



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS



BIBLIOTECA
INSTITUTO DE ECOLOGIA
UNAM

ATAQUES ANFIBIOS EN CINCO ESPECIES DE CULEBRAS
SEMIACUATICAS. MANEJO DEL PROBLEMA DE LA
REFRACCION POR PARTE DE ESPECIALISTAS Y
GENERALISTAS



FACULTAD DE CIENCIAS
SECCION ESCOLAR

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

FEDRO CARLOS GUILLEN RODRIGUEZ

MEXICO, D. F.

1987

ATAQUES ANFIBIOS EN CINCO ESPECIES DE CULEBRAS SEMIACUATICAS;
MANEJO DEL PROBLEMA DE LA REFRACCION POR PARTE DE ESPECIALISTAS Y
GENERALISTAS.

TESIS QUE PARA OBTENER EL TITULO DE BIOLOGO PRESENTA:

FEDRO CARLOS GUILLEN RODRIGUEZ

A Georgina, un apoyo insustituible

A Stella y Fedro, con el enorme cariño que a veces soy incapaz de expresarles

A Don Guillermo Garza Ramos, con enorme admiración

Al Dr. Hugh Drummond, quien concibió la idea original y llevó a cabo la toma de datos, mostrando a lo largo de este período (largo período) una paciencia mesiánica en sus constantes y certeras revisiones.

Al inefable Tino y al buen José Luis, amigos a toda prueba, incansables revisores, y lo más importante, gente con buen humor.

Al Dr. Francisco Soto y a su esposa Conchita, capaces de descifrar toda la trigonometría del planeta, pero en especial la de esta tesis.

Al Dr. Jorge Soberón y a la M en C Miriam Benabib por su revisión y comentarios al presente manuscrito.

A Ceci, Marce, Lena, Edda, Juan Carlos, Monica, Carolina, Jaime, Carmen, Sergio, Dalila, Javier, Hector, Roxana, Nora, Claudia, Paola, Pamela, Diana, Andres, Beto, Ale, Lalo, Alejandro, Estela, Lupita, Rodrigo, Ale bis, Alejandro bis, Virginia, Virginia bis, Toño, Alonso, Martha, PIT 2, Noriega, Beto bis, Roberto ... etcetera.

Si alguien me faltó por favor incluirse en etcetera.

de un pasante agradecido

Este trabajo se realizó gracias al apoyo del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología al Dr. H. Drummond. (PCECBNA 001896).

Agradecimientos

Indice	1
Resumen	2
Introducción	3
Antecedentes	6
Sistemática	8
Especialistas y Generalistas	11
Ecología Alimenticia	13
Visión en la Depredación	20
Objetivos	24
Métodos	24
Resultados	35
Discusión	51
Apendice 1	55
Apendice 2	58
Literatura citada	62

RESUMEN

De acuerdo a los postulados ecológicos se probó la hipótesis de que las culebras especialistas acuáticas poseen mecanismos más finos de corrección que las generalistas al realizar ataques anfibios que involucren un problema de refracción de la luz.

* En esta comparación se utilizaron cinco especies de culebras colubridas, dos especialistas acuáticas (Thamnophis melanogaster, T. couchi) y dos generalistas (T. elegans y T. sirtalis) y una quinta especie (Nerodia sipedon) cuya ecología alimenticia se ubica en el plano de las especialistas acuáticas, aunque un reciente estudio ha demostrado que su comportamiento alimenticio es cualitativamente parecido al de las generalistas.

Las culebras provinieron de camadas nacidas en el laboratorio, a partir de hembras grávidas capturadas en el campo, con excepción de T. melanogaster, que se colectó en el campo.

Bajo condiciones controladas de laboratorio se filmaron ataques anfibios de las culebras dirigidos hacia peces (Gambusia affinis y Pimephales promelas). Las trayectorias de ataque se transfirieron a acetatos para ser interpretadas. Debido a los problemas de refracción la imagen que llega al ojo de la culebra proveniente del pez, es observada en una posición diferente a la que realmente tiene. Por métodos trigonométricos se localizó la posición aparente del pez y se cuantificó la desviación de la trayectoria de ataque de la culebra hacia esta posición, analizando las diferentes variables que podían determinar esa desviación.

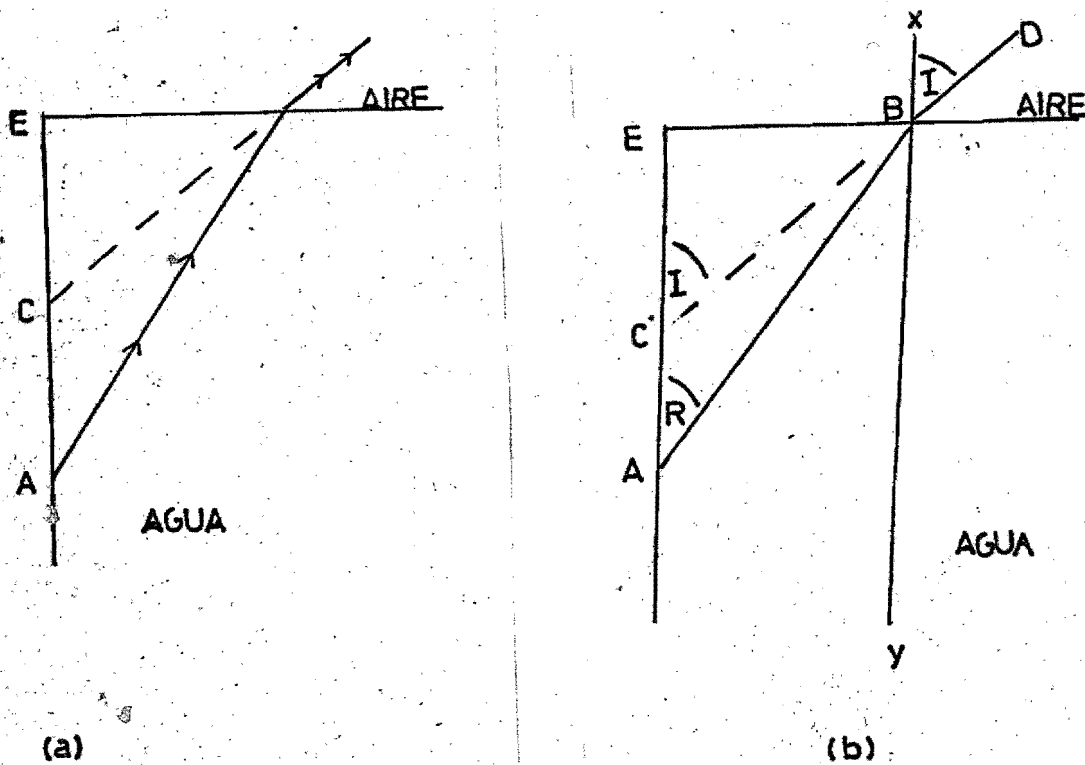
Se encontró que las especialistas acuáticas, T. couchi y T. melanogaster, atacaron utilizando trayectorias de ataque que involucraron una mejor compensación de la refracción comparadas con las trayectorias de ataque empleadas por las generalistas. Se sugiere que los mecanismos utilizados por las especialistas para atacar con ventaja, basan su efectividad en la profundidad a la cual dirigen sus ataques, que parece asociada con la altura del ojo de la culebra sobre la superficie del agua en el momento del ataque, con la profundidad de la posición real y con la distancia entre el ojo de la culebra y la posición real.

Los resultados de este trabajo ubican a N. sipedon en el plano de las generalistas con respecto a su técnica anfibia de ataque.

INTRODUCCION

La luz tiene una velocidad de 3×10^8 Km/seg, pero esta velocidad sólo es exacta en condiciones de vacío, pues cuando la luz atraviesa el cristal, el agua o cualquier otro medio transparente su velocidad disminuye según el índice de refracción (la densidad) del medio que pasa. Este descenso de la velocidad de la luz hace que los prismas la desvien y que las lentes formen imágenes. El primer científico que comprendió el principio de refracción (desviación de la luz producida por cambios en el índice de refracción) fué Snell en 1621 (Sears, 1949), pero sus resultados quedaron inéditos. Once años mas tarde Descartes dió a conocer la ley de la refracción (Sears, 1949):

"Al pasar la luz de un medio A a un medio B, el seno del ángulo de incidencia y el seno del ángulo de refracción guardan una relación constante" (Fig. 1).



Si AB es un rayo que pasa de un medio denso al vacío o al aire, el rayo aparecerá formando un ángulo I a lo largo de BD, propiciado así que desde el punto D el origen del rayo B se observe en una posición diferente (C) (Fig. 1).

El fenómeno de refracción se debe a que la velocidad de la luz no es la misma en ambos medios. Si V y V' son las velocidades respectivas de la luz en el primero y el segundo medios, tendremos que: $N = V/V'$ siendo N el índice de refracción del segundo medio con respecto al primero. Si N' es el índice de refracción del primer medio con respecto al segundo tendremos que: $N' = V'/V = 1/N$.

Se establece una reciprocidad ya que a todo ángulo de incidencia (I) corresponde un ángulo de refracción (R) y reciprocamente el ángulo de incidencia (R) está correspondido por un ángulo de refracción (I) en el aire.

$$\text{Sen. } I / \text{Sen. } R = N$$

$$\text{Sen. } R / \text{Sen. } I = 1 / N = N'$$

La relación constante $\text{Sen. } I / \text{Sen. } R$ se escribe de una manera simétrica: $N \text{ Sen. } I = N' \text{ Sen. } R$.

La Fig. 2 nos ilustra con un fenómeno cotidiano cuál es el efecto práctico de la refracción.

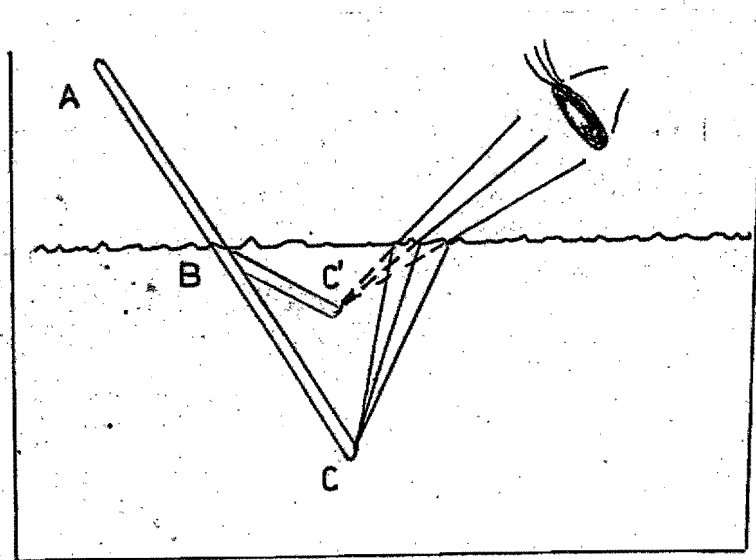


Fig. 2 Un palo ABC sumergido en el agua, parece roto en B y levantado en BC'. En realidad si el ojo cree ver en C' el punto C, lo que ocurre es que los rayos emanados de C le llegan como si viniesen de C'; mejor dicho los rayos emanados de C sufren una desviación al salir del agua.

ANTECEDENTES

Cualquier animal que tenga que operar con la visión a través de la interfase aire-agua, tendrá que resolver un problema de refracción. Por ejemplo, el pez arquero (Toxotes chatareus) perteneciente a la familia Toxotidae, lanza con el hocico un chorro de agua a insectos aéreos haciéndolos caer. El ojo del pez permanece completamente bajo el agua durante este proceso, lo que implica un problema óptico. Cuando localiza a su presa, el pez permanece inmóvil por algunos segundos con un ángulo fijo del cuerpo con respecto a la posición de la presa (Dill 1977). Después de un momento el pez cambia rápidamente a un nuevo ángulo del cuerpo que es más agudo que el anterior, un pequeño movimiento del cuerpo hacia adelante ocurre, el cual provoca que la punta del hocico del pez rompa la superficie del agua, y un chorro de agua es lanzado impactando al insecto y haciéndolo caer.

Dill (1977) filmó ataques de cuatro individuos hacia una mosca de plástico suspendida de una fibra de nylon cuya altura sobre la superficie del agua osciló entre 10 y 30cm., considerando variables tales como: la distancia entre el pez y la presa, el ángulo de la trayectoria del agua lanzada por el pez y la velocidad del chorro de agua. Concluyó que T. chatareus compensa y corrige la refracción valiéndose de diversos mecanismos. No escupe desde una posición directamente por debajo de la presa, pero es capaz de corregir el ángulo de ataque para compensar el efecto de la refracción. Este ángulo final del pez antes del ataque tiene una alta correlación con la altura de la

presa. El pez arquero tiene que corregir la curva que debido a la gravedad toma la trayectoria del chorro de agua. Dado que la velocidad del disparo es constante, lo hace variando el ángulo de ataque.

La observación de que el pez está "adecuadamente alineado" con la presa una vez que ha tomado el ángulo final del cuerpo, sugiere que la información concerniente a la verdadera posición de la presa, es obtenida durante la fijación del ángulo inicial del cuerpo. Esta información probablemente se deriva de la relación lineal que se establece entre la elevación aparente de la presa desde el ojo del pez y la verdadera elevación desde la punta del hocico del pez. Dill (1977) comentó que la proporción de ataques exitosos disminuyó en la medida que la altura de la presa se incrementó.

Algunos peces saltan a través del agua para capturar insectos aéreos. Kalleberg (1958) relató esta conducta en juveniles de salmón (Salmo salar) y trucha (Salmo trutta).

Algunas aves marinas se enfrentan al mismo problema de manera inversa. Salt y Willard (1971) comentan que una especie de gallito de mar (Sterna forsteri) se sumerge en línea recta formando una normal con respecto a la posición del pez y la superficie del agua, eliminando así el efecto de la refracción de la luz. Así la presa aparece en la línea correcta pero más superficial con respecto a su posición real. Algunos sólidos como el alcatraz (Sula bassana) (Godfrey, 1966) y el bobo de patas azules (Sula nebouxii) (Harris, 1975) presentan un ángulo de ataque que no es vertical, por lo que aquí debe presentarse de

nuevo el problema de refracción. Ficken y Wilmot (1968) reportando el forrajeo acuático de garzas sugirieron que esta corrige la refracción, enfocando su mirada en una línea oscura que se extiende y forma un ángulo desde el ojo a la parte superior de la punta del pico. Tal mecanismo no sería satisfactorio ya que sólo funcionaría con precisión cuando la presa estuviera a una distancia fija debajo de la superficie y de frente a la cabeza de la garza.

Finalmente, las culebras semiacuáticas de la Familia Colubridae realizan ataques anfibios (aire-agua) dirigidos hacia peces, en los cuales está implícito el mismo problema.

SISTEMATICA

De los géneros de la tribu Thamnophiini, las jarreteras (Thamnophis) tienen la distribución geográfica más amplia. Están representadas por veinte o más especies y se localizan desde el Pacífico hasta el Atlántico y desde el sur de Canadá hasta Costa Rica. Es básicamente un género terrestre, pero especies del oeste de Estados Unidos y México tienen hábitos semiacuáticos.

Las culebras de agua (Nerodia) pertenecientes a la misma tribu, se distribuyen a lo largo de una franja que recorre el este de Norteamérica, desde el sur de Canadá hasta Yucatán. Una especie se distribuye a lo largo de la costa del Pacífico de México. Hay ocho especies, todas ellas semiacuáticas.

Laurenti en 1768 (en Drummond, 1980) estableció el género Natrix que comprendía 86 especies distribuidas en Asia, Africa,

Europa y Norteamérica. Malnate (1960) propuso que este conjunto se reubicara en cinco géneros (Macropophis, Fowlea, Rabdophis, Natrix, y Amphisma) agrupándolos en la Subfamilia Natricinae, con lo que el género Natrix quedó definido por 21 especies distribuidas en Norteamérica, sudeste de Eurasia así como el norte y oeste de Africa. Este autor planteó que el origen del género Natrix se dió en el sudeste asiático y que el nicho original era acuático o semiacuático. Posteriormente se dió un proceso de radiación de estas formas semiacuáticas hacia habitats terrestres, como Thamnophis la cual se desarrolló recientemente. Sugirió que la subfamilia Natricinae invadió el nuevo mundo por el estrecho de Behring, encontrando poca competencia en los habitats semiacuáticos durante su dispersión por Norteamérica y que Thamnophis se desarrolló a partir de Natrix, en la parte sur de América del Norte. Finalmente propuso que las especies de Thamnophis más acuáticas como T. rufipunctatus son el resultado de una adaptación secundaria que marca un regreso al habitat original. En el mismo año, Smith y Huheey (1960) ubicaron en el género Regina a cuatro especies norteamericanas de Natrix, y siguiendo la idea de Malnate, plantearon que el primer grupo de Natricinae que entró al continente se dividió; estableciéndose un grupo en el este de Estados Unidos y otro en el Altiplano Mexicano que dió origen a Thamnophis.

Con base en estudios comparativos en la transferrina de las Natricinae, Mao y Dessauer (1971) concluyeron que las especies americanas del género Natrix están más emparentadas con los otros géneros de la subfamilia Natricinae en América que con las

especies de Natrix de otros continentes y plantearon que las fuertes semejanzas encontradas en la transferrina de los ocho géneros americanos de la subfamilia Natricinae sugieren que éstas provienen de una única invasión de especies. Un argumento que sustenta estas conclusiones, es que todas las especies de Norteamérica son vivíparas y en el resto del mundo sólo encontramos una especie con esta característica, la asiática Sinonatrix anularis.

Rossmann y Eberle (1977) trabajando análisis comparativos de proteínas en la sangre, cromosomas, orden de escamas y osteología craneal, llegaron a la misma conclusión que Mao y Dessauer (1971) por lo que decidieron proponer una nueva división del género Natrix en cuatro géneros diferentes. Las especies europeas retienen el nombre de Natrix, Nerodia se utiliza para Norteamérica, Sinonatrix para Asia y Afronatrix para África. Nerodia y otros 8 géneros (Thamnophis, Seminatrix, Storeria, Regina, Clonophis, Tropidoclonion, Adelophis y Virginia) se ubican en una nueva tribu (Thamnophiini), haciendo énfasis en lo cercano de su relación y su ancestro común.

Mao y Dessauer (1971) plantearon que las culebras de Asia, Europa y Norteamérica se aislaron genéticamente, probablemente al final del Mioceno (13 millones de años) y que Thamnophis y Nerodia divergieron en el Plioceno Medio (6 millones de años), pero Holman (1976, 1977) encontró vertebras de Thamnophis y Nerodia del Mioceno Superior (15 a 7 millones de años) encontradas en Nebraska, Estados Unidos, indicando que esta divergencia ocurrió antes del Plioceno. Reportó también una vértebra de Natricinae primitiva en Dakota del Sur, en depósitos

correspondientes al Mioceno Medio, indicando que la invasión del Nuevo Mundo ocurrió hace más de 18 millones de años.

ESPECIALISTAS Y GENERALISTAS

Los postulados ecológicos generalmente categorizan los patrones de dieta y marcan una diferencia entre organismos especialistas y generalistas. Se asume comunmente que existe un compromiso entre el número de recursos y la eficiencia con que un animal explota estos, por lo que una alta eficiencia se obtiene si un animal explota pocos recursos (Morse, 1980), entendiendo eficiencia como número de éxitos en función del número de intentos para obtener el recurso.

La teoría dice que dado un recurso X, aquellos organismos que se han especializado en su uso resultarán más eficientes en explotarlos que los generalistas, por la posesión de ventajas conductuales, fisiológicas y/o morfológicas (Pianka, 1974).

Las condiciones ecológicas bajo las cuales un organismo se desarrollaría como especialista o generalista son consideradas por Alcock (1975) quien planteó que los organismos que viven en un habitat en el cual encuentran abundancia de un recurso determinado, a través del tiempo tenderán a desarrollar una especialización que les permita obtener el máximo provecho de este recurso. Por otro lado, muchas especies viven en áreas en las que la comida se presenta en diversas formas. Bajo estas circunstancias la selección favorecerá a los individuos con

habilidades para explotar recursos utilizando diferentes técnicas. Finalmente creemos que una de las principales fuerzas evolutivas que genera procesos de especialización y especiación es la competencia.

Drummond (1983a) en sus estudios de la conducta alimenticia en culebras especialistas y generalistas, resaltó la importancia del análisis comparativo entre especies cercanamente emparentadas. Así, si analizamos especies con divergencias ecológicas que presentan diferencias hereditarias en su conducta, podremos proponer posibles efectos en la conducta debidos a la evolución adaptativa. Considerando lo anterior en este trabajo se compararon 4 especies de culebras jarreteras. Dos de ellas, Thamnophis melanogaster y T. couchi son especialistas que forrajean casi exclusivamente en el agua. Las dos restantes, T. sirtalis y T. elegans son generalistas e incluyen una proporción de presas acuáticas en su dieta, tanto como presas anfibias y terrestres (Drummond, 1983a). También se incluye una especie de culebra de agua, Nerodia sipedon, ya que es una especialista en depredación acuática y probablemente se encuentra cerca del tipo ancestral del cual deriva Thamnophis. Si T. couchi y T. melanogaster son especialistas acuáticas, esperaríamos que sobre ellas las presiones de selección habrían sido diferentes para el forrajeo en este tipo de habitat, que las que actúan sobre las generalistas y consecuentemente habrían desarrollado mayor eficacia en el uso de patrones de depredación acuáticos (Drummond, 1983a).

Al estudiar la depredación acuática en estas cinco especies, Drummond (1983a) demostró que las especialistas poseen una

superioridad conductual que puede asociarse con una agudeza visual subacuática superior. Nerodia sipedon mostró un repertorio de forrajeo cualitativamente parecido al de las generalistas que podría asociarse con una dependencia de estímulos no visuales de la presa, siendo una especie notoriamente nocturna en sus hábitos.

ECOLOGIA ALIMENTICIA

Thamnophis sirtalis. es una especie con un enorme rango de distribución que excede en área a cualquier otra culebra norteamericana. Se distribuye desde el Atlántico hasta el Pacífico y desde el sur de Alaska hasta el norte de México (Fitch, 1965). Generalmente se encuentra asociada con cuerpos de agua, estanques, zanjas, pequeñas pozas, arroyuelos, etc. (Hamilton, 1951; Van Devender, 1973). Gregory (1978) reportó variación geográfica de su dieta; Lagler y Salyer (1945), Kephart (1981) y Kephart y Arnold (1982), reportaron que T. sirtalis puede escoger sus áreas de forrajeo en respuesta a la disponibilidad de presas. También se encuentran en la literatura reportes de cambios ontogénicos en la dieta de esta especie (Carpenter, 1952; Fitch, 1965 y White y Kolb, 1974). Come lombrices de tierra, salamandras, anuros, renacuajos, peces, pequeños mamíferos, aves y sanguijuelas (Fitch, 1941; Lagler y Salyer, 1945; Hamilton, 1951; Carpenter, 1952; Fitch, 1965; Gregory, 1978), siendo las lombrices de tierra y los anuros sus principales presas.

En los cuerpos de agua T. sirtalis se alimenta de peces y

renacuajos. Parece no ser apta para forrajear en aguas rápidas (Fitch, 1941; Carpenter, 1952 y Kephart, 1981), por lo que busca su alimento en aguas de curso lento y poco profundas, nadando a lo largo de los márgenes (Van Devender, 1973; Arnold y Wassersug, 1978; Hamilton, 1981 y Drummond, 1983a), o reptando en el fondo y acechando escondida entre las rocas (Fitch, 1941 y Kephart, 1981). Varios autores coinciden en que T. sirtalis puede mantener una alta tasa de captura de peces, sólo en condiciones en las cuales éstos son una presa accesible, por ejemplo en condiciones de alta densidad (Fitch, 1941; Lagler y Salyer, 1945; Carpenter, 1952 y Drummond, 1983a). Drummond (1980) mencionó que T. sirtalis es exclusivamente diurna en sus periodos de actividad.

Drummond (1983a) en su estudio comparativo en cinco especies de culebras semiacuáticas, comentó que T. sirtalis pasó la mayor parte de su tiempo nadando en la orilla de una pileta artificial, invirtió menos de la mitad de su tiempo en búsqueda acuática, y el buceo fué una conducta poco frecuente. Parece tener flotabilidad positiva y es poco común la exploración en las hendiduras de las rocas. Si el pez rompía la superficie del agua a pocos centímetros de la cabeza de la culebra era atacado inmediatamente, pero peces a mayor profundidad fueron raras veces detectados. Los ataques a peces más profundos parecían demasiado cortos y altos, dando la impresión de que la culebra tenía problemas para compensar la refracción. El 52% (n= 218) de sus ataques fueron anfibios.

Thamnophis elegans. Habita en el oeste de Norteamérica desde el territorio de Columbia Británica en Canadá hasta el norte de

México (Fitch, 1941).

Las subespecies de T. elegans tienen diferencias ecológicas importantes, como el uso de diferentes habitats y posiblemente un diferente nivel de habilidades de captura (Fitch, 1941; Gregory, 1978). En general parece estar asociada con ríos y estanques (White y Kolb, 1974; Arnold, 1977 y Drummond y Burghardt, 1983), reportándose una variación geográfica en su dieta, que señala que las especies continentales son más acuáticas que las de la costa. Thamnophis elegans vagrans es la subespecie más versátil y se alimenta de ratones, lagartijas, sapos, ranas y peces de acuerdo a su disponibilidad. Come frecuentemente peces y se localiza en la vecindad de los cursos de agua. Thamnophis elegans biscutatus se encuentra entre las rocas de las orillas en los cursos de agua y se alimenta consistentemente de peces. Thamnophis elegans elegans no es estrictamente acuática y no depende directamente de la presencia de agua. Se alimenta básicamente de formas terrestres, puede depredar ocasionalmente peces pero no está adaptada para forrajear en aguas rápidas. Thamnophis elegans terrestris, se puede encontrar cerca de cuerpos de agua, pero forrajea en tierra y la depredación acuática parece ser excepcional (Fitch, 1941, 1941; White y Kolb, 1974 y Arnold, 1977).

Campbell (1969) reportó que en la isla Mitlenacht en Canadá, T. elegans vagrans presentó una dieta excepcional incluyéndose organismos terrestres y acuáticos como aves, roedores, peces de agua dulce y marinos, gasterópodos, poliquetos y crustáceos.

Kephart y Arnold (1982) investigaron la dieta de T. elegans y T. sirtalis durante 7 años consecutivos en la localidad de Eagle

Lake, California, reportando que las culebras depredaron de manera oportunista, y sus dietas variaron cada año de acuerdo a la disponibilidad aparente de presas. Varios autores coinciden en que los peces son parte importante de la dieta de T. elegans. Sternberg (1930) reportó culebras forrajeando en estanques poco profundos (aproximadamente 30 cm) donde se agrupaban los peces en grandes cantidades. Gregory (1978) en su estudio en la isla de Vancouver comentó que el 31% (N=131) de las presas de T. elegans eran peces. Su actividad parece ser exclusivamente diurna (Fitch, 1940).

Estudios analizando la dieta en simpatria entre T. elegans y T. sirtalis muestran que T. elegans come con mayor frecuencia presas más acuáticas y que al parecer esta divergencia en los hábitos alimenticios puede deberse a un uso diferencial del habitat (White y Kolb, 1974; Gregory, 1978 y Kephart, 1982).

Drummond (1983) reportó que la conducta de búsqueda de T. elegans exhibió cualitativamente los mismos patrones que los empleados por T. sirtalis, aunque elegans presentó además, flotabilidad neutra y negativa, con conductas asociadas tales como reptar en el fondo y realizar búsquedas en las hendiduras de las rocas. Invertió una proporción similar de tiempo en búsqueda acuática a la usada por T. sirtalis, aunque dedicó más tiempo al buceo. Realizó búsqueda de boca abierta y un 66% (n= 89) de sus ataques fueron anfibios.

Thamnophis couchi. Se distribuye a lo largo de toda la franja del Pacífico, desde el sur de Oregon, hasta San Pedro Mártir, Baja California en el sur. Hacia el este se puede encontrar en

los arroyos de la Sierra Nevada (Fitch, 1941).

Fitch (1941) encontró que T. couchi es una especialista acuática fuertemente asociada con cuerpos de agua. Al revisar los hábitos de las diferentes subespecies encontró que T. c. hydrophila forrajea entre las rocas y no en aguas abiertas, sino básicamente en el fondo. En el análisis de 96 estómagos, se encontraron 139 diferentes restos de los cuales 129 eran exclusivamente acuáticos, destacando los peces. T. c. couchi tiene una fuerte asociación con el agua, vive cerca de ríos con abundancia de truchas, las cuales son parte importante de su dieta. Sus recursos más importantes, los peces y las sanguijuelas los toma de acuerdo a su disponibilidad estacional. T. c. gigas es probablemente la más acuática de todas las subespecies de California, pero no hay registros importantes de su alimentación, sin embargo se encuentra en habitats donde los peces son abundantes, y probablemente éstos sean su alimento.

Thamnophis c. hammondii está confinada a cuerpos de agua permanentes, como sistemas de ríos. Depreda básicamente peces, los cuales captura en pequeñas fosas donde son fáciles de atrapar. Thamnophis couchi incluye en su dieta anfibios y huevos de peces.

Drummond (1983a) señaló que en el laboratorio T. couchi invirtió gran parte de su tiempo en búsqueda acuática, representando el buceo una cuarta parte de éste. Bajo el agua la mayor parte del tiempo lo pasó reptando en el substrato, el movimiento siempre fué lento y la inmovilidad común. Mantuvo el cuerpo en una postura encogida realizando suaves movimientos laterales de la cabeza en elevación como si escudriñara en el

tanque. El 14% (n= 236) de los ataques realizados por la culebra fueron anfibios. En apariencia, es superior a las generalistas detectando peces a través de la superficie: parece esperar a que el pez adopte una posición "correcta" antes de atacar.

Thamnophis melanogaster. Habita la Altiplanicie Mexicana en alturas de 1550-2200 mts. (Duellman, 1961; Conant, 1968; Drummond, 1983a). Se puede localizar a orillas de cuerpos de agua permanentes, en movimiento o estancados, como riachuelos adyacentes a lagos. Tiene una fuerte asociación con el medio acuático, y se refugia en el agua en una situación de peligro (Duellman, 1961; Conant, 1963; Sosa, 1982 y Drummond, 1983a). En su trabajo con Nerodia erythrogaster, N. rhombifera y N. valida Conant (1969) comenta que en la Altiplanicie Mexicana este género es reemplazado en el nicho de culebra acuática por T. melanogaster, T. eques y T. rufipunctatus.

Sosa (1982) y Drummond (1983b) reportaron cambios ontogénicos en su dieta. Este último comentó que se alimenta de peces, renacuajos y sanguijuelas.

Drummond (1983a) mencionó que en el laboratorio T. melanogaster pasó la mayor parte de su tiempo en búsqueda acuática, al igual que couchi, pero substancialmente más tiempo que la anterior buceando (aunque esto se debe a que couchi se asomó por largo tiempo antes de su primera entrada al agua. Una vez en ella ambas especies sólo interrumpen el buceo para respirar y descansar en la playa). Puede esperar inmóvil a su presa en la grietas o hendiduras de la roca bajo el agua. Puede forrajear también de noche para evitar temperaturas altas en las

estaciones cálidas (Conant, 1963), pero es básicamente diurna.

Nerodia sipedon. Se distribuye en el este de Norteamérica desde el sur de Quebec en Canada hasta el Golfo de México, hacia el oeste se distribuye hasta las Montañas Rocallosas en Colorado (Conant, 1975). Puede llegar a habitar alturas de más de 1500 m, pero generalmente se mantiene por debajo de los 1100 m (King, 1939). Es residente en arroyos, estanques y bordes de lagos, prefiere aguas tranquilas pero también puede vivir en cursos con movimiento (King, 1939; Brown, 1958; Conant, 1975; Brown, 1979).

Respecto a sus hábitos alimenticios, N. sipedon es una especialista en peces y en menor proporción anfibios (King, 1939; Stoner, 1941; Brown, 1958; Mushinsky y Hebrard, 1977a, b; Brown, 1979). Varios autores coinciden en reportar una técnica de forrajeo poco usual en esta especie, comentando que N. sipedon puede bucear con las mandíbulas abiertas esperando bapcos de peces. En el momento en que un pez hace contacto con cualquier parte de su boca, la culebra cierra inmediatamente las mandíbulas. Puede anclarse con la cola entre las rocas y aprovechar la contracorriente que trae presas potenciales (Trapido, 1943; Swanson, 1952; Gillinham y Rush, 1974; Mushinsky y Hebrard, 1977b).

Drummond (1983a), comentó que la culebra en el laboratorio invirtió la mayor parte de su tiempo en la orilla del agua en posición de asomarse. La proporción de tiempo que dedicó a la búsqueda acuática fué alta, nadando a lo largo de la orilla. Invirtió poco tiempo en el buceo y bajo el agua dirigió su búsqueda a las hendiduras de las rocas que fueron sondeadas por completo con el hocico. Reptó en el fondo con flotabilidad

negativa involucrando movimientos laterales de la cabeza y realizó búsqueda de boca abierta la cual fué especialmente común después de un ataque fallido. Respondió bajo el agua sólo a peces que se encontraban muy cerca, reptando en el fondo sobre el substrato y a través de grietas entre las rocas. Forrajea de día y de noche (Drummond, 1983a).

VISION EN LA DEPREDACION

Analizando los estímulos sensoriales presentes en la conducta alimenticia de las culebras, los primeros trabajos enfatizaron la importancia de la quimiorrecepción en la detección de la presa (Burghardt, 1966; Burghardt y Hess, 1968), pero Czaplicki y Porter (1974) al trabajar con dos especies del género Nerodia demostraron que estas culebras usan estímulos visuales en el reconocimiento y captura de presas acuáticas.

Drummond (1979), eliminando el olor a pez dentro y fuera del agua, demostró que Nerodia sipedon utiliza la visión para efectuar orientaciones y ataques, y es capaz de atacar en respuesta a estímulos visuales solamente, aunque el olor difuso en el ambiente incrementa la frecuencia de ataques. Burghardt y Denny (1983) demostraron que el movimiento de la presa es un estímulo potente en T. sirtalis para desencadenar ataques y actuó sinérgicamente con los estímulos químicos. Drummond (1985) en su trabajo de visión en la conducta de depredación en culebras natricinas comentó que las culebras realizan ataques anfibios,

cuando la distancia o el ángulo de la presa impide cualquier contacto con su lengua. Aunque la tendencia a atacar fué más débil cuando el olor estaba ausente, I. melanogaster y I. couchi realizaron ataques anfibios en un ambiente sin el olor difuso de la presa. Es altamente probable que los estímulos químicos, y visuales capaces de desencadenar un ataque, tengan un efecto aditivo en la tendencia de la culebra a atacar. Las culebras de la tribu Thamnophiini muestran tendencias propias de cada especie a efectuar diversas conductas de búsqueda de alimento cuando se encuentran en el agua, y el olor de la presa en el agua acentúa estas tales tendencias. Drummond (1985) opina que la culebra sin experiencia que ataca a su primer pez, generalmente detiene el ataque hasta que la identidad del pez queda confirmada por lenguetazos.

Drummond (1980) realizó un análisis global de las técnicas de forrajeo acuático de las cinco especies que nos ocupan, comparando las conductas desplegadas en el laboratorio con sus observaciones en el campo. Para I. sirtalis reportó que en el laboratorio el 86% (n=102) de los ataques fueron aire-agua, la mayoría de los cuales se realizaron a 3 cm. de la orilla y las culebras efectuaron orientaciones hacia la presa en un rango de 0 a 30 cm, lo que parece indicar una buena visión aérea. Sin embargo en ataques hacia peces a una profundidad mayor de 2 cm, parecían ser muy imprecisas, usando trayectorias muy cortas y altas con respecto a la posición del pez: 9 de 88 ataques resultaron exitosos, aunque esto pudiera deberse a una corrección bajo el agua. Al observar ataques en el campo se concluyó que I. sirtalis presenta una buena visión aérea relativa.

En el caso de T. elegans en el laboratorio sus orientaciones y ataques anfibios no parecieron diferir de los empleados por T. sirtalis, excepto en la probabilidad de ocurrencia, que es menor en elegans. Pareció no ser capaz de compensar la refracción, 4 de 56 ataques (n=89) resultaron exitosos. En el campo se les observó realizar ataques anfibios con una visión aérea relativamente buena.

Thamnophis couchi difirió significativamente de las generalistas. En el laboratorio, al introducir culebras en la pileta, realizaron un ataque anfibio para luego bucear durante periodos prolongados de tiempo. Parecieron detectar a los peces a través del agua mejor que las generalistas. Cuando se orientaban realizaron una suave elevación del tronco como preparación para el ataque, conducta muy rara vez observada en las generalistas. Se mantuvieron en esta postura por largos periodos pareciendo esperar a que el pez estuviera en una "posición correcta" para desencadenar un ataque frontal. En su mayoría los ataques fueron realizados hacia peces con 2 a 3 cm de profundidad. Parece tener el mismo patrón motor que las generalistas en ataques frontales, pero esta especie desarrolló una mayor velocidad (probablemente debido a la elevación del tronco) y parece ser capaz de corregir la refracción aún cuando el pez esté profundo, 4 de 34 ataques (n=236) fueron exitosos. En el campo no se realizaron observaciones de ataques anfibios por esta especie.

Thamnophis melanogaster al igual que couchi, respondió rápidamente en el laboratorio y al entrar al agua realizó el

primer ataque anfibio seguido por un largo período de buceo. Realizó la misma elevación del tronco que couchi, lo cual aparentemente le permitió atacar con mayor velocidad. Se aproximó más rápidamente a la presa que couchi y pareció dispuesta a atacar sin esperar mucho tiempo. Detectó al pez cuando éste se encontraba profundo y pareció ser capaz de compensar el efecto de la refracción. Uno de 20 ataques (n=65) que realizó resultó exitoso.

Recientes estudios de laboratorio han demostrado que la capacidad de realizar ataques anfibios en esta especie es congénita. De 21 ataques realizados por culebras sin experiencia 6 resultaron exitosos (Macías com. per.). En el campo no se realizaron observaciones de ataques anfibios para esta especie.

Para N. sipedon en el laboratorio las orientaciones y ataques aéreos presentaron el mismo patrón y contexto que las empleadas por las generalistas. Los ataques que realizó a más de 2 cm de profundidad parecían muy altos y cortos con relación al pez; 12 de 114 ataques (n=218) resultaron exitosos. En el campo ha sido observada realizando ataques anfibios (Czaplicki y Porter, 1974).

En el laboratorio las frecuencias de ataques anfibios fueron altas para las cinco especies, aunque las generalistas realizaron significativamente más ataques anfibios que las especialistas, debido a que invirtieron más tiempo en la superficie del agua, mientras las especialistas pasaron la mayor parte de su tiempo bajo el agua.

OBJETIVOS

De acuerdo a los principios de refracción, una culebra que se disponga a realizar un ataque anfibio, localiza a la presa en una posición diferente a la que ésta realmente tiene. Podemos asumir que una culebra que ataque consistentemente por debajo de la posición aparente, obtendrá ventaja ya que la posición real siempre se ubica a mayor profundidad (Fig. 3).

Este trabajo pretendió comparar los ataques anfibioides de 5 especies de culebras semiacuáticas por medio de una filmación, cuantificando la desviación entre las trayectorias de ataque y la posición real y aparente de la culebra.

Se puso a prueba la hipótesis de que las especialistas acuáticas deberían atacar con una mejor compensación para la refracción, comparadas con las generalistas.

MÉTODOS

Las culebras provinieron de camadas nacidas en el laboratorio, a partir de hembras grávidas capturadas en el campo, con excepción de Thamnophis melanogaster ya que en este caso se usaron juveniles colectadas en el campo. Las camadas y sus características se agrupan en la Tabla 1.

Las culebras se mantuvieron a una temperatura de 25 a 27 °C, en cajas de plástico individuales, con una toalla de papel y un plato de plástico con agua a una profundidad de 1.5 cm. Su dieta consistió en peces muertos y ocasionalmente vivos (Pimephales

Fig, 3 Efecto de la refracción en la percepción del pez,

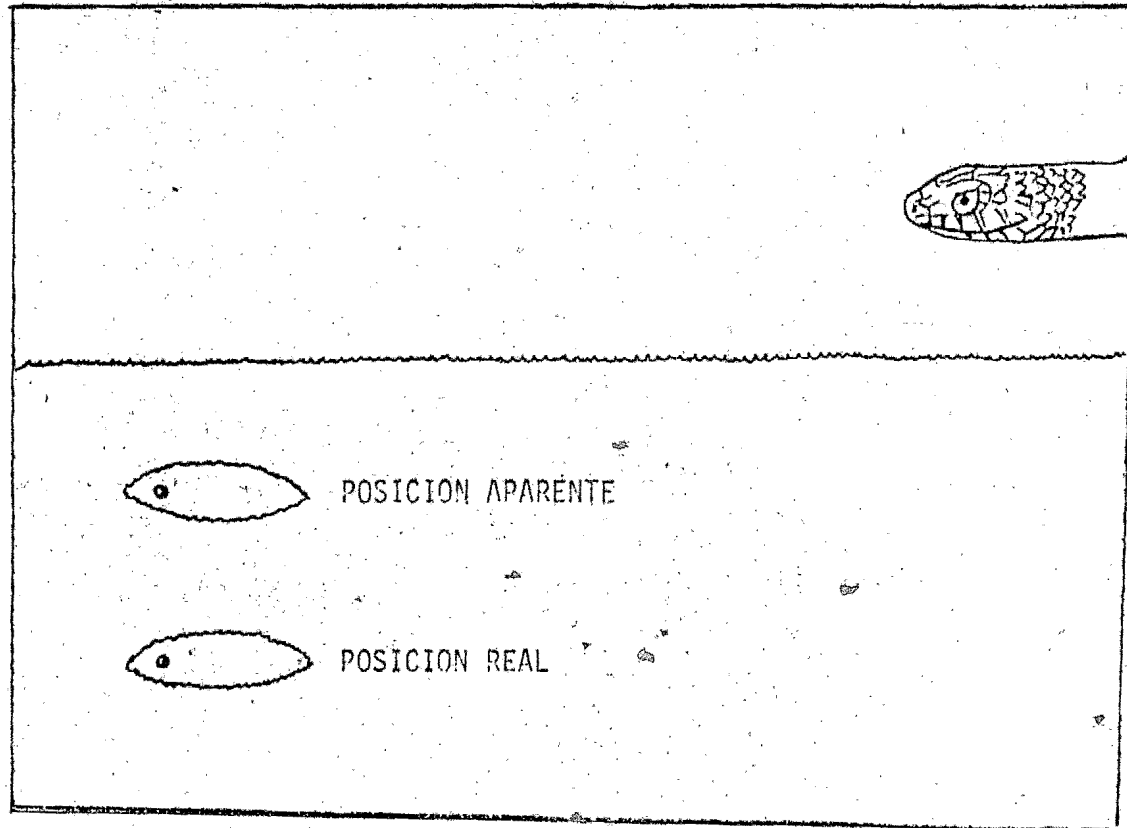


Tabla 1 Sujetos

Especie	** N	No. de camadas	Localidad	Rango de * edad (días)
<u>N. sipadon</u>	3 (4)	1	Jackson Co., Carolina del Norte	155
<u>T. melanogaster</u>	4 (4)	--	Lago Cuitzeo, Michoacan	-----
<u>T. couchi</u>	5 (6)	1	Cromberg Co., California	156-166
<u>T. elegans</u>	20 (22)	2	Eagle Lake, California	140-388
		1	Arcata, California	383-391
		1	Scott, California	152-159
<u>T. sirtalis</u>	8 (18)	1	Polk Co., California	155-353
		1	Arcata, California	368
		1	Deans Co., California	163

* Edad al momento de inicio de las pruebas. La edad de cada individuo se presenta en las Tablas del Apéndice 1.

** Los datos entre paréntesis indican el número original de culebras. Algunas de ellas fueron descartadas por razones que se explican en el texto (ver página 27).

promelas, *Gambusia affinis*).

Las observaciones se realizaron y filmaron en un tanque experimental de acrílico con grava (Fig. 4). El equipo fotográfico, consistió en un videomonitor Sony, modelo AV-8650, una cámara de video Sony, con lente de 16 mm. modelo AVC-3250, un generador de efectos especiales Sony, modelo SEG-1A y una videograbadora Sony modelo AV-8650.

Para el montaje experimental se colocó una cámara con un lente de 16mm a 125cm por arriba de la base del tanque. Una segunda cámara se situó de frente al lado largo del tanque, a una distancia de 90cm. Esta cámara filmó a través de una cortina negra de 120 por 150cm de altura desde el suelo, para evitar la perturbación de las culebras por parte del observador durante las pruebas. Sólo se filmaron ataques cerca del frente del tanque, para poder usar la escala en centímetros.

Una lámpara de 75 watts se colocó a una distancia de 50 cm del tanque dirigida hacia abajo con un ángulo de 70° con respecto a la base de éste. Otra lámpara de 100 watts se colocó a 70 cm con un ángulo de 45° (Fig. 5).

Antes de empezar las pruebas se introdujeron 5 peces en el tanque por 1 hora, posteriormente se tomó a la culebra de su caja individual y se depositó en la grava del lado derecho del tanque desde la posición del observador. La prueba se inició de manera formal en el momento en que la cabeza de la culebra se encontraba a 2 cm de la superficie del agua, empleando a partir de ese momento 10 minutos de cinta de video para la filmación. Al finalizar el experimento se regresó la culebra a su caja.

En la filmación de cada ataque, con un lapso de 1/60 de

28

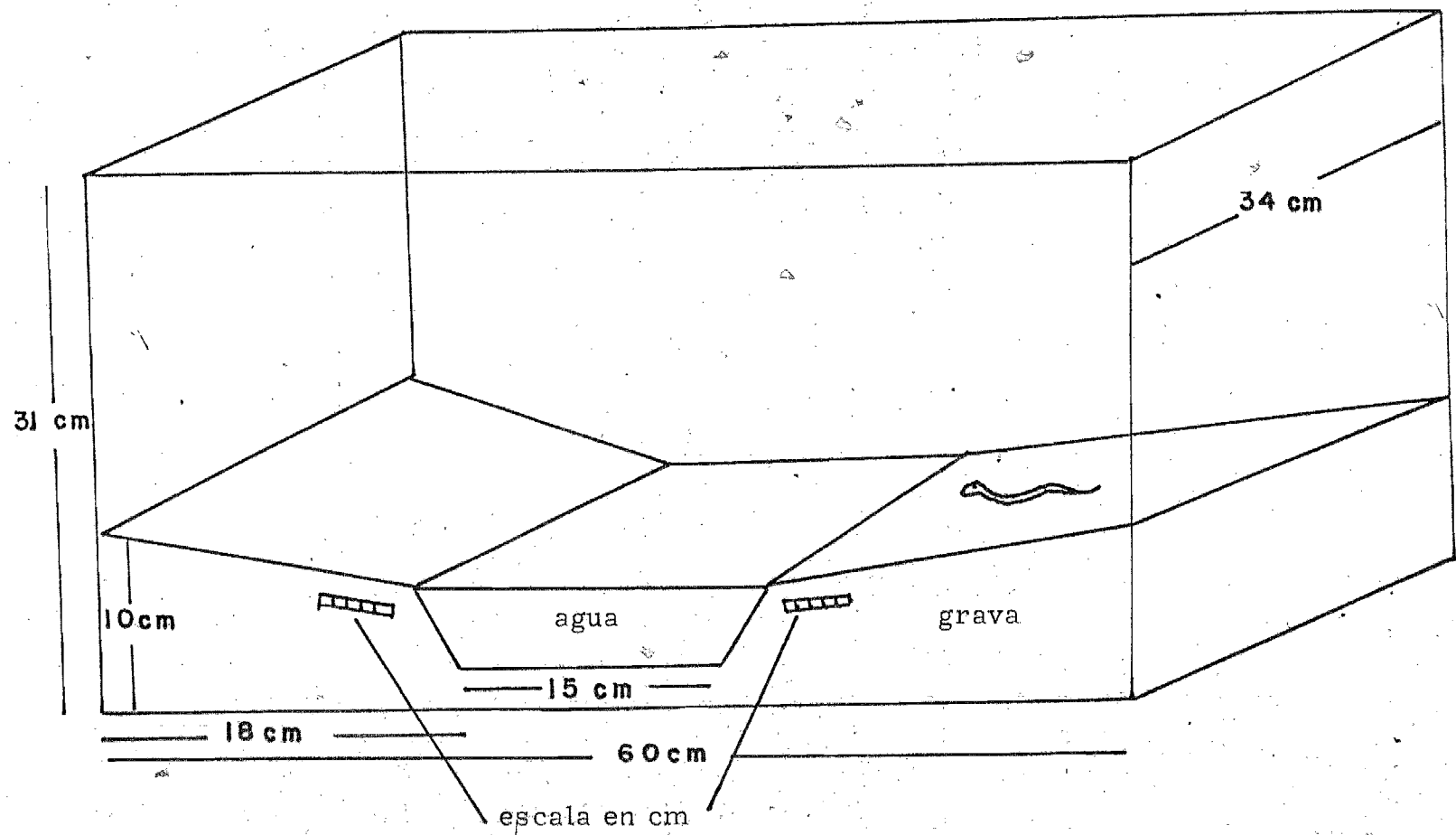


Fig. 4. Tanque de experimentacion

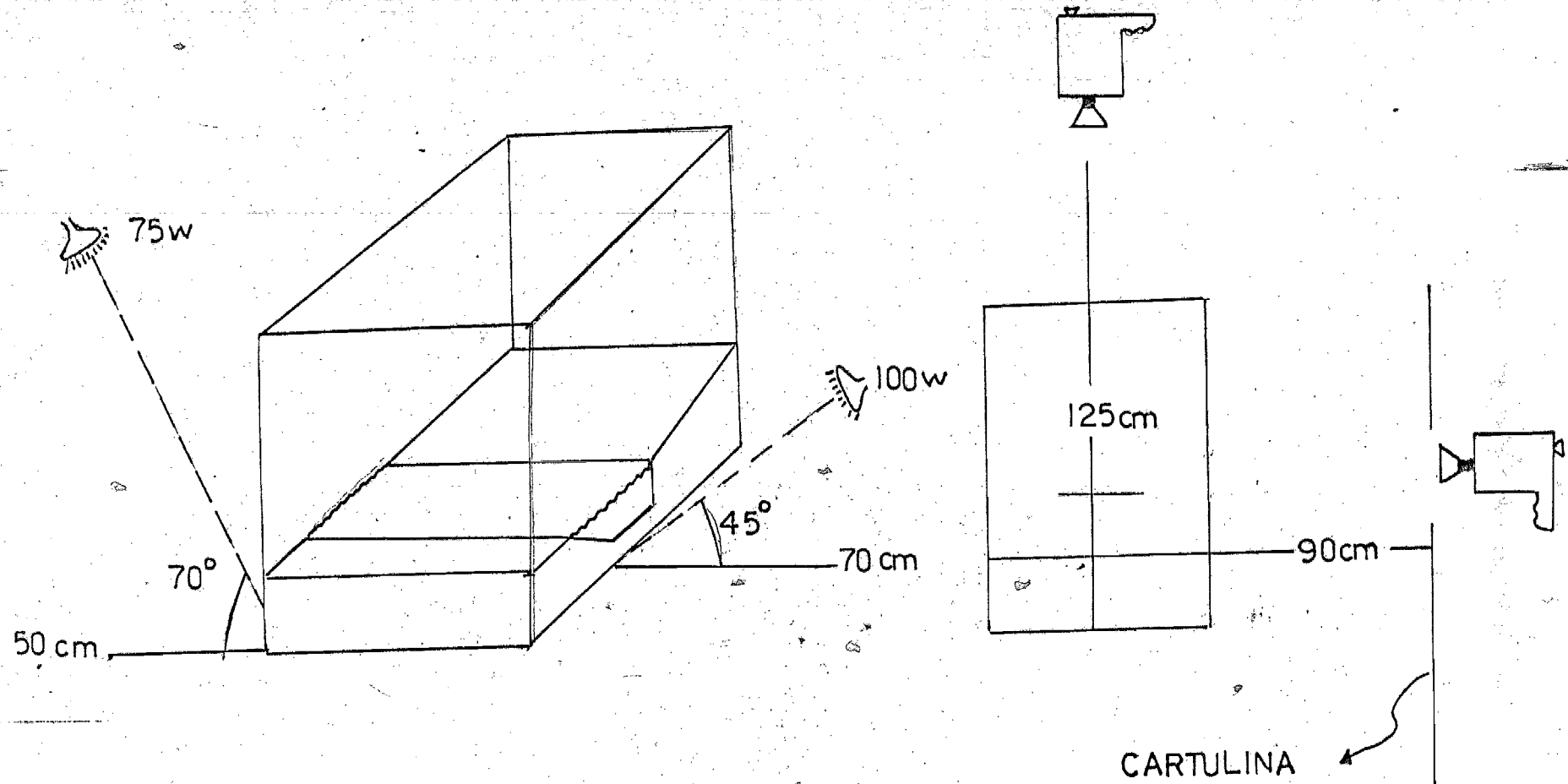


Fig. 5 Montaje experimental

segundo entre cada foto, se obtuvo una secuencia estroboscópica de la trayectoria de la culebra y el pez. Cada ataque filmado en video fué copiado de la pantalla de un monitor a acetatos, los cuales a su vez se transfirieron a láminas de papel para su análisis. Cada lámina presentó una acotación de la escala en centímetros, el número de la culebra y la camada a la que pertenecía, así como las diferentes posiciones del pez y la culebra durante el ataque (Fig. 6).

Se realizó un análisis de las láminas de tipo "ciego al observador", esto es, sin conocer la especie representada en cada lámina, evitando de esta manera el prejuicio en el manejo de los datos. Del lote original se seleccionaron 72 láminas que incluyen ataques de 40 culebras, (Apéndice 1), descartándose aquellas en las que la secuencia era borrosa o superpuesta y las que representaban un ataque demasiado largo para ser interpretado.

Para determinar el punto en el que el ataque finalizó, se utilizaron dos criterios: (1) el momento en que la culebra disminuyó la velocidad, lo cual se determinó por el espaciamiento entre las imágenes y (2) la ocurrencia de un cambio repentino en la dirección del ataque (Fig. 7). En algunas láminas hubo coincidencia entre estos dos criterios en un mismo tiempo, y en las restantes se cumplió uno solo de ellos. Para una mayor confiabilidad en el uso de estos criterios, dos personas revisaron independientemente cada lámina, confrontando después los resultados hasta llegar a un acuerdo. El porcentaje de láminas en las que hubo desacuerdo fué de 27.7%. Una vez obtenido el punto donde el ataque finalizó, se trazó una línea recta desde el ojo de la culebra hasta el punto que biseccionaba

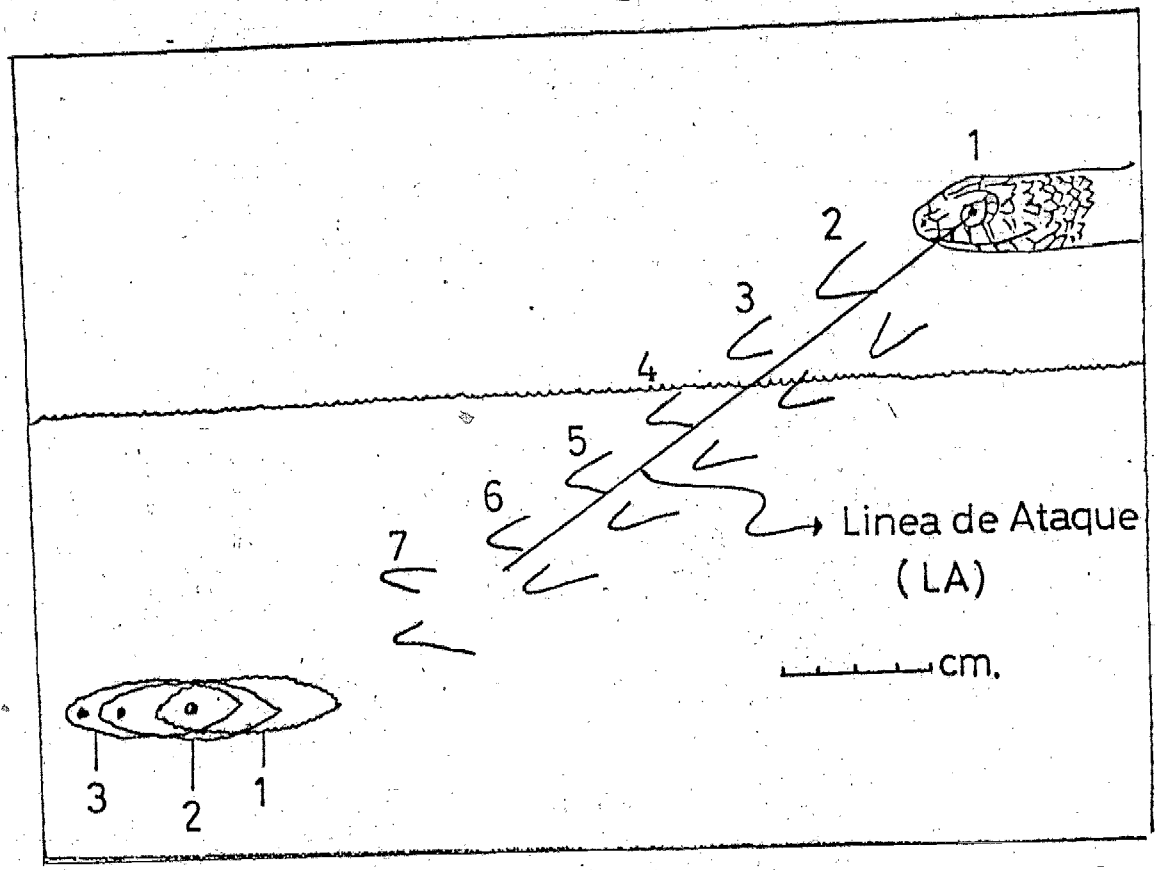


Fig. 6 Lámina tipo Cada número en la culebra y el pez representan el avance progresivo del ataque El intervalo de tiempo en cada paso es de 1/60 seg. (ver pag 27)

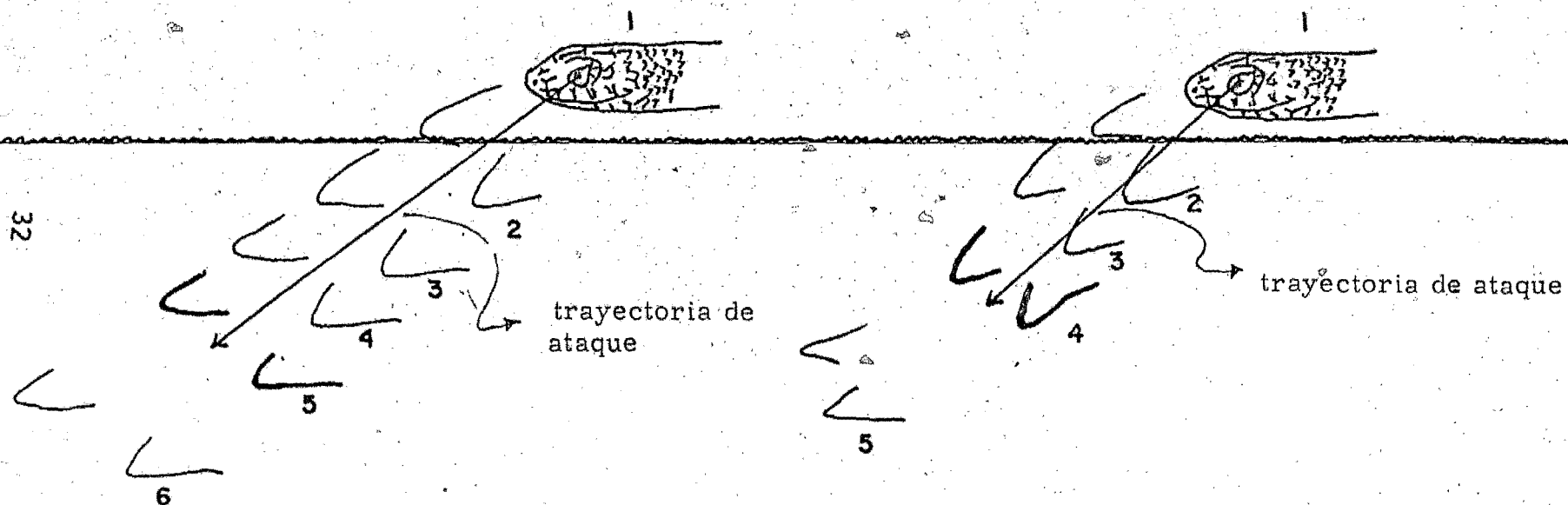


Fig. 7 Criterios utilizados para tomar la decisión sobre el momento en que finaliza el ataque

las mandíbulas abiertas de ésta en el momento definido como el fin de ataque, obteniendo así una trayectoria rectilínea del ataque, definida como línea de ataque o L.A. (Fig. 6).

Para localizar la posición aparente del pez se utilizó un método trigonométrico, fundamentado en la ley de Snell (ver Apéndice 2), con base en los siguientes parámetros: la altura del ojo de la culebra sobre la superficie del agua, la profundidad del pez y la distancia horizontal entre la culebra y el pez. Para analizar la relación entre la trayectoria de ataque y las posiciones real y aparente del pez para cada lámina se trazaron y midieron las siguientes variables (Fig. 8):

h' - Altura en centímetros desde el ojo de la culebra a la superficie del agua.

h - Profundidad en centímetros del punto más superficial de la posición aparente a la superficie del agua.

d - Distancia horizontal en centímetros desde el ojo de la culebra al punto más proximal de la posición aparente.

d_r - Distancia real entre el ojo de la culebra y la posición aparente

I - Línea que bisecciona a la posición aparente.

R - Línea que bisecciona a la posición real.

L.A.- Línea dada por el punto donde finaliza el ataque y el ojo de la culebra, es decir, la línea de ataque.

ángulo A - Profundidad angular de la posición aparente.

ángulo B - Distancia angular entre I y R .

ángulo R - Desviación de la línea de ataque con respecto a la posición real del pez.

ángulo I - Desviación de la línea de ataque con respecto a la

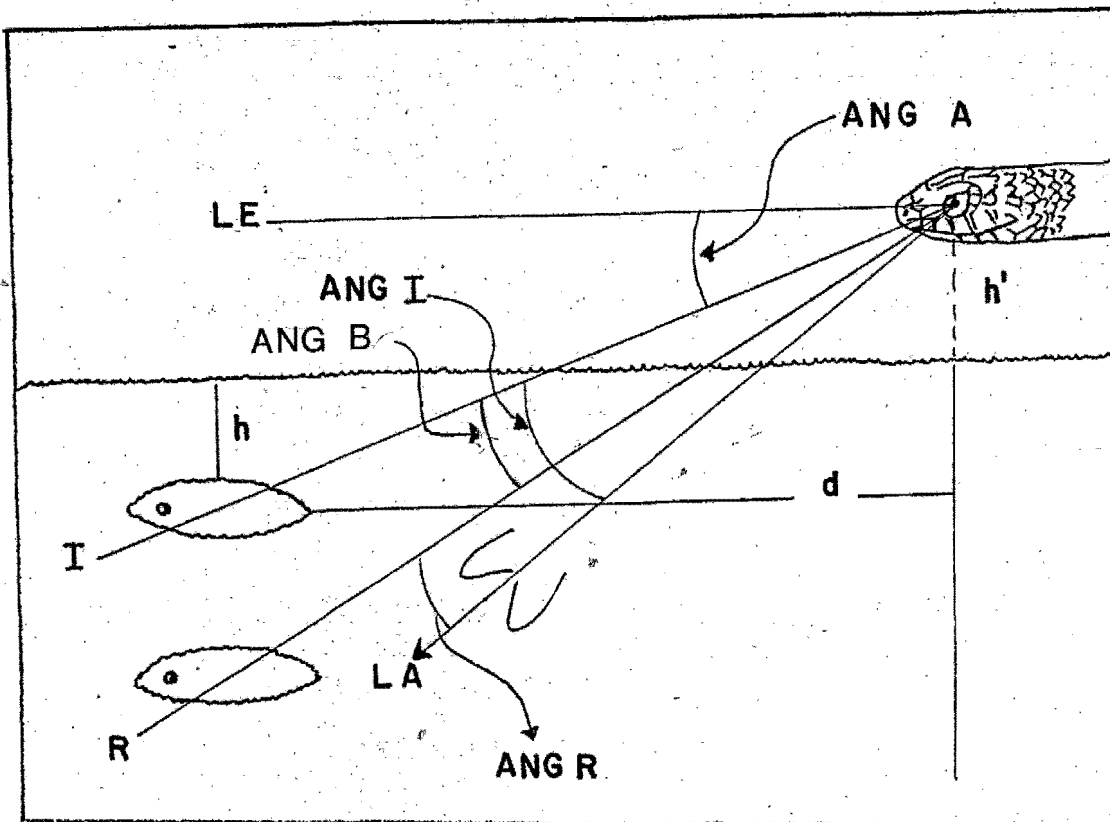


Fig. 8 Variables utilizadas en el análisis. Para cada lámina se trazaron las líneas señaladas y se midieron los ángulos entre ellas como se indica en el texto (pag. 28). En función de simplificar el dibujo, el ataque se trazó por debajo de la imagen y el pez. Un ataque que compensa la refracción, es aquel que tiene una trayectoria por debajo de la posición aparente del pez.

posición aparente del pez.

El ángulo I cuantifica la desviación del ataque en grados con respecto al punto medio de la posición aparente. Para cuantificar el grado de coincidencia entre la trayectoria de ataque y la posición de la imagen, se definió que toda trayectoria de ataque (L.A.) que pasara por debajo del punto medio de la posición aparente (I) se consideraría en grados "negativos", cuando L.A. pasara por arriba de I los grados serían "positivos", y cuando L.A. coincidiera con I se consideraría un valor de 0 (Fig. 9). El mismo criterio se usó para el ángulo R, el cual mide la desviación de la línea de ataque con respecto a la posición real.

RESULTADOS

Dado que la posición real del pez se encuentra siempre por debajo de la posición aparente, se esperaba que las culebras especialistas (T. melanogaster y T. couchi) atacaran en una trayectoria negativa con una frecuencia mayor que en una trayectoria positiva, mientras que las generalistas (T. elegans y T. sirtalis) atacarían indistintamente en trayectorias positivas y negativas. Las especialistas atacaron significativamente más veces por debajo de la posición aparente que por arriba, mientras las generalistas y N. sipedon no demostraron preferencia significativa (Tabla 2).

La prueba anterior sólo consideró la dirección del ataque, sin cuantificar la magnitud de las desviaciones. Las dos variables que reflejan la magnitud de la desviación de la trayectoria de

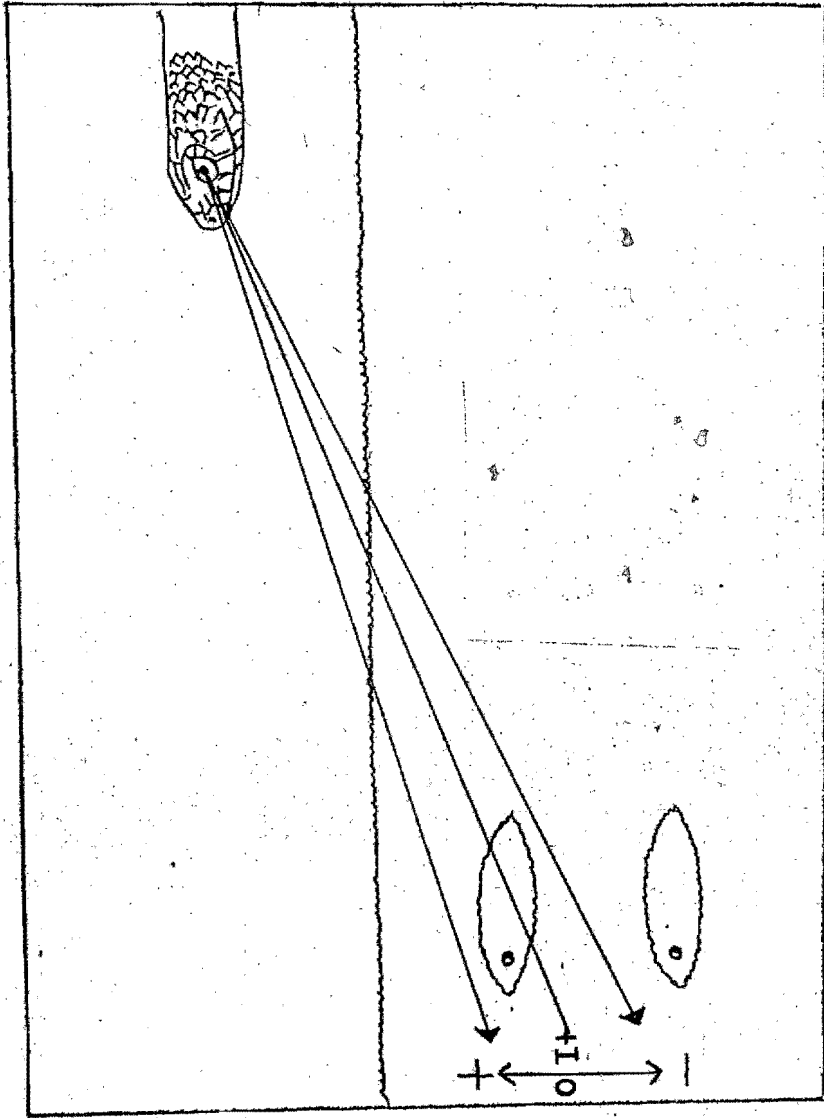


Fig. 9 Desviación de la línea de ataque con respecto a la posición aparente del pez (ver pag. 29)

ataque y su signo, son los ángulos I y R: el primero está referido a la posición aparente del pez y el segundo a la posición real. Para su análisis, se eligió un procedimiento estadístico a priori: las comparaciones planeadas al análisis no paramétrico "de varianza" de Kruskal-Wallis, empleando cinco comparaciones a un nivel global de significancia de 0.25 como sugiere Gibbons (1976) para este número de comparaciones, lo que representa un alfa de 0.05 aproximadamente para cada comparación. Este procedimiento nos permite realizar un número determinado de comparaciones planeadas entre varios grupos de datos con un nivel global de significancia controlado.

Se realizaron cinco comparaciones confrontando a: (1) N. sipedon vs I. elegans y I. sirtalis; (2) N. sipedon vs I. melanogaster y I. couchi; (3) especialistas vs generalistas; (4) I. melanogaster vs I. couchi; y (5) I. elegans vs I. sirtalis.

Para la desviación entre la línea de ataque y la imagen (ángulo I) se encontraron diferencias significativas en las trayectorias de ataque empleadas por las especialistas y las generalistas, siendo las especialistas las que atacaron empleando trayectorias con una mayor desviación hacia la posición real del pez alejándose hacia abajo de I, mientras que N. sipedon fué la única especie que atacó en promedio por arriba de I (Tabla 3, Fig. 10).

En el caso de la desviación de la línea de ataque con respecto a la posición real (ángulo R) hubo diferencias significativas al comparar N. sipedon con las generalistas, siendo N. sipedon la que realizó ataques más desviados de la posición real del pez, lo cual implica una deficiente corrección de la trayectoria de

Tabla 2 Frecuencia de ataques negativos (ataques por debajo del punto medio de la posición aparente) y positivos (ataques por arriba del punto medio de la posición aparente). La comparación se llevó a cabo aplicando la hipótesis nula de que debería esperarse un número idéntico de ataques positivos y negativos. Un ataque de T. elegans y un ataque de T. sirtalis coincidieron con 1 por lo que su valor de desviación fué de 0.

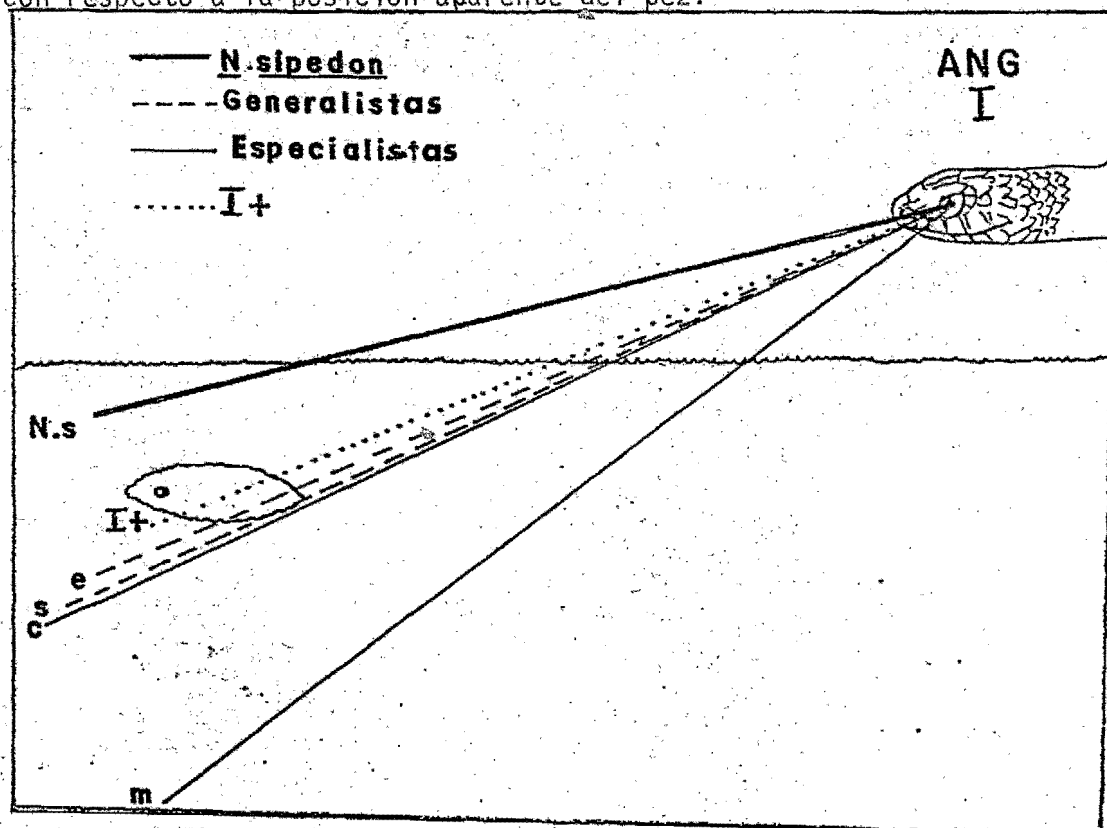
Especie	Ataques		X ² (bondad de ajuste)	p < 0.05 (*)
	+	-		
<u>N. sipedon</u>	6	4	---	
<u>T. melanogaster</u>	1	7	*	
<u>T. couchi</u>	2	9	*	
<u>T. elegans</u>	11	12	0	---
<u>T. sirtalis</u>	6	12	---	

Tabla 3 Comparaciones planeadas de las desviaciones en las trayectorias de ataque y de variables consideradas.

Variable	Especie					comparaciones significativas
	<u>1</u> N. sipidon (N=10)	<u>2</u> T. melanogaster (N=8)	<u>3</u> T. couchi (N=11)	<u>4</u> T. elegans (N=24)	<u>5</u> T. sirtalis (N=19)	
\bar{x} (o)	7.6	-15.2	-3.3	-2.2	-3.1	1 vs 2,
d.e.	15.8	10.6	7.7	13.8	8.6	2,3 vs 4,
\bar{x} (o)	19.4	10.8	15.0	11.2	8.5	1 vs 4,
d.e.	14.4	12.4	4.7	13.7	10.1	
\bar{x} (o)	11.8	26.6	18.4	13.0	11.6	1 vs 2,
d.e.	9.1	12.2	8.4	11.6	7.5	2,3 vs 4,
\bar{x} (cm.)	1.4	1.6	2.3	1.6	1.5	
d.e.	1.2	1.3	1.3	1.0	0.9	
\bar{x} (cm.)	0.7	1.1	1.4	1.4	1.2	1 vs 2,
d.e.	0.8	0.6	0.6	1.1	0.8	1 vs 4,
\bar{x} (cm.)	7.1	11.4	9.4	8.4	9.0	
d.e.	5.2	3.9	5.9	4.2	3.9	
\bar{x} (cm)	6.6	10.8	8.5	7.5	8.5	
d.e.	5.2	4.2	5.8	4.6	4.0	

Las siguientes comparaciones planeadas de especies fueron hechas para cada variable: 1 vs 2,3; 1 vs 4,5; 2,3 vs 4,5; 2 vs 3; 4 vs 5. Significativo a un nivel global de 0.25 (Gibbons, 1976). El nivel nominal de comparaciones individuales fué de .05 aprox. La definición de cada variable se encuentra en la página 28 de la Fig. 8.

Fig. 10 Promedio de la desviación de la trayectoria de ataque con respecto a la posición aparente del pez.



C = I. couchi (n=11) e = I. elegans (n=24)

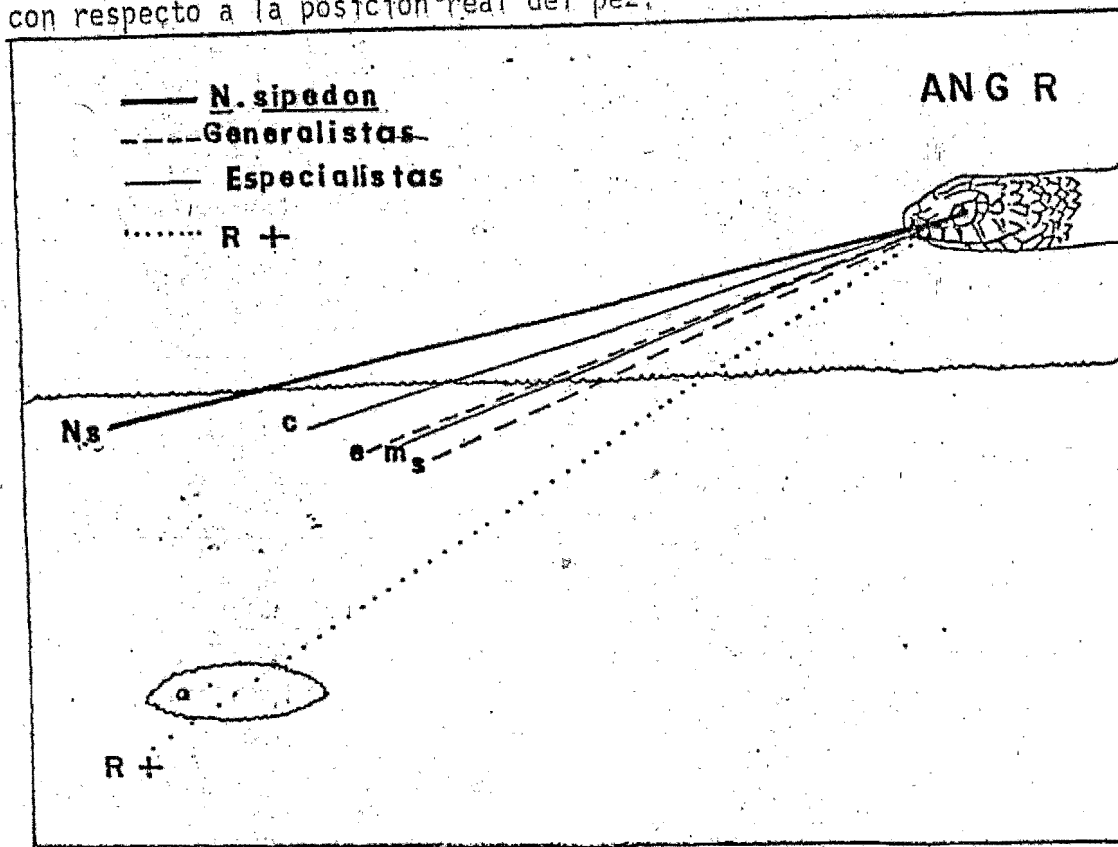
m = T. melanogaster (n=8) s = I. sirtalis (n=19)

N.s. = N. sipedon (n=10)

ataque en esta especie. No se encontraron diferencias significativas entre especialistas y generalistas. Este fue un resultado sorprendente ya que aunque las especialistas desvían sus ataques más abajo de la posición aparente que las generalistas, el resultado podría implicar que la eficacia de ajuste de la refracción es similar en ambos grupos (Tabla 3, Fig. 11). Esto podría ocurrir si las generalistas atacan cuando las posiciones real y aparente están cerca una de otra, por lo que se comparó la distancia angular entre la imagen y el pez (ángulo B) para las cinco especies, encontrando diferencias significativas entre las especialistas y generalistas, y las especialistas y N. asipedon, indicando los resultados que las especialistas atacan cuando las posiciones real y aparente del pez están más separadas (Tabla 3, Fig. 12). La separación entre ambas posiciones del pez, varía en función a la distancia entre las posiciones iniciales de la culebra y el pez. Efectivamente las especialistas atacaron en promedio a una distancia mayor en línea recta (d_r) que la de las generalistas, aunque la diferencia no fue significativa, lo que implicaría que si las desviaciones de ataque hacia la posición real del pez son similares en ambos grupos y las especialistas atacaron en condiciones en las cuales su problema de refracción era mayor que el de las generalistas, tuvieron que realizar una mayor compensación.

Hasta aquí los resultados han sido referidos al análisis de las desviaciones en las trayectorias de ataque por parte de las cinco especies. En una siguiente fase se analizaron las diferentes variables que influyen en el problema de la refracción. La magnitud de la refracción en un ataque anfibio

Fig. 11 Promedio de la desviación de la trayectoria de ataque con respecto a la posición real del pez.



c = T. couchi (n=11)

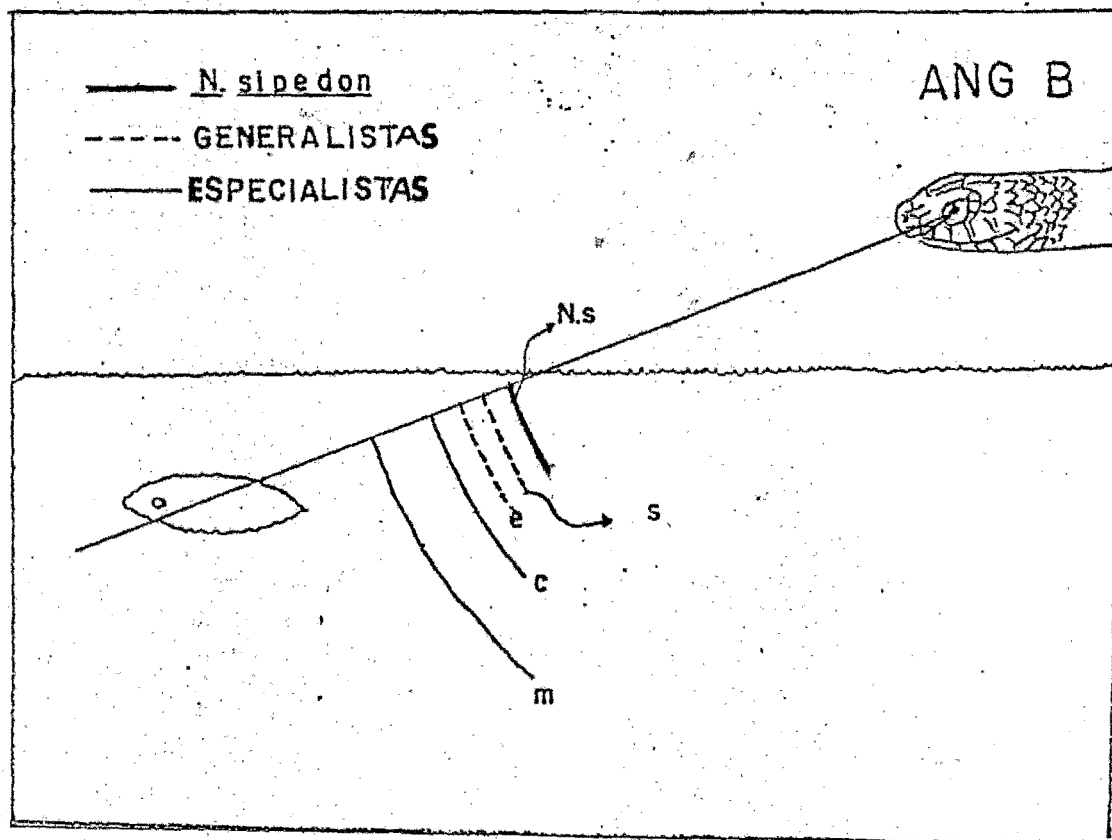
e = T. elegans (n=24)

m = T. melanogaster (n=8)

s = T. sirtalis (n=19)

N. s = N. sipedon (n=10)

Fig. 12 Promedio de la distancia angular entre la posición aparente y la real (ver pag. 31) en el momento del ataque



c=T. couchi (n=11)

e=T. elegans (n=24)

m=T. melanogaster (n=8)

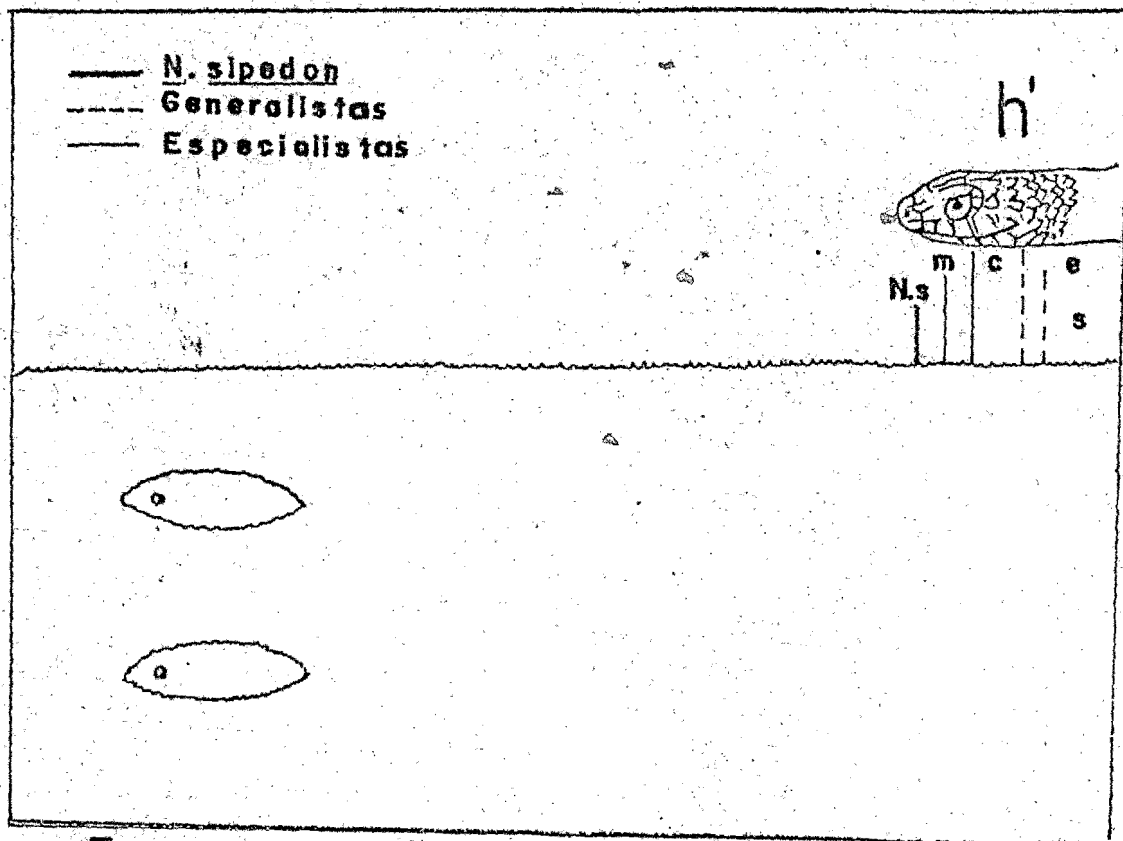
s=T. sirtalis (n=19)

N.s=N. sipedon (n=10)

varía en función de 1) la altura del ojo de la culebra sobre la superficie del agua en el momento de desencadenar el ataque (h'), y 2) la profundidad de la posición aparente (h). Con el fin de establecer si la diferencia entre especies en alguna de estas variables podría implicar un mecanismo de control del problema de la refracción previo al desencadenamiento del ataque (como sugirió Dill, 1977, para el pez arquero), se realizaron comparaciones planeadas de ambas variables. En el caso de h' se encontraron diferencias significativas entre N. sipedon y las especialistas, así como entre N. sipedon y las generalistas, lo que indica que la culebra de agua inicia su ataque con la cabeza a menor distancia de la superficie del agua que las cuatro especies de Thamnophis (Tabla 3, Fig. 13). No se encontraron diferencias significativas para la profundidad del pez (h), lo que indica que los ataques se realizaron cuando el pez se encontraba en una profundidad similar para las cinco especies (Tabla 3).

La fase final de análisis de resultados operó bajo la hipótesis de que a mayor distancia vertical entre la culebra y el pez, la corrección que tendría que hacer la culebra en su ataque sería menor. En la medida en que la profundidad del pez o la altura de la cabeza de la culebra sobre la superficie del agua se incrementa, el efecto de la refracción se atenúa, ya que en ambos casos el ángulo de percepción del pez por parte de la culebra se acerca a una normal con respecto a la posición del pez. Sabemos que en una normal la refracción es inexistente (Fig. 14). Se calculó la correlación entre la desviación del ataque con respecto a la posición aparente (ángulo I) y 1) la profundidad

Fig. 13 Promedio de la altura de la cabeza de la culebra sobre la superficie del agua en el momento del ataque.



c = T. couchi (n=11)

e = T. elegans (n=24)

m = T. melanogaster (n=8)

s = T. sirtalis (n=19)

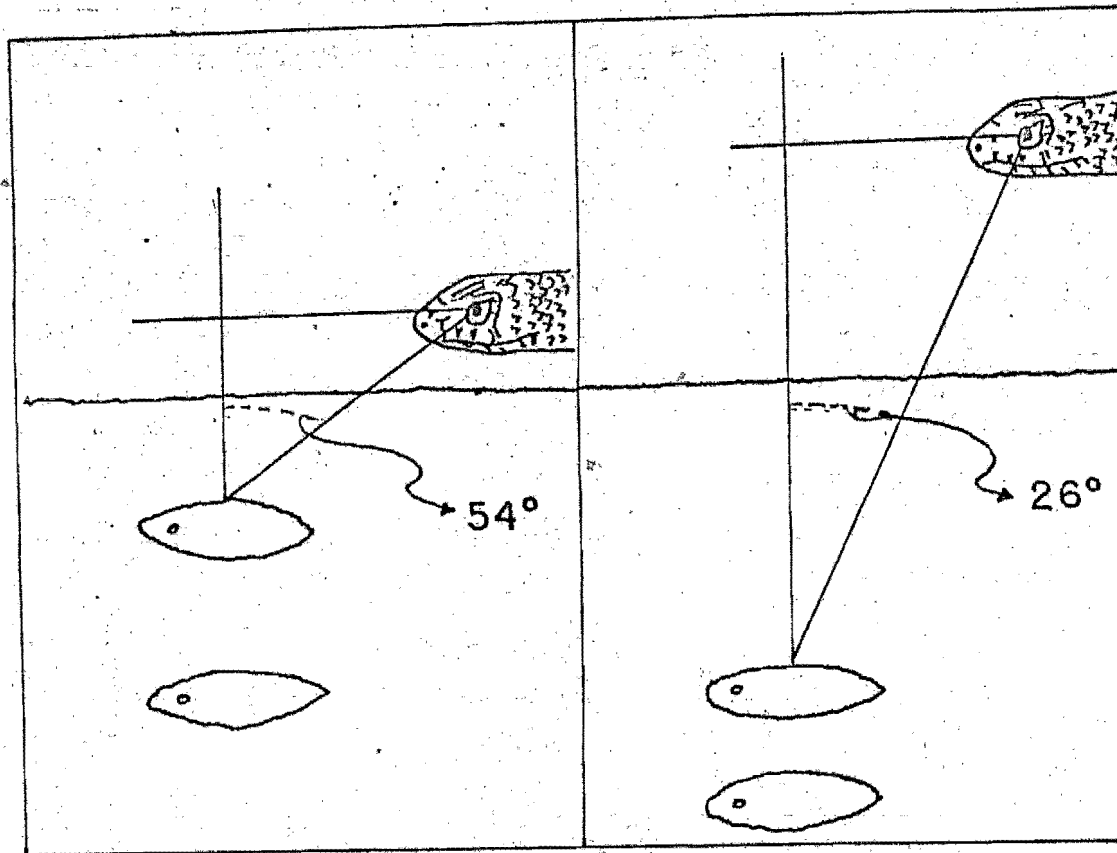
N.s = N. sipedon (n=10)

real de la imagen (h), 2) la profundidad angular de la imagen (ángulo A) y 3) la altura de la cabeza de la culebra sobre la superficie del agua (h'). Solamente *T. melanogaster* y *T. sirtalis* mostraron correlaciones significativas del ángulo I con respecto a h (Fig. 15). Al comparar h' contra I todas las especies exhibieron asociaciones bajas y a excepción de *T. sirtalis* no significativas (Fig. 16). La última correlación, que presumiblemente daría más información por estar basada en una medida angular (qué tan profundo ve la culebra al pez) mostró que en todas las especies hubo una correlación significativa entre el ángulo A y el ángulo I . Esta última prueba confirma la hipótesis de que las culebras muestran diferente grado de compensación al variar la intensidad del problema de refracción (Fig. 17).

Los resultados se pueden resumir de la siguiente manera:

- 1) Sólo las especialistas mostraron una tendencia significativa a atacar por debajo de la imagen.
- 2) La magnitud de la desviación de los ataques negativos con respecto a la posición aparente fué significativamente mayor en las especialistas comparadas con las generalistas.
- 3) No hubo diferencias en la magnitud de la desviación angular de los ataques con respecto a la posición real; especialistas y generalistas se desviaron en forma parecida, pero las especialistas atacaron bajo condiciones que incrementan la magnitud del problema de la refracción, es decir cuando la imagen y el pez se encuentran más distantes.
- 4) *Nerodia sipedon* fué la especie que atacó en trayectorias con la menor compensación de refracción y por lo tanto más

Fig. 14 Decremento del ángulo de percepción en función del aumento en la distancia vertical entre la culebra y el pez.



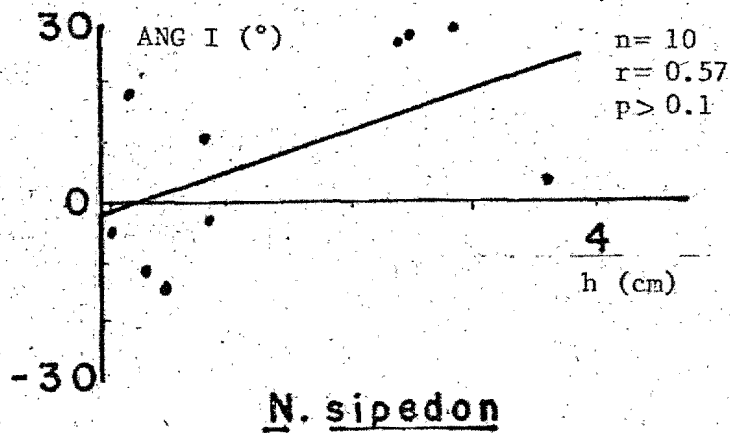
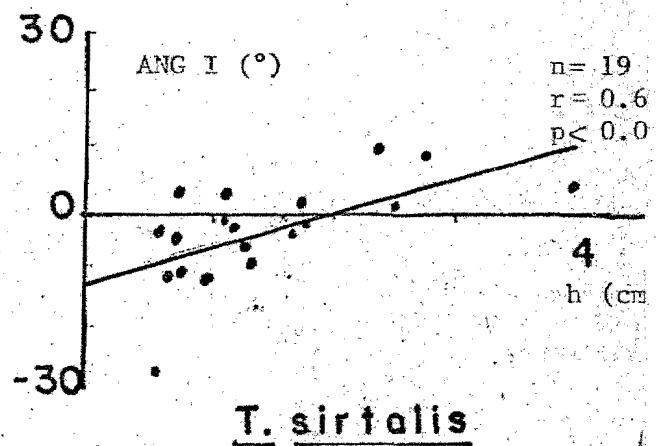
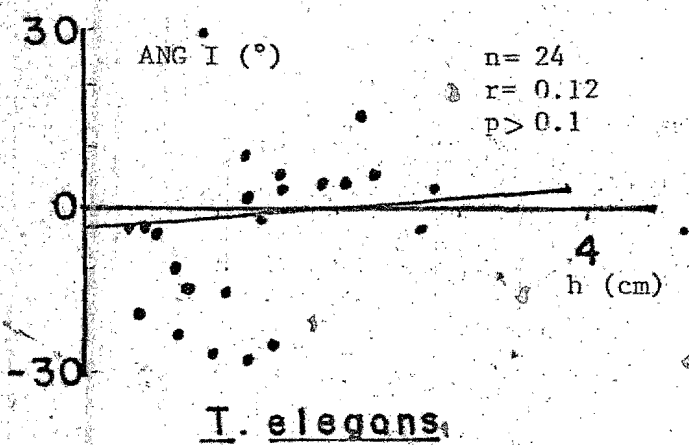
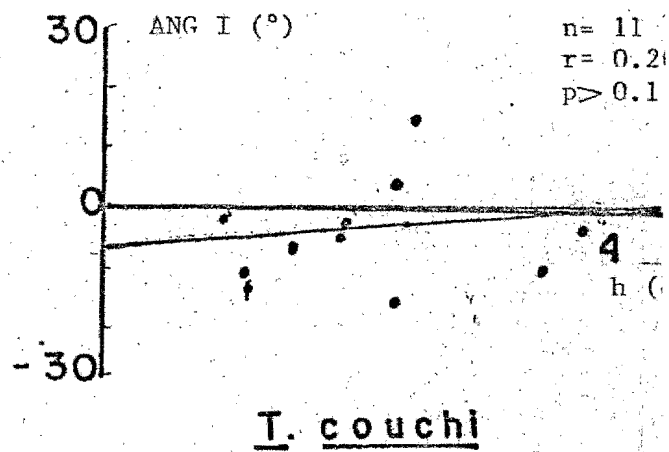
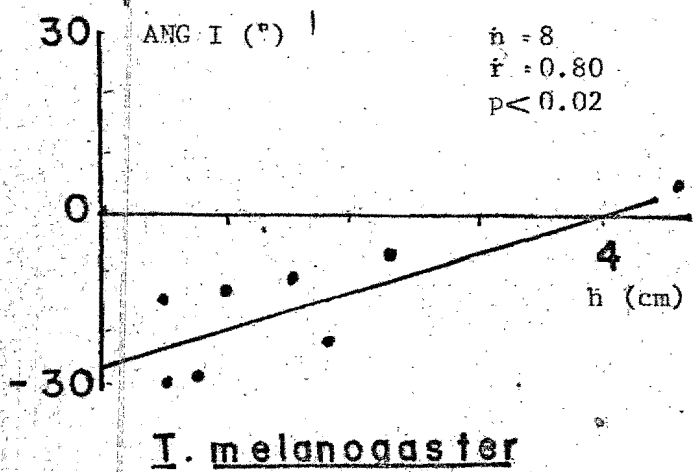
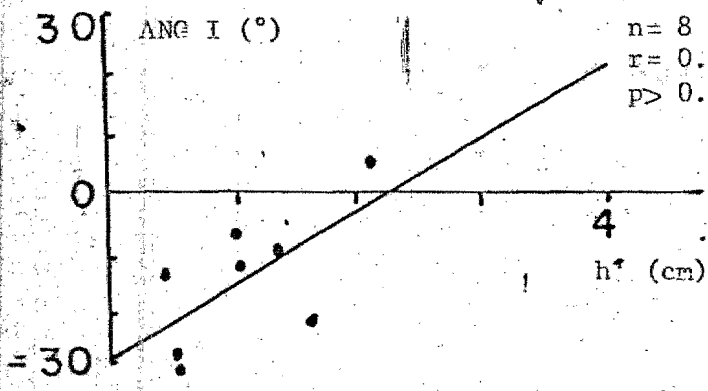
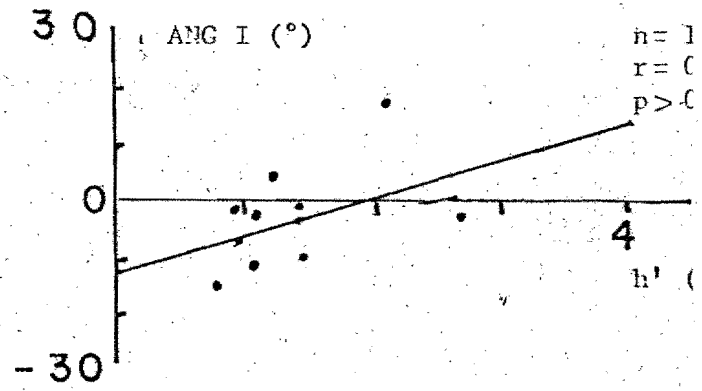


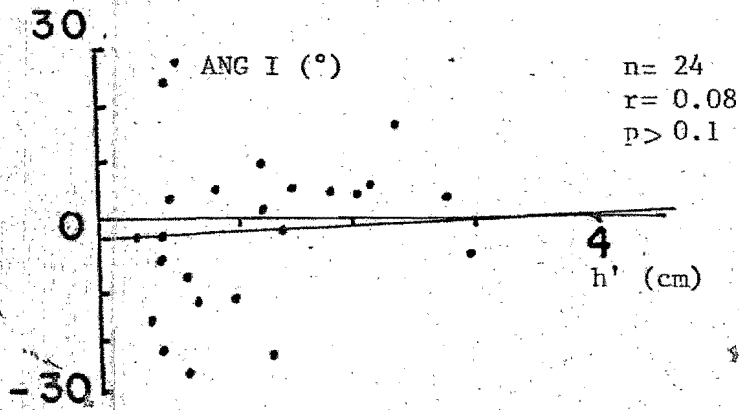
Fig. 15 Relación entre la profundidad de la imagen (h) y la desviación del ataque con respecto a la imagen (ang I).



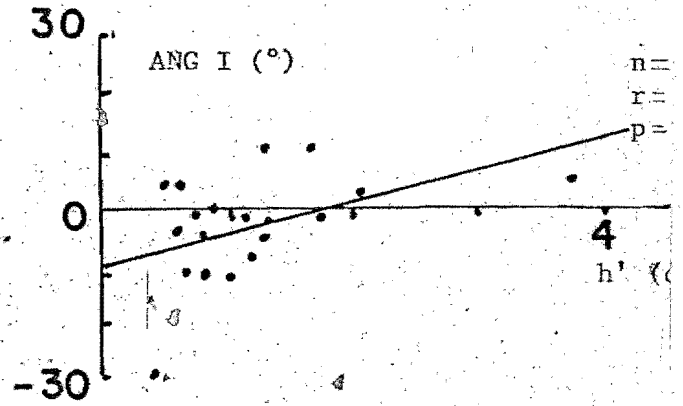
T. melanogaster



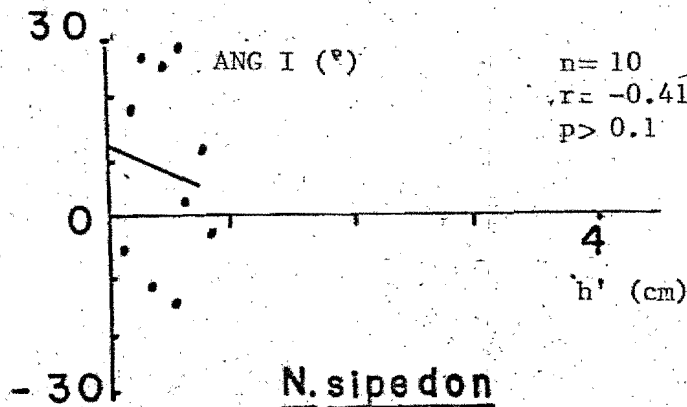
T. couchi



T. elegans

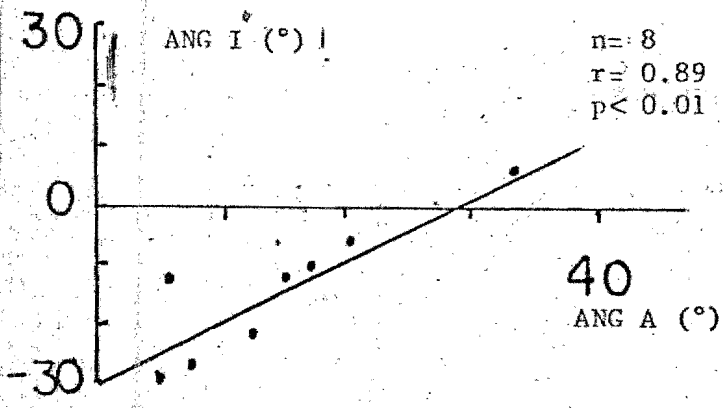


T. sirtalis

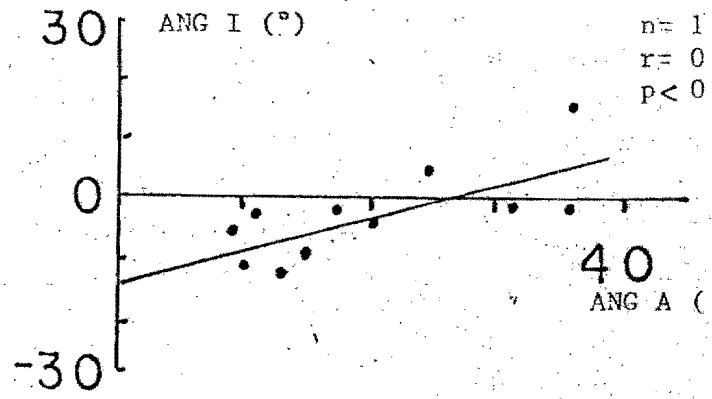


N. sipedon

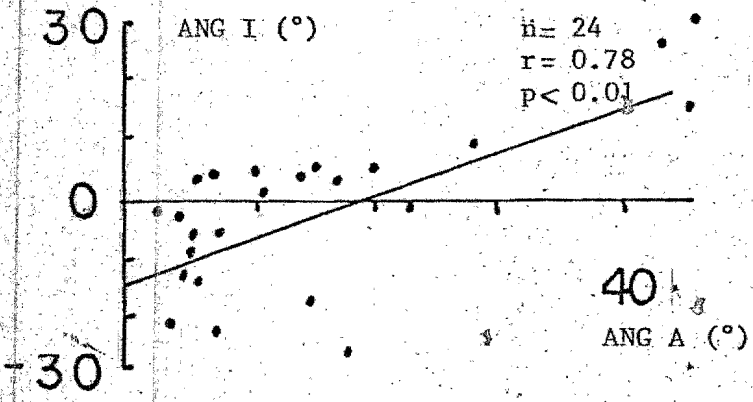
Fig. 16 Relación entre la altura del ojo de la culebra sobre la superficie del agua (h') y la desviación del ataque con respecto a la imagen (ang I).



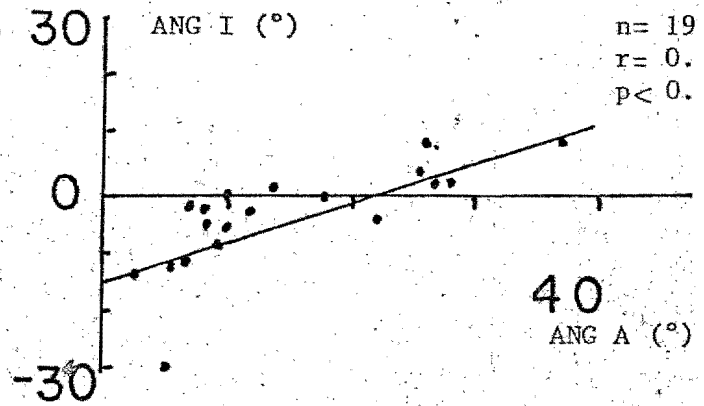
T. melanogaster



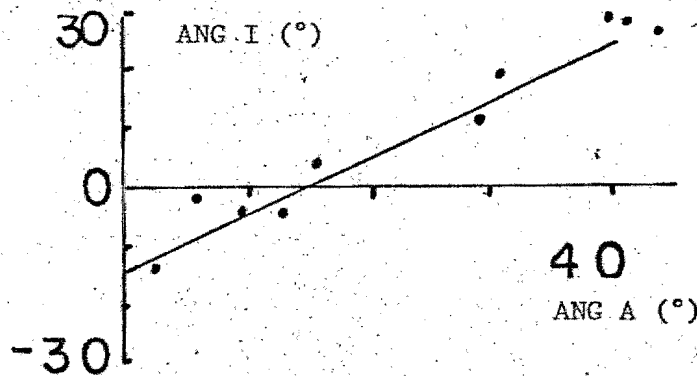
T. couchi



T. elegans



T. sirtalis



N. sipedon

Fig. 17 Relación entre la profundidad angular de la imagen (ang A) y la desviación del ataque con respecto a la imagen (ang I).

desviadas del pez.

5) Todas las especies y particularmente T. sirtalis y T. melanogaster mostraron una tendencia a compensar sus ataques en función de la intensidad de la refracción, ya que la magnitud de la compensación se asoció con la magnitud de la profundidad angular del pez.

DISCUSION

La teoría ecológica nos ofrece un postulado tradicional que señala que aquellos organismos que se han especializado en un recurso determinado, resultarán más eficaces en la explotación de éste que los generalistas por la posesión de ventajas conductuales, fisiológicas y/o morfológicas (Pianka, 1974). Drummond (1983a) al realizar su estudio comparativo en el forrajeo acuático de cuatro culebras colúbridas (dos especialistas y dos generalistas) reportó que los repertorios conductuales de estos dos grupos son cualitativamente diferentes, concluyendo que las especialistas poseen una superioridad conductual sobre las generalistas para el forrajeo acuático.

Las especialistas T. melanogaster y T. couchi desarrollaron ataques en trayectorias significativamente diferentes a las empleadas por las generalistas con respecto a la posición aparente. Las especialistas atacaron consistentemente empleando trayectorias negativas de ataque, lo cual implica un mecanismo compensatorio del problema de la refracción ya que todo ataque dirigido hacia abajo de la posición aparente (que es la que la culebra detecta) tiene mayores posibilidades de encuentro con la posición real de la presa. Sin embargo, la desviación angular del

ataque con respecto a la posición real del pez (ángulo R), esto es, la desviación real del ataque con respecto a la verdadera posición del pez, tiene valores similares para especialistas y generalistas. Una explicación de éste resultado, es que en promedio las especialistas desencadenan ataques desde una distancia efectiva mayor, lo cual incrementa su problema de refracción ya que se demostró que las especialistas atacaron cuando las posiciones real y aparente del pez estaban más separadas, a diferencia de las generalistas que atacaron cuando ambas posiciones tenían poca separación. Es claro que una desviación angular equivalente, en condiciones de mayor refracción, implica una mejor compensación. Esto nos lleva a considerar el hecho de que las especialistas atacan a distancias que incrementan su problema de refracción en lugar de atenuarlo, lo cual resulta paradójico tratándose de organismos especializados en el forrajeo acuático. Este fenómeno puede ocurrir porque las especialistas tengan un mayor desarrollo visual y por lo tanto detecten a mayor distancia al pez. El realizar ataques a mayor distancia determinaría una disminución en la eficacia de su mecanismo de corrección, pese a que los mecanismos usados serían inherentes a su condición de especialistas.

El análisis de la Fig. 17 parece indicar que las generalistas pueden ser capaces de compensar la refracción cuando el ataque se realiza en condiciones de un ángulo A pequeño (menor o igual a 20 grados), mientras que en las especialistas la compensación es más consistente, ya que casi siempre atacan por debajo de la imagen,

y ocurre en condiciones de un ángulo A mayor (menor o igual a 30 grados).

Thamnophis melanogaster resultó la especie que atacó a mayor distancia y realizó los ataques más negativos, además de mostrar valores altos en las correlaciones que indican corrección ajustada en función de la intensidad de la refracción, cumpliéndose la predicción de que, por su condición de especialista acuática, debería de poseer un repertorio de forrajeo acuático cualitativa y cuantitativamente superior al de sus congéneres generalistas. Thamnophis couchi, pese a tener valores similares de desviación efectiva de ataque comparada con las generalistas, atacó consistentemente en trayectorias negativas (9 ataques negativos, n=11) sugiriendo el uso de una técnica anfibia de ataque similar a la empleada por T. melanogaster.

La fuerte asociación que existe entre N. sipedon y el medio acuático, sugeriría en esta culebra el desarrollo de un proceso de especialización en sus técnicas de forrajeo acuático. Sin embargo esta especie presentó la menor compensación de la refracción de todas las especies utilizadas. Este resultado confirma lo encontrado por Drummond (1985), que reporta en N. sipedon un repertorio de forrajeo más parecido al de las generalistas, sugiriendo que esta semejanza se asocia con la dificultad que tiene esta culebra para enfocar objetos bajo el agua. Parece ser que esta especie no posee un mecanismo compensatorio de la refracción, lo que explicaría la aparente incapacidad de esta culebra para desencadenar ataques anfibios orientados hacia la posición real de la presa.

Aunque las especialistas acuáticas no fueran muy eficaces en sus ataques anfibios, el hecho de que un porcentaje de éstos sea exitoso (28%, N=21 culebras inexpertas observadas en laboratorio, Macías García, com. pers.), bajo fuertes presiones de selección sería suficiente en términos evolutivos para promover los mecanismos implicados en el desencadenamiento de esa conducta por sutiles que estos sean, sobre todo cuando el depredador tiene un espectro reducido de presas sobre las cuales forrajear.

Los resultados son consistentes con el esquema hipotético (a excepción de N. sipedon cuyo caso particular se explica arriba), confirmando así los supuestos ecológicos respecto a las capacidades de forrajeo de especialistas y generalistas.

La refracción como un problema biológico, afecta diversas actividades en una gran variedad de organismos, y el estudio de los mecanismos utilizados por los animales para superar el problema de la refracción es aún incipiente. El único reporte en la literatura especializada, hasta donde sabemos, lo ofrece Dill (1977) trabajando con el pez arquero Toxotes chatareus.

Los resultados de este tipo de estudios se inscriben no sólo en el marco de la óptica, sino que al compararse diversas especies, podemos sondear los mecanismos de acción de la selección natural sobre elementos particulares de los patrones de conducta.

APENDICE 1
Variables Consideradas (Fig. 8)

<u>Nerodia sipedon</u>		n=10 ataques							
#Culeb	Edad dias	I	R	A	B	d cm.	h cm.	h' cm.	d r cm
'2-3	155.0	2.5	16.5	16.0	14.0	5.8	3.6	0.6	7.1
'2-3	155.0	28.0	33.5	40.0	5.5	2.4	2.9	0.6	4.2
'2-3	155.0	-3.5	16.5	7.0	20.0	11.4	0.8	0.8	11.5
'2-3	155.0	27.5	31.0	41.5	3.5	3.5	2.5	0.3	4.4
'2-3	155.0	-5.5	29.0	13.0	34.5	5.2	0.1	0.1	5.2
'2-3	155.0	-12.5	-7.0	3.0	5.5	16.2	0.3	3.0	16.5
'2-3	155.0	-15.0	-4.0	2.5	11.0	14.6	0.5	0.5	14.6
'2-1	147.0	26.0	39.0	44.0	13.0	3.0	2.4	0.5	4.1
'2-5	155.0	18.0	22.0	31.0	4.0	1.6	0.2	0.2	1.6
'2-5	155.0	10.5	17.5	28.0	7.0	2.0	0.8	0.8	2.5
PROM.	154.2	7.6	19.4	22.6	11.8	6.6	1.4	0.7	7.1
D.E.	2.4	15.8	14.4	15.4	9.1	5.2	1.2	0.8	5.2

<u>Thamnophis melanogaster</u>		n=8 ataques							
#Culeb	Edad dias	I	R	A	B	d cm.	h cm.	h' cm.	d r cm
'm-4	'-	-11.0	13.0	17.5	24.0	6.2	1.5	1.3	6.8
'm-4	'-	4.5	13.0	33.5	13.0	5.7	4.7	2.1	8.8
'm-4	'-	-14.0	23.0	15.5	37.0	10.7	0.4	0.4	10.7
'm-4	'-	-22.5	14.5	12.0	37.0	11.5	1.8	1.6	11.9
'm-1	'-	-27.5	-21.0	7.5	4.0	14.6	0.7	0.5	14.6
'm-1	'-	-30.0	13.0	4.5	43.0	10.4	0.5	0.5	10.4
'm-5	'-	-13.5	14.0	5.0	27.5	19.1	1.0	1.0	19.2
'm-6	'-	-7.5	17.0	20.0	27.5	8.2	2.3	1.0	8.8
PROM.	'- - -	-15.2	10.8	14.4	26.6	10.8	1.6	1.1	11.4
D.E.	'- - -	10.6	12.4	9.0	12.2	4.2	1.3	0.6	3.9

Thamnophis couchi n=11 ataques

#Culeb	Edad dias	I	R	A	B	d cm.	h cm.	h' cm.	d r cm
'488-2	166.0	-10.0	17.0	15.0	27.0	12.1	3.5	1.5	13.0
'488-2	160.0	-3.5	15.5	11.0	19.0	22.4	5.8	2.8	23.9
'488-2	166.0	-1.5	14.0	31.0	15.5	2.2	2.0	1.1	3.8
'488-3	166.0	-7.0	19.5	9.0	26.5	13.0	1.5	1.0	13.2
'488-3	166.0	-3.5	13.0	20.0	16.5	7.5	1.9	1.5	8.2
'488-3	166.0	-2.5	7.5	17.5	10.0	11.1	2.4	1.5	11.7
'488-3	163.0	-2.0	5.5	36.0	7.5	1.7	1.0	1.0	2.6
'488-3	166.0	-11.5	16.0	10.0	28.0	7.8	1.1	1.1	8.1
'488-6	160.0	15.5	22.0	46.5	6.5	2.2	2.3	2.2	5.0
'488-1	160.0	4.0	17.5	25.0	13.5	7.6	2.3	1.3	8.4
'488-5	156.0	-14.0	18.0	13.5	32.0	5.8	1.1	0.8	6.1
PROM.	163.2	-3.3	15.0	21.3	18.4	8.5	2.3	1.4	9.4
D.E.	3.4	7.7	4.7	11.5	8.4	5.8	1.3	0.6	5.9

Thamnophis elegans n=24 ataques

#Culeb	Edad dias	I	R	A	B	d cm.	h cm.	h' cm.	d r cm
'466-3	192.0	-22.0	21.0	3.0	43.0	15.3	0.7	0.5	15.3
'466-3	192.0	-2.0	10.0	23.5	12.0	3.0	1.4	1.4	4.1
'466-6	140.0	25.5	36.0	43.0	11.0	0.8	1.0	0.6	1.7
'466-6	140.0	30.0	42.0	46.0	12.0	0.2	0.9	0.7	1.6
'403-1	383.0	-7.5	35.0	5.5	42.5	8.7	5.0	5.0	13.2
'403-4	383.0	4.5	7.0	20.0	2.5	5.1	2.7	0.9	6.2
'403-5	393.0	0.0	5.0	12.0	5.0	4.8	1.3	1.3	5.4
'403-7	383.0	-7.0	12.5	7.5	19.0	2.1	3.0	3.0	6.3
'403-7	391.0	14.5	19.0	45.0	4.5	1.3	2.4	2.4	4.9
'403-9	383.0	-18.5	13.5	15.0	32.0	3.4	0.4	0.4	3.4
'403-9	391.0	5.0	10.5	16.5	5.5	7.9	2.3	2.2	9.0
'403-10	393.0	2.5	10.5	6.0	8.0	6.3	2.8	2.8	8.4
'417-1	388.0	-23.5	-7.5	7.0	16.0	11.8	1.5	1.4	12.1
'417-3	388.0	4.0	5.0	10.5	1.0	9.6	1.6	1.6	10.1
'417-2	230.0	-15.0	-11.0	5.5	4.0	13.6	1.1	1.1	13.7
'417-4	171.0	2.5	20.0	14.0	17.5	7.1	1.6	0.6	7.4
'417-4	197.0	8.5	9.0	28.0	0.5	3.8	1.3	1.3	4.6
'417-7	381.0	3.0	6.5	7.0	3.5	10.5	1.9	1.9	11.1
'417-8	209.0	-4.5	10.0	4.0	14.5	12.1	0.5	0.5	12.1
'417-10	161.0	-26.5	-16.0	18.0	10.5	4.3	1.3	0.7	4.7
'417-13	209.0	-11.0	-8.5	5.0	2.6	9.3	0.7	0.7	9.4
'417-17	329.0	3.0	13.0	17.0	10.0	8.1	2.1	2.1	9.1
'456-4	159.0	-3.5	8.5	2.0	12.0	14.0	0.3	0.3	14.0
'456-1	152.0	-14.5	18.0	4.0	22.5	15.8	0.8	0.8	15.8
PROM.	280.8	-2.2	11.2	15.2	13.0	7.5	1.6	1.4	8.4
D.E.	104.0	13.8	13.7	13.0	11.6	4.6	1.0	1.1	4.2

Thamnophis sirtalis

n=19 ataques

#Culeb	Edad dias	I	R	A	B	d cm.	h cm.	h' cm.	d r cm
'1-7	353.0	10.0	19.0	26.5	9.0	6.2	2.4	1.7	7.4
'1-10	353.0	-1.5	5.0	7.0	6.5	12.3	1.7	1.7	12.7
'1-11	374.0	-1.5	10.0	8.0	11.5	9.2	1.1	1.1	9.4
'1-11	374.0	-2.5	13.0	12.0	15.5	8.2	1.6	1.3	8.6
'1-11	374.0	3.0	18.5	27.0	15.5	3.3	1.2	0.5	3.7
'1-11	374.0	3.0	10.0	28.0	7.0	2.2	0.8	0.6	2.6
'1-11	374.0	-4.0	16.0	22.0	20.0	2.3	0.7	0.6	2.6
'1-16	158.0	-28.0	-22.0	5.0	6.0	11.5	0.6	0.4	11.5
'1-23	155.0	10.0	11.0	37.0	1.0	3.5	2.8	1.3	5.3
'1-24	155.0	-8.5	14.5	8.5	23.0	10.3	1.4	1.2	10.6
'1-24	155.0	0.0	16.5	17.0	16.5	7.5	1.8	0.9	7.9
'1-24	155.0	-5.0	7.0	9.0	12.0	6.2	0.8	0.8	6.4
'1-24	155.0	-1.0	18.0	10.0	19.0	7.2	1.1	0.8	7.4
'1-24	155.0	-11.5	5.0	3.0	16.5	18.2	0.7	0.7	18.2
'1-24	155.0	-12.0	-8.0	6.0	4.0	13.6	1.0	1.0	13.7
'1-24	155.0	-11.0	16.5	7.0	27.5	9.7	0.8	0.8	9.8
'1-24	155.0	4.5	6.5	26.0	2.0	7.2	4.0	3.8	10.6
'488-2	368.0	-5.0	-4.5	9.5	0.5	10.7	1.3	1.3	11.0
'481-6	163.0	2.0	10.0	14.0	8.0	11.6	2.4	2.1	12.4
PROM.	245.3	-3.1	8.5	14.9	11.6	8.5	1.5	1.2	9.0
1D.E.	104.8	8.6	10.1	9.6	7.5	4.0	0.9	0.8	3.9

APENDICE 2:

Cálculo de la posición aparente del pez

Analizando la Fig. 18 suponemos que del punto B emerge un cono de rayos de luz, cuya intersección con la superficie de otro medio de distinta densidad es una circunferencia, (Fig. 18 A) .

Estudiaremos primero el caso de los rayos que se encuentran en el plano xy (Fig. 18 B) donde se ha dibujado el rayo central del cono (i_0) y los rayos que limitan la proyección en el plano xy a los que llamaremos i_+ e i_- .

De la geometría de la Figura se desprende que:

$$\text{Sen. } i_0 = \frac{a}{\sqrt{d^2 + a^2}} \dots\dots\dots (1)$$

$$\text{Sen. } i_+ = \frac{a + \Delta}{\sqrt{d^2 + (a + \Delta)^2}} \dots\dots\dots (2)$$

$$\text{Sen. } i_- = \frac{a - \Delta}{\sqrt{d^2 + (a - \Delta)^2}} \dots\dots\dots (3)$$

Donde Δ es el radio de la circunferencia de intersección del cono de luz con la superficie del agua. Si llamamos r_0 , r_+ y r_- a los respectivos ángulos de refracción, tenemos usando la ley de Snell* :

$$\text{Sen. } r_0 = \frac{n(a)}{d^2 + a^2} \dots\dots\dots (4)$$

$$\text{Sen. } r_+ = \frac{n(a + \Delta)}{d^2 + (a + \Delta)^2} \dots\dots\dots (5)$$

$$\text{Sen. } r_- = \frac{n(a - \Delta)}{d^2 + (a - \Delta)^2} \dots\dots\dots (6)$$

* $\frac{\text{Sen. } I}{\text{Sen. } R} = \frac{I}{R}$ I=incidente.
R=refractado

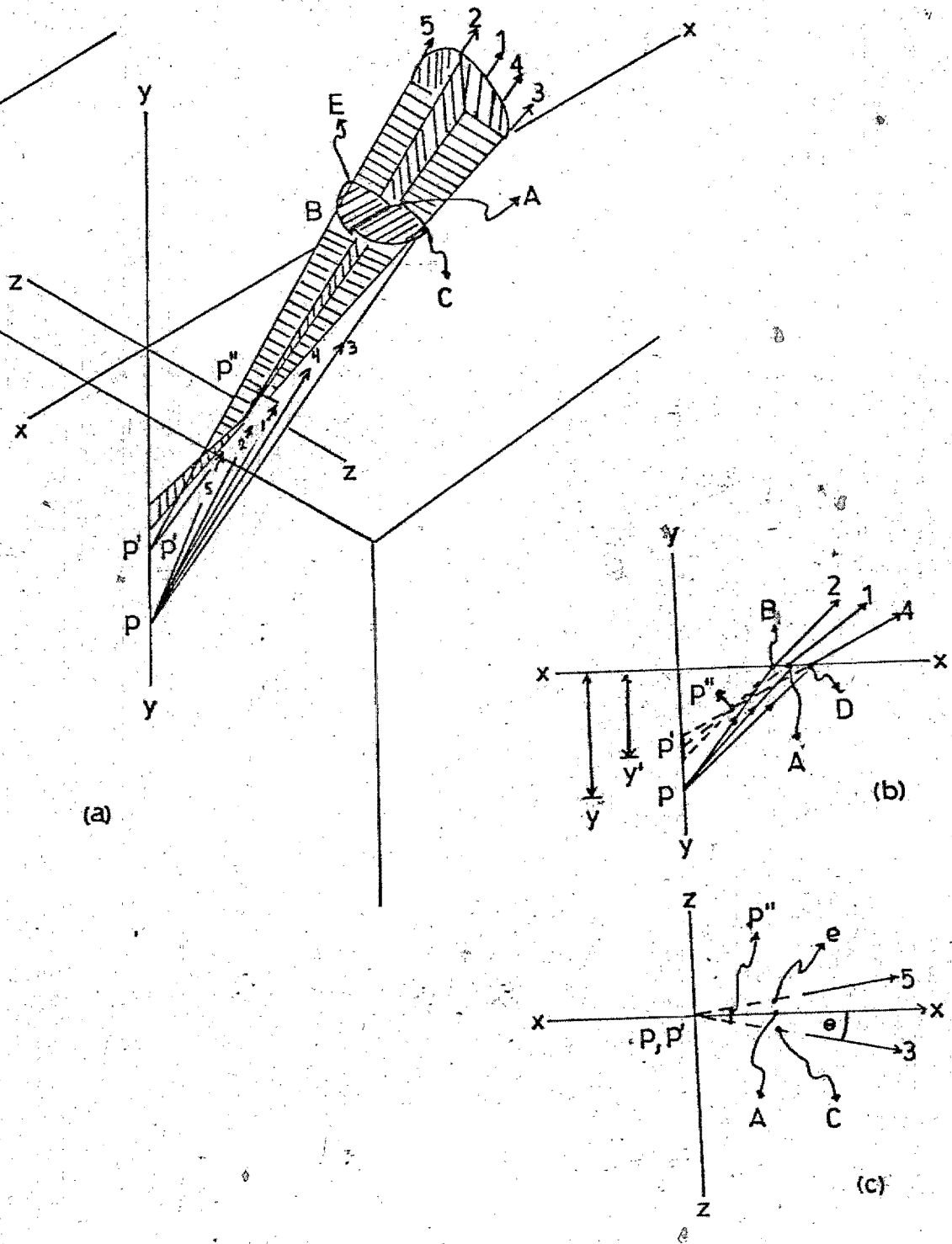


Fig. 18 Refracción de la luz

Siendo $n = \frac{n_{\text{agua}}}{n_{\text{aire}}}$ el índice de refracción relativo.

Para encontrar el punto de intersección de estos tres rayos, necesitamos las ecuaciones que los describan en el plano xy; estas son respectivamente:

$$y = x \operatorname{ctg.} r_0 \dots\dots\dots (7)$$

$$y = (x - \Delta) \operatorname{ctg.} r_+ \dots\dots (8)$$

$$y = (x + \Delta) \operatorname{ctg.} r_- \dots\dots (9)$$

La intersección de (7) y (8) se da en el punto con coordenadas:

$$x_1 = a \left[(n^2 - 1) + g^2 i_0 - 1 \right] \dots\dots\dots (10)$$

$$y_1 = -\frac{d}{n} \left[1 + (1 - n^2) + g^2 i_0 \right]^{3/2} \dots\dots\dots (11)$$

La intersección de (7) y (9), a orden cero en Δ coincide con (10) y (11).

Resumiendo, diremos que los rayos del cono que caen en el plano xy, forman (a orden cero en Δ) una imagen en el punto P' cuyas coordenadas están dadas por (10) y (11) (Fig. 18 A y B).

Analizando el caso que se muestra en la Figura 18 C., Dada la simetría de esta imagen, basta analizar el punto de intersección de los rayos provenientes del central y de uno de los extremos. Para ello necesitamos conocer el ángulo de incidencia del rayo \vec{PC} , regresando de nuevo a la Figura 18 A obtenemos que el vector que da la dirección del rayo \vec{PC} , está dado por la diferencia entre el vector \vec{AC} y el vector \vec{AP} ; es decir el vector :

$$(a, d, \Delta) \dots\dots\dots (12)$$

Por tanto el ángulo de incidencia (que es el ángulo que forma con el eje y) se encuentra con las técnicas estandar de la geometría analítica y resulta que :

Siendo $n = \frac{n_{\text{agua}}}{n_{\text{aire}}}$ el índice de refracción relativo.

Para encontrar el punto de intersección de estos tres rayos, necesitamos las ecuaciones que los describan en el plano xy; estas son respectivamente:

$$y = x \operatorname{ctg.} r_0 \dots \dots \dots (7)$$

$$y = (x - \Delta) \operatorname{ctg.} r_+ \dots \dots \dots (8)$$

$$y = (x + \Delta) \operatorname{ctg.} r_- \dots \dots \dots (9)$$

La intersección de (7) y (8) se da en el punto con coordenadas:

$$x_i = a \left[(n^2 - 1) + g^2 i_0 - 1 \right] \dots \dots \dots (10)$$

$$y_i = -\frac{d}{n} \left[1 + (1 - n^2) + g^2 i_0 \right]^{3/2} \dots \dots \dots (11)$$

La intersección de (7) y (9), a orden cero en Δ coincide con (10) y (11).

Resumiendo, diremos que los rayos del cono que caen en el plano xy, forman (a orden cero en Δ) una imagen en el punto P' cuyas coordenadas están dadas por (10) y (11) (Fig. 18 A y B).

Analizando el caso que se muestra en la Figura 18 C., Dada la simetría de esta imagen, basta analizar el punto de intersección de los rayos provenientes del central y de uno de los extremos. Para ello necesitamos conocer el ángulo de incidencia del rayo \vec{PC} , regresando de nuevo a la Figura 18 A obtenemos que el vector que da la dirección del rayo \vec{PC} , está dado por la diferencia entre el vector \vec{AC} y el vector \vec{AP} ; es decir el vector :

$$(a, d, \Delta) \dots \dots \dots (12)$$

Por tanto el ángulo de incidencia (que es el ángulo que forma con el eje y) se encuentra con las técnicas estándar de la geometría analítica y resulta que :

$$\text{Sen. } i_+ = \frac{n \sqrt{a^2 + \Delta^2}}{\sqrt{d^2 + a^2 + \Delta^2}} \dots\dots\dots (14)$$

Usando nuevamente técnicas elementales de geometría analítica podemos escribir las ecuaciones paramétricas que describen a los dos rayos bajo estudio :

Rayo refractado : $(x, y, z) = t(\text{Sen. } r_o; \text{Cos. } r_o, 0) \dots\dots\dots (15)$
de PA

$$t \in \mathcal{R}$$

Rayo refractado: $(x, y, z) = (0, 0, \Delta) + S(\text{Sen. } r_+ \text{Cos. } \theta, \text{Cos. } r_+, \text{Sen. } r_+ \text{Sen. } \theta) \dots\dots\dots (16)$
de PC

$$S \in \mathcal{R}$$

Donde θ es el ángulo que se muestra en la Fig. 18 C y es tal que :

$$\text{Sen. } \theta = \frac{\Delta}{\sqrt{a^2 + \Delta^2}}$$

El punto de intersección P'' de (15) y (16) es a orden cero en :

$$P'' : \left(-a, -\frac{d}{n} \left[1 + (1 - n^2) + g^2 i_o \right]^{1/2} \right)$$

Resumiendo : En este caso se presenta el fenómeno de astigmatismo, es decir, el haz de rayos refractados no diverge de un solo punto, sino de un conjunto de puntos que se encuentran entre P' y P'' .

LITERATURA CITADA

- Alcock, J. (1975). *Animal Behavior: An Evolutionary Approach*. Sinauer Associates, Inc. Massachusetts.
- 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. and Wasserzug (1978). Differential predation on metamorphic anurans by garter snakes Thamnophis: social behavior as a possible defense. *Ecology* 59, 1014-1022.
- Brown, E. E. (1958). Feeding habits of the northern water snake, Natrix s. sipedon Linnaeus. *Zoologica* 43, 55-71.
- Brown, E. E. (1979). Some snake food records from the Carolinas. *Brimleyana* No. 1, 113-124.
- Burghardt, G. M. (1966). Stimulus control of the prey attack response in naive garter snakes. *Psychon. Sci.* 4, 37-38
- Burghardt, G. M. and Hess, E. H. (1968). Factors influencing the chemical release of prey attack in newborn snakes. *J. Comp. Physiol.* 66, 289-295.
- Burghardt, G. M. and Denny, D. (1983). Effects of prey movement and prey odor on feeding in garter snakes. *Z. Tierpsychol.* ; 62, 329-347.
- Campbell, R. W. (1969). Notes on some foods of the wandering garter snake on Mitlenacht Island, British Columbia. *Syesis* 2, 183-187.
- Carpenter, C. C. (1952). Comparative ecology of the common garter snake (Thamnophis s. sirtalis), the ribbon snake (Thamnophis s. suritus) and Butler's garter snake

- (Thamnophis butleri) in mixed populations. Ecol. Monog. 22, 235-258.
- Conant, R. (1963). Semiaquatic snakes of the genus Thamnophis from the isolated drainage system of the Rio Nazas and adjacent areas in Mexico. Copeia 1963, 473-499.
- Conant, R. (1969). A review of the water snakes of the genus Natrix in Mexico. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 1962, 1-140.
- Conant, R. (1975). A field guide to reptiles and amphibians of Eastern and Central North America. Houghton Mifflin: Boston.
- Czaplicki, J. A. and Porter, R. H. (1974). Visual cues mediating the selection of gold fish (Carassius auratus) by two species of Natrix. J. Herpetol. 8, 129-134.
- Bill, L. M. (1977). Refraction and the spitting behavior of the archerfish (Toxotes chatareus). Behav. Ecol. Sociobiol. 2, 169-184.
- Drummond, H. (1979). Aquatic foraging in some New World Natricine snakes: Generalists and Specialists and their behavioral evolution. Dissertation in fulfillment for obtaining the PhD in Psychology, University of Tennessee, Knoxville.
- Drummond, H. (1983a). Aquatic foraging in some New World Natricine snakes. A comparison of specialists and generalists. Behavior. 86, 1-30.
- Drummond, H. (1983b). Ecología alimenticia y conservación de

culebras semiacuáticas en México. Simposio sobre fauna silvestre. Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia U.N.A.M.

Drummond, H. (1985). The role of vision in the predatory behavior of Natricine snakes. Anim. Behav. 33, 206-215.

Drummond, H. and Burghardt, G. M. (1983). Geographic variation in the foraging behavior of the garter snake, Thamnophis elegans. Behav. Ecol. Sociobiol. 12, 43-48.

Duellman, W. E. (1961). The amphibians and reptiles of Michoacan, Mexico. Univ. Kansas, Publ. Mus. Nat. Hist. 15, 1-148.

Ficken, R. W. and Wilmot, L. B. (1968). Do facial eye-stripes function in avian vision? Amer. Midl. Naturalist 79, 522-523.

Fitch, H. S. (1941). The feeding habits of California garter snakes. Calif. Fish and Games. 27, 1-32.

Fitch, H. S. (1965). An ecological study of garter snake, Thamnophis sirtalis. Univ. Kansas Publ. Mus. Nat. Hist. 15, 493-564.

Gibbons, J. D. (1976). Nonparametric methods for quantitative analysis. International Series in Decision Processes. Holt, Rinehart and Winston, NY.

Gillingham, J. C. and Rush, T. (1974). Notes on the fishing behavior of water snakes. J. Herpetol. 8, 384-385.

Godfrey, W. E. (1966). The birds of Canada. Nat. Mus. Can. Bull. 203.

Gregory, P. (1978). Feeding habits and diet overlap of three species^d of garter snakes (Thamnophis) on Vancouver

- Island. Can. J. Zool. 56, 1967-1974.
- Hamilton, W. J., Jr. (1951). The food and feeding behavior of the garter snake in New York State. Amer. Midl. Nat. 46, 385-390.
- Harris, M. F. (1975). Unusual feeding by the Blue-footed Booby. The Auk. 92, 601-602.
- Holman, J. A. (1976). Snakes from the Rosebud formation (Middle Miocene) of South Dakota. Herpetologica 32, 41-48.
- Holman, J. A. (1977). Upper Miocene snakes (Reptilia, serpentes) from Southeastern Nebraska. J. Herpetol. 11, 323-325.
- Kalleberg, H. (1958). Observations in a stream tank of territorially and competition in juvenile salmo and trout (Salmo salar and Salmo trutta). Inst. Freshwater Res., Drottningholm Rep. 36, 55-98.
- Kephart, D. G. (1981). Population ecology and population structure of Thamnophis elegans and Thamnophis sirtalis: A dissertation presented for the Doctor of Philosophy Degree. The University of Chicago Illinois.
- Kephart, D. G. (1982). Microgeographic variation in the diets of garter snakes. Oecologia. 52, 287-291.
- Kephart, D. G. and Arnold, S. J. (1982). Garter snake diets in a fluctuating environment: A seven year study. Ecology.
- King, W. (1939). A survey of the herpetology of the Great Smoky Mountains National Park. Amer. Midl. Nat. 21, 531-582.

- Lagler, K. F. and Salyer, J. C. (1945). Influence of availability on the feeding habits of the common garter snake. *Copeia* 1945, 159-162.
- Malnate, E. U. (1960). Systematic division and evolution of the colubrid snake genus Natrix with comments on the subfamily Natricinae. *Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia*. 117, 19-43.
- Mac, S. H. and Dessauer, H. C. (1971). Selectively neutral mutations, transferrines and the evolution of Natricinae snakes. *J. Comp. Biochem. Physiol.* 40a, 669-688.
- Morse, D. H. (1980). Behavioral mechanisms in Ecology. Harvard University Press: Cambridge, Massachusetts and London, England.
- Mushinsky, H. R. and Hebrard, J. J. (1977a). The use of time by sympatric water snakes. *Can. J. Zool.* 55, 1545-1550.
- Mushinsky, H. R. and Hebrard, J. J. (1977b). Food partitioning by five species of water snakes in Louisiana. *Herpetologica* 33, 162-163.
- Pianka, E. R. (1974). Evolutionary Ecology. Harper and Row: New York.
- Rossmann, D. A. and Eberle, W. G. (1977). Partition of the genus Natrix with preliminary observations on evolutionary trends in natricine snakes. *Herpetologica* 33, 34-43.
- Salt, W. G. and Willard, D. E. (1971). The hunting behavior and success of Forster's tern. *Ecology* 52,

- Sears, S. W. (1949). Optics. Addison-Wesley Press, Inc.
- Smith, H. M. and Huheey, J. E. (1960). The water snake genus Regina. Trans. Kansas Acad. Sci. 63, 156-163.
- Sosa, O. (1982). Estudio preliminar de la ecología alimenticia de tres especies de culebras semiacuáticas del género Thamnophis en los estados de Zacatecas y Durango, México. Tesis para obtener la Licenciatura en Biología. ENEP Iztacala UNAM.
- Sternberg, C. M. (1930). Garter snakes as fisherman. Canad. Field Nat. 44, 149.
- Stoner, D. (1941). Feeding behavior of the water snake. Science 94, 367.
- Swanson, P. L. (1952). The reptiles of Venango County, Pennsylvania. Amer. Midl. Nat. 47, 161-183.
- Trapido, H. (1943). Observations of the feeding habits of some water snakes. Chicago Nat. 6, 42.
- Van Devender, T. R. (1973). Behavior and disruptive coloration in the New Mexico garter snake Thamnophis sirtalis benata. Southwest Nat. 18, 247-248.
- White, M. and Kolb, J. A. (1974). A preliminary study of Thamnophis near Sagehen Creek, California. Copeia 1974, 126-136.