

00361



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO**

**FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISION DE ESTUDIOS DE POSGRADO**

**LIMITACION TERMICA DE LA ACTIVIDAD
FORRAJERA DE Thamnophis melanogaster**

T E S I S

**QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADEMICO DE
MAESTRO EN CIENCIAS
(BIOLOGIA)**

P R E S E N T A :

FRANCISCO JAVIER MANJARREZ SILVA

Director de Tesis: Dr. Hugh Drummond Durey

México, D. F.

1993

**TESIS CON
FALLA DE ORIGEN.**



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 está 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.

I N D I C E

INTRODUCCION	1
Objetivos	5
ANTECEDENTES	
1) Dependencia termica en Anurcs	6
2) Dependencia Termica de las Culebras	7
3) Dependencia Termica de la Actividad	10
4) <u>Thamnophis melanogaster</u>	13
METODOLOGIA	
1) Observaciones de la Actividad Forrajera en el Campo	
A. Zona de Estudio	15
B. Registro de la Variación de la Temperatura en la Poza	16
C. Actividad Temporal y Conducta Forrajera	19
2) Actividad Forrajera en el Laboratorio	
A. Sujetos	21
B. Diseño Experimental.....	21
C. Aparatos	22
D. Protocolo.....	24
RESULTADOS	
1) Actividad Forrajera en el Campo.	
A. Variación Física de la Poza de Estudio	27
B. Variación de la Temperatura en la Poza	27
C. Actividad a lo largo del día	33
D. Conducta forrajera	38

2) Actividad Forrajera en Laboratorio	
A. Tendencia a Forrajear	43
B. Eficacia	47
DISCUSION	50
LITERATURA CITADA	59
APENDICES	67

RESUMEN

Se puso a prueba la hipótesis de Drummond y Macías García (1989), quienes propusieron que la culebra Thamnophis melanogaster es incapáz de forrajear debajo de los 19 °C de temperatura del medio, y si lo hace es un depredador ineficiente.

En tres años consecutivos, durante los meses de su actividad depredadora de la culebra en el campo, se registró la temperatura ambiente y la actividad forrajera de la culebra en una poza cerca de Fresnillo, Zacatecas. La temperatura del agua de la poza no mostró variación espacial significativa (vertical y horizontal), y sólo varió a lo largo del día. La culebra inició su actividad diaria dentro de la poza cuando la temperatura media del agua alcanzó los 19.8 °C, y la del aire los 23.2 °C, pero suspendió su actividad cuando ambas temperaturas rebasaron los 25 °C. Se discuten las causas de este inicio y suspensión de la actividad diaria de la culebra.

Con el fin de observar la tendencia y eficacia de las culebras al forrajear, en el laboratorio se registró su actividad forrajera (tiempo de latencia para iniciar el forrajeo con peces, tiempo de buceo, frecuencia de ataques e ingestiones y ataques no éxitosos), en culebras sometidas individualmente a pruebas con temperatura de aire y agua de 4, 9, 14, 19, 24 y 29 °C. En el laboratorio la culebra demostró que puede y está dispuesta a forrajear a partir de los 9 °C, aumentando su tiempo de buceo y frecuencia de ataques conforme aumenta la temperatura de prueba. Arriba de los 19 °C aumenta la frecuencia y la tasa de ataques en relación a la temperatura, lo que parece indicar

que 19 °C es aproximadamente el umbral térmico que la hipótesis predice.

El éxito de los ataques (captura de peces) e ingestiones fué bajo, sin revelar un efecto de la temperatura, por lo que se interpreta que el diseño experimental no logró demostrar esta relación en la eficacia de los ataques.

Este estudio apoya la hipótesis de Drummond y Macías García (1989).

INTRODUCCION

Muchas de las características morfológicas, fisiológicas o conductuales de los organismos se interpretan como adaptaciones relacionadas a la depredación, ya sea porque incrementan la eficiencia depredadora o reducen la probabilidad de que el organismo sea depredado, existiendo una presión de selección coevolutiva entre depredador y presa (Pianka, 1974; Vermeij, 1982).

Los organismos que presentan metamorfosis son comunmente más vulnerables a la depredación en ésta etapa de su vida. En anuros, los renacuajos con su poca agilidad son vulnerables a la depredación por las culebras (Wassersug y Sperry, 1977; Arnold y Wassersug, 1978), contando con pocas defensas para evitar ser depredados.

La sincronía en la ovoposición, eclosión y rápida metamorfosis de los anuros se ha interpretado como una táctica defensiva contra la depredación a través de varios mecanismos como: 1) incrementar la habilidad de los renacuajos para detectar y evadir depredadores por medio de conductas de alarma; 2) disminuir la probabilidad individual de los renacuajos de ser atacados; y/o 3) confundir al depredador en la selección individual de la presa dentro de un grupo de organismos (Calef, 1973; Arnold y Wassersug, 1978; Huey, 1980; Brodie y Formanowicz, 1987). Tales tácticas pueden llegar a ser inadecuadas contra depredadores especializados que ingieren a los anuros en cualquier momento de su desarrollo larval (Drummond y Macías

García, 1989).

En organismos poiquilotérmicos ésta relación depredador-presa y los comportamientos ecológicamente relevantes como el forrajeo, son determinados por las condiciones térmicas del medio al momento de la interacción (Christian y Tracy, 1981; Van Damme et al., 1990). Sin embargo, éste tipo de estudios son escasos y solamente reportados en algunas especies de lagartijas (i.e. Rand, 1964; Fox, 1978; Hertz et al., 1982; Goode y Duvall, 1989).

En Zacatecas, México, Drummond y Macías García (1989), observaron durante dos años, una población de la culebra semiacuática Thamnophis melanogaster que se alimentaba principalmente de renacuajos. Al monitorear la población, encontraron que en los dos años la culebra inició su ciclo de actividad anual a partir del mes de abril y terminó aproximadamente en el mes de octubre. Contrario a lo esperado, la serpiente no forrajeó en marzo, cuando los renacuajos (su presa) fueron más abundantes; las culebras iniciaron su actividad forrajera anual cuando la población de renacuajos declinó a la mitad de su máxima abundancia (Fig. 1).

Para explicar ésta ausencia de culebras forrajeando cuando su única presa era más abundante, propusieron tentativamente que la actividad forrajera de la culebra estaba limitada por la temperatura del aire y/o agua, que actuaba como una barrera térmica umbral debajo de la cual las culebras no eran capaces de forrajear en la poza. En el campo registraron temperaturas medias del aire de 17.8-19.8 °C y del agua de 18.6-19.5 °C,

sugiriendo la existencia de una temperatura mínima umbral de aproximadamente 19 °C de temperatura media diaria, en el agua y el aire, que confería una protección a los renacuajos a ser depredados al inicio de cada temporada de crecimiento. Desde éste punto de vista existe la posibilidad de una táctica defensiva no descrita previamente por parte de una presa vulnerable contra un depredador poiquilotérmico especializado en presas acuáticas. De esta manera la táctica defensiva de las ranas sería proteger a sus larvas bajo el umbral térmico al ovopositar al inicio de la temporada de reproducción antes de que la temperatura rebase éste umbral.

El comportamiento de las culebras de no forrajear a bajas temperaturas, se puede explicar por dos hipótesis: Una es que T. melanogaster evite forrajear en un ambiente frío (aire o agua), evitando ser más susceptible a ser depredada. La otra es que la serpiente es un depredador ineficiente a baja temperatura.

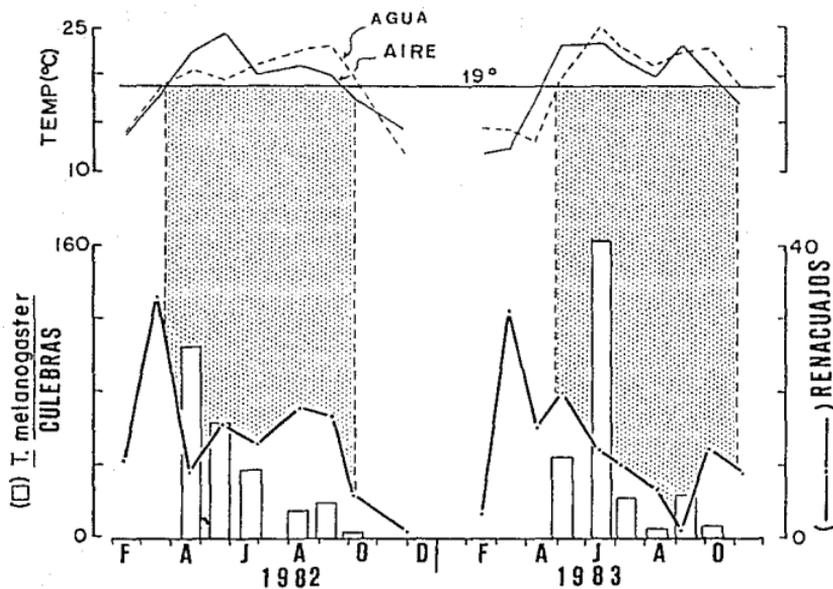


Fig. 1. Relación entre la abundancia de las culebras forrajeando y la abundancia de las presas. Las temperaturas representan las medias de las máximas y mínimas diarias. Una temperatura media del agua de 19 °C hipotéticamente limita la actividad forrajera de *T. melanogaster* (Tomada de Drummond y Macías-García, 1989).

OBJETIVOS.

El presente trabajo pretende poner a prueba la hipótesis de Drummond y Macías García (1989), con los siguientes objetivos:

a) En condiciones naturales determinar las temperaturas del agua y del aire en que T. melanogaster está activa en la poza de Frasnillo, Zac., durante su periodo de actividad depredadora.

Para ello se describe,

1) La variación espacial y temporal diaria de la temperatura del agua de la poza.

2) La temperatura del agua y aire cuando las culebras se encuentren activas en la poza.

b) Determinar la frecuencia de las categorías de conducta forrajera en la poza.

c) Determinar la tendencia y eficacia de T. melanogaster a forrajear a diferentes temperaturas en el laboratorio.

Se espera que las culebras estén activas en laboratorio cuando la temperatura del medio (aire y agua) rebase los 19 °C.

Para ello se describe:

1) La tendencia de la culebra a forrajear sobre peces a diferentes temperaturas.

2) El tiempo acumulado de buceo, el número de ataques, de ingestiones y de ataques fallados por las culebras, sobre los peces a diferentes temperaturas.

Si las culebras forrajean a bajas temperaturas (menores de 19 °C), se espera que debajo de esta temperatura sean

ineficientes para capturar a sus presas.

ANTECEDENTES

Posiblemente la temperatura es uno de los factores más importantes que influyen en la ecología, fisiología y comportamiento de los reptiles (Huey, 1982).

La mayor parte de los trabajos relacionados con la temperatura en anfibios y reptiles se refieren a sus efectos en la fisiología, intervalo de tolerancia de cada especie y algunos aspectos ecológicos de su termoregulación (Ballinger y MacKinney, 1966; Hutchinson y Ferrance, 1970; Lillywhite, 1970; Seibel, 1970; Moore y Moore, 1980; Miller y Zoghby, 1986; Peterson, 1987); sin embargo, poca importancia se le ha dado a la temperatura desde un punto de vista ecológico (Mushinsky et al., 1980; Noland y Ultsch, 1981; Blem et al., 1986) y que pudiera asociarse a sus periodos de reproducción y sobrevivencia.

Dependencia térmica en anuros.

La temperatura es el factor medioambiental más crítico al que los anuros están expuestos durante su vida, principalmente durante la metamorfosis (Ballinger y McKinney, 1966; Smith Gill y Berven, 1979). Las temperaturas ambientales controlan la supervivencia y el comportamiento de los anuros como la

ovoposición, emergencia, canto, etc. (Brattstrom Lillywhite, 1970; Seale, 1982).

Las ranas adultas pueden sobrevivir dentro de un intervalo de tolerancia de 4 a 34 °C (género Rana), mientras que a temperaturas más bajas los renacuajos pueden desarrollarse a 12 °C (Zweifel, 1968), y tolerar temperaturas máximas de hasta 40 °C (Brattstrom, 1963). Estos intervalos de tolerancia en anuros, presentan cierta variación ontogenética y geográfica, dependiendo de la adaptación latitudinal y altitudinal de las poblaciones (Brattstrom, 1963; Calef, 1973; Snider y Weathers, 1979). Por ejemplo, los renacuajos de R. pipiens presentan un cambio ontogenético del intervalo de tolerancia de los 38.5 a 40 °C en los estadios de desarrollo 25-29 (estadios según Gosner, 1960), disminuyendo a 37.5-39.2 °C en los estadios 40-44.

Las temperaturas ambientales bajas (por ejemplo 18 °C), pueden ocasionar algunas desventajas, como un aumento del tiempo de desarrollo de los renacuajos, con un mayor riesgo de depredación. Aún así, estas bajas temperaturas confieren también algunas ventajas como un mayor tamaño corporal al finalizar la metamorfosis (Smith-Gill y Berven, 1979).

Dependencia térmica de las Culebras.

Las culebras del género Thamnophis pueden permanecer fuera de sus madrigueras dentro de un intervalo de temperatura corporal de

20 a 30 °C, que tradicionalmente se ha definido como el "intervalo de termoactividad" (Carpenter, 1956), sin embargo, éste "intervalo de termoactividad" considera los registros de temperatura corporal de culebras capturadas durante su termoregulación, fuera de sus madrigueras (Lueth, 1941; Carpenter, 1956; Brattstrom, 1965). En consecuencia, estos registros de temperatura corporal se obtienen sin considerar si los individuos están verdaderamente activos al momento de la lectura, realizando sus funciones vitales o de interacción coespecífica como el forrajeo, reproducción, etc. De manera alternativa, otros estudios han definido el término de temperatura preferida bajo dos criterios. Primero, en el laboratorio, la temperatura preferida es la temperatura corporal seleccionada voluntariamente bajo un gradiente térmico (Ruben, 1976 b), y segundo, en condiciones naturales, la "temperatura preferida" representa la media de todos los registros obtenidos de temperatura corporal de animales que emergen y se retraen de sus madrigueras (Cowles y Bogert, 1944). Es claro que la temperatura corporal seleccionada bajo condiciones naturales, puede no ser la misma que la temperatura corporal seleccionada en un gradiente térmico bajo condiciones de laboratorio. En consecuencia los términos de "intervalo de termoactividad" y "preferido" deben considerarse con cautela.

Dentro del intervalo de termoactividad de las culebras (20-30 °C), existen variaciones interespecíficas, las especies con un intervalo de temperatura corporal más bajo se distribuyen y son activas en temporadas y áreas más frías que las soportadas por

las especies con más altas preferencias térmicas (Brattstrom, 1965).

Como organismos poiquilotérmicos las culebras soportan cambios de temperatura corporal de 15 a 30 °C durante el curso del día (Peterson, 1987), dependiendo de la temperatura ambiental, ya sea del aire, agua o madriguera. A bajas temperaturas ambientales las temperaturas corporales de las serpientes son relativamente más altas, mientras que a altas temperaturas ambientales, la temperatura corporal es ligeramente más baja (Lueth, 1941; Carpenter, 1956; Ruben, 1976 a; Peterson, 1987). Durante el día las serpientes mantienen su temperatura corporal por medios conductuales, con un intervalo de variación de 3 a 4 °C, respecto a la temperatura del medio (Cowles y Bogert, 1944). También durante el día las serpientes presentan temperaturas corporales diferentes a las temperaturas corporales preferidas (Huey, 1982).

En varias especies de serpientes, el estado fisiológico del individuo puede afectar la variación en los intervalos de temperatura corporal durante los ciclos diarios y anuales. En culebras del género Thamnophis, la temperatura óptima para el proceso de digestión y durante el periodo de gravidéz de las madres, es mayor a la temperatura corporal óptima para los demás procesos fisiológicos (Regal, 1966; Peterson, 1987; Nakagawa y Stewart, en prensa). El tiempo de digestión en Thamnophis es más lento entre 10 y 19 °C de temperatura corporal, y ligeramente más rápido a los 20 °C, duplicándose su

velocidad entre los 25 y 35 °C (Stevenson et al., 1985). A temperaturas bajas como 10 °C las culebras regurgitan su presa de 6 a 14 días después de la ingestión (Stevenson et al., 1985). Por otra parte, se reporta que la culebra (*T. couchii*) durante el periodo de gravidéz presentan temperaturas corporales de 2 °C más altas que culebras no grávidas (Nakagawa y Stewart, en prensa).

Se sabe que cuando las culebras exceden su intervalo máximo de temperatura corporal tienden a la agresividad, falta de coordinación de sus movimientos, inactividad (Carpenter, 1956; Brattstrom, 1965; Stewart, 1965), ó incluso pueden alcanzar temperaturas letales en condiciones de laboratorio sometiendo a las culebras dentro de gradientes térmicos con altas temperaturas, hasta sufrir alguna afección (Lueth, 1941; Bailey, 1949; Brattstrom, 1965; Stewart, 1965). Cuando las culebras se encuentran debajo de su límite térmico óptimo son estimuladas a una total inactividad e hibernación (Lueth, 1941; Carpenter, 1956; Stewart, 1965). Las culebras *Nerodia* y *Thamnophis* en cautiverio sobreviven sólo arriba de 0 °C de temperatura ambiental, aunque en condiciones naturales llegan a soportar hasta -2 °C dentro de sus madrigueras (Bailey, 1949; Bothner, 1963; McCartney et al., 1989).

Dependencia térmica de la Actividad.

Los ciclos diarios y anuales de actividad de las culebras están

determinados por las fluctuaciones térmicas (Huey, 1982). Dentro de sus ciclos diarios de actividad, las culebras permanecen activas fuera de su madriguera (generalmente una roca), por unas cuantas horas al día, la mayor parte del tiempo diario permanecen inactivas bajo sus rocas o sitios de retracción (Huey, 1982; Huey et al., 1989). Su ciclo de actividad diaria puede ser afectado por el estado fisiológico durante el periodo de gravidéz, muda o digestión, durante los cuales las serpientes aparentemente no emergen de sus sitios de retracción, aun en días soleados (Huey, 1982). La culebra T. elegans emerge por la mañana con una temperatura corporal de 4 °C, durante la primavera, y de hasta 18 °C durante el verano, siendo capaz de calentarse rápidamente y mantener su temperatura corporal entre un intervalo de 28 a 32 °C durante el resto del día, enfriándose después durante la noche, hasta una temperatura corporal de 4 a 18 °C (Peterson, 1987).

Anualmente Thamnophis sirtalis emerge de su periodo de hibernación solo cuando la temperatura del aire es mayor a los 15 °C (Aleksiuk y Gregory, 1974). La culebra puede iniciar el cortejo y cópula a partir de temperaturas de 10 °C (Hawley y Aleksiuk, 1975).

Parece ser que la temperatura determina el éxito o fracaso de la actividad forrajera y depredadora de las culebras. Pocos trabajos relacionan la temperatura con la actividad de las culebras; sólo algunos han realizado aproximaciones al observar la dependencia entre la temperatura corporal y las funciones conductuales y fisiológicas relacionadas con la actividad. La

capacidad locomotora dentro del agua de la culebra T. elegans, está limitada por la temperatura del agua en laboratorio. T. elegans es capaz de forrajear en busca de anfibios y peces a temperaturas tan bajas como 13 °C (Scott, 1978; en Stevenson et al., 1985). Las culebras alcanzan su máxima actividad dentro del agua (como lengüetear e incrementar su locomoción), dentro de un intervalo de temperatura corporal de 25 a 35 °C (Stevenson et al., 1985). Esto implica que las serpientes pueden tener más posibilidades de capturar a sus presas y escapar de sus depredadores dentro de este intervalo de temperatura corporal. Cuando las culebras exceden los 35 °C de temperatura corporal, estas funciones declinan rápidamente, mientras que a temperaturas de 5 °C las culebras permanecen inmóviles (Stevenson et al., 1985); en condiciones de laboratorio pueden dejar de alimentarse cuando la temperatura ambiental es menor de 15 °C (Lueth, 1941). La dependencia térmica para la captura de presas se demostró en la culebra Pituophis catenifer, donde se observó que la culebra tuvo mayor éxito de captura y menor tiempo de manipulación de sus presas a una temperatura alta (27 °C) que a una temperatura más baja (18 °C; Greenwald, 1974).

En reptiles se ha observado que la temperatura corporal puede influenciar la intensidad de la depredación. Por ejemplo, se ha observado en las iguanas recién nacidas, que la habilidad para escapar de su depredador depende de su temperatura corporal, que las hace más o menos ágiles frente a las situaciones de evasión (Christian y Tracy, 1981). Algunos trabajos con

lagartijas también muestran una relación indirecta entre la temperatura corporal y la capacidad para evitar al depredador en el campo (i.e. Rand, 1964; Fox, 1978; Hertz et al., 1983; Goode y Duvall, 1989).

Posiblemente la temperatura es un factor que determina dónde y cuándo las serpientes pueden forrajear y su éxito o fracaso durante el forrajeo. Sin embargo, su papel como limitante de la actividad forrajera no ha sido estudiado. La población de la culebra T. melanogaster en Fresnillo, Zac., representa una oportunidad para la investigación de la influencia de la temperatura en un análisis de la conducta dentro de un contexto ecológico-conductual conocido.

Thamnophis melanogaster

Los primeros estudios del género Thamnophis en México contemplaron su distribución y taxonomía (Conant, 1963; 1969), y recientemente se ha estudiado su alimentación y ecología principalmente dentro del Altiplano mexicano (Sosa, 1982; Drummond, 1983b; Macías García y Drummond, 1988; Drummond y Macías García, 1989).

La culebra semiacuática Thamnophis melanogaster se distribuye ampliamente dentro del Altiplano mexicano, generalmente en simpatria con sus congéneres T. eques o T. rufipunctatus, y fuera del Altiplano con el género Nerodia de la misma tribu Thamnophiini. T. melanogaster ocupa habitats acuáticos como lagos, presas, ríos, etc. (Conant, 1963;

Drummond, 1983b). Se alimenta de presas acuáticas como sanguijuelas, acociles, renacuajos y peces (Sosa, 1982; Drummond, 1983b), los cuales busca en las partes profundas, nadando debajo de la superficie (Drummond, 1983a; Drummond y Macías García, 1989).

Una diferencia en la dieta de juveniles y adultos de T. melanogaster ha sido reportada por Sosa (1982) para la población de Santa Cruz, Zac. Las culebras juveniles (<29 cm de longitud hocico-cloaca: H-C), consumen renacuajos y sanguijuelas, mientras que las adultas (≥ 29 cm H-C) ingieren ranas y renacuajos, y cuando estos disminuyen en la poza, las culebras se ausentan (Sosa, 1982). La causa de éste comportamiento diferencial de las culebras adultas hacia la disminución de la abundancia de renacuajos es aún desconocida.

M E T O D O L O G I A

1.- OBSERVACIONES DE LA ACTIVIDAD PORRAJERA EN EL CAMPO.

Zona de Estudio.

La población que se estudió se ubica dentro del Desierto Chihuahuense, en una poza permanente de Santa Cruz, Zacatecas, en el km 16 de la carretera Fresnillo-Valparaiso (2000 msnm), a 103° 01' longitud O y 23° 19' latitud N. La poza pertenece a la Cuenca del Río Aguanaval y es alimentada por un manantial situado aproximadamente a 200 m de distancia. Durante la temporada de lluvias la poza tiene una superficie de 0.36 ha, con una profundidad máxima en el centro de 1.3 m aproximadamente. Se ubica cerca de 10 m de la carretera, separada por un declive con algunos arbustos y rocas bajo las que se refugian las culebras.

Tulares de Scirpus sp. distribuidos densamente en el centro de la poza, cubren aproximadamente 2/3 de su área, quedando libre de tulares toda la periferia en una franja de 3-4 m de ancho. Por el gradiente de profundidad y la distribución de la vegetación acuática, la poza puede dividirse en tres zonas:

- 1) Orilla. El margen periférico de aproximadamente 1.5 m de anchura y una profundidad máxima de 0.3 m
- 2) Intermedio. Una franja de aproximadamente 2 m ubicada

entre la orilla y el centro, con 0.7 m de profundidad media.

3) Centro. La zona cubierta de carrizales, con una profundidad máxima de 1.2 m.

La temporada de lluvias es de junio a octubre, con un promedio de precipitación de 419 mm (García, 1981). Durante la temporada de sequía, la poza reduce su tamaño bajando los niveles de agua. En esta poza se presentan como presas potenciales de las culebras: sanguijuelas acuáticas (Erpobdella punctata), ranas arborícolas (Hyla arenicolor) y adultos y renacuajos de Rana berlandieri que son los más abundantes. Los renacuajos con un pico de abundancia a principios de primavera, permanecen hasta principios del otoño, en octubre. Las ranas son más frecuentes en primavera y verano, siendo más abundantes en junio (Drummond y Macías García, 1989).

Registro de la Variación de la Temperatura en la Poza.

Se realizaron ocho visitas a la zona de estudio para determinar las temperaturas del agua y del aire en la poza cuando T. melanogaster está activa en la poza. Estas visitas se realizaron durante su periodo de actividad depredatoria, entre los meses de marzo y julio, repartidas en tres años (ver Apéndice 1). Se hicieron 6 visitas en la primavera y verano de 1988 y 1989, de dos días de muestreo cada una; y dos visitas en la primavera de 1990, de tres días de muestreo.

Se registraron las temperaturas del aire y del agua en la poza para determinar la variación espacial y temporal diaria de

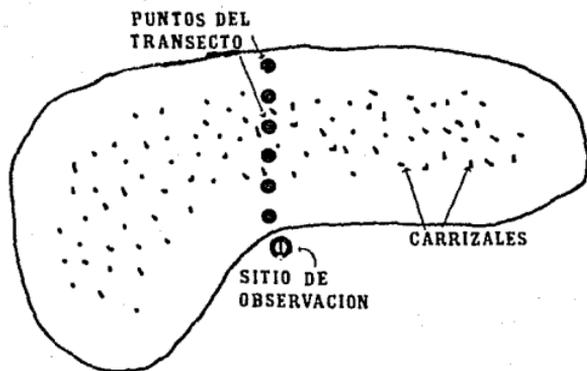
la temperatura en la poza. Para realizar estas mediciones, se marcaron con estacas, seis puntos de muestreo en línea recta en un transecto biseccionando la poza (Fig. 2a). Estas mediciones se realizaron el segundo día de cada visita, con un termómetro de lectura rápida Schultheis. En los puntos de muestreo 2, 3, 4 y 5, la temperatura del agua se registró en tres diferentes niveles:

- 1) Superficie (sumergiendo el bulbo del termómetro 2 cm bajo el nivel del agua).
- 2) En medio (con el bulbo a la mitad entre el nivel del agua y el fondo).
- 3) Fondo (tocando el sustrato de la poza).

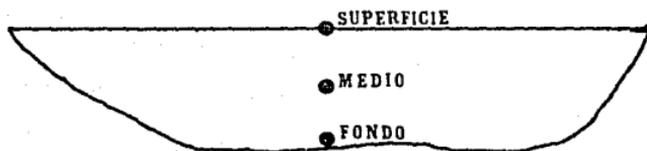
En los puntos 1 y 6 se registró la temperatura sólo en la superficie (ver fig. 2b), por ser los más someros.

La temperatura del aire se registró bajo la sombra del observador a la altura del pecho (aproximadamente 1.3 m), en dos lugares opuestos de la orilla de la poza.

En 1988 y 1989 el primer registro de temperatura del agua y del aire se realizó a las 0900 h y se siguió registrando cada 90 minutos, hasta finalizar el último registro a las 1800 h. En 1990 no se registró la temperatura del agua en los seis puntos antes mencionados, sólo se registró la temperatura del agua en la superficie de la orilla de la poza, asumiendo que este único registro fué representativo de la temperatura del agua de toda la poza, debido a que los análisis de varianza de las



A) VISTA AEREA DE LA POZA



B) PERFIL DE LA POZA

Fig. 2. Poza de Santa Cruz.

temperaturas registradas en 1988 y 1989 no detectaron una diferencia significativa entre la temperatura del agua entre los seis puntos de muestreo y entre las tres profundidades (ver resultados).

Actividad Temporal y Conducta Forrajera.

La frecuencia de la actividad forrajera de las culebras en la poza, se registró en el primer día de cada visita, con el fin de relacionarla con la variación de la temperatura en 1988 y 1989.

La primera media hora de observación ocurrió de 0900 - 0930 h, seguida de un lapso de 45 minutos sin observación. La siguiente media hora de observación se hizo de 1015 - 1045 h, y así sucesivamente hasta finalizar el último periodo de 1745 - 1815 h, cuando la luminosidad natural permitía una visión confiable. La baja frecuencia de culebras observadas durante las visitas de 1988 y 1989 determinó que en 1990 se incrementaran de 2 a 4 los días de visita a la zona de estudio y además, se amplió el horario de registro de actividad, para conocer mejor el horario total de actividad de las culebras, con la primera media hora de observación de 0615 - 0645 h, y la última de 1845 - 1915 h.

Durante cada media hora de observación se permaneció casi inmóvil en un lugar fijo a la orilla de la poza (Fig. 2a), desde donde se podía observar toda la poza, y se anotó:

- a) El número de culebras activas (cruce y buceo, sensu

Drummond, 1979) y en reposo dentro de la poza (cuando la culebra se encontraba fuera del agua reposando sobre carrizales).

b) La categoría de conducta forrajera de cada culebra, de acuerdo a los siguientes criterios:

1) Crucero. Cuando la culebra estaba bajo la superficie del agua y con la cabeza fuera del agua, ya sea en movimiento cruzando la poza o flotando inmóvil.

debajo del nivel del agua.

c) La ubicación de cada serpiente en la columna de agua, de acuerdo a las tres zonas verticales de la poza (orilla, intermedio y centro).

d) El tamaño de la culebra (grande o chica), se estimó sin capturarla, por las dimensiones de la cabeza.

Es probable que un individuo fuera registrado más de una vez, produciendo una sobrestimación del número de culebras activas dentro de la poza; sin embargo, estos números son útiles para comparar la abundancia relativa entre visitas.

2.- ACTIVIDAD FORRAJERA EN EL LABORATORIO.

El objetivo de las pruebas de laboratorio fué determinar la tendencia y eficacia de T. melanogaster a forrajear a diferentes temperaturas ambientales. No se utilizaron renacuajos como presa

de las culebras porque sólo están disponibles en cortos periodos del año y experimentan una rápida metamorfosis en condiciones de laboratorio.

Sujetos.

Se usaron 8 culebras adultas capturadas en Santa Cruz, Zacatecas (n=4), Acambay (n=2) y San Miguel Almaya, Estado de México (n=2); y 4 culebras nacidas en el laboratorio con una edad media de siete años al momento de su primera prueba (intervalo: 6.9 - 7.3 años), descendientes de cuatro camadas distintas (madres originarias de Santa Cruz, Zacatecas, Apéndice 2). Las culebras se mantuvieron individualmente en peceras de vidrio, con un recipiente de agua y un refugio, bajo dieta de peces vivos (Xiphophorus variatus), con un fotoperiodo de 12-12 h y un intervalo de temperatura ambiental de 20 a 25 °C.

Diseño Experimental.

Se realizaron las pruebas en temperaturas del aire y agua de 4, 9, 14, 19, 24 y 29 °C. Este intervalo de temperatura ocurre diariamente en condiciones naturales en la poza de Santa Cruz, Zac. (4 a 25 °C de temperatura media diaria; Drummond y Macias-García, 1989). Cada culebra fué sometida a una prueba individual a cada una de estas temperaturas en una secuencia obtenida de un cuadro latino (Apéndice 3). Cuando la culebra no forrajeó en la prueba, era sometida a una segunda o tercera prueba con la misma temperatura, y si no forrajeaba en las tres

pruebas (ver definición en protocolo) se consideró como "sin respuesta".

Todas las pruebas fueron realizadas entre las 1030 y 1830 h, el horario de actividad natural de las culebras en Santa Cruz, Zacatecas (Drummond y Macías-García, 1989).

Se introdujeron en la poza 5 a 8 peces guppy (Xiphophorus variatus; 0.9 - 22.5 gr), 10 minutos antes de la prueba.

Además, uno o dos peces ocupaban permanentemente la poza con el fin de obtener olor a pez en el agua.

Se utilizaron culebras con una a dos semanas sin recibir alimento. Esta variación en el número de días de ayuno, fue debida a dificultades en el control de la temperatura del cuarto de prueba, lo que determinaba realizar las pruebas hasta el día en que se obtenía la temperatura deseada.

Las culebras se pasaban a la poza de observación dentro de cajas plásticas de 30 x 15 x 10 cm (cajas de contención), con un sustrato de papel y un recipiente con agua, donde permanecían de uno a tres días antes de la prueba, con el fin de habituarse a la temperatura de la prueba.

Aparatos.

La poza de prueba estaba formada por una pecera circular de fibra de vidrio blanca, de 135 cm de diámetro, con un fondo de grava gris conteniendo una poza de agua de 115 cm de diámetro y 10 cm de profundidad (Fig. 3).

Una roca sumergida de aproximadamente 15 cm de diámetro,

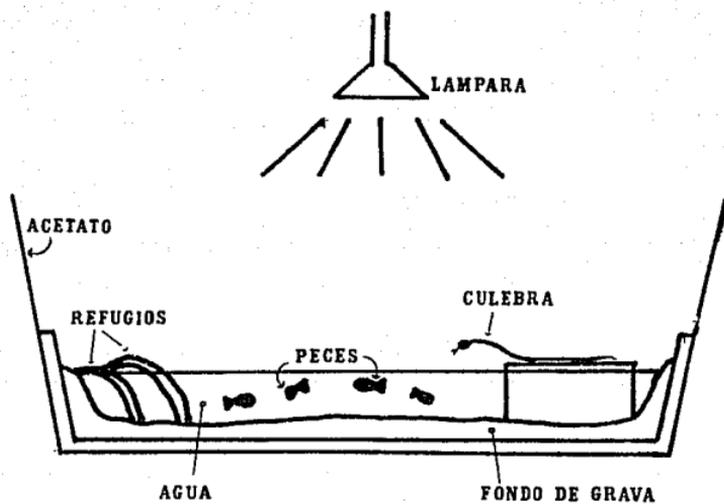


Fig. 3. Poza de observación en el laboratorio.

bajo dos tejas de barro, funcionó como refugio de acceso libre donde las culebras podían ocultarse. Las cajas de contención de las culebras se colocaron sobre una base plástica rectangular de 37.0 x 27.0 x 10.0 cm de altura, en la orilla de la poza de agua. La pecera fue rodeada por una lámina de acetato translucido que formaba una barda e impedía el escape de las culebras (Fig. 3). El observador miraba a través de una ranura de 14 x 5 cm en una manta. Una lámpara con un foco de 60 W iluminaba la poza a una distancia de 75 cm sobre el nivel del agua.

Las temperaturas del agua y del aire se controlaron usando un mecanismo de enfriamiento por aire instalada en el techo del cuarto de observación y regulado eléctricamente con una perilla. Las temperaturas de 24 y 29 °C se obtuvieron apagando el mecanismo de enfriamiento del cuarto de observación y calentando el cuarto con un foco de tungsteno de 150 W colocado bajo la poza de prueba.

Las temperaturas a que fueron sometidas las culebras presentaron una variación media entre la temperatura programada y la temperatura obtenida al inicio de la prueba de ± 0.73 °C de temperatura del agua y de ± 0.76 °C la del aire.

Protocolo.

La prueba se iniciaba al destapar cuidadosamente la caja de contención de la culebra y encender el cronómetro para registrar el tiempo de latencia para tocar por primera vez el agua con la lengua o la cabeza, con un límite de 45 minutos en

espera de esta respuesta. Cuando la culebra no respondía en este intervalo de tiempo, se consideró como "sin respuesta". Pero si tocaba el agua por primera vez, dentro de éste intervalo de tiempo, se encendía otro cronómetro para medir 30 minutos de registro de actividad forrajera.

Durante estos 30 minutos se registró:

- 1) El tiempo acumulado de buceo (ojos bajo el agua).
- 2) La frecuencia de ataques, capturas e ingestiones hacia los peces.
- 3) El tiempo de manipulación del pez (desde que la culebra atrapaba al pez, hasta que lo ingería . La ingestión se consideraba cuando la culebra cerraba el hocico).

Al final de cada prueba se registró la temperatura cloacal de la culebra, con un termómetro Schulteis. También se registró una apreciación a "grosso modo" de la conducta de los peces durante toda la prueba, ya sea que estuvieran pasivos, activos o agrupados durante la prueba.

Las comparaciones estadísticas entre las temperaturas de prueba de los tiempos de latencia, buceo, y la frecuencia de ataques, se realizaron con una comparación no paramétrica por grupos, derivada de la prueba de Kruskal-Wallis (Gibbons, 1976: 187). En ésta prueba se compararon en forma planeada los grupos de temperatura de prueba de 9-14-19 vs 24-29 °C, excepto en la comparación del tiempo de latencia, donde además se hizo la comparación post hoc de 9 vs 14-19-24-29 °C (ver resultados). El nivel de significancia global utilizado fué de 0.05.

A los mismos resultados se les aplicó la prueba no paramétrica de Tendencia de Kendall para datos dependientes (Gilbert, 1987:225), para detectar la tendencia de los datos al incrementarse la temperatura de prueba. Esta prueba estadística es una modificación de la regresión lineal y se aplica a datos correlacionados o que presentan ciclos a través del tiempo, suponiendo una pendiente igual a cero como H_0 . La prueba no requiere que los datos estén normalmente distribuidos.

R E S U L T A D O S

1) ACTIVIDAD FORRAJERA EN EL CAMPO.

Variación Física de la Poza de Estudio.

Durante 1988 y 1989 la poza sufrió cambios en su profundidad y abundancia de vegetación. En 1988 y 1989 las lluvias se iniciaron a partir de junio y en 1990 en mayo. Los carrizales que cubren parcialmente la poza fueron más abundantes a partir del inicio de las lluvias. En 1988 los carrizales se distribuían en manchones dentro de la poza, mientras que en 1989 y 1990 aumentaron su densidad, extendiéndose y ocupando aproximadamente 3/4 partes del área de la poza.

También la profundidad y el área de la poza sufrieron grandes cambios intermensuales. Para los tres años, la profundidad mínima (0.6 m) de la poza ocurrió entre marzo y mayo, antes de la temporada de lluvias. La profundidad máxima (1.25 m) se presentó en julio de cada año.

Variación de la Temperatura en la Poza.

En las visitas de 1988 y 1989 la temperatura media de los seis puntos de muestreo a lo largo del día, presentó variaciones entre la superficie, medio y fondo. En los dos años la mayor diferencia de temperatura entre las tres profundidades ocurrió alrededor de las 1500 h (Fig. 4). Un análisis de varianza de dos factores (profundidad y meses), con la

temperatura de la media de los 6 puntos de muestreo a las 1500 h, comparando las tres profundidades del agua en los seis meses, no detectó ninguna diferencia significativa (ANOVA $F=3.4$; g.l. entre profundidades = 2, dentro de los meses = 13; $P = 0.06$; Tabla 1). Igualmente se aplicó el mismo análisis de varianza para la temperatura del agua a las 0900 h, cuando las curvas de superficie, medio y fondo son parecidas, encontrándose también que no hubo una diferencia significativa entre las tres profundidades de la poza ($F= 2.83$, $P = 0.09$, Tabla 2).

TABLA 1. Temperatura ($^{\circ}\text{C}$) del agua ($\bar{X} \pm \text{e.e.}$), a las 1500 h en las tres profundidades de la poza de Santa Cruz, Zacatecas.

MES	$^{\circ}\text{C}$ AGUA		
	Superficie	Medio	Fondo
1988			
Marzo	20.3 \pm .12	20.5 \pm .20	18.0 \pm .20
Mayo	25.6 \pm .20	22.5 \pm .28	21.7 \pm .25
Julio	21.6 \pm .20	21.1 \pm .05	20.1 \pm .05
1989			
Marzo	21.5 \pm .31	20.0 \pm .00	18.0 \pm .54
Mayo	26.6 \pm .29	--	23.0 \pm 1.25
Junio	27.6 \pm 1.57	--	21.0 \pm .00

La temperatura se obtuvo promediando los sitios de muestreo (6 de superficie y 4 de medio y fondo) en un día de visita mensual.

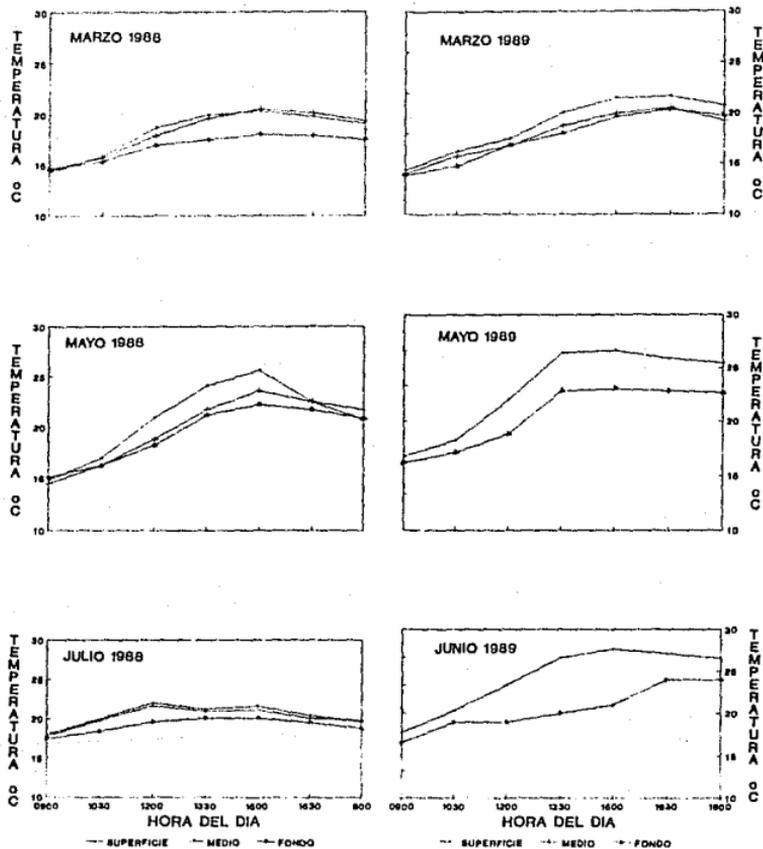


Fig. 4. Variación de las temperaturas medias del agua a lo largo del día, según la profundidad.

TABLA 2. Temperatura (°C) del agua ($\bar{X} \pm \text{d.e.}$) a las 0900 h en las tres profundidades de la poza.

MES	°C AGUA		
	Superficie	Medio	Fondo
1988			
Marzo	14.1 ± .09	14.5 ± .00	14.6 ± .08
Mayo	14.8 ± .06	14.5 ± .23	15.1 ± .12
Julio	18.0 ± .00	17.8 ± .08	17.5 ± .20
1989			
Marzo	14.3 ± .10	14.0 ± .00	13.8 ± .12
Mayo	16.7 ± .75	--	16.1 ± .43
Junio	17.7 ± .77	--	16.5 ± .00

La temperatura se obtuvo promediando los sitios de muestreo (6 de superficie y 4 de medio y fondo) en un día de visita mensual.

Se compararon las temperaturas diarias medias de la superficie del agua registradas en la orilla, intermedio y en el centro de la poza en los seis meses, sin encontrar alguna diferencia significativa de la temperatura del agua entre las tres zonas de la poza en 1988 y 1989 (Tablas 3 y 4).

TABLA 3. Temperaturas (°C) diarias ($\bar{X} \pm e.e.$) de las tres zonas de la poza, obtenidas mensualmente para 1988 y 1989.

MES	°C AGUA		
	Orilla N=14	Intermedio N=14	Centro N=14
1988			
Marzo	18.3 ± 0.83	18.2 ± 0.94	18.2 ± 0.89
Mayo	21.4 ± 1.42	21.4 ± 1.53	21.0 ± 1.54
Julio	20.5 ± 0.55	20.4 ± 0.52	20.2 ± 0.48
1989			
Marzo	19.4 ± 1.16	18.9 ± 1.11	18.2 ± 1.05
Mayo	23.8 ± 1.44	23.4 ± 1.44	22.2 ± 1.73
Junio	24.5 ± 1.28	22.0 ± 0.74	25.1 ± 1.88

La media diaria se obtuvo promediando los 7 registros de temperatura tomados cada 90 minutos durante 0930 y 1730 h en los sitios de muestreo (orilla: promedio de superficie de sitios 1 y 6; intermedio: sitios 2 y 5; centro: sitios 3 y 4).

TABLA 4. Variación de la temperatura del agua en las tres zonas de la poza. Prueba de ANOVA entre las temperaturas medias de registradas cada 90 minutos en el agua en las tres zonas de la Poza (orilla-intermedio-centro) en un día de cada mes de 1988 y 1989.

MES	F	P
1988		
0		
Marzo	0.0	0.9
Mayo	0.02	0.9
Julio	0.04	0.9
1989		
Marzo	0.31	0.7
Mayo	0.28	0.7
Junio	1.38	0.2

g.l. para cada mes: entre grupos = 2; con los grupos = 18.

Considerando que no hubo diferencias significativas entre las tres profundidades de la poza, las siguientes comparaciones de temperatura se realizaron con las temperaturas de la superficie de la poza, suponiendo que estas temperaturas son representativas de toda la poza.

Para saber si la temperatura de la superficie del agua varió según la hora del día, se realizó un ANOVA de una vía para cada visita, comparando las 6 temperaturas que se registraron a las 0900 h, con las 6 temperaturas a las 1030 h, las 1130 h, etc., hasta las 1800 h. La variación entre horas fué significativa en todas las visitas (Tabla 5, Fig. 4).

TABLA 5. Variación de la temperatura de la superficie del agua durante el día. Prueba de ANOVA entre las temperaturas del agua registradas cada 90 minutos (n = 7 registros), en los seis puntos de muestreo de la poza a lo largo del día de visita de cada mes.

MES		F	P
1988	Marzo	302.8	<.001
	Mayo	129.3	<.001
	Julio	272.2	<.001
1989	Marzo	85.2	<.001
	Mayo	70.4	<.001
	Junio	13.1	<.001

g.l. para cada mes: entre grupos = 6; con los grupos = 35.

La temperatura del agua se incrementó gradualmente hasta alcanzar su valor máximo después de las 1400 h, para después disminuir lentamente por la tarde (Fig. 4). En 1988 la temperatura máxima de la superficie del agua fue en mayo con 25.6 °C, mientras que en 1989 la temperatura máxima de la superficie del agua ocurrió en junio con 27.6 °C (Fig. 4), y en 1990 fue de 27.8 °C (promedio de abril y mayo, Fig. 5). Por la tarde la temperatura mínima de la superficie del agua, en el último registro del día, descendió hasta 19.1 °C en marzo de 1988; en 1989 descendió a 20.7 °C, también en marzo (Fig. 4), y en 1990 bajo a 22.1 °C (promedio de abril y mayo, Fig. 5).

En resumen, por las mañanas (0900 h), la temperatura del agua de la poza de estudio, es similar entre las tres profundidades, y durante el día se observa una diferencia que aumenta gradualmente entre las tres profundidades, y que no es significativa cuando se presenta la máxima diferencia (1500 h, Fig. 4). La poza no mostró diferencias significativas de temperatura función de la profundidad (superficie, medio y fondo), ó entre las zonas (orilla, intermedio y centro), y sólo hubo diferencias significativas de temperatura a lo largo del día.

Actividad a lo largo del Día.

Las culebras se observaron activas dentro de la poza sólo en mayo de 1988 (n=31 culebras, 14% del total de culebras de los tres años), y 1989 (n=10, 5%); y en abril y mayo de 1990 (n=173,

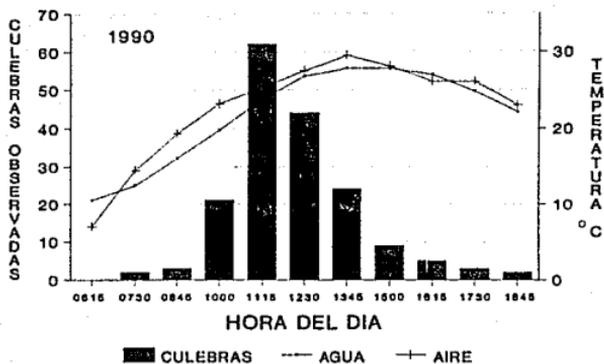


Fig. 5. Número de culebras activas y la temperatura de la superficie, durante abril y mayo de 1990 (n = 5 días de registro).

81%). En mayo de 1988 las culebras iniciaron su actividad diaria dentro de la poza cuando la temperatura de la superficie del agua alcanzó los 16.5 °C, y cuando la temperatura del aire fué de 24.5 °C (Fig. 6). En 1989 al inicio de la primera media hora de observación, la temperatura del agua era de 17.8 °C, y la del aire de 19.5 °C, y las culebras ya habían iniciado su actividad dentro de la poza (Fig. 6).

Para 1990, se agruparon las frecuencias de actividad de las culebras dentro de la poza, para 5 días distintos (2 días de abril + 3 días de mayo), debido a que el patrón de variación a lo largo del día fué parecido en los cinco días de registro. En abril y mayo de 1990, en la primera media hora de observación (0615-0645 h), no se encontraron culebras forrajeando dentro de la poza, a una temperatura de 7 °C del aire y 10.5 °C del agua (Fig. 5). La actividad de las culebras se inició entre las 0730 y 0915 h, cuando se observaron 5 culebras en actividad de crucero y la temperatura del agua se encontraba entre los 12.5 y 16.1 °C, y la del aire entre los 14.5 y 19.3 °C. En estos meses la mayor actividad diaria se registró a partir de las 1000 h cuando la temperatura del agua alcanzó los 19.8 °C y la del aire los 23.2 °C, con un pico diario máximo de culebras cuando la temperatura del agua y del aire era de 23.8 y 25.3 °C respectivamente (n = 62 culebras).

La actividad de las culebras empezó a disminuir después de las 1200 h, cuando la temperatura del agua era de 26.8 °C, y la actividad continuó descendiendo, aunque la temperatura del agua era relativamente alta. A las 1500 h la mayoría de las culebras

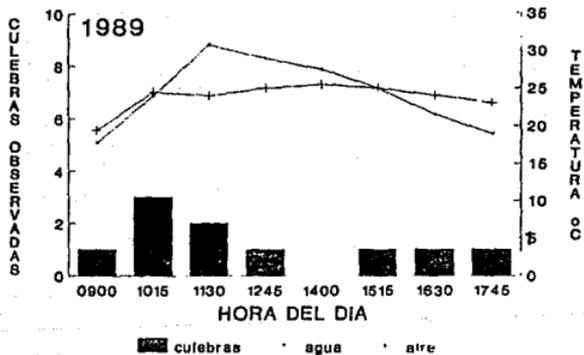
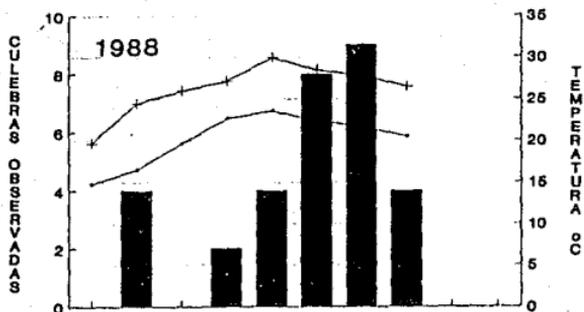


Fig. 6. Número de culebras activas y temperatura. Se incluyen las culebras activas en la poza en periodos de observación de 30 min., y la temperatura del aire y la temperatura de la superficie de la poza, en un día de mayo de 1988 y de 1989.

habían abandonado la poza, cuando se presentó la máxima temperatura del agua, que fué de 27.8 °C. Algunas culebras se observaron activas aún a las 1915 h cuando la temperatura del agua estaba a 22.1 °C (n = 2 culebras; Fig. 5).

La máxima abundancia de culebras activas no coincidió con la temperatura máxima del día (aire = 29.5 °C, agua = 27.8), sino que las culebras fueron más frecuentes dentro de la poza antes del periodo de máxima temperatura del agua y del aire, cuando la temperatura del agua se encontró entre los 23.8 y 26.8 °C, y la del aire entre los 25.3 y 27.5 °C (Fig. 5). Para las visitas de mayo de 1988 y 1989 (n = 2 días), no hubo asociación significativa entre las horas de actividad de las culebras y las temperaturas del agua y del aire (Tabla 6). Sin embargo esta asociación fué significativa para las visitas de 1990 (Tabla 6).

TABLA 6. Correlación entre el número de culebras activas en la poza y la temperatura del agua. Se incluyen las culebras en cruzero y buceo en cada periodo de observación de 30 minutos y la temperatura (n=8 periodos en 1988 y 1989; n=11 en 1990).

	No. de días de registro	rs de Spearman			
		Aire	p	Agua	p
1988 (mayo)	1	0.63	> 0.05	0.41	> 0.05
1989 (mayo).	1	-0.33	> 0.05	0.10	> 0.05
1990 (abril + mayo)*	5	0.71	< 0.02	0.61	< 0.05

* Datos sumados

En 1990 las culebras iniciaron su actividad anual en abril (n=10 culebras activas dentro de la poza/día de registro), y la mayor actividad se presentó en mayo (n=166 culebras/día de registro). La temperatura del agua a lo largo del día mostró un patrón parecido en ambos meses (Fig. 7). Para detectar si la temperatura del agua en el mes en que las culebras iniciaron su actividad anual (abril), fué significativamente distinta del mes en que las culebras estuvieron más activas (mayo), se realizó un análisis de varianza de dos factores (días de registro y hora del día), comparando los registros de las temperaturas de la superficie del agua de los 11 periodos de registro a lo largo del día, de 2 días de abril y 3 días de mayo. Se encontró que la temperatura del agua varió significativamente entre ambos meses ($F = 4.16$, $P < 0.006$; Fig. 7). Al aplicar el mismo análisis de varianza para los registros de la temperatura del aire, se encontró que la temperatura del aire no mostró diferencia significativa entre ambos meses ($F = 0.04$, $P > 0.5$). Por las mañanas la temperatura del agua en abril fué más baja que la de mayo, mientras que por las tardes la temperatura de abril fue más alta (Fig. 7).

Conducta Forrajera.

Durante los tres años de observaciones, la actividad registrada más frecuentemente fué la de crucero (Tabla 7). Las culebras recorrían de un lado a otro la poza, desplazándose de

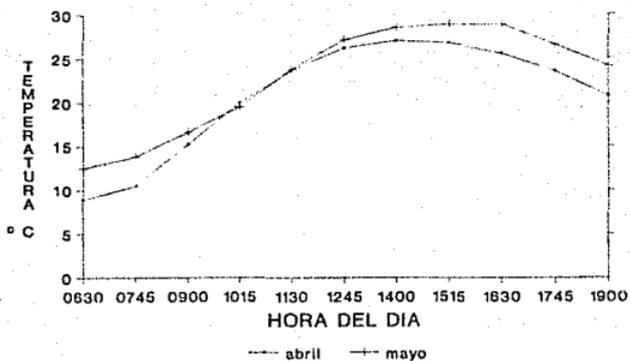


Fig. 7. Temperatura media diaria del agua a lo largo del día en abril y mayo de 1990. Días de registro de temperatura: abril, 2 días; mayo, 3 días.

un parche de vegetación a otro, en los que en ocasiones se detenían por unos segundos para después continuar con su recorrido. Eventualmente las culebras se sumergían para bucear, pero no fué posible observar la conducta subacuática hacia las presas debido a la turbiedad del agua.

Las culebras fueron observadas con más frecuencia en la zona intermedia de la poza, correspondiente a la zona carente de vegetación (N= 146 culebras/día de registro). Aquí las culebras recorrían la poza bordeando los carrizales sobre las zonas abiertas sin introducirse dentro de algún parche de vegetación. Pocas culebras estaban activas dentro de los densos carrizales, en la zona centro de la poza (n = 8 culebras/día de registro), pero algunas se observaron introduciéndose dentro de esta zona (n = 8 culebras/día de registro). Durante los tres años se observaron solo cuatro culebras reposando sobre los carrizales por varios minutos (n=1, 6 de mayo, 1988; n=1, 6 de mayo de 1989; n=2, 8 de mayo, 1990).

Con los datos de 1990, año en que se obtuvieron más registros, se compararon las frecuencias de culebras chicas y grandes observadas dentro de las tres zonas de la poza (orilla, intermedio y centro), encontrándose que las culebras grandes y chicas utilizaron de manera similar las tres zonas de la poza ($X^2 = 2.22$, g.l.=2, $p > 0.1$; Tabla 8).

TABLA 7. Número de culebras en crucero y buceo. Número de días de registro= 3, 3 y 5 para 1988, 1989 y 1990 respectivamente.

	Mayo 1988	Mayo 1989	Abril y Mayo 1990	n
Crucero	20	8	161	189
Buceo	11	2	12	25

TABLA 8. Número de culebras grandes y chicas activas dentro de las tres zonas de la poza en abril y mayo 1990, a lo largo de cinco días de registro de actividad.

	Orilla	Intermedio	Centro	n
Chicas	2	9	1	12
Grandes	23	137	3	163

2) ACTIVIDAD FORRAJERA EN EL LABORATORIO.

La temperatura cloacal de las culebras al finalizar las pruebas, fué similar a la temperatura del aire (Student para datos relacionados $t = 0.63$, g.l. = 42, $P > 0.05$); pero significativamente más alta ($0.8\text{ }^{\circ}\text{C}$), que la temperatura del agua (Student para datos relacionados $t=4.39$, g.l.=42, $P < 0.05$; Tabla 9). La temperatura cloacal estuvo fuertemente correlacionada con la temperatura del agua y en menor grado con la del aire (agua: $r = 0.98$, g.l. = 41, $p < 0.001$; aire: $r = 0.66$, g.l.=41, $p < 0.001$).

En las pruebas a 4 y 9 $^{\circ}\text{C}$, los peces permanecieron muy pasivos agrupados en el centro de la poza, flotando con movimientos lentos sin desplazarse del centro de la poza, mientras que a temperaturas arriba de 14 $^{\circ}\text{C}$, los peces estuvieron más activos, nadando por toda la poza y en ocasiones permaneciendo ocultos bajo los refugios de las culebras.

TABLA 9. Temperaturas ($^{\circ}\text{C}$) medias ($\bar{X} \pm \text{e.e.}$) de aire, agua y cloacal de las culebras al final de las pruebas de conducta.

Temperatura de prueba programada	Aire N=11	Agua N=11	Culebra N=11
4	4.5 \pm 0.22	4.5 \pm 0.19	5.6 \pm 1.60
9	10.3 \pm 0.25	9.3 \pm 0.13	10.7 \pm 0.84
14	14.4 \pm 0.16	13.7 \pm 0.19	14.1 \pm 0.76
19	18.5 \pm 0.21	18.5 \pm 0.18	18.8 \pm 0.67
24	23.7 \pm 0.28	23.8 \pm 0.32	23.8 \pm 0.44
29	28.8 \pm 0.16	28.2 \pm 0.23	28.9 \pm 0.41

Tendencia a Forrajear.

Las culebras bucearon y atacaron desde los 9 °C de temperatura de agua y aire (Tabla 10, Fig. 8). A 4 °C, todas las 12 culebras observadas tuvieron hasta una tercera prueba y no tocaron el agua. A esta temperatura permanecieron enrolladas y sobre la base de la caja de contención, arriba del nivel del agua, realizando solamente movimientos lentos y algunos lengüetazos al aire. A 9 y 14 °C sólo dos culebras tuvieron una segunda y tercera prueba; a 19 °C todas las culebras forrajearon en su primera prueba y a 24 y 29 °C una y tres culebras respectivamente tuvieron una segunda prueba (Fig. 8).

TABLA 10. Respuesta de las 12 culebras observadas en el laboratorio en las pruebas a distintas temperaturas.

	TEMPERATURA (°C)						N
	4	9	14	19	24	29	
Bucearon	0	12	12	12	12	12	12
No bucearon	12	0	0	0	0	0	12
Atacaron	0	8	8	9	11	12	48
No atacaron	12	4	4	3	1	0	24

$\chi^2 = 33.75, g.l.=5, p < 0.001$

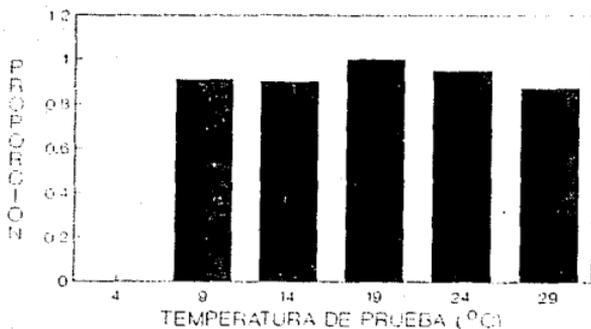


Fig. 8. Proporción de culebras que forrajearon a diferentes Temperaturas. La proporción se obtuvo al sumar los valores de respuesta de cada culebra y dividirlos entre las doce culebras observadas. Valores de respuesta: Culebra que respondió en la 1a. prueba = 1.0; 2a. prueba = 0.5; 3a. prueba = 0.33.

La latencia del primer contacto corporal de la culebra con el agua fué dos veces mayor a los 9 °C de prueba que con las temperaturas mayores (Fig. 9). Aunque la Fig. 9 muestra una aparente tendencia de disminución del tiempo de latencia al aumentar la temperatura de prueba, esta tendencia no fué significativa (Prueba de tendencia de Kendall; $z = -1.64$, $p > 0.05$; Gilbert, 1987). Para poner a prueba la hipótesis que el tiempo de latencia abajo de 19 °C, es mayor que a las temperaturas mayores, se hizo la comparación planeada por grupos del tiempo de latencia de 9-14-19 vs 24-29 °C, no encontrándose una diferencia significativa entre ambos grupos de temperatura (Tabla 11). Por otra parte, con el fin de detectar alguna diferencia significativa entre el tiempo de latencia a los 9 °C y las temperaturas mayores (Fig. 9), se realizó un análisis de comparación post hoc por grupos (9 vs 14-19-24-29 °C); encontrándose que a 9 °C la latencia para forrajear es significativamente mayor que a las otras temperaturas (Kruskal-Wallis modificado, Tabla 11).

Las culebras bucearon a temperaturas bajas como 9 y 14 °C. El tiempo medio dedicado al buceo muestra una tendencia a aumentar cuando se incrementa la temperatura de prueba desde 9 hasta 29 °C (Prueba de Tendencia de Kendall, $z=1.76$, $p < 0.05$; Fig. 9), aunque no se encontró una diferencia entre el tiempo dedicado al buceo en una comparación planeada por grupos de 9-14-19 vs 24-29 °C (Prueba de Kruskal-Wallis modificada, Tabla 11). A altas temperaturas como 24 y 29 °C, la conducta de buceo parecía más ágil que a bajas temperaturas.

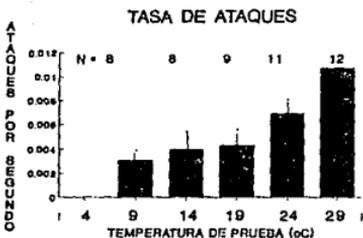
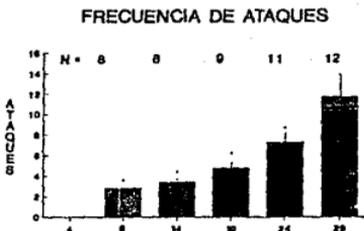
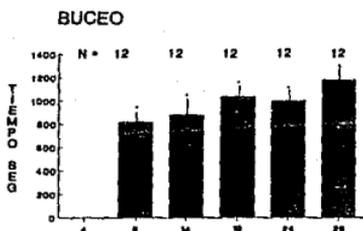
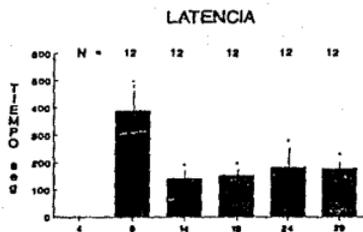


Fig. 9. Respuesta de *I. melanogaster* a distintas temperaturas de observación. Las barras representan el promedio y las líneas el error estándar de 1) Latencia: tiempo desde que se destapa la caja de contención de la culebra hasta que la culebra lengüeteó el agua o buceó directamente; 2) Buceo: tiempo acumulado de buceo; 3) Ataques: número de ataques hacia los peces; 4) Tasa de Ataques: número de ataques/tiempo acumulado de buceo; Proporción de Ataques no exitosos: número de ataques sin capturar pez/ Número total de ataques.

TABLA 11. Comparaciones de las respuestas en el laboratorio a distintas temperaturas. Datos de la Fig. 9

	Comparación significativa
Tiempo de Latencia	9 vs 14-19-24-29 °C
Tiempo de Buceo	Ninguna
Número de Ataques	9-14-19 vs 24-29 °C
Tasa de Ataques	9-14-19 vs 24-29 °C

Prueba derivada de la Prueba de Comparación Múltiple de Kruskal-Wallis. El nivel de significancia para cada comparación fué de 0.05

En todas las pruebas la comparación planeada fué de 9-14-19 vs 24-29 °C, excepto en la comparación del tiempo de Latencia y tasa de ataques, donde además se hizo la comparación post hoc de 9 vs 14-19-24-29 y 24 vs 29°C, respectivamente.

Eficacia. Los ataques ocurrieron siempre bajo el agua ($n = 359$ ataques, $\bar{x} = 4.9$ ataques en cada prueba). El número promedio de ataques se incrementó significativamente al aumentar la temperatura de prueba de 9 a 29 °C (Prueba de Tendencia de Kendall, $z = 4.47$, $p < 0.001$; Fig. 9). Para determinar una posible diferencia en el número de ataques realizados por las culebras a partir de la hipotética temperatura umbral (19 °C), se aplicó la misma prueba de comparación planeada por grupos (9-14-19 vs 24-29 °C), encontrándose que hubo una diferencia significativa en el número de ataques realizados entre los dos grupos de

temperatura (Tabla 11). La tasa de ataques por segundo de buceo se incrementó significativamente a altas temperaturas (Prueba de tendencia de Kendall, $z=3.43$, $p < .001$; Fig. 9), aumentando ligeramente entre 9 y 19 °C, y arriba de los 19 °C el aumento de la tasa de ataques fué mayor. La tasa de ataques aumentó notablemente entre los 24 y 29 °C, aunque una prueba post hoc no demostró diferencia significativa entre ambas temperaturas (Prueba de Kruskal-Wallis modificada). La prueba por grupos (9-14-19 vs 24-29 °C), detectó que es significativamente mayor la tasa de ataques en el segundo grupo de temperatura comparado con el primero (Tabla 11).

El 97% de los ataques no resultaron en la captura de un pez (ataques no exitosos, $n=348$). La proporción de ataques no exitosos (número de ataques no exitosos/ número de ataques), no varió significativamente entre temperaturas (Prueba de Kruskal-Wallis: $H= 7.51$, $g.l=4$, $p = 0.1$; Fig. 9).

Las diez capturas (entre 9 y 29 °C), finalizaron en ingestión, con un tiempo medio de manipulación del pez de 28.2 segundos (d.e.= 19.43). El tiempo de manipulación del pez disminuyó gradualmente al aumentar la temperatura de prueba (Fig. 10) aunque la correlación negativa no fué significativa ($r_s = -0.59$, $n = 10$, $p > 0.05$).

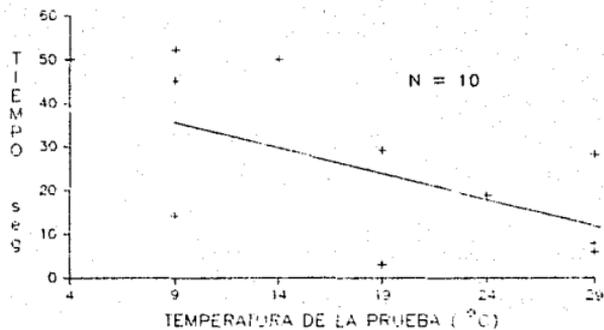


Fig. 10. Tiempo de manipulación de la presa. Tiempo desde que la culebra capturó al pez hasta que lo ingirió.

D I S C U S I O N

Los resultados demuestran que las culebras pueden y estan dispuestas a forrajear arriba de los 9 °C en condiciones de laboratorio. Sin embargo, algunas variables cuantitativas (tiempo de buceo), demuestran que entre los 9 y 29 °C de temperatura, la tendencia a forrajear en el agua aumenta con la temperatura de la prueba.

La tendencia a iniciar la actividad de búsqueda de presas es menor a los 9 °C, en comparación con los 14 a 29 °C, ya que arriba de los 9 °C la latencia para iniciar la actividad forrajera baja a menos de la mitad. Por otra parte, la frecuencia de ataques entre los 9 y 29 °C, aumenta conforme aumenta la temperatura. Considerando que la tasa de ataques mostró también la misma tendencia de aumento al incrementarse la temperatura, se puede interpretar que un aumento de la temperatura puede ocasionar al mismo tiempo: 1) un aumento en la capacidad de la culebra para explorar bajo el agua, ó 2) un aumento en la capacidad de detectar las presas acuáticas, ó 3) un aumento en la capacidad para responder a los estímulos de la presa una vez detectada, 4) la variación observada en la actividad nadadora de los peces que puede estar relacionada con su habilidad para escapar de las culebras.

La primera explicación no ha sido investigada. Sin embargo en este estudio se observó que las culebras fueron más rápidas bajo el agua a temperaturas altas de prueba, lo cual puede

interpretarse como un aumento de la capacidad de explorar bajo el agua. La segunda explicación puede apoyarse en la existencia de mecanorreceptores cutáneos sensibles a la temperatura, que son poco sensibles a bajas temperaturas (por ejemplo, los que presenta la culebra terrestre Pseudechis; Proske, 1969). También se ha demostrado que culebras terrestres (v. gr. Pituophis catenifer), con temperaturas corporales de 22 a 32 °C, son aparentemente capaces de percibir su presa (ratones), a una distancia mayor que a 18 °C (Greenwald, 1974). La tercera propuesta puede ser apoyada por trabajos como el de Stevenson et al. (1985), quienes encontraron que la culebra T. elegans responde (locomoción y tasa de lengüetazos), más velozmente a su presa, al incrementarse la temperatura corporal entre los 4 y 30 °C. La cuarta propuesta está apoyada parcialmente por la conducta observada en los peces en este estudio, los cuales fueron más ágiles a temperaturas arriba de los 14°C.

Drummond y Macías-García (1989), predijeron que la tendencia de las culebras a forrajear, aumenta a partir de los 19 °C de temperatura media diaria del agua. Los resultados del presente trabajo demuestran que arriba de los 19 °C de temperatura de prueba, aumenta la frecuencia de ataques bajo el agua por unidad de tiempo. Además, la forma en que se distribuye la tasa de ataques en relación a la temperatura, parece indicar que aproximadamente 19 °C representa el umbral de temperatura arriba del cual la tasa de ataques aumenta sustancialmente conforme aumenta la temperatura. Una relación

semejante ha sido reportada por Stevenson et al. (1985), quienes demostraron que en condiciones de laboratorio Thamnophis elegans incrementa su capacidad locomotora e índice de lengüetazos al incrementarse la temperatura del medio, alcanzando las culebras el 80% de su velocidad máxima de nado al rebasar los 18 °C de temperatura corporal. Otros reportes de actividad forrajera arriba de 19 °C, se han registrado en la culebra T. rufipunctatus, nadando en condiciones naturales con temperaturas corporales de 19.2 a 25.6 °C (Rosen, 1991), y en T. couchi, T. sirtalis, T. elegans y Nerodia sipedon (Drummond, 1980), observadas forrajando en condiciones naturales a temperaturas del agua de 20.4 a 27.0 °C. Sólo un individuo de T. sirtalis ha sido reportado nadando a 16.3 °C de temperatura de agua, cuando la temperatura del aire era mayor (24.8 °C). También T. melanogaster y T. eques se han registrado forrajando, durante cuatro años, en siete poblaciones distintas de los estados de México, Hidalgo, Jalisco y Michoacán, dentro de un intervalo de temperatura del agua de 16.5 a 34.5 °C (\bar{x} = 23.67 °C, d. e. = 5.21, n = 22 culebras; Drummond, datos no publicados).

El éxito de los ataques fué bajo y no reveló un efecto de la temperatura sobre la eficacia de los ataques. Es posible que la eficacia varíe con la temperatura pero el diseño experimental empleado simplemente no logró demostrar esta relación. Para demostrarlo habría que realizar las pruebas de laboratorio en condiciones donde los ataques puedan ser más exitosos. Por ejemplo, en un diseño donde los peces tengan poca o nula movilidad. Aunque ésta condición no ocurre en

condiciones naturales, ayudaría a vislumbrar el efecto de la temperatura en la eficacia de los ataques.

En condiciones naturales no se encontró variación espacial (horizontal ni vertical) significativa en la temperatura de la poza de Santa Cruz, Zacatecas, por lo que se consideró sólo la variación durante el día y durante los meses de muestreo.

Los resultados muestran que en condiciones naturales, T. melanogaster inició su actividad diaria dentro de la poza cuando la temperatura media del agua alcanzó los 19.8 °C y los 23.2 °C de temperatura del aire. La similitud de las curvas de temperatura del agua y el aire dificulta definir cuál de las dos temperaturas, o ambas, desencadena el forrajeo de las culebras en el agua. Posiblemente en condiciones naturales el control de la iniciación del forrajeo es complejo e involucra varios factores como pueden ser la temperatura del agua, el aire y el sustrato, además de la cantidad de luz, radiación, etc. (Scott et al., 1982).

Por otra parte, aunque la temperatura podría ser el factor que determina el inicio de la actividad forrajera a lo largo del día, es probable que el factor que determina cuándo se suspende esta actividad sea otro, ya que la actividad forrajera generalmente disminuyó cuando la temperatura del agua y del aire estuvo arriba de los 25 °C. Se esperaría que las culebras permanecieran activas en la poza por las tardes, mientras se presentara una alta temperatura del medio.

Posiblemente la actividad forrajera se suspende por las tardes debido a varios factores como:

- 1) Una posible necesidad de la culebra de digerir el alimento después de su ingestión, aprovechando las 0temperaturas ambientales altas. En las culebras el índice de digestión de presas es máximo entre los 25 y 30 °C de temperatura corporal (Stevenson et al., 1985). Este intervalo de temperatura corporal para la digestión está por arriba de la temperatura ambiental (agua y aire), en el que se suspende la actividad forrajera (25 °C). Puede interpretarse que la culebra aprovecha la temperatura alta del aire y la insolación que se presenta por las tardes para digerir su alimento.
- 2) Una variación de la presión de depredación en la poza a lo largo del día. Se ha reportado (McFarland, 1976; en Huey, 1982) que los patrones de actividad diarios y anuales en reptiles pueden ser influenciados por los depredadores y los competidores.
- 3) Una posible competencia intraespecifica por la ocupación diaria de refugios alrededor de la poza (Huey et al., 1989). Muchos reptiles de zonas templadas permanecen la mayor parte del día bajo sus refugios (Huey, 1982). Las características físicas de estos refugios se han asociado a las oportunidades de termorregulación de las culebras y en consecuencia a sus patrones de actividad durante el día (Peterson, 1987; Huey et al., 1989). Una selección por los mejores refugios se ha observado en culebras del género Thamnophis (Huey et al., 1989). En consecuencia, esta explotación de refugios puede

interpretarse como una competencia intraespecifica por tal recurso.

4) A la limitación de sus capacidades de mantenimiento de la actividad diaria (Ruben, 1976 b; Bennett, 1978; Huey, 1982). Las culebras tienen una baja capacidad aerobica que además está limitada por la temperatura (Bennett, 1978). En consecuencia, sus actividades diarias son energéticamente sostenibles sólo durante una fracción del día (Hertz et al., 1988).

5) O puede deberse a otros factores físicos (por ejemplo, la intensidad luminosa, cantidad de radiación, etc), que pueden tener repercusiones en sus patrones de actividad diaria (Scott et al., 1982), o en la capacidad de las culebras para detectar a sus presas. Por ejemplo en culebras del género Thamnophis se ha demostrado que la visión es importante en la detección de sus presas (Drummond, 1979; 1985), y su capacidad visual es determinada por las condiciones luminosas del agua y del aire (Schaeffel y de Queiroz, 1990).

Es probable que exista un intervalo angosto de temperatura para el forrajeo de T. melanogaster, que en condiciones naturales puede definirse entre los 19.8 °C y 25 °C de temperatura del agua. Muchos reptiles tienen un intervalo angosto de utilización de la temperatura que optimiza sus funciones fisiológicas (Huey, 1982), y se han propuesto hipótesis que definen múltiples temperaturas óptimas. Por ejemplo, en serpientes la temperatura corporal requerida para la locomoción y el forrajeo es menor a la requerida para la digestión (Regal, 1966; Huey, 1982; Peterson, 1987), debido a que el gasto

metabolico durante la actividad se incrementa al elevarse la temperatura (Bennett, 1978). Bajo este punto de vista se explicaria el intervalo angosto de temperatura de actividad de T. melanogaster (19.8 a 25 °C).

Temperaturas abajo de los 9 °C han sido ampliamente registradas dentro del intervalo de temperatura ambiental y corporal de inactividad de las culebras, tanto en el laboratorio como en condiciones naturales (Peterson, 1987; Stevenson et al., 1985; Costanzo, 1989). Por ejemplo, durante el día T. elegans está inactiva en condiciones naturales con una temperatura corporal de aproximadamente 4.0 °C (Peterson, 1987), y en el laboratorio muchas culebras de esta especie son incapaces de moverse a temperaturas corporales de 5 °C, aunque algunas pueden nadar con movimientos y lengüetazos mucho más lentos que a temperaturas más altas de 5 °C (Stevenson et al., 1985). En este estudio las culebras en el laboratorio estuvieron dispuestas a forrajear a partir de los 9 °C, pero en condiciones naturales rara vez hubo actividad forrajera a temperaturas tan bajas.

Potencialmente las culebras pueden forrajear a temperaturas de 9°C, aunque posiblemente su actividad en esta temperatura no sea provechosa. Por ejemplo, en el laboratorio T. elegans regurgita su alimento a temperaturas corporales de 10 °C y la tasa de digestión es doblemente más lenta abajo de los 20 °C (Stevenson et al., 1985). En consecuencia, puede suponerse que el forrajeo puede ser más productivo arriba de los 19 °C, como lo sugieren los datos de campo y de laboratorio. Stevenson et

al. (1985), estimaron que en la culebra T. elegans, una temperatura corporal de 25 a 35 °C, es el intervalo óptimo para forrajear. En ocasiones, las culebras tienen que forrajear en condiciones subóptimas, probablemente porque sus necesidades fisiológicas o conductuales las obligan a ello. Por ejemplo, T. elegans se ha reportado (Scott, 1978; citado por Stevenson et al., 1985), forrajeando por presas acuáticas a temperaturas corporales de 13 °C. En las culebras los gastos metabólicos son relativamente más bajos cuando se realizan a bajas temperaturas corporales o de actividad (Ruben, 1976 b; Gratz y Hutchinson, 1977; Bennett, 1978). Estas bajas temperaturas confieren una conservación de energía favoreciendo ya sea una inactividad o una actividad a bajas temperaturas, que sin embargo puede no ser productiva desde la perspectiva del balance de los costos y los beneficios (Huey, 1982).

En resumen, la culebra T. melanogaster puede y está dispuesta a forrajear arriba de los 9 °C, aumentando su tiempo de buceo y frecuencia de ataques conforme aumenta la temperatura. Sin embargo, en condiciones naturales rara vez hay actividad a bajas temperaturas. La culebra inicia su actividad diaria cuando la temperatura del agua alcanza los 19.8 °C y la del aire los 23.2 °C. Por las tardes disminuye su actividad cuando la temperatura del agua y del aire rebasa los 25 °C. Es posible que la temperatura sea el factor que determine el inicio de la actividad forrajera diaria de la culebra, aunque posiblemente otro factor determine cuándo se suspende esta actividad.

Arriba de los 19 °C aumenta la frecuencia y tasa de ataques con relación a la temperatura, lo que parece indicar que 19 °C es aproximadamente el umbral térmico que la hipótesis de Drummond y Macías-García (1989) predice. Es posible que la eficacia varíe con la temperatura, aunque el diseño experimental empleado no logró demostrar esta relación.

LITERATURA CITADA.

- Aleksiuik, M., and P. T. Gregory. 1974. Regulation of seasonal mating behavior in Thamnophis sirtalis parietalis. Copeia, 1974(3): 681-689.
- 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.
- Bailey, R. M. 1949. Temperature toleration of garter snakes in hibernation. Ecology, 30(2): 238-242.
- Ballinger, R. E., and C. O. McKinney. 1966. Developmental temperature tolerance of certain anuran species. J. Exp. Zool. 161(1): 21-28.
- Bennett, A. F. 1978. Activity metabolism of the lower vertebrates. Ann. Rev. Physiol. 40:447-469.
- Bertram, B. C. R. 1978. Living in Groups:Predators and prey. En: Behavioural ecology: An evolutionary approach. Krebs, J. R. and Davies (Eds) Blackwell, Oxford.
- Blem, C. R., C. A. Ragan, and L. S. Scott. 1986. The Thermal physiology of two sympatric tree frogs Hyla cinerea and Hyla chrysoscelis. Comp. Biochem. Physiol. A. Comp. Physiol. 85(3): 563-570.
- Bothner, R. C. 1963. A hibernaculum of the short-headed garter snake Thamnophis brachystoma Cope. Copeia, 1963(3): 572-573.
- Brattstrom, B. H. 1963. A Preliminary review of the thermal requeriments of amphibians. Ecology, 44(2): 238-255.

- Brattstrom, B. H. 1965. Body temperatures of reptiles. *Am. Midl. Nat.* 73: 376-422.
- Brodie, E. D., Jr, and D. R. Formanowicz Jr. 1987. Antipredator mechanisms of larval anurans: protection of palatable individuals. *Herpetologica* 43(3):369-373.
- Calef, G. W. 1973. Natural mortality of tadpoles in a population of Rana aurora. *Ecology*, 54(4): 741-758.
- Carpenter, C. C. 1956. Body temperatures of three species of Thamnophis. *Ecology*, 37(1): 732-735.
- Christian, K. A., and C. R. Tracy. 1981. The Effect of the thermal environment on the ability of hatchling Galapagos land iguanas to avoid predation during dispersal. *Oecologia (Berl)*, 49(2): 218-223.
- Conant, R. 1963. Semiaquatic snakes of the genus Thamnophis from the isolated drainage system of the Rio Nazas and adjacent areas in Mexico. *Copeia*, 63: 473-499.
- Conant, R. 1969. A Review of the water snakes of the genus Natrix in Mexico. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 142(1): 1-140.
- Costanzo, J. P. 1989. Effects of humidity, temperature, and submergence behavior on survivorship and energy use in hibernating garter snakes, Thamnophis sirtalis. *Can. J. Zool.* 67:2486-2492.
- Cowles, R. B., and C. M. Bogert. 1944. A preliminary study of the thermal requirements of desert reptiles. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 83:265-296.
- Drummond, H. 1979. Stimulus control of amphibious predation in the Northern water snake (Nerodia s. sipedon). *Z.*

Tierpsychol. 50:18-44.

- Drummond, H. 1980. Aquatic foraging in some new world natricine snakes: generalist and specialist and their behavioral evolution. Ph. Thesis, University of Tennessee, Knoxville, USA.
- Drummond, H. 1983 a. Aquatic foraging in garter snake: A comparasion of specialist and generalist. Behaviour 86:1-30.
- Drummond, H. 1983 b. Ecología alimenticia y conservación de culebras semi-acuaticas 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. Anim. Behav. 33:206-215.
- Drummond, H., and Macías García. 1989. Limitations of a generalist a field comparison of foraging snakes. Behaviour 108(2):23-43.
- Fox, S. F. 1978. Natural selection on behavioral phenotypes of the lizard Uta stansburiana. Ecology 59(4):834-847.
- García, E. 1981. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. 3a. ed. México. Instituto de Geografía.
- Gibbons, J. D. 1976. Nonparametric methods for quantitative analysis. Holt, Rinehart and Winston. New York.
- Gilbert, R. O. 1987. Statistical methods for environmental pollution monitoring. Van Nostrand Reinhold Company. New York.

- Goode, M. J., and D. Duvall. 1989. Body temperature and defensive behaviour of free-ranging prairie Rattlesnakes, Crotalus viridis viridis. Anim. Behav. 38(2):360-362.
- Gosner, N. 1960. A Simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. Herpetologica, 16: 183-190.
- Gratz, R. K., and V. H. Hutchinson. 1977. Energetics for activity in the diamond-back water snake, Natrix rhombifera. Physiol. Zool. 50:99-114.
- Greenwald, O. E. 1974. Thermal dependence of striking and prey capture by gopher snakes. Copeia, 1974(1): 141-148.
- Hawley, A. W. L., and M. Aleksasuk. 1975. Thermal regulation of spring mating behavior in the red-sided garter snake (Thamnophis sirtalis parietalis). Can. J. Zool. 53:768-776.
- Hertz, P. E., R. B. Huey, and T. Garland Jr. 1988. Time budgets, thermoregulation, and maximal locomotor performance: are reptiles olympians or boy scouts?. Amer. Zool. 28:927-938.
- Hertz, P. E., R. B. Huey, and E. Nevo. 1983. Fight versus flight: body temperature influences defensive responses of lizards. Anim. Behav.30:676-699.
- Huey, R. B. 1980. Sprint velocity of tadpoles (Bufo boreas) through metamorphosis. Copeia, 1980(3): 537-540.
- Huey, R. B. 1982. Temperature, physiology, and the ecology of reptiles. In: Biology of the reptilia. C. Gans and F. H. Pough (eds).Vol. 12. Academic Press, New York.
- Huey, R. B., C. R. Peterson, S. J. Arnold, and W. P. Porter. 1989. Hot rocks and not-so-hot rocks: retreat-site selection by

- garter snakes and its thermal consequences. Ecology
70(4):931-944.
- Hutchinson, V. H., and M. R. Ferrance. 1970. Thermal tolerance of
Rana pipiens acclimated to daily temperature cycles.
Herpetologica, 26(1): 1-8.
- Lillywhite, H. B. 1970. Behavioral temperature regulation in the
bullfrog, Rana catesbiana. Copeia, 1970(1):158-168.
- Lueth. F. X. 1941. Effects of temperature on snakes. Copeia, 1941:
125-132.
- MacCartney, J. M., K. W. Larsen, and P. T. Gregory. 1989. Body
temperatures and movements of hibernating snakes (Crotalus
and Thamnophis) and thermal gradients of natural
hibernacula. Can. J. Zool. 67(1):108-114.
- McFarland, D. J. 1976. Form and function in the temporal
organization of behaviour. In: Growing points in ethology.
P. G. Bateson and R. A. Hinde (eds). Cambridge University
Press.
- Miller, K., and G. M. Zoghby. 1986. Thermal acclimation of
locomotor performance in anurans amphibias. Can. J. Zool.
64(9): 1956-1960.
- Moore, R. G., and B. A. Moore. 1980. Observations on the body
temperature and activity in the red spotted toad, Bufo
punctatus. Copeia, 1980(2): 363-363.
- 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.

- Nakagawa, E. C., and G. R. Stewart (En prensa) Body temperatures of gravid and nongravid garter snakes (Thamnophis couchii complex) recorded by radio telemetry. *Herpetologica*.
- Noland, R., and G. R. Ultsch. 1981. The Roles of temperature and dissolved oxygen in microhabitat selection by tadpoles of a frog (Rana pipiens) and a toad (Bufo terrestris). *Copeia*, 1981(3): 645-652.
- Peterson, C. R. 1987. Daily variation in the body temperatures of free-ranging garter snakes. *Ecology*, 68(1): 160-169.
- Pianka, E. R. 1974. Evolutionary ecology. Harper & Row. 2a ed. New York.
- Proske, U. 1969. An electrophysiological analysis of cutaneous mechanoreceptors in a snake. *Comp. Biochem. Physiol.* 29(3): 1039-1046.
- Rand, A. S. 1964. Inverse relationship between temperature and shyness in the lizard Anolis lineatopus. *Ecology* 45:803-864.
- Regal, P. J. 1966. Thermophilic response following feeding in certain reptiles. *Copeia* 1966(3): 558-590.
- Rosen, P. C. 1991. Comparative field study of thermal preferenda in garter snakes (Thamnophis). *J. Herpetol.* 25(3):301-312.
- Ruben, J. A. 1976 a. Reduced nocturnal heat loss associated with ground litter burrowing by the California red-sided garter snake Thamnophis sirtalis infernalis. *Herpetologica*, 32(3): 323-325.
- Ruben, J. A. 1976 b. Aerobic and anaerobic metabolism during activity in snakes. *J. Comp. Physiol.* 109:147-157.

- Schaeffel, F. and A. de Queiroz. 1990. Alternative mechanisms of enhanced underwater vision in the garter snakes Thamnophis melanogaster and T. couchii. *Copeia* 1990(1):50-58.
- Scott, J. R. 1978. Thermal biology of the wandering garter snake. Thesis. Colorado State University, Fort Collins, Colorado. USA.
- Scott, J. R., C. R. Tracy, and D. Pettus. 1982. A biophysical analysis of daily and seasonal utilization of climate space by a montane snake. *Ecology* 63(2):482-493.
- Seale, D. B. 1982. Physical factors influencing oviposition by the woodfrog, Rana sylvatica, in Pennsylvania. *Copeia*. 1982(3): 627-635.
- Seibel, R. V. 1970. Variables affecting the critical thermal maximum of the leopard frog, Rana pipiens Schreber. *Herpetologica*, 26(2): 208-213.
- Smith-Gill, S. J., and K. A. Berven. 1979. Predicting amphibian metamorphosis. *Amer. Nat.* 113(4): 563-585.
- Snider, G. K., and W. W. Weathers. 1975 Temperature adaptations in amphibians. *Amer. Nat.* 109: 93-101.
- Sosa, N. 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 Licenciatura en Biología. ENEP-Iztacala. UNAM.
- Stevenson, R. D., C. R. Peterson, and J. S. Tsuji. 1985. The Thermal dependence of locomotion, tongue flicking,

- digestion, and oxigen consumption in the wandering garter snake. *Physiol. Zool.* 58(1). 46-57.
- Stewart, G. R. 1965. Thermal ecology of the garter snakes Thamnophis sirtalis concinnus (Hallowell) and Thamnophis ordinoides (Baird and Girard). *Herpetologica* 21(2): 81-102.
- Van Damme, R., D. Bauwens, D. Vanderstighelen, and R. F. Verheyen. 1990. Responses of the Lizard Lacerta vivipara to predator chemical cues: the effects of temperature. *Anim. Behav.* 40(2):298-305.
- Vermeij, G. J. 1982. Unsuccessful predation and evolution. *Am. Nat.* 120(6): 701-720.
- Wassersug, R. J., and D. G. Sperry. 1977. The Relationship of locomotion to differential predation on Pseudacris triseriata (Anura: Hylidae). *Ecology*, 58(4): 830-839.
- Zweifel, R. G. 1968. Reproductive biology of anurans of the arid southwest, with emphasis on adaptation of embryos to temperatures. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 140(1): 1-64.

Apendice 1. FECHAS DE VISITA A LA POZA DE SANTA CRUZ, ZACATECAS.

MES	DIAS	N
1988.		
Marzo	26, 27	2
Mayo	6, 7	2
Julio	16, 17	2
1989		
Marzo	17, 18	2
Mayo	5, 6	2
Junio	16, 17	2
1990		
Abril	20, 21	2
Mayo	8, 9, 10, 11	4

Apéndice 2. PROCEDENCIA DE LAS CULEBRAS UTILIZADAS
EN LAS PRUEBAS DE LABORATORIO

LOCALIDAD	LHC (cm)	SEXO*	CAMADA-No. DE CULEBRA
a) Capturadas del Campo			
Santa Cruz, Zacatecas.	41.0	M	
	48.5	H	
	52.5	H	
	57.5	H	
Acambay, Estado de Mexico	47.0	M	
	48.0	H	
San M. Almaya, Edo. de Mexico	53.5	H	
	39.5	M	
b) Nacidas en Laboratorio			
Santa Cruz, Zacatecas**	40.0	M	1-1
	44.5	M	6-6
	27.5	M	7-12
	39.0	H	9-4

* H = Hembra; M = macho.

** Localidad de la madre.

**Apendice 3. SECUENCIA DE LA TEMPERATURA DE PRUEBA A QUE FUE
SOMETIDA CADA CULEBRA.**

CULEBRA	TEMPERATURA DE PRUEBA (°C)						
	primera prueba						última
1	4,	9,	14,	19,	24,	29	
2	9,	14,	4,	29,	19,	24	
3	14,	4,	9,	24,	29,	19	
4	19,	29,	24,	9,	4,	14	
5	24,	19,	29,	4,	14,	9	
6	29,	24,	19,	14,	9,	4	
7	4,	9,	14,	19,	24,	29	
8	9,	14,	4,	29,	19,	24	
9	14,	4,	9,	24,	29,	19	
10	19,	29,	24,	9,	4,	14	
11	24,	19,	29,	4,	14,	9	
12	29,	24,	19,	14,	9,	4	

**ESTA TESIS NO DEBE
SER REPRODUCIDA SIN EL
CONSENTIMIENTO DE LA AUTORIDAD**

AGRADECIMIENTOS

Mi más sincera gratitud al Dr. Hugh Drummond por su paciencia, dedicación, asesoramiento y por su invaluable contribución a mi formación profesional durante la realización de ésta tesis.

Agradezco los comentarios dados al borrador final por los sinodales Dra. Miriam Benabib Nisenbaum, M. en C. Enrique Gonzalez Soriano, Dr. Constantino Macias Garcia, Dr. Fausto Mendez de la Cruz, Dr. Alfonso Pescador Rubio y M. en C. Aurelio Ramirez Bautista.

A Laura Toral y Victor Manjarrez, por su ayuda y sobre todo compañía, durante algunas de las salidas al campo.

Al Ing. Nuñez y su familia, por su hospitalidad y ayuda en las primeras salidas al campo.

A los compañeros del laboratorio por su constante estímulo para terminar éste trabajo: Constantino, Dalila, Fedro, Georgina, Itzia, José Luis, Leticia, Marcela, Roxana, y muy especialmente a Monica Jaimes.

A Laura, por todo.

A Jorge Lugo de la Fuente y Ulises Aguilera Reyes, por su ayuda en tiempo dentro de la Escuela de Ciencias de la UAEM, para

la terminación de esta tesis. A Carmen Zepeda por sus comentarios en la versión final.

A mis padres, por su ayuda incondicional en todo momento de mi vida.

Este estudio se realizó gracias al apoyo financiero otorgado por CONACyT (Beca-Credito, 57896), y Sigma Xi Science Foundation.