnophis del Estado de California, E.E.U.U. Hamilton (1951) describió la dieta de T. s. sirtalis en el estado de Nueva York. Fox (1952) reportó los hábitos alimenticios de las subespecies de T. elegans de la costa del Pacífico en E.E.U.U., las cuales presentaban diferencias en sus dietas, teniendo preferencias por presas más terrestres o acuáticas, dependiendo de la subespecie de culebra y su distribución, ya sea de península o bahía.

a) Estudios en Simpatría.

Carpenter (1952) realizó un estudio ecológico muy completo de tres especies de Thamnophis simpátricas en Michigan, E.E.U.U., encontrando diferencias en los tamaños y tipos de presas consumidas por cada especie de culebra, lo que disminuyó la competencia alimenticia, así T. butleri se alimentó de anélidos (lombrices y sanguijuelas), T. sauritus de anfibios en un 90 % y el resto de peces y grillos, T. sirtalis incluyó un 80% de lombrices, 5 % de anfibios y una pequeña porción de mamíferos, aves, peces y grillos.

Mushinsky y Hebrard (1977a) estudiando tres especies de Nerodia y una de Regina en el sur de Louisiana, E.E.U.U., encontraron que N. rhombifera y N. cyclopion eran especies muy sobrelapadas en sus nichos y períodos de abundancia en el verano, siendo N. rhombifera más nocturna. Las dos especies se alimentaron de pez, por lo que, aunque fueron las más solapadas, presentaron aparentemente una repartición del recurso del tiempo, con períodos desincronizados de actividad máxima a lo largo del año, los cuales pudieran servir para reducir la competencia.

Gregory (1978) hizo un estudio de solapamiento alimenticio de T. sirtalis, T. elegans y T. ordinoides simpátricas en la isla de Vancouver, Canada, atribuyendo las diferencias en las dietas a la disponibilidad y/o abundancia de cada una de las presas, lo que determinó sus frecuencias en los contenidos estomacales.

Hart (1979) estudió la dieta de las especies simpátricas T. radix y T. sirtalis en el Interlago de Manitoba, E.E.U.U., en donde además determinó por parámetros del medio (temperatura, sustrato, intensidad de luz, etc.) las medidas del nicho y

encontró que ambas especies no difirieron en sus hábitos alimenticios. Por lo que no ocurrió un desplazamiento del nicho para cualquiera de las dos especies.

Arnold y Wassersug (1978) trabajando con poblaciones de I. elegans y I. sirtalis de California, Washington y México, encontraron como principal alimento renacuajos de Hyla regilla y Bufo boreas, asociando la abundancia de estas presas, en los contenidos estomacales, con el estadio larval de los renacuajos, que los hacía más o menos vulnerables, dependiendo de la capacidad de movilidad que presentaban. También encontraron que las culebras cambiaban sus sitios de forrajeo en respuesta a la disponibilidad de los renacuajos.

## 2.- Variaciones de la Dieta.

### a) Variación Geográfica y Temporal.

Dix (1968) al estudiar en el laboratorio diferentes poblaciones de I. sirtalis y Nerodia sipedon provenientes del norte y sureste de E.E.U.U., en donde se distribuyen simpátricamente, encontró diferencias en las preferencias alimenticias de adultos y crías recién nacidas en el laboratorio; concluyendo que la diferencia geográfica alimenticia es innata, asociada a la diferente disponibilidad temporal de presas en las distintas áreas.

Arnold (1977, 1981a, b) encontró diferencias en el comportamiento y morfología entre dos poblaciones de I. elegans en California, E.E.U.U., que coincidían con la diferencia en su dieta. Explicó las diferencias geográficas alimenticias como el

resultado de la selección del genotipo expresado fenotípicamente por la tendencia a ingerir o no un baboso (Ariolimax californicus y A. columbianus), para lo cual analizó las respuestas alimenticias de crías recién nacidas de poblaciones de culebras provenientes de diversos sitios de California, e híbridos de ambos tipos de poblaciones. Encontró que la progenie de culebras simpátricas con el baboso estaba más dispuesta a ingerirlos (65-85 %), mientras que las de las no simpátricas estaba menos dispuesta (17 %), los híbridos de ambas poblaciones presentaban también poca responsividad (19-32 %).

Kephart (1982) reportó las diferencias locales de dieta entre T. elegans y T. sirtalis en el norte de California, E.E.U.U., encontrando que las dos especies son más similares en su dieta en aquellos sitios donde ambas coexisten, sin embargo la dieta de cada especie de culebra varió tremendamente de un sitio a otro, atribuyéndose que estos cambios eran debidos a la distribución de la especie de culebra y abundancia de sus presas en cada sitio, más que a la dieta característica de la especie de culebra. Concluyó que las diferencias encontradas entre las dos especies son atribuidas a la distribución diferencial de las culebras en cada sitio de muestreo.

Kephart y Arnold (1982) describieron la variación de la dieta de T. elegans y T. sirtalis, a lo largo de siete años en un lago del norte de California, E.E.U.U. Postularon que los cambios anuales en la dieta se asocian a la abundancia de sus presas.

#### b) Cambios Ontogénéticos.

Mushinsky y Lotz (1980) propusieron que las culebras recién nacidas de Nerodia fasciata y N. erythrogaster presentan cambios

ontogénicos frente a extractos de piel de sus presas comunes, ellos no atribuyeron estos cambios a la adquisición de recientes experiencias alimenticias, sino a su propio proceso de maduración, que determinaría un cambio preprogramado en las preferencias químicas.

Mushinsky et al (1982) encontraron cambios ontogénicos en la dieta de N. erythrogaster y N. fasciata, que cambiaron de pez a rana cuando las culebras excedían en longitud los 50 cm (hocico-cloaca). Por su parte N. rhombifera y N. cyclopion primeramente se alimentaron de pez, aunque con la maduración e incremento de su tamaño corporal cambiaron el tamaño de pez y los lugares de forrajeo para sus presas. Cuando N. rhombifera alcanzó aproximadamente 80 cm de longitud (H-C), se alimentó de peces grandes presentes en las profundidades (Mushinsky et al 1982, Plummer y Goy 1984) aunque dicho cambio pudiera atribuirse a un cambio de técnica forrajera.

Rossmann (1980) atribuyó los cambios ontogénicos en las preferencias alimenticias de N. rhombifera al aumento de las proporciones de ciertas partes del craneo, que consecuentemente permite la ingestión de presas proporcionalmente más grandes.

Por su parte, Pough (1978) estableció que adultos de N. sipedon son capaces de sostener una actividad locomotora (agresión, defensa, forrajeo, etc.) que puede ser de cinco a ocho veces mayor que la sostenida por las crías, y que esta diferencia fisiológica repercute en los cambios ontogénicos ecológicos, como el que los adultos sean capaces de capturar presas más grandes al incrementar su tiempo de búsqueda de presas. Baeyens et al (1980)

no encontraron una diferencia fisiológica en la actividad buceadora entre tres especies de culebras acuáticas (N. erythrogaster, N. fasciata y N. rhombifera) y una terrestre (Elaphe obsoleta).

### 3. - Quimiorrecepción y Visión en la Dieta.

Ha sido demostrado por Burghardt (1966, 1967, 1968) que la percepción química de las presas es específica para cada especie de culebra, ya que al someter a culebras de varias especies de Thamnophis y Nerodia a extractos de varias posibles presas, encontró que cada especie de culebra tiene preferencias alimenticias específicas que son innatas. También se descartó la posibilidad de una influencia de la dieta materna durante la gestación, en las preferencias alimenticias de las crías de T. sirtalis al nacer, por lo que propuso que las preferencias alimenticias de las culebras recién nacidas, que son características de la especie, son relativamente fijas (Burghardt 1971).

Dunbar (1979) reportó que las culebras Nerodia sipedon recién nacidas poseen una preferencia innata a extractos químicos de una especie simpátrica de rana (Rana sylvatica), de la que se alimentan normalmente, despreciando una especie no simpátrica de pez (Gambusia). Estas preferencias dominaron sobre el efecto de las primeras alimentaciones.

También se ha comprobado que la visión es importante en la provocación de ataques y comportamiento de búsqueda de presas, para las Thamnophiini de los géneros Nerodia y Thamnophis. Las culebras responden a una integración de las señales visuales y

químicas, ya que las culebras con y sin experiencia alimenticia, se orientan y atacan más fácilmente cuando existe olor a pez, aunque también lo hacen cuando el olor a presa esta ausente y existe un estímulo visual (Drummond 1979, 1985). Czaplicki y Porter (1974) reportaron que Nerodia hace uso de señales visuales para orientarse y atacar peces, al comprobar que las culebras se orientan y atacan significativamente más a las presas que contrastan con el sustrato, que aquellas que no contrastan, aunque posteriormente señalaron un proceso inverso dado por un modo de aprendizaje, al postular que N. sipedon es capaz de buscar una imagen específica de pez que presente el mismo color que el sustrato, en base a que esta especie capturó más fácilmente las presas camuflajeadas con el sustrato que las presas conspicuas, como consecuencia de experiencias previas de alimentación con tales peces crípticos (Porter y Czaplicki 1977).

#### 4.- Nerodia rhombifera y Thamnophis proximus.

Aunque estas especies ocupan nichos como depredadores en sistemas semiacuáticos, encontrándose muy cercanamente relacionadas evolutiva y ecológicamente y presentando además rangos de solapamiento en su distribución, no se han realizado estudios ecológicos o de dieta en simpatria de ambas especies que permitan definir el tipo de interacción entre ellas, y/o la prevención de una competencia interespecifica.

Las primeras descripciones de dieta se basaron en ejemplares colectados al realizar listados herpetofaunísticos para algunos Estados de E.E.U.U. Así por ejemplo, Clark (1949) en Louissiana, encontró en N. rhombifera que el 38 % de los contenidos estomacales contenían pez (no identificado), el 57 % ranas (Rana pipens y R. clamitans) y el 5 % eran de ave (no identificada).

En estudios ecológicos más completos, Mushinsky y Hebrard (1977b) encontraron que algunas especies de Nerodia simpátricas en una bahía de Louissiana, E.E.U.U., tenían varios tipos de alimento en común: N. rhombifera se alimentaba de pez (Gambusia) en un 95 %, compartiendo esta presa con N. cyclopion y N. fasciata; sin embargo N. rhombifera también se alimentó de Poecelia latipinna, la cual fue rara en N. cyclopion, que presentó un mayor índice de especialización ( $H' = .45$ ) al presentado por N. rhombifera ( $H' = .64$ ). Regina grahamii, también simpátrica, resultó la más especializada ( $H' = 0$ ), incluyendo solo acociles en su dieta.

Tinkle (1974) mencionó que T. p. proximus, en Louissiana, E.E.U.U., se alimenta de ranas, sin mencionar la especie. Rossman

(1963) hizo una revisión bibliográfica y reportó que I. proximus se alimenta principalmente de ranas (diversos géneros y especies) aunque también incluye salamandras (Ambystoma sp, Plethodon sp.) y peces (varios géneros) en su dieta.

Clark (1974) estudió utilizando trampas, una población de I. proximus en el este de Texas, reportó que el 31 % de las presas consumidas eran ranas y sapos (Gastrophryne olivacea, Pseudacris clarki, Bufo valliceps y Rana pipiens); el 61 % renacuajos (R. pipiens); el 2 % salamandras (Ambystoma); 4 % lagartijas (Lygosoma laterale) y 2 % peces (Gambusia affinis), sin embargo los registros obtenidos para G. olivacea, B. valliceps y L. laterale deben considerarse cautelosamente, debido a que estas especies pudieron ser presas accidentales al coincidir en las mismas trampas con las culebras, resultando ingeridas fortuitamente.

##### 5.- Trabajos en México

En México se han hecho descripciones de distribución en general para las culebras Nerodia y Thamnophis (por ej. Chrapliwi y Fugler 1955, Smith y Taylor 1945) al hacer listados herpetofaunísticos del País. Conant (1963, 1969) hizo una revisión taxonómica y de distribución del género Natrix (Nerodia) en México y en el norte del país para Thamnophis).

El estudio ecológico de estas especies en nuestro país es casi nulo, y lo poco que se ha hecho es relativamente reciente. Sosa (1982) describió la dieta de tres especies de Thamnophis en cuatro diferentes habitats de Zacatecas y Durango, encontrando

que I. melanogaster se alimentó de renacuajos, sanguijuelas y lombrices; I. eques de ranas, peces y lombrices y I. rufipunctatus de peces, aunque también la dieta varió en cada uno de los habitats.

Drummond (1983a) trabajó durante tres años con I. melanogaster y I. eques, distribuidas en el Altiplano Mexicano, determinando ciertas diferencias alimenticias en general para tres regiones geográficas (Michoacán-Jalisco, Sistemas de los ríos Lerma-Tula, y Durango-Zacatecas) en donde I. eques se alimento de peces, sanguijuelas, lombrices y ranas; I. melanogaster de sanguijuelas, lombrices, ranas, renacuajos, peces y un grupo de poblaciones incluyó además acociles en su dieta.

Drummond y Macías (1985) hicieron un análisis de la conducta relacionada con el contexto ecológico de I. melanogaster y I. eques en el campo y laboratorio, estudiando el comportamiento de estas culebras ante la selección de dos posibles presas de sanguijuelas simpátricas, una hematófaga y una inocua para la culebra, sin encontrar evidencia de aprendizaje específico para diferenciar ambas sanguijuelas.

Macías García y Drummond (En prensa) describieron la dieta de I. eques en el Lago Tecocomulco, Hidalgo, a lo largo de un año, durante el cual la culebra se alimentó de lombrices (41 %), sanguijuelas (39 %), peces (11 %), ranas (5 %), ajolotes, renacuajos, roedores, babosos (6 %), influyendo en la depredación la abundancia de éstas presas. También reportaron un cambio ontogénico de dieta al aumentar la culebra de tamaño.

OBJETIVOS.

- 1) Describir la dieta en las poblaciones de Nerodia rhombifera werleri y Thamnophis proximus rutiloris en una zona de Alvarado, Veracruz.
- 2) Determinar si existe alguna diferencia en la dieta de adultos y juveniles o entre sexos.
- 3) Estimar el efecto de la abundancia de presas en la dieta de las culebras.
- 4) Determinar si hay solapamiento en la utilización que hacen de los recursos alimenticios y de microhabitat en ambas especies.
- 5) Describir su conducta alimenticia en el campo y su relación con su éxito depredatorio.

## ZONA DE ESTUDIO.

La zona de estudio comprendió un área aproximada de 25 hectáreas, localizadas a dos kilómetros al noreste de la ciudad de Alvarado, Veracruz, en la desembocadura del Río Papaloapan en el Golfo de México (Fig. 1), en donde se localizan las poblaciones de las dos especies de culebras.

Esta zona se ubica entre los 18°46' 24" y 18° 46' 42" de latitud norte y los 95°44' 23" y 95°44' 44" de longitud oeste, a 2 msnm. Se encuentra comprendida entre lo que es una zona mayor pantanosa sujeta a inundaciones la mayor parte del año, con el suelo húmedo (SPP. Carta de Húmedad del Suelo 1980). Su suelo es regosol eútrico de textura media, formado de rocas sedimentarias y volcanosedimentarias que datan del cuaternario, en el Cenozoico, (SPP. Carta Edafológica 1981, Carta Geológica 1980).

El clima es Aw "(i)" según la clasificación climática de Köppen, modificada por García (1981), cálido con lluvias en verano siendo el más húmedo de los subhúmedos con 1500 a 2000 mm de precipitación anual y un porcentaje de lluvia invernal entre el 5 y 10.2. La temporada de sequía es entre enero y mayo, siendo enero el mes más seco y frío y septiembre el mes con mayor precipitación. El promedio anual de temperatura es de 26.1 °C (García 1971).

Dentro de la zona de estudio se ubica un pantano donde se concentran principalmente las *Thamnophiini* estudiadas; abarca 600 m de largo por 400 m de anchura máxima durante la temporada de lluvias, su nivel de agua fluctúa a lo largo del año (ver resultados), llegando a subdividirse en tres charcas durante los

meses de sequía (Fig. 2).

El pantano comprende un tipo de vegetación muy particular diferente a los dos tipos de vegetación que la rodean y que en conjunto ocupan un área no mayor de 2 Km<sup>2</sup>. Típica de dunas costeras, la vegetación de la playa comprende especies halófitas arbustivas espinosas como Cnidoscolus sp (mala mujer) y Opuntia (nopal) como especies dominantes, además de numerosas leguminosas espinosas que conforman el estrato más bajo de esta vegetación. Las dunas de mayor tamaño conforman una barrera limitante que separa la playa de la zona pantanosa de trabajo, con una selva baja subperennifolia de acuerdo a la clasificación de Gomez-Pompa (1973), con leguminosas arbóreas, acacias y plantas epífitas como dominantes. La zona de trabajo se caracteriza por presentar tipos de vegetación acuática y subacuática, de acuerdo al criterio de Rzedowski (1983), como tulares y carrizales de Thypha y Spartina, que conforman agrupaciones principalmente en las orillas del pantano, que también se encuentra limitado por vegetación de popal (Thalia) formando manchones aún dentro del pantano. La vegetación flotante la componen Pistia stratiotes (lechuga de agua) que durante la temporada de lluvias es la más abundante, llegando a ocupar un 80 % aproximadamente de la superficie del agua, y en menor abundancia Nymphaea que se presenta principalmente a las orillas del pantano. Un manchón de Rhizophora mangle (mangle rojo) que se distribuye longitudinalmente al pantano, separa una de las charcas que lo conforman y que es la de menor profundidad. Los pastizales bordean en tierra firme a cada una de las charcas del pantano.

De su fauna que puede considerarse como presa potencial se

Figura 1. Ubicación de la Zona de Estudio.



ESCALA 1:50,000

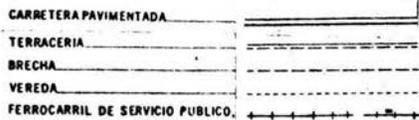
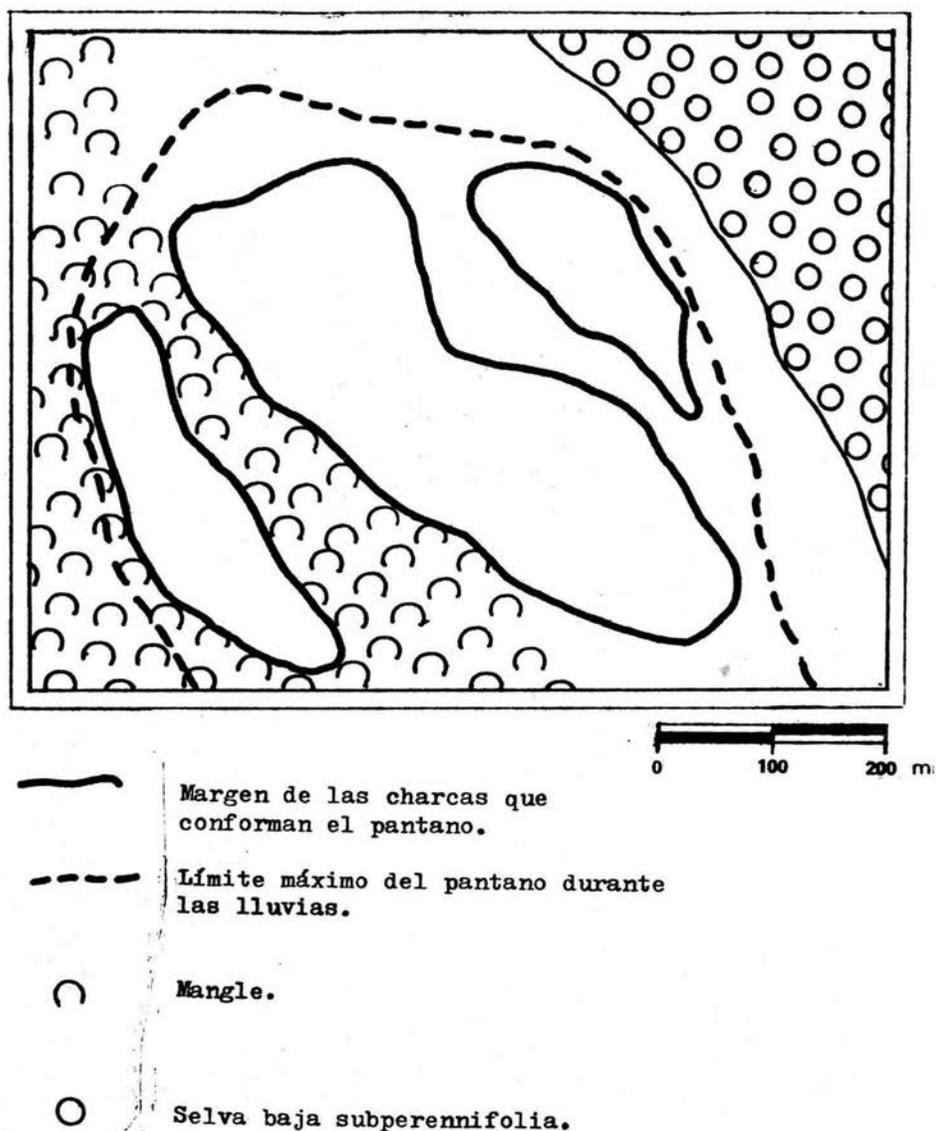


Figura 2. Zona de Estudio.



Aunque la vegetación acuática y subacuática no está simbolizada en el mapa, las zonas en blanco representan a los tulares, carrizales y pastizales en conjunto (Ver distribución en el texto).

presentan: sanguijuelas, Haementeria officinalis (Glossiphoniidae); peces Poecilia mexicana (Poeciliidae), Dormitator maculatus (Gobiidae), Cichlasoma fenestratum (Cichlidae), Astyanax fasciatus (Characinidae) y Arius melanopus (Ariidae), siendo las dos primeras especies las más abundantes; los anuros incluyen a Bufo valliceps, B. marinus (Bufonidae), Leptodactylus melanonotus (Leptodactylidae), Rana berlandieri, R. palmipes (Ranidae) y Smilisca baudini (Hylidae).

#### METODOLOGIA.

##### Trabajo de Campo.

Se efectuaron 16 visitas entre 1985 y 1986, con una periodicidad mensual, que comprendían muestreos de 2 a 4 días de duración de las poblaciones de N. r. werleri y I. p. rutiloris de acuerdo al siguiente calendario:

1985	Marzo	15, 16
	Abril	26, 27, 28
	Mayo	17, 18
	Junio	14, 15
	Julio	26, 27, 28
	Agosto	16, 17
	Septiembre	28, 29
	Octubre	11, 12
	Noviembre	15, 16
	Diciembre	14, 15, 16
1986	Enero	17, 18

Febrero	11, 26, 27, 28
Marzo	1, 21, 22
Abril	18, 19
Mayo	22, 23, 24
Junio	27, 28

En los dos meses anteriores a la iniciación formal de este estudio se realizaron dos visitas previas (enero-febrero) para establecer el medio más eficiente y estandarizado para la obtención de datos de las dos especies de serpientes.

Siempre se caminó por toda el area de estudio en la búsqueda de culebras y el pantano resultó ser la zona más productiva para encontrarlas, por lo que la búsqueda se intensificó en cada una de las tres charcas que lo forman, caminando siempre dentro del agua, buscando sobre la superficie, entre la vegetación acuática flotante y emergente, tratando de abarcar todos los posibles microhabitats disponibles y muestrear con la misma intensidad en cada visita.

Las serpientes se capturaron manualmente y con la ayuda de un gancho herpetológico. Las capturas se llevaron a cabo durante el día y noche para abarcar sus hábitos nocturnos, que principalmente se manifiestan en ciertas épocas del año (Mushinsky y Hebrard 1977b), para lo cual las culebras se buscaron con una lampara eléctrica que permitió observarlas y tener las manos libres para capturarlas.

Una vez capturadas fueron procesadas de la siguiente manera:  
a) Se determinó el sexo, en el caso de juveniles sujetando por la cola a la culebra y haciendo una leve presión para lograr la

eversión de los hemipenes; en adultos se determinó por el grosor de la cola. Las hembras se palparon a lo largo del cuerpo para detectar posible estado de gravidez, cuando se palparon embriones no se intentó obtener el contenido estómecal.

b) Se obtuvo el contenido estómecal por regurgitación forzada (Carpenter 1952) que fué guardado individualmente dentro de una cápsula plástica o en frascos de vidrio, dependiendo del tamaño del contenido estómecal, en los que se fijaron con fórmol al 10 %.

c) Se midió la longitud (hocico-cloaca) de cada culebra, con un margen de aproximación de 0.5 cm, por medio de una cinta métrica metálica, sobre la que se colocó la culebra sujetandola por detrás de la cabeza y parte posterior a la cloaca, estirandola lo suficiente para disminuir el error de medición posible al no estar completamente recta.

d) Finalmente fueron liberadas al terminar el último día de visita, en el mismo sitio en que se capturaron.

Se registraron factores medioambientales que pudieran caracterizar al nicho:

a) Tipo de microhabitat en que fueron encontradas las serpientes (las definiciones de cada microhabitat se explican dentro de los resultados).

b) Se midió la temperatura del sustrato con un termómetro de mercurio, a una profundidad media del agua ó a 5 cm de profundidad (en el caso de sustratos arenosos).

c) Se midió la temperatura del aire con un termómetro de mercurio que se mantuvo a la sombra durante un minuto antes de hacer la lectura.

d) Se anotó la hora de captura.

Se intentó hacer observaciones de la conducta forrajera de las culebras dentro del pantano, pero la abundancia de las mismas y la turbiedad del agua limitó la productividad de las observaciones, ya que al localizar a alguna culebra, rápidamente se intentó su captura, tratando de no dar tiempo a que escapara sumergiéndose con dirección desconocida, debido a que la turbiedad del agua impedía localizarla nuevamente; no obstante las observaciones de conducta se realizaron de forma fortuita.

En cada una de las visitas se realizaron capturas de las presas potenciales para su posterior identificación, así como para estimar su abundancia de la siguiente manera:

a) Para capturar y contar todas las especies posibles de peces; al arribar a la zona de muestreo del pantano, después de permanecer tres minutos inmóvil dentro del agua, se introdujé rápidamente un cuadrante de malla metálica de 0.5 x 0.5 x 1.0 m que sirvió de jaula para los peces, en aquellas zonas donde su densidad aparente era mayor (estas zonas de mayor densidad llegaron a variar en cada una de las salidas).

b) Enseguida se procedió a extraer del cuadrante-jaula (con una red de tamaño apropiado) a cada uno de los peces ahí contenidos, que fueron contados y fijados en fórmol al 10 % para su posterior identificación.

Los dos pasos anteriores se realizaron tres veces consecutivamente en un lapso no mayor de una hora, para obtener un promedio de la densidad de peces de las tres capturas, excepto con ranas y renacuajos, dado que se distribuían en forma gregaria en zonas específicas del pantano, su captura se realizó con la

jaula metálica, al mismo tiempo que se estimaba su densidad en una sola ocasión.

En cada una de las visitas se tomaron notas dando una descripción cualitativa de las condiciones climáticas, así como de los cambios apreciables del habitat.

#### **Trabajo de Laboratorio.**

Los contenidos estómacionales se lavaron con agua de la llave, dos o tres días después de haber sido fijados, conservandose en alcohol al 70 % dentro de sus mismos recipientes individuales. Tras ser secados externamente con papel absorbente, se pesaron individualmente en una balanza electronica, con una resolución de 0.00 gr.

Debido a que la mayoría de los contenidos estómacionales se encontraban incompletos, a los peces se les tomó con vernier una o varias de las siguientes medidas, dependiendo si era posible estimarlas, según su estado de degradación: longitud total, longitud estandar, longitud y ancho de la cabeza, anchura máxima y mínima del cuerpo, con los que se hizo un análisis de correlación y regresión para estimar el tamaño de los peces incompletos en los contenidos estómacionales.

Se determinó el estado de desarrollo de los renacuajos, según Gosner (1960) y Limbaugh y Volpe (1957) para los de Bufo valliceps.

Los contenidos estómacionales se identificaron siguiendo las claves de Ringuelet (1983) para sanguijuelas, y las descripciones de Rezendez (1973) para peces; los anfibios se identificaron con claves más específicas para cada especie. Los contenidos

estómacales se identificaron hasta especie cuando fué posible, utilizando las mismas claves ó comparando sus características anatómicas como escamas, número de radios y espinas de las aletas con los peces de las muestras. Se aplicó el índice de amplitud de Simpson (Levins 1968) para la utilización de los recursos espacial y temporal de las especies de culebras, con valores de 0 a 1. El índice de solapamiento de Pianka (1973) que va de 0 (no solapamiento) a 1 (total solapamiento), se aplicó para ver la similitud del tiempo utilizado por las dos especies en la búsqueda de sus presas. Las comparaciones entre distintos grupos de cada especie de serpiente (sexo y tamaño), dietas, microhabitat y espacio se sometieron a análisis de  $\chi^2$  (Ji-cuadrada). El índice de correlación no paramétrico por rangos de Spearman se utilizó para asociar la abundancia de sus presas, contenidos estómacales y parámetros ambientales con la abundancia de las culebras. Se aplicó un análisis de regresión y correlación lineal por mínimos cuadrados para ver la relación entre el peso de la presa ingerida y el tamaño de la culebra, que fue confiabilizado con la "t" de Student. Las formulas empleadas en cada una de estas pruebas aparecen en el apéndice E.

## RESULTADOS.

### Condiciones Ambientales.

El tamaño del pantano y su nivel de agua variaron durante las temporadas de lluvias y sequía ocurridas a lo largo del muestreo. En los meses de sequía de 1985, el nivel de agua tuvo en junio su nivel más bajo (aproximadamente 15 cm), donde además disminuyó su superficie a aproximadamente una tercera parte del tamaño original, el nivel más alto fue de 1 m aproximadamente y se presentó en octubre, durante la temporada de lluvias; mientras que en los meses de visita de 1986 la sequía fue mucho más drástica, en abril el nivel fue de 30 cm aproximadamente llegando en mayo a secarse totalmente el pantano. Durante el invierno 1985-86 el nivel de agua se mantuvo constante (aproximadamente 70 cm).

Las temperaturas registradas también fluctuaron de 16 a 32 °C, la del aire y de 15.5 a 33 °C en el agua, ocurriendo las temperaturas más bajas durante la presencia de los nortes, con fuertes vientos, en otoño e invierno; mientras que las más altas sucedieron durante la primavera de ambos años (ver Apéndice A).

Durante el período de este estudio ocurrieron cambios notables en la vegetación durante las temporadas de lluvia, con un incremento de la densidad del lirio flotante (Pistia stratiotes) y aumento en el tamaño de la vegetación acuática emergente y los pastizales que bordeaban las charcas, alcanzando hasta 2 m aproximadamente de altura.

### Abundancia.

De 196 culebras N. r. werleri y 20 I. p. rutiloris capturadas

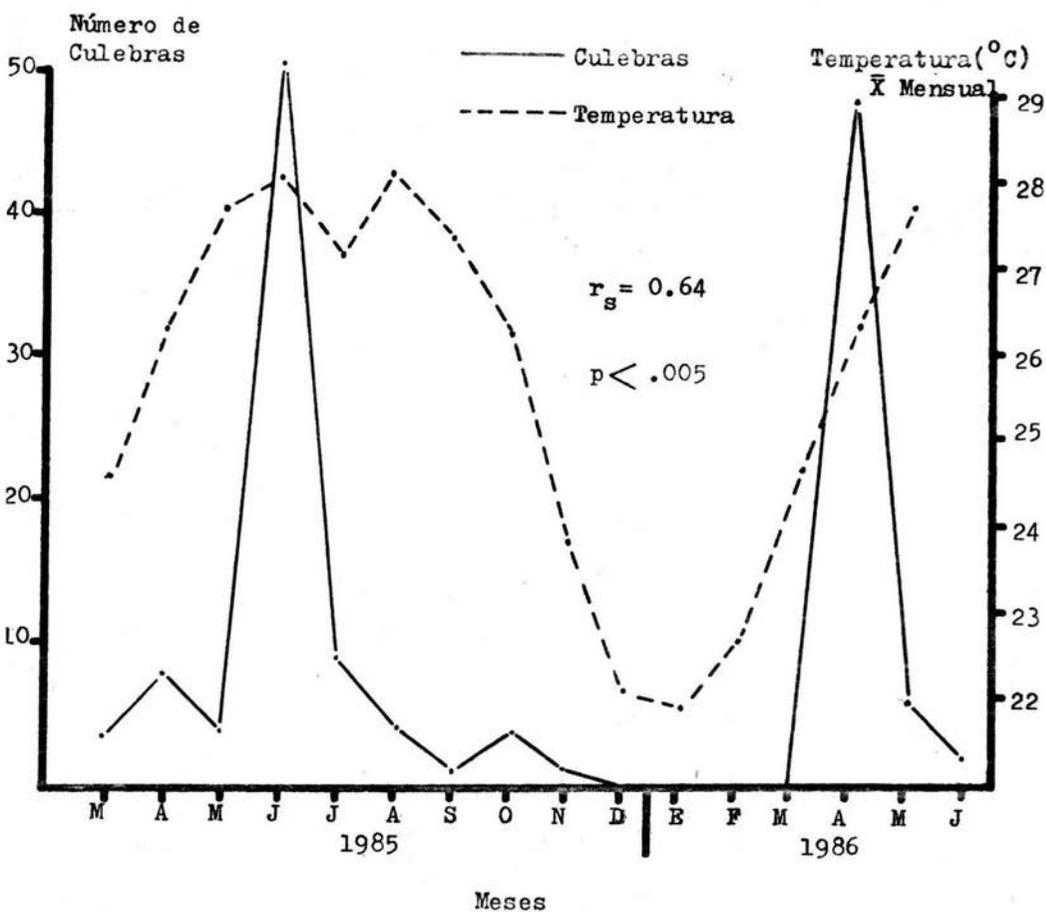
durante todas las visitas, 60 N. r. werleri y 12 I. p. rutiloris fueron capturadas ocasionalmente en las escolleras con función de rompeolas (ver figura 1), a donde llegaron arrastradas por la corriente del Río Papaloapan al incrementarse su flujo en los meses lluviosos, transportadas en manchones flotantes de lirio (Crinum erubescens) que provenía en grandes cantidades de toda la zona del delta del río y la Laguna de Alvarado rumbo al mar (Altamirano et al 1985). Parte del lirio llegaba a estancarse llegando a formar franjas de hasta 10 m de anchura a todo lo largo del rompeolas. Dado que estas culebras que arribaban generalmente llegaban dañadas físicamente (flacas, golpeadas, etc.) y provenientes de otras poblaciones, no fueron tomadas en cuenta en los resultados de este trabajo (aunque también se intentó obtener su contenido estomacal, pero todas resultaron vacías).

#### **Abundancia Mensual.**

Se colectaron un total de 136 organismos de N. r. werleri y 8 I. p. rutiloris durante los 16 meses muestreados.

Los meses de mayor abundancia fueron los de primavera, disminuyendo en otoño hasta no encontrarse ninguna culebra en invierno. Se colectaron mensualmente un máximo de 9 culebras, excepto en junio 1985 y abril 1986, que presentaron los picos de máxima abundancia de culebras, en los que éstas se encontraron concentradas en el pantano, justamente en lo que fueron los meses de sequía de cada año, poco antes del comienzo de la temporada de lluvias, asociándose esta máxima abundancia a la temperatura media ambiental (Figura 3).

Figura 3. Relación Entre la Abundancia de N. r. werleri y la Temperatura Ambiental.



La mayor parte de N. r. werleri fueron adultos (mayores de 50.0 cm de longitud hocico-cloaca según criterio de Mushinsky et al 1982), siendo su abundancia el doble (n=93) de la de los juveniles capturados (n=43). También para esta especie el número total de machos fué mayor al de las hembras (n= 84 y 53 respectivamente).

Debido a la poca abundancia de T. p. rutiloris no fue posible hacer comparaciones de abundancia de adultos-juveniles y machos-hembras. Las pocas T. p. rutiloris capturadas se encontraron en la primavera y principios del verano de 1985, no encontrándose ninguna culebra durante el otoño-invierno del mismo año y los meses de 1986 muestreados.

#### Horario de Captura.

Las dos especies presentaron horarios asincronicos de actividad; ya que la mayor parte de las culebras colectadas se encontraban forrajeando al momento de ser capturadas, se asume que las horas de captura pueden incluirse dentro de sus horarios de actividad diaria.

N. r. werleri que fué la más abundante, presentó en general hábitos más nocturnos, después de la puesta del sol, mientras que T. p. rutiloris fue más activa durante la luz del día, encontrándose que ambas especies difirieron significativamente en sus horas de actividad a lo largo del día (Tabla 1). Con un solapamiento  $O_{jk} = 0.64$  de sus horas de actividad.

Los horarios de captura mensual se muestran en el apendice B.

#### Microhabitat.

Dentro del pantano se identificaron cuatro diferentes

Tabla 1. Horario de Actividad de las Dos Especies de Culebras.

	H O R A D E C A P T U R A				
	A *	B	C	D	n **
<u>N. r. warleri</u>	7	30	63	36	136
<u>T. p. rutiloris</u>	3	3	2	0	8
TOTAL	10	33	65	36	144

$$\chi^2 = 15.05 \quad p < .005 \quad g.l. = 3$$

\* A = 0601-1200, B = 1201-1800, C = 1801-2400, D = 0001-0600.

\*\* Se incluye al total de culebras capturadas del pantano.

Tabla 2. Distribución de las Dos Especies de Culebras en Cada Microhabitat.

	M I C R O H A B I T A T					n
	A-A	A-Pas.	L-Ac	V-E	PAS.	
<u>N. r. warleri</u>	31	0	82	21	2	136
<u>T. p. rutiloris</u>	0	4	1	1	2	8
TOTAL	31	4	83	22	4	144

$$\chi^2 = 87.94 \quad p \ll .001 \quad g.l. = 4$$

A-A = Agua abierta, A-Pas = Agua entre pastizales, L-Ac = Entre lirio acuático, V-E = Vegetación amacollada emergente, Pas = Pastizal.

categorías de microhabitat en base a la disposición y abundancia de la vegetación donde se presentaron ambas especies de culebras: en agua abierta (desprovista de vegetación acuática); en agua entre pastizales (que ocurría a los bordes del pantano y era la parte menos profunda); entre lirio acuático flotante (Pista stratiotes) que era abundante y se concentraba en zonas específicas del pantano; y vegetación que se enraizaba en el fondo del pantano y formaba manchones arbustivos que emergían hasta 1.5 m sobre el nivel del agua (popal de Thalia). También en tierra se consideraron los pastizales que bordeaban al pantano.

N. r. werleri y T. p. rutiloris fueron significativamente distintas en sus preferencias de microhabitat (Tabla 2) con una aparente segregación en la utilización de este recurso. N. r. werleri presentó un índice de amplitud menor para este recurso ( $D_s = 0.42$ ) al estimado para T. p. rutiloris ( $D_s = 0.63$ ), sin embargo los resultados obtenidos para esta última especie deben ser considerados con precaución dado el poco número de resultados obtenidos. También se encontró una diferencia intraespecífica en las preferencias del microhabitat tanto entre machos y hembras, como entre juveniles y adultos de N. r. werleri (Tabla 3),

#### **Dieta.**

Las presas encontradas dentro de los contenidos estomacales de ambas especies corresponden a peces (Dormitator maculatus, Poecelia mexicana, Astyanax fasciatus, Arius melanopus); renacuajos (Bufo valliceps y dos especies no identificadas) y ranas (Leptodactylus melanonotus). Apéndice D.

Tabla 3. Distribución Intraespecífica de N. r. werleri en Cada Microhabitat.

a) Frecuencias de Microhabitat en Machos y Hembras.

	MICROHABITAT				n
	Agua abierta	Entre Lirio acuático	Veg.amacollada emergente	Pastizal	
Machos	20	58	5	0	83
Hembras	12	23	15	3	53
TOTAL	32	81	20	3	136

$$\chi^2 = 19.45 \quad p < .001 \quad g.l. = 3$$

b) Frecuencias de Microhabitat en Juveniles y Adultos.

	MICROHABITAT				n
	Agua abierta	Entre Lirio acuática	Veg.amacollada emergente	Pastizal	
Juveniles (<49.5 cm, H-C)	12	16	14	1	43
Adultos (≥50.0 cm, H-C)	19	66	7	1	93
TOTAL	31	82	21	2	136

$$\chi^2 = 18.55 \quad p < .001 \quad g.l. = 3$$

Se obtuvieron 46 contenidos estomacales de N. r. werleri que corresponden al 33.8 % del total de culebras capturadas de esta especie, y 8 contenidos estomacales de T. p. rutiloris que corresponden al 88.8 % para esta especie (Figuras 4 y 5).

La proporción de culebras con contenido estomacal varió durante todos los meses, siendo mayor en junio 1985 y abril 1986, coincidiendo con la mayor densidad de culebras encontradas en ambos meses ( $r_s = 0.67$ ,  $p < .005$  para N. r. werleri y  $r_s = 0.82$ ,  $p < .01$  para T. p. rutiloris).

Ambas especies demostraron claras preferencias en sus dietas, que las hacen catalogarse como especialistas. No se encontró alguna variación temporal en sus dietas. N. r. werleri se alimentó de peces (excepto un estómago con una rana) durante los 16 meses de estudio, que en base a los contenidos estomacales identificados fueron principalmente P. mexicana y D. maculatus, además de A. fasciatus y A. melanopus en menor grado (en 1 y 2 estómagos respectivamente), por lo que los análisis posteriores de las presas consumidas por N. r. werleri se hicieron más específicos, considerando las distintas especies de peces consumidos.

T. p. rutiloris incluyó solo anuros (larvas y adultos) en su dieta. Las proporciones de las presas consumidas por las dos especies de serpientes se muestran en las Figuras 6 y 7.

En la tabla 4 se observan las frecuencias de las especies consumidas por N. r. werleri. Las juveniles incluyen principalmente a P. mexicana y D. maculatus en su dieta, mientras que las adultas se alimentaron en mayor grado de D. maculatus,

Figura 4. Proporción de Culebras Nerodia rhombifera werleri, Capturadas y con Contenido Estomacal de Cada Mes.

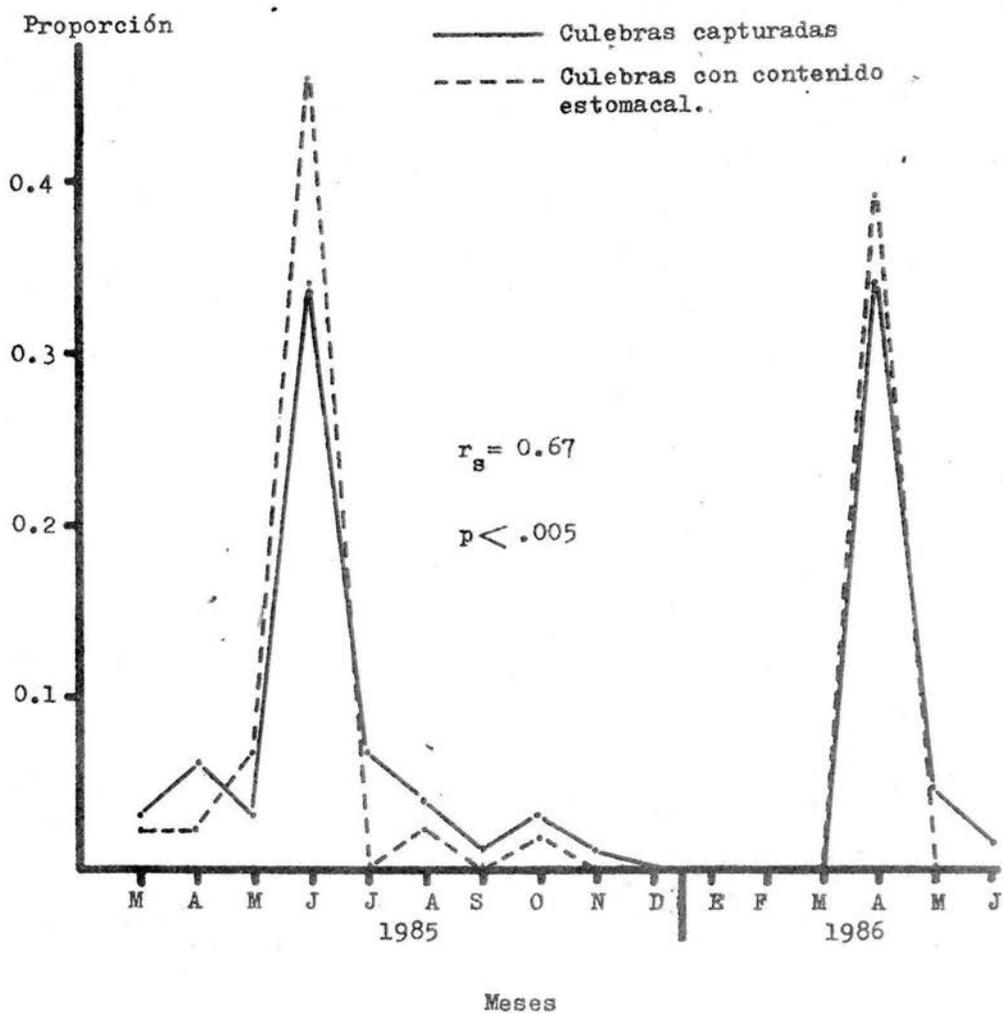


Figura 5. Proporción de Culebras Thamnophis proximus rutiloris Capturadas y con Contenido Estomacal de Cada Mes.

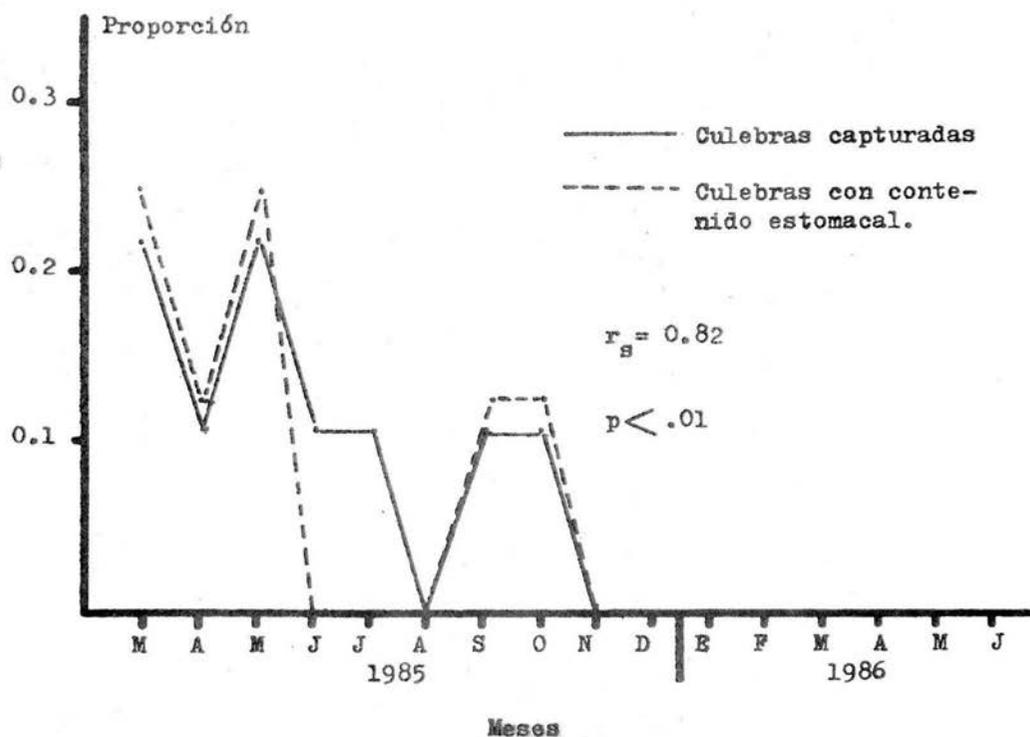
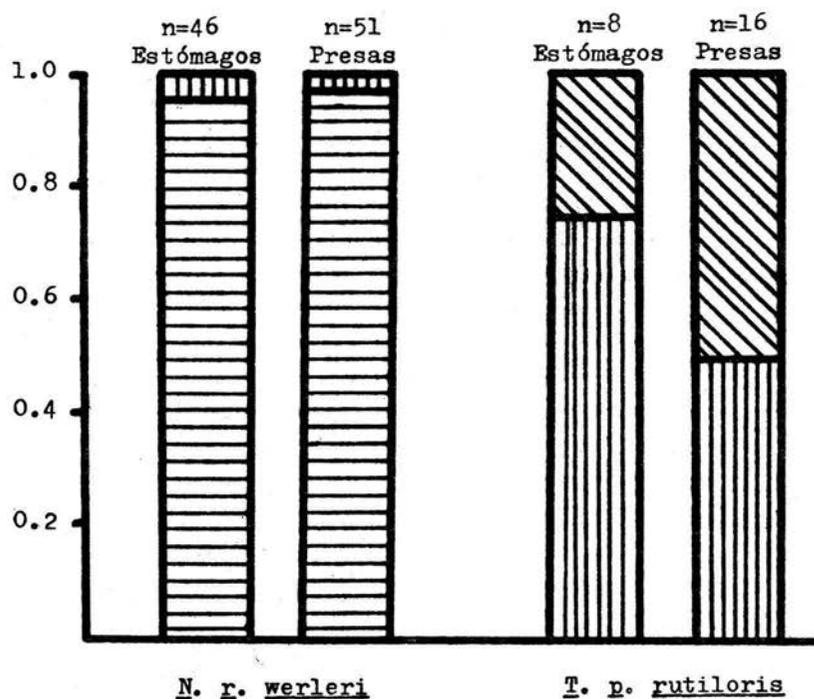


Figura 6. Diferencias de Dieta Entre Nerodia rhombifera werleri y Thamnophis proximus rutiloris.

Para cada especie, la barra de la izquierda representa el número de culebras que contenían la clase indicada de presa y la barra de la derecha representa el número de presas ingeridas de cada clase.



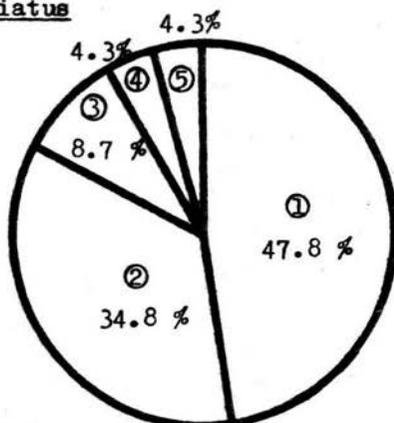
  
Renacuajos

  
Ranas

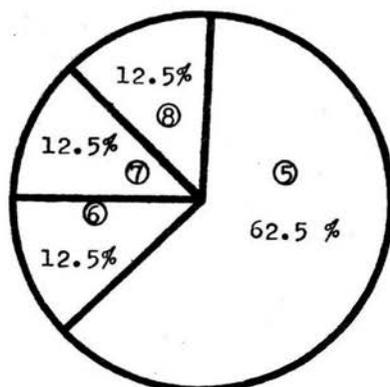
  
Peces

Figura 7. Porcentaje de Estómagos con Tipo y Especie de Presa Consumida por N. r. werleri y T. p. rutiloris.

- |                                |                          |                              |
|--------------------------------|--------------------------|------------------------------|
| <b>Peces:</b>                  | <b>Ranas:</b>            |                              |
| 1) <u>Dormitator maculatus</u> | 5) <u>L. melanonotus</u> | 7) <u>B. valliceps</u>       |
| 2) <u>Poecilia mexicana</u>    | 6) <u>B. valliceps</u>   | 8) Especies no identificadas |
| 3) <u>Arius melanopus</u>      |                          |                              |
| 4) <u>Astyanax fasciatus</u>   |                          |                              |



Nerodia rhombifera werleri



Thamnophis proximus rutiloris

Tabla 4. Frecuencia de Presas Consumidas por Grupos de Edad de N. werleri.

	Número de Estómagos con Tipo de Presa				n
	PECES **			RANAS	
	<u>P. mexicana</u>	<u>D. maculatus</u>	Otros*		
Juveniles (<49.5 cm H-C)	7 (14-56)	5 (58-71)	0	1	13
Adultos (≥50.0 cm H-C)	1 (45)	7 (63-130)	3	0	11
TOTAL	8	12	3	1	24

$$\chi^2 = 8.74 \quad p < .05 \quad g.l. = 3$$

\* Incluye a Astyanax fasciatus y Arius melanopus.

\*\* Solo se consideraron los peces que fueron determinados hasta especie.

Los rangos de longitud estándar de los peces se indican en milímetros dentro de los paréntesis

aunque también depredaron en dos especies más de peces. Se encontró una diferencia significativa en la dieta de ambos grupos de edad ( $\chi^2 = 8.34$ ,  $p < .05$ , g.l. = 3), no así entre machos y hembras (Tabla 5).

El número de contenidos estomacales de T. p. rutiloris fué muy bajo y no se encontraron diferencias significativas en la dieta entre los grupos de edad y sexos (Tablas 6 y 7).

Como se observa en la figura 8, la densidad de las presas potenciales varió a lo largo del tiempo de estudio, los peces se concentraron durante los meses de sequía, al disminuir el volumen de agua del pantano, asociándose su densidad con la abundancia de las culebras N. r. werleri capturadas ( $r_g = 0.45$ ,  $p < .05$ ) e igualmente se asoció la proporción de la abundancia observada de los peces con la proporción de culebras que contenían pez en el estómago (Figura 9). Para estas pruebas solo se considero a N. r. werleri ya que solo esta especie incluyó a los peces en su dieta.

La abundancia de los anuros (incluyendo larvas y adultos) también se asoció significativamente con el número de T. p. rutiloris capturadas y con anuros en el estómago. (Figura 10).

La correlación entre el tamaño de N. r. werleri y el peso del pez ingerido es baja ( $r = 0.37$ ,  $T = 2.62$ ,  $p < .01$ ) pero estadísticamente significativa, por lo que es posible determinar que el tamaño del pez ingerido depende en parte del tamaño de la culebra. (Figura 11). Para T. p. rutiloris la correlación es muy pobre ( $r = -0.1$ ,  $T = 0.2$ ,  $p > 0.1$ ) y sin significación estadística, lo que quizá pueda deberse a los pocos datos disponibles para esta correlación ( $n = 6$ , figura 12).

#### Conducta Alimenticia.

Tabla 5. Frecuencia de Presas Consumidas por Sexos de N. r. verleri.

	Número de Estómagos con Tipo de Presa				
	PECES **			RANAS	n
	<u>P. mexicana</u>	<u>D. maculatus</u>	Otros*		
Machos	7 (14-56)	9 (58-130)	2	1	19
Hembras	1 (50)	3 (62-71)	1	0	5
TOTAL	8	12	3	1	24

$$\chi^2 = 1.01 \quad p > 0.1 \quad g.l. = 3$$

\* Incluye a Astyanax fasciatus y Arius melanopus.

\*\* Solo se consideraron los peces que fueron determinados hasta especie.

Los rangos de longitud estándar de los peces se indican en milímetros dentro de los paréntesis.

Tabla 6. Presas Consumidas por Grupos de Edad de I. p. rutiloris.

	Número de estómagos con tipo de presa		
	RANAS	RENACUAJOS	n
Juveniles (<38.0 cm H-C)	2	1	3
Adultas (≥38.5 cm H-C)	3	0	3
TOTAL	5	1	6

$$\chi^2 = 1.2 \quad p > 0.1 \quad g.l. = 1$$

Tabla 7. Presas Consumidas por Sexos de I. p. rutiloris.

	Número de estómagos con tipo de presa		
	RANAS	RENACUAJOS	n
Machos	1	0	1
Hembras	4	1	5
TOTAL	5	1	6

$$\chi^2 = 0.23 \quad p > 0.1 \quad g.l. = 1$$

Figura 9. Proporción de Culebras Nerodia rhombifera werleri con Pez en el Estómago y Peces Observados.

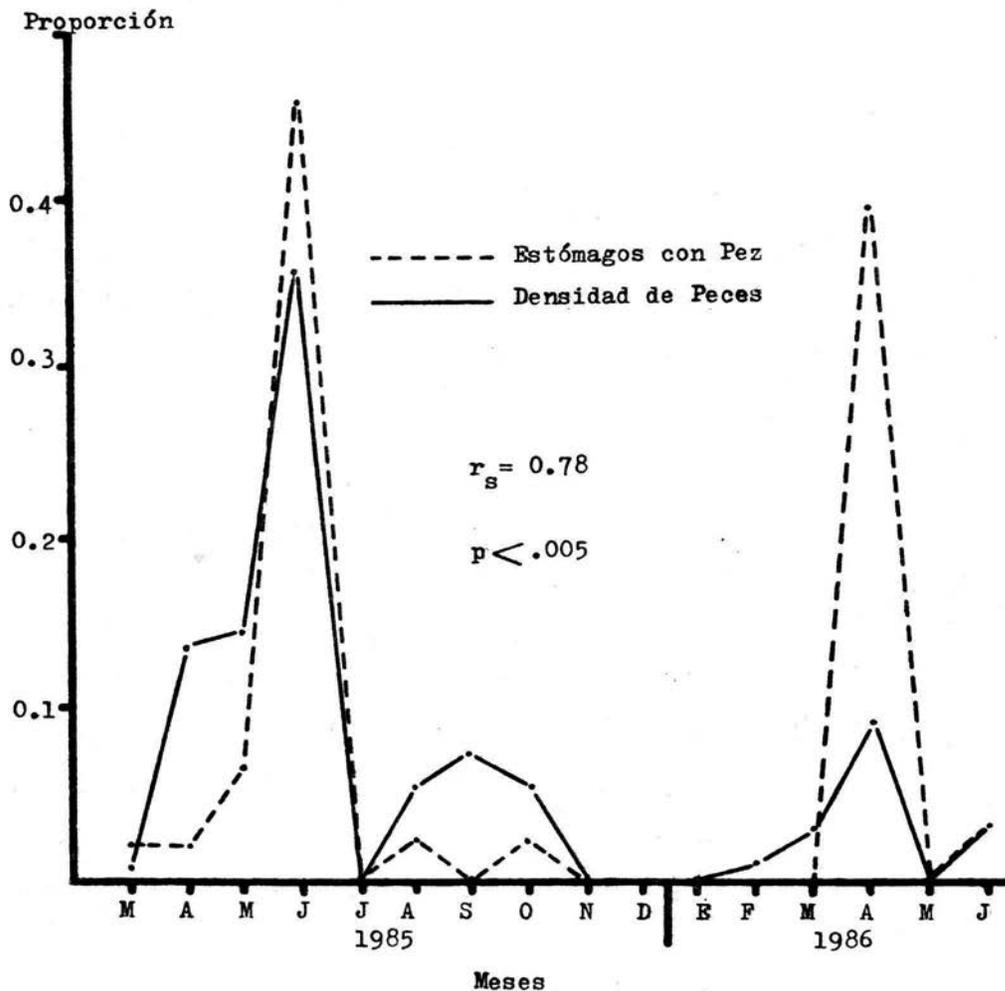


Figura 10. Proporción de Culebras Thamnophis proximus rutiloris con Anuros en el Estómago y Anuros Observados.

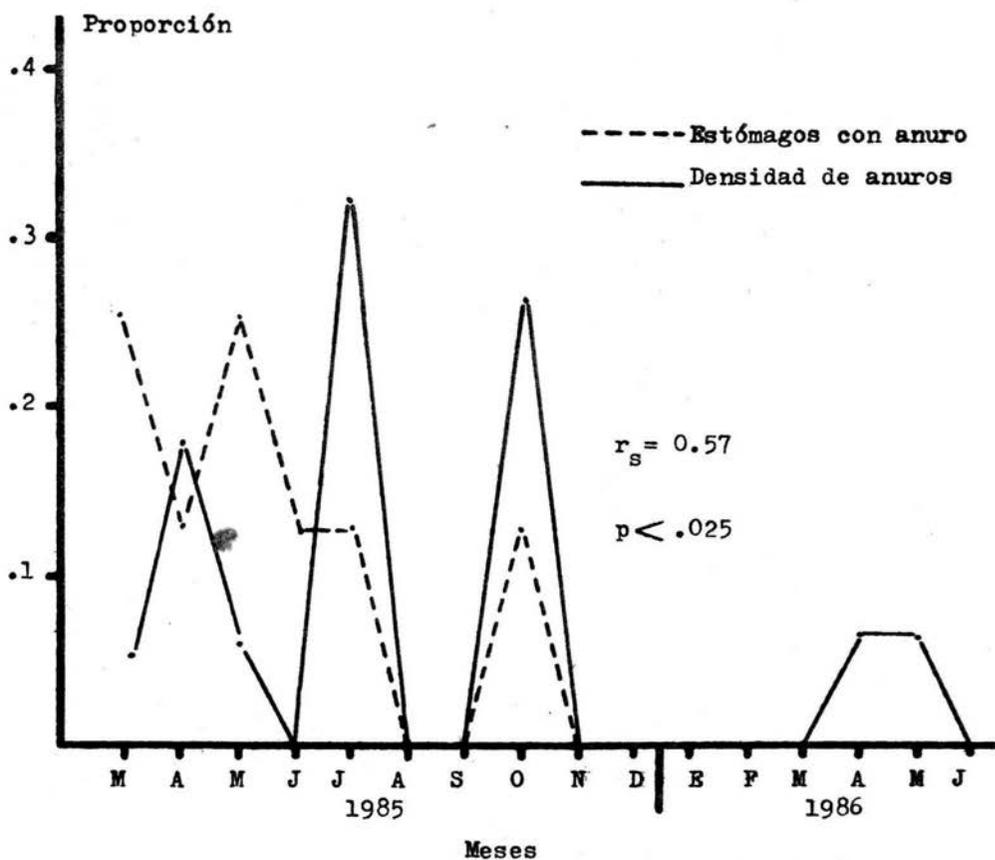


Figura 11. Relación Entre la Longitud de Nerodia rhombifera werleri y el Peso del Pez Ingerido.

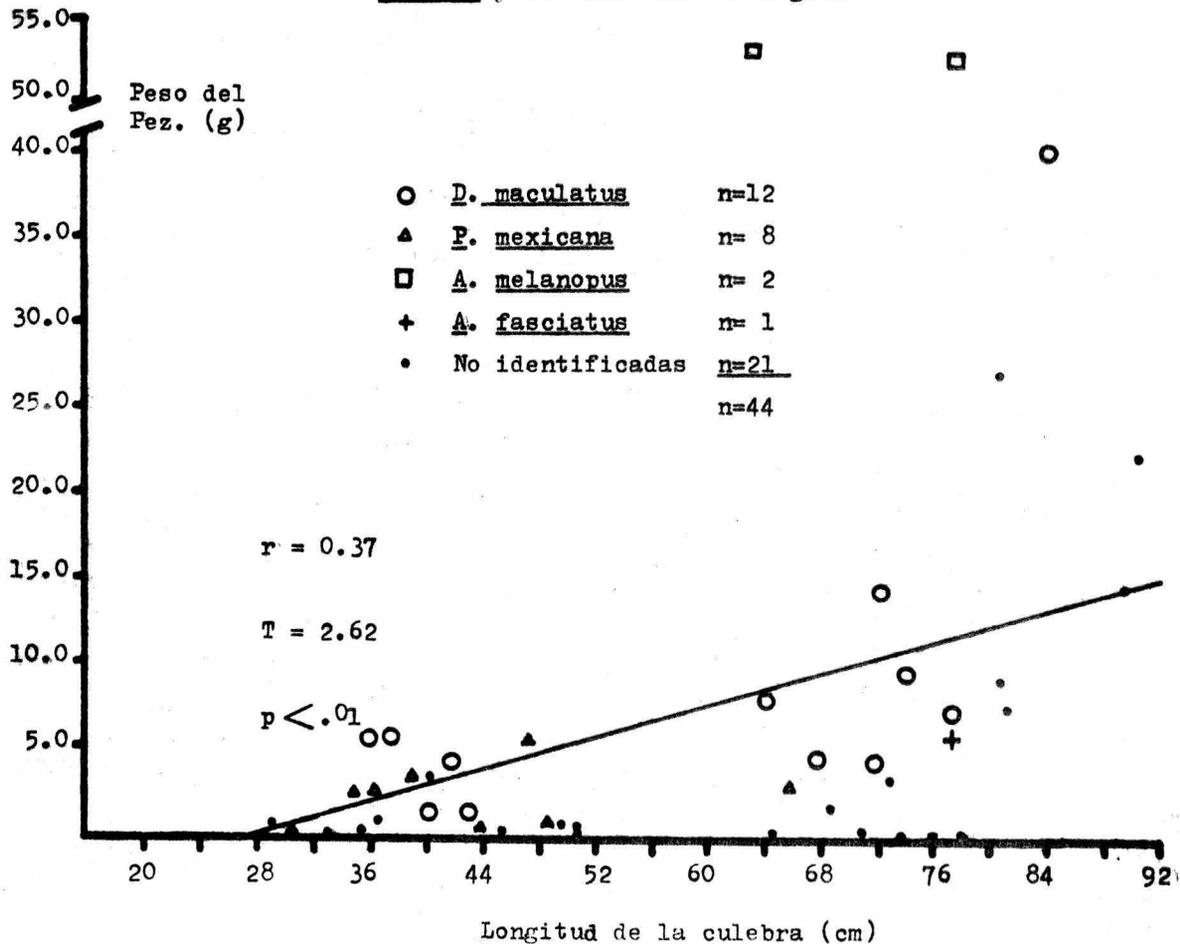
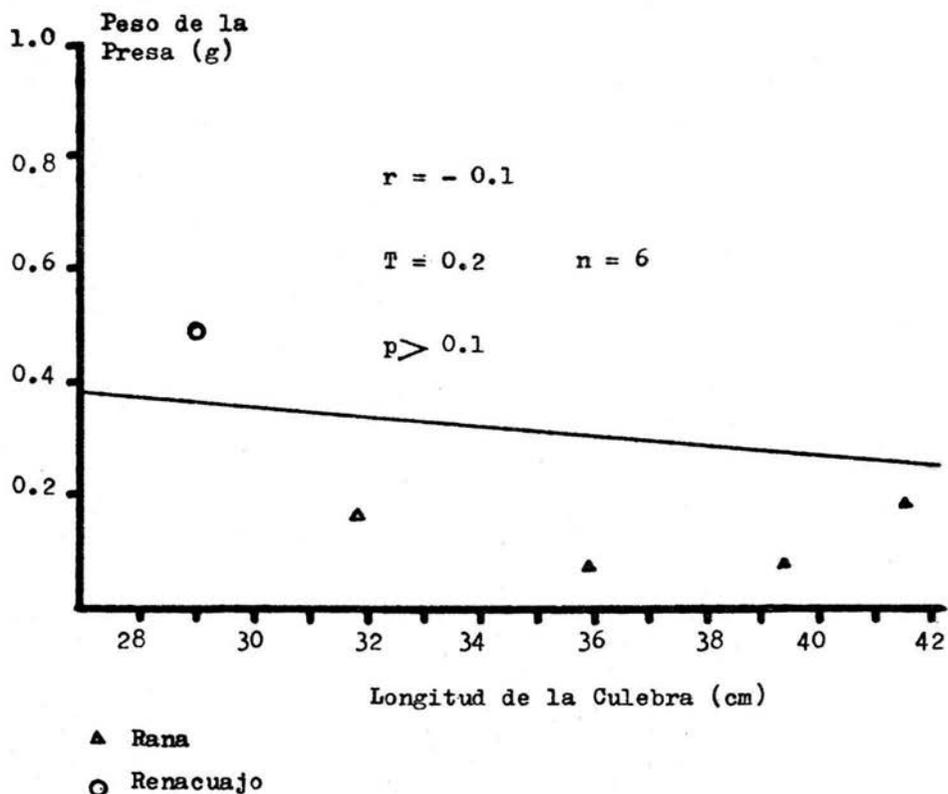


Figura 12. Relación Entre la Longitud de Thamnophis proximus rutiloris y el Peso de la Presa Ingerida.



Aunque la mayoría de N. r. werleri atrapados presentaban una actividad acuática al momento de ser capturadas, fueron escasas las observaciones de conducta forrajera que se pudieron apreciar; sin embargo comportamientos (atendiendo a las definiciones de Drummond 1979, 1983b) como "cruising" (cuando la cabeza de la culebra sobresale de la superficie del agua mientras nada o permanece inmóvil), "diving" (buceo con movimientos ondulatorios bajo el nivel del agua ó sumergiéndose por lo menos la cabeza), "substrate crawling" (reptar lentamente sobre el sustrato con flotación negativa) se presentaron frecuentemente y se consideraron antes del momento de la perturbación en la captura de la culebra. Por su parte I. p. rutiloris se presentó en los fondos bajos de las charcas nadando en posición "cruising" entre pastizales que llegaban a bordear dichas charcas.

## DISCUSION Y CONCLUSIONES.

Las concentraciones en altas densidades de N. r. werleri en un mes de cada año, hace suponer que éstas responden a su período de reproducción, sin embargo a lo largo del presente estudio no se localizó alguna culebra grávida que confirmara una etapa de gestación posterior a estas concentraciones de culebras, que sin embargo se asociaron con los cambios climáticos (Aleksiuk 1977, Mushinsky et al 1980), que fueron desiguales en ambos años; y cambios del habitat, con las fluctuaciones en el nivel de agua y vegetación del pantano que repercuten en los microhabitats disponibles, así como en la disposición de las presas acuáticas (por ej. Kephart y Arnold 1982, asociaron las variaciones anuales del medio con las variaciones en la dieta, encontrando que las serpientes cambiaron los sitios de forrajeo en respuesta a la disponibilidad aparente de las diferentes presas).

Schoener (1974) mencionó que especies de depredadores cercanamente relacionados, tienen dietas y habitats similares, pudiendo disminuir su competencia presentando patrones de actividad diaria desincronizados. N. r. werleri fué preferentemente nocturna, aunque los datos disponibles para I. p. rutiloris, con tendencias a la luz del día, no son suficientes para poder sostener la segregación en la utilización del tiempo entre ambas especies. Sin embargo la observación personal, así como los resultados obtenidos, aportan evidencias sobre la diferente utilización del microhabitat entre las dos thamnophiini estudiadas. Durante el forrajeo I. p. rutiloris fue constante en aquellas zonas donde el nivel del agua era relativamente bajo, a

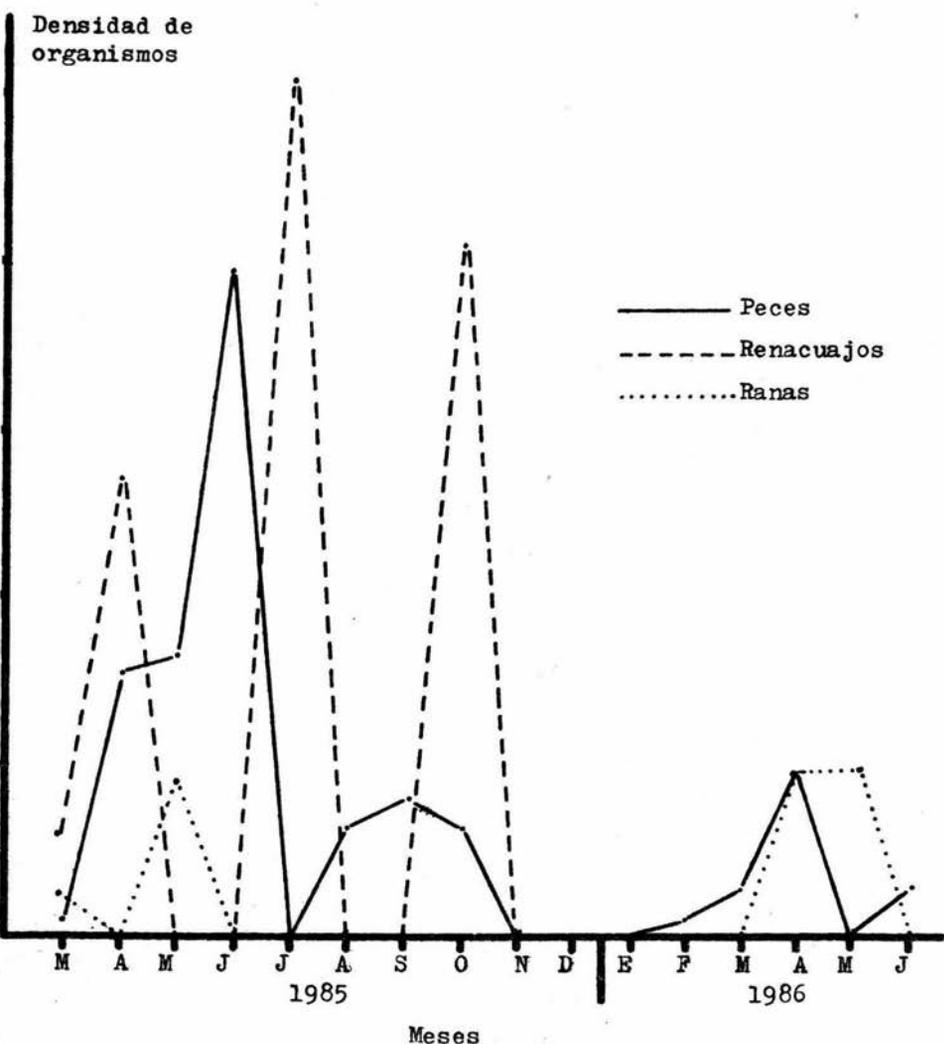
las orillas de las charcas, coincidiendo con la distribución de los renacuajos y ranas encontradas principalmente sobre los bordes de estas charcas, como se ha descrito para I. proximus y otras especies de Thamnophis (Carpenter 1952, Tinkle 1957, Arnold y Wassersug 1978). Por su parte N. r. werleri era activa más adentro del agua, a niveles más profundos. Estas preferencias de microhabitat parecen ser consecuencia de la desigual distribución de las presas consumidas, influyendo en su abundancia y disponibilidad a la depredación (Arnold y Wassersug 1978, Gregory 1978, Kephart y Arnold 1982).

Como lo sugieren Macías García y Drummond (en prensa) para I. eques, la desigual distribución intraespecífica del microhabitat de N. r. werleri pudo ser producto de la colecta diferencial entre adultos y juveniles, aunque por otra parte White y Kolb (1974) reportan diferencias entre machos y hembras debidas a su desigual tamaño.

La mayor abundancia de Nerodia y el bajo número de Thamnophis al coincidir simpatricamente, responde aparentemente al concepto establecido por Arnold (1972), quién concluye que depredadores en simpatria tienden a alimentarse de diferentes presas y que la densidad del depredador depende de la densidad de su presa. Los peces que conforman el tipo de presa específico de N. r. werleri se presentaron más establemente y fueron más constantes en su disponibilidad que los anuros ingeridos por I. p. rutiloris. Estos anuros solo fueron ingeribles durante los días de su desarrollo metamórfico y en las primeras semanas de su vida terrestre (posiblemente debido al aumento de tamaño que

Figura 8. Abundancia Mensual de Presas Potenciales.

Las especies incluidas dentro de las tres categorías de presas son: peces, Dormitator maculatus, Poecilia mexicana; renacuajos, Bufo valliceps; ranas, Leptodactylus melanonotus.



posteriormente las hacía inaccesibles para las relativamente pequeñas Thamnophis), así las fluctuaciones de los anuros ocurrieron más distantes temporalmente, con solo unos días de máxima abundancia, y que en términos de productividad pudiera no ser suficiente para sostener una mayor población de I. p. rutiloris, que en comparación de los peces, con mayor cantidad de biomasa, los convierte en redituablemente más productivos.

Por otra parte la depredación (tanto natural como humana) sobre ambas especies de culebras, debe ser considerada al buscar explicaciones de la abundancia de sus poblaciones. A este respecto mis observaciones personales resaltan el que esta depredación, si no es igualmente intensa para ambas poblaciones, parece ser más manifiesta sobre I. p. rutiloris (en una ocasión se observó como un individuo de esta especie de 29 cm de longitud hocico-cloaca, fue muerto al arribar al borde de una charca, por una chinche acuática que la sujetó por el cuello), por otra parte fueron varias N. r. werleri las encontradas muertas muy flacas, simplemente flotando en el pantano, justamente en las épocas de menor abundancia de peces, lo que puede interpretarse como pérdidas naturales densodependientes no debidas a la depredación.

Aunque los antecedentes reportan dietas relativamente amplias, en el presente estudio N. r. werleri depredó en forma especialista oportunista sobre los peces, siguiendo su disponibilidad y abundancia como se explicó anteriormente. También se reporta a renacuajos y adultos de Bufo valliceps como presa potencial que como en éste caso ha sido despreciada por N. rhombifera (Mushinsky y Hebrard 1977a, Mushinsky et al 1982), de igual forma I. p. rutiloris incluyó únicamente a los anuros en su

dieta, aunque los peces en menor grado también se han reportado como su presa.

Ambas especializaciones, sugieren una repartición del recurso alimenticio, con solapamiento cualitativamente nulo, como consecuencia del total de factores que intervienen en la selección de la presa: microhabitat, técnicas forrajeras, preferencias congénitas, abundancia y disponibilidad de la presa, etc. (aunque determinar el grado de importancia de cualquiera de estas variables en la dieta de las culebras es difícil de establecer con exactitud en el presente estudio), al respecto aunque I. p. rutiloris depredó exclusivamente sobre los anuros, observaciones de laboratorio indicaron que ésta especie está dispuesta y es capaz de incluir a los peces dentro de su dieta, ya que dos culebras grávidas mantenidas en el laboratorio durante algunos meses, se alimentaron con dieta exclusiva de pez vivo que les fué ofrecido en platos dentro de sus cajas hogareñas (50 x 25 x 30 cm), por lo que existe la posibilidad de que I. p. rutiloris depreda oportunísticamente sobre los peces y la falta de estos en su dieta se deba a las diferencias de microhabitat, técnicas forrajeras y horario, lo que no queda demostrado con los pocos datos obtenidos para esta especie.

Los resultados sugieren un cambio ontogénico en la dieta de N. r. werleri quien depredó preferentemente sobre ciertas especies de pez en cada una de las dos categorías de edad establecidas. Estos cambios de dieta al modificarse el tamaño de la culebra han sido demostrados por Mushinsky y Lotz (1980), Mushinsky et al (1982), ellos atribuyen estos cambios al propio

proceso natural de maduración de la especie. En el presente estudio N. r. werleri ingirió presas más grandes al aumentar su tamaño, posiblemente como resultado de la alteración de las proporciones entre el tamaño depredador-tamaño presa (Rossman 1980), ya que las culebras adultas fueron capaces de ingerir presas más grandes (como A. melanopus) que lógicamente fueron inaccesibles para las crías y juveniles. También estos cambios pudieran ser un reflejo de la diferente fisiología entre adultos y juveniles como lo establece Pough (1978), que se refleja en las capacidades de sostenimiento de sus actividades forrajeras, ocasionando con ello una desigual competencia intraespecífica por el alimento, y que posiblemente sea un fenómeno que no involucra a los sexos, como ocurrió con esta especie, ya que no se encontró una diferente dieta entre sexos. Sin embargo su desigual repartición del microhabitat entre juveniles y adultos pudo haber contribuido a la diferencia de dieta observada entre los dos grupos de edad de N. r. werleri.

Drummond (1983b) ha reportado que algunas Thamnophis son incapaces de bucear libremente principalmente cuando son jóvenes, lo que apoya el caso de T. p. rutiloris con una actividad comparativamente menos acuática que N. r. werleri, y una dieta anfibia. Sin embargo las escasas observaciones de conducta forrajera dificultan catalogarla dentro del repertorio conductual propio de las especialistas. Por su parte N. r. werleri mostró las tendencias propias de las especialistas acuáticas en sus patrones de comportamiento en la búsqueda de sus presas, la mayoría de las culebras eran activas dentro del agua, con una constante actividad acuática nocturna, como ha sido reportado por

Hebrard y Mushinsky (1978), aunque descripciones para algunas especies de Nerodia provisionalmente las catalogan como generalistas posiblemente como consecuencia de su actividad nocturna, que involucra una prioridad de las percepciones químicas y táctiles, más que las visuales (Evans 1942, Drummond 1979, 1983b), sin embargo el género Nerodia ha sido poco estudiado en sus patrones de comportamiento forrajero como para poder dejar esclarecida una comparación en sus patrones de comportamiento.

APENDICE A.

Temperaturas registradas durante los días de muestreo.

Fecha	Hora	Temperatura (°C)		
		Aire	Agua	Suelo
1985				
16-Marzo	12:00	26	25	
	13:00	24.5	27	
	15:30	26	29	
26-Abril	17:30	25	--	
27-Abril	11:30	32	30	
	16:40	29.5	33	
28-Abril	02:40	22	25	
	03:30	22	25	
17-Mayo	18:00	26	29	
	19:15	26	28	
18-Mayo	04:35	26	25.5	
	18:15	25	27	
14-Junio	18:40	26	27	
15-Junio	03:00	25	25	
	04:30	25	25	
	05:45	25	25	
	17:30	23	23	
26-Julio	18:45	21	--	
27-Julio	05:00	18	17	
	09:50	21	21	
28-Julio	16:00	21	--	
16-Agosto	18:30	21	23	

-----  
 Temperatura (°C)  
 -----

Fecha	Hora	Aire	Agua	Suelo
17-Agosto	04:40	19	18	
	05:30	19	18	
	10:30	25	25	
17-Agosto	10:30	25	25	
28-Septiembre	09:50	21	20	
29-Septiembre	08:50	23	--	21
	18:30	21	22	21
11-Octubre	19:30	18	20	
	20:10	18	20	
12-Octubre	04:30	23	23	
	13:30	27	29	
15-Noviembre	17:45	26	27	
16-Noviembre	06:35	24	23	
15-Diciembre	12:30	21.5	--	21.5
1986				
17-Enero	14:15	26	25	
11-Febrero	11:15	22	23	
26-Febrero	23:30	16	22	
01-Marzo	12:00	21	19	
22-Marzo	07:30	17.5	15.5	
18-Abril	22:00	26.5	26.5	
19-Abril	09:00	28.5	31	
	21:30	26.5	27	
22-Mayo	18:40	27	26	

Fecha	Hora	Temperatura (°C)		
		Aire	Agua	Suelo
23-Mayo	00:15	24	23	
	18:00	26	27	
24-Mayo	07:20	28	26	
26-Junio	24:00	26	26	
27-Junio	01:00	26	26	

APENDICE B.

Horario de Captura de N. r. werleri y T. p. rutiloris durante los meses de muestreo.

A = 0600-1200 hrs; B = 1201-1800 hrs; C = 1801-2400 hrs;  
D = 0001-0600 hrs.

Mes	<u>Nerodia rhombifera</u>				<u>Thamnophis proximus</u>			
	Día		Noche		Día		Noche	
	A	B	C	D	A	B	C	D
1985								
Marzo	0	4	0	0	1	1	0	0
Abril	0	1	1	6	0	1	0	0
Mayo	0	0	3	1	0	0	2	0
Junio	0	24	4	18	1	0	0	0
Julio	1	1	1	6	0	0	0	0
Agosto	1	0	2	2	0	0	0	0
Septiembre	0	0	1	0	0	0	0	0
Octubre	0	0	3	1	1	0	0	0
Noviembre	1	0	0	0	0	0	0	0
Diciembre	0	0	0	0	0	0	0	0
1986								
Enero	0	0	0	0	0	0	0	0
Febrero	0	0	0	0	0	0	0	0
Marzo	0	0	0	0	0	0	0	0
Abril	2	0	44	0	0	0	0	0
Mayo	2	0	3	1	0	0	0	0
Junio	0	0	1	1	0	0	0	0

APENDICE C.

Frecuencias de Microhabitats ocupados por Nerodia rhombifera werleri y Thamnophis proximus rutiloris durante los meses de muestreo.

Los tipos de microhabitats son definidos dentro de los resultados.

N = N. r. werleri                      T = T. p. rutiloris

Mes	MICROHABITAT				TERRESTRE Pastizal
	ACUATICO Agua abierta	Agua entre pastizales	Lirio acuático	Veg.amacollada emergente	
1985					
Marzo	N	3	0	1	0
	T	0	2	0	0
Abril	N	8	0	0	0
	T	0	0	1	0
Mayo	N	2	0	2	0
	T	0	0	0	0
Junio	N	4	0	24	18
	T	0	0	0	1
Julio	N	6	0	2	1
	T	0	1	0	0
Agosto	N	2	0	2	1
	T	0	0	0	0
Sept.	N	1	0	0	0
	T	0	0	0	0
Octubre	N	4	0	0	0
	T	0	1	0	0
Nov.	N	0	0	1	0
	T	0	0	0	0
Dic.	N	0	0	0	0
	T	0	0	0	0
1986					
Enero	N	0	0	0	0
	T	0	0	0	0
Febrero	N	0	0	0	0
	T	0	0	0	0
Marzo	N	0	0	0	0
	T	0	0	0	0

## MICROHABITAT

Mes	ACUATICO				TERRESTRE
	Agua abierta	Agua entre pastizales	Lirio acuático	Veg. amacollada emergente	Pastizal
Marzo	T 0	0	0	0	0
Abril	N 0	0	46	0	0
	T 0	0	0	0	0
Mayo	N 0	0	4	0	2
	T 0	0	0	0	0
Junio	N 1	0	1	0	0
	T 0	0	0	0	0

APENDICE D.

Contenidos estomacales y datos de las culebras que los contenían. La longitud de la culebra corresponde a la de hocico-cloaca. M = Macho y H = Hembra.

Mes	Especie	Sexo	Longitud (cm)	Cont.Estomacal	Peso (g)
1985					
Marzo	<u>N. rhombifera</u>	M	30.0	<u>Poecilia mexicana</u>	0.255
	<u>I. proximus</u>	M	39.5	<u>Bufo valliceps</u>	0.07
	"	-	--	Renacuajo	0.19
Abril	<u>N. rhombifera</u>	M	66.0	<u>Poecilia mexicana</u>	2.97
	<u>I. proximus</u>	-	--	<u>L. melanonotus</u>	1.41
Mayo	<u>N. rhombifera</u>	M	34.0	"	0.11
	"	H	42.0	<u>D. maculatus</u>	4.30
	"	M	77.0	<u>Arius melanopus</u>	53.80
	<u>I. proximus</u>	H	36.0	<u>L. melanonotus</u>	0.06
	"	H	41.5	"	0.18
Junio	<u>N. rhombifera</u>	M	71.5	Osamenta de pez	0.27
	"	M	39.7	<u>Poecilia mexicana</u>	2.78
	"	M	36.5	" "	1.18
	"	M	83.0	Pez	0.08
	"	H	44.0	Pez	0.04
	"	H	28.5	Pez	0.46
	"	H	47.0	<u>Poecilia mexicana</u>	5.39
	"	H	27.0	Pez	1.35
	"	H	35.5	Pez	0.06
	"	H	33.0	Pez	0.11
	"	H	62.5	<u>Arius melanopus</u>	53.98
	"	M	85.0	<u>D. maculatus</u>	40.32

Mes	Especie	Sexo	Longitud (cm)	Cont.estomacal	Peso (g)
	"	M	77.0	<u>A. fasciatus</u>	5.85
	"	H	81.5	Pez	9.22
	"	H	81.5	Pez	8.0
	"	M	48.0	Pez	0.50
	"	M	65.0	Pez	0.07
	"	H	81.5	Pez	27.19
	"	M	73.0	Pez	3.08
	"	M	90.0	Pez	23.70
	"	M	69.0	Pez	1.84
Agosto	"	M	44.5	<u>Poecilia mexicana</u>	0.23
Septiembre	<u>I. proximus</u>	H	38.5	<u>L. melanonotus</u>	0.91
	"	H	32.0	"	0.17
Octubre	<u>N. rhombifera</u>	M	49.0	<u>Poecilia mexicana</u>	0.87
	<u>I. proximus</u>	H	29.0	Renacuajo	0.49
1986					
Abril	<u>N. rhombifera</u>	M	71.0	Pez	0.08
	"	H	64.0	<u>D. maculatus</u>	8.38
	"	M	78.0	Pez	0.22
	"	M	37.5	<u>D. maculatus</u>	5.92
	"	M	76.0	Pez	0.05
	"	M	35.0	<u>Poecilia mexicana</u>	2.53
	"	M	74.0	<u>D. maculatus</u>	9.84
	"	M	78.0	Pez	0.17
	"	H	36.0	<u>D. maculatus</u>	6.73
	"	M	49.5	Pez	0.51
	"	M	68.0	<u>D. maculatus</u>	4.43
					4.41

Mes	Especie	Sexo	Longitud (cm)	Cont.estomacal	Peso (g)
	<u>N. rhombifera</u>	H	50.0	Pez	0.75
	"	M	43.0	<u>D. maculatus</u>	1.63
	"	M	77.0	"	7.08
	"	M	40.5	"	2.91
	"	M	72.0	Pez	0.45
	"	M	72.5	<u>D. maculatus</u>	14.52
	"	M	72.0	"	4.44

APENDICE E.

Fórmulas Utilizadas.

1) Coeficiente de Correlación: r

Donde: x = Variable independiente

y = Variable dependiente

n = Número de datos

$$r = \frac{n \sum xy - \sum x \sum y}{\sqrt{n \sum x^2 - (\sum x)^2} \sqrt{n \sum y^2 - (\sum y)^2}}$$

2) Regresión lineal por mínimos cuadrados:

$$y = b x + a$$

Donde: b = pendiente

a = Ordenada al origen

que se calcularon mediante las fórmulas:

$$b = \frac{n(\sum xy) - \sum x \sum y}{n \sum x^2 - (\sum x)^2}$$

$$a = \frac{\sum y \sum x^2 - \sum x \sum xy}{n \sum x - (\sum x)^2}$$

3) Índice de Amplitud de los ejes del nicho, de Simpson: Ds

$$D_s = \frac{[\sum P_i^2]^{-1} - 1}{N - 1}$$

Donde: N = Número de diferentes recursos.

P<sub>i</sub> = Proporción de individuos encontrados utilizando el recurso i.

4) Índice de Solapamiento del nicho en un par de especies, de

Pianka: D<sub>jk</sub>

$$O_{jk} = \frac{\sum R_{ij} R_{ik}}{\sqrt{\sum P_{ij}^2 \sum P_{ik}^2}}$$

Donde en este estudio:

$P_{ij}$  = Proporción de individuos encontrados en el tiempo  $i$  de la especie  $j$ .

$P_{ik}$  = Proporción de individuos encontrados en el tiempo  $i$  de la especie  $k$ .

5) Ji-Cuadrada:  $\chi^2$

$$\chi^2 = \sum_{i=1}^k \frac{(O - E)^2}{E}$$

Donde:  $O$  =  $i$ -ésima frecuencia observada.

$E$  =  $i$ -ésima frecuencia esperada.

$k$  = Número de grupos para los cuales se cuenta con frecuencias observadas y esperadas.

$E$  se calculó por la fórmula:

$$E = \frac{R \cdot C}{T}$$

Donde:  $R$  = Total de cada renglón.

$C$  = Total de cada columna.

$T$  = Gran total.

6) Coeficiente de Correlación de rangos de Spearman:  $r_s$

$$r_s = 1 - \frac{\sum d_i^2}{n(n^2 - 1)}$$

Donde:  $d_i$  = Resta del rango  $Y_i$  del rango  $X_i$ .

$n$  = Número de pares de datos.

7) Prueba de "T" de Students:  $T$

$$T = \frac{r}{\sqrt{1 - r^2}} \sqrt{n - 2}$$

REFERENCIAS.

Aleksiuk, M. 1977. Cold-induced aggregative behavior in the red-sided garter snake (Thamnophis sirtalis parietalis).

Herpetologica. 33(1): 98-101.

Aleksiuk, M and P. T. Gregory. 1974. Regulation of seasonal mating behavior in Thamnophis sirtalis parietalis. Copeia.

1974(3): 681-689.

Altamirano, T. A., M. Soriano y M. G. Martinez. 1985.

Ictioplancton de la Laguna de Alvarado, Veracruz, en el período 1981. Tesis para obtener Licenciatura en Biología.

ENEP Iztacala. UNAM.

Arnold, S. J. 1972. Species densities of predators and their prey.

Am. Nat. 106(948): 220-236.

Arnold, S. J. 1977. Polymorphism and geographic variation in the feeding behavior of the garter snake Thamnophis elegans.

Science 197:676-678.

Arnold, S. J. 1981 a. Behavioral variation in natural populations I. Phenotypic, genetic and environmental correlations between chemoreceptive responses to prey in the garter snake, Thamnophis elegans. Evolution 35(3): 489-509.

Arnold, S. J. 1981 b. Behavioral variation in natural populations II. The inheritance of a feeding response in crosses between geographic races of the garter snake, Thamnophis elegans. Evolution 35(3):510-515.

Arnold, S. J. and R. J. Wassersug. 1978. Differential predation on metamorphic anurans by garter snakes: Social behavior as a possible defense. Ecology 59(5): 1014-1022.

- Baeyens, D. A., M. W. Patterson and C. T. McAllister. 1980. A comparative physiological study of diving in three species of Nerodia and Elaphe obsoleta. J. Herpetol. 14(1): 65-70.
- Blaesing, M. E. 1979. Some aspects of the ecology of the eastern garter snake (Thamnophis s. sirtalis) in a semi-disturbed habitat in West-Central Illinois. J. Herpetol. 13(2): 177-181.
- Burghardt, G. M. 1966. Stimulus control of the prey attack response in naive garter snakes. Psychon. Sci. 4: 37-38.
- Burghardt, G. M. 1967. Chemical cue preferences of inexperienced snakes: comparative aspects. Science 157: 718-721.
- Burghardt, G. M. 1968. Chemical preference studies on newborn snakes of three sympatric species of Natrix. Copeia 1968(4): 732-737.
- Burghardt, G. M. 1971. Chemical-cue preferences of newborn snakes: influence of prenatal maternal experience. Science 171:921-923.
- Carpenter, C. C. 1952. Comparative ecology of the common garter snake (Thamnophis s. sirtalis), the ribbon snake (Thamnophis s. sauritus) and butlers garter snake (Thamnophis butleri) in mixed populations. Ecol. Monog. 22(4): 235-258.
- Chrapliwi, P. S. and C. M. Fugler. 1955. Amphibians and Reptiles collected in Mexico in the summer of 1953. Herpetologica. 11: 121-128.
- Clark, D. R. Jr. 1974. The Western ribbon snake (Thamnophis proximus): Ecology of a Texas population. Herpetologica. 30(4):372-379.

- Clark, R. F. 1949. Snakes of the hill parishes of Louisiana. J. Tennessee Acad. Sci. 24(4): 244-261.
- Conant, R. 1963. Semiaquatic snakes of the genus Thamnophis from the isolated drainage system of the Rio Nazas and adjacent areas in México. Copeia. 63: 473-499.
- Conant, R. 1969. A review of the water snakes of the genus Natrix in México. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 142(1): 1-140.
- Czaplicki, J. A. and R. H. Porter. 1974. Visual cues mediating the selection of goldfish (Carassius auratus) by two species of Natrix. J. Herpetol. 8 (2): 129-134.
- Dix, M. W. 1968. Snake food preferences: Innate intraspecific geographic variation. Science. 159: 1478-1479.
- Drummond, H. M. 1979. Stimulus control of Amphibious predation in the Northern water snake (Nerodia s. sipedon). Z. Tierpsychol. 50: 18-44.
- Drummond, H. 1983 a. Aquatic foraging in garter snake: A comparasion of specialist and generalist. Behaviour. 86: 1-30.
- Drummond, H. 1983 b. Ecología aimenticia y conservación de culebras semi-acuáticas en México. Memorias del Simposio sobre Fauna silvestre, de la Fac. de Medicina Veterinaria y Zootecnia, UNAM. 225-230.
- Drummond, H. 1985. The Role of vision in the predatory behaviour of natricine snakes. An. Behav. 33(1): 216-224.
- Drummond, H. y C. Macías. 1985. Aprendizaje adaptativo en serpientes y la aproximación etologica. Rev. Mex. Anal. Conduct. 10(2):175- 192.
- Dunbar, G. L. 1979. Effects of early feeding experience on

- chemical preference of the northern water snake Natrix s. sipedon (Reptilia, Serpentes, Colubridae). J. Herpetol. 13(2): 185-189.
- Dunson, W. A. 1980. The relation of sodium and water balance to survival in sea water of stuarine and freshwater races of the snakes, Nerodia fasciata, N. s. sipedon and N. valida. Copeia. 1980(2): 268-280.
- Evans, P. D. 1942. A Method of fishing used by water snakes. Chicago Nat. 5(3): 53-55.
- Fitch, H. S. 1941. The Feeding habits of California garter snakes. Fish and Game. 27: 2-32.
- Fox, W. 1952. Notes of feeding habits of Pacific Coast garter snakes. Herpetologica. 8: 4-8.
- García, E. 1971. Los Climas del estado de Veracruz. An. Inst. Biol. UNAM. Ser. Botanica. 41(1): 3-42.
- García, E. 1981. Modificaciones al Sistema de Clasificación climática de Köppen. Instituto de Geografía, UNAM. 3a. ed. 252 pp.
- Gosner, N. 1960. A Simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. Herpetologica. 16: 183-190.
- Gartside, D. F., J. S. Rogers and H. C. Dessauer. 1977. Speciation with little genic and morphological differentiation in the ribbon snakes Thamnophis proximus and T. sauritus (Colubridae). Copeia. 1977(4):697-705.
- Gómez-Pompa, A. 1973. Ecology of the vegetation history of northern Latin America. Elsevier Scientific Publishing Company.

Amsterdam, pp 73-148.

- Gregory, P. 1978. Feeding habits and diet overlap of three species of garter snake (Thamnophis) on Vancouver Island. *Canad. J. Zool.* 56: 1967-1974.
- Hamilton, W. J., Jr. 1951. The Food and feeding behavior of the garter snake in New York State. *The Am. Mid. Nat.* 46(2): 385-390.
- Hart, D. R. 1979. Niche relationships of Thamnophis radix haydeni and Thamnophis sirtalis parietalis in the Interlake District of Manitoba. *Tul. Stud. Zool. Bot.* 21(2): 125-140.
- Hebrard, J. J. and R. Mushinsky. 1978. Habitat use by five sympatric water snakes in Louisiana swamp. *Herpetologica.* 34(3): 306-311.
- Holman, J. A. 1977. Amphibians and Reptiles from the Gulf Coast Miocene of Texas. *Herpetologica.* 33(4): 391-403.
- Holman, J. A. 1978. The Late pleistocene herpetofauna of Devil's den Sinkhole, Levy County, Florida. *Herpetologica.* 32(2): 228-237.
- Hutchinson, G. E. 1978. *An Introduction to Population Ecology.* New Haven. Yale University Press. 260 pp.
- Kephart, D. G. 1982. Microgeographic variation in the diets of garter snakes. *Oecologia.* 52: 287-291.
- Kephart, D. G. and S. J. Arnold. 1982. Garter snake diets in a fluctuating environment a seven-year study. *Ecology.* 63(5): 1232-1236.
- Levins, R. 1968. *Evolution in changing environments.* Princeton University Press. Princeton. 120 pp.
- Limbaugh, B. A. and E. P. Volpe. 1957. Early development of the

Gulf Coast toad, Bufo valliceps Wiegman. Amer. Mus. Nov. 1842: 1-32.

→ Macías García, C. and H. Drummond (En prensa). Seasonal ontogenetic variation in the diet of the Mexican garter snake Thamnophis eques in lake Tecocomulco, Hidalgo. J. Herpetol.

Malnate, E. V. 1960. Systematic division and evolution of the colubrid snake Natrix, with comments on the subfamily Natricine. Proc. Acad. Nat. Sci. Phila. 112(3): 41-71.

Mao, S. H. and H. C. Dessauer. 1971. Selectively neutral mutations, transferrins and the evolution of Natricine snakes. Comp. Biochem. Physiol. 40 A: 669-688.

→ Mushinsky, H. R. and J. J. Hebrard. 1977 a. Food partitioning by five species of water snakes. Herpetologica. 33(2): 162-167.

→ Mushinsky, H. R. and J. J. Hebrard. 1977 b. The Use of time by sympatric water snakes. Can. J. Zool. 55: 1545-1550.

Mushinsky, H. R. and K. H. Lotz. 1980. Chemoreceptive responses of two sympatric water snakes to extracts of commonly ingested prey species: Ontogenetic and ecological considerations. J. Chem. Ecol. 6(3): 523-536.

→ Mushinsky, H. R., J. J. Hebrard and D. S. Vodopich. 1982. Ontogenetic of water snake foraging ecology. Ecology. 63(6): 1624-1629.

→ Mushinsky, H. R., J. J. Hebrard and M. G. Walley. 1980. The Role of temperature on the behavioral and ecological associations of sympatric water snakes. Copeia. 1980(4): 744-754.

Pianka, E. R. 1974. Evolutionary Ecology. Harper & Row. 2a ed. New

York.

- Plummer, M. V. and J. M. Goy. 1984. Ontogenetic dietary shift of water snakes (Nerodia rhombifera) in a fish hatchery. *Copeia*. 1984 (2): 550-552.
- Porter, R. H. and J. A. Czaplicki. 1977. Evidence for a specific searching image in hunting water snakes (Natrix sipedon) (Reptilia, Serpentes, Colubridae). *J. Herpetol.* 11(2): 213-216.
- Pough, F. H. 1978. Ontogenic changes in endurance in water snakes (Natrix sipedon): physiological correlates and ecological consequences. *Copeia*. 1978(1): 69-75.
- Rezendez, M. A. 1973. Estudio de los peces de la Laguna de Alvarado, Veracruz. México. *Rev. Soc. Mex. Hist. Nat.* 34: 183- 287.
- Ringuelet, R. A. 1983. Clave para el reconocimiento de los Hirudíneos de México. *An. Inst. Biol. UNAM. Ser. Zool.* (1): 89-97.
- Rossman, C. E. 1980. Ontogenic changes in skull proportions of the diamond back water snakes Nerodia rhombifera. *Herpetologica*. 36(1): 42-46.
- Rossman, D. A. 1962. Thamnophis proximus (Say), a valid species of garter snake. *Copeia*. 1962(4): 741-748.
- Rossman, D. A. 1963. The Colubrid snake genus Thamnophis. A Revision of the Sauritus group. *Bull. Florida State Mus.* 7(3): 99-178.
- Rossman, D. A. and W. G. Eberle. 1977. Partition of the genus Natrix with preliminary observations on evolutionary trends in Natricine snakes. *Herpetologica*. 33(1): 34-43.

- Rzedowski, J. 1983. *Vegetación de México*. Limusa. 1a. ed. México. 432 pp.
- Schoener, T. W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science*. 185: 27-39.
- Smith, H. M. 1938. Notes on reptiles and amphibians from Yucatan and Campeche, México. *Occ. Papers. Mus. Zool. Univ. Michigan*. 388: 1-22.
- Smith, H. M. and J. E. Huey. 1960. The Water snake genus Regina. *Trans Kansas Acad. Sci.* 63(3): 156-163.
- Smith, H. M. and E. H. Taylor. 1945. An annotated checklist and key to the snakes of México. *U. S. Natl. Mus. Bull.* 187: 1-239.
- Sosa, N. O. 1982. Estudio preliminar de la Ecología alimenticia de tres especies de culebras semiacuáticas del genero Thamnophis en los estados de Zacatecas y Durango. México. Tesis para obtener Licenciatura en Biología. ENEP Iztacala. UNAM.
- SPP. 1980. Carta Geológica. Villahermosa. 1:1000 000.
- SPP. 1980. Carta de Húmedad del Suelo. Villahermosa. 1:1000 000.
- SPP. 1981. Carta Edafológica. Villahermosa. 1:1000 000.
- SPP. 1984. Carta Topográfica. Alvarado. 1:50 000.
- Tinkle, D. W. 1957. Ecology, maturation and reproduction of Thamnophis sauritus proximus. *Ecology*. 38(1): 69-77.
- White, M. and J. A. Kolb. 1974. A Preliminary study of Thamnophis near Sagehen Creek, California. *Copeia*. 1974(1):127-136.

## AGRADECIMIENTOS

Al Biol. Constantino de J. Macías García por haber aceptado la dirección de esta tesis, realizándola profesionalmente en forma acertada y constante.

Al Biol. Tizoc Altamirano y Biol. Atahualpa de Sucre quienes accedieron y brindaron todas las facilidades para que mi trabajo de campo se realizara conjuntamente con sus visitas a la zona de estudio.

Al Dr. Hugh Drummond por el libre acceso a su laboratorio en el cual se procesaron las muestras y datos, y por sus comentarios en la revisión de este trabajo.

Agradezco a Monica Jaimes, Leticia Espinoza, Tizoc Altamirano, Atahualpa de Sucre, Patricia Ramirez, Hector Lozoya, Hugo Plata, Rodolfo García, Martha Gómez, Jaime Salas, Fernando Surbia, Roberto Vizcaya, a la familia Altamirano del puerto de Alvarado, así como a numerosos estudiantes de la ENEP-Iztacala quienes de alguna forma contribuyeron desinteresadamente en el trabajo de campo.

En la identificación de los peces y anfibios agradezco la ayuda prestada por el Biol. Tizoc Altamirano.

A los biólogos Tizoc Altamirano, Enrique Godínez, Julio Lemos y Alba Marques por haber aceptado ser mis sinodales.

También a todos los compañeros del laboratorio por su constante apoyo moral. A todos ellos, gracias.