

244964



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS



BIBLIOTECA
INSTITUTO DE ECOLOGÍA
UNAM

**VALOR ADAPTATIVO DE LA VARIACION
MORFOLOGICA EN EL DESEMPEÑO NOTATORIO
DE LA CULEBRA *Thamnophis eques*.**

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 :

VICTOR AGUIRRE HIDALGO

DIRECTOR DE TESIS: DR. CONSTANTINO MACIAS GARCIA



MEXICO, D. F.

1996



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



UNIVERSIDAD NACIONAL
AVENIDA DE
MEXICO

M. en C. Virginia Abrín Batule
Jefe de la División de Estudios Profesionales de la
Facultad de Ciencias
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo de Tesis: Valor Adaptativo de la Variación Morfológica en el Desempeño Natatorio de la culebra Thamnophis eques realizado por Victor Aguirre Hidalgo

con número de cuenta 8534477-2 , pasante de la carrera de Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis
Propietario

Dr. Constantino Macias Garcia

Propietario

M. en C. Francisco Javier Manjarrez Silva

Propietario

Dr. Juan Servando Nuñez Farfán

Suplente

Biol. Roxana Torres Aviles

L. Roxana Torres Aviles

Suplente

Dr. Hugh Drummond Durey

Consejo Departamental de Biología

SECRETARÍA GENERAL
DE BIOLÓGICOS

INDICE.

RESUMEN	
1 INTRODUCCION	1
1.1 Antecedentes	8
2 OBJETIVOS	17
2.1 Hipótesis	17
3 <u>Thamnophis eques</u>	18
4 ZONA DE ESTUDIO	19
5 METODOS	22
5.1 Colecta	22
5.2 Mantenimiento de las culebras en laboratorio	22
5.3 Registre la habilidad de nado	23
5.4 Conteo del número de vertebras	26
5.5 Análisis de los datos	27
6 RESULTADOS	29
5 DISCUSION	42
6 CONCLUSIONES	48
7 LITERATURA CITADA	49

RESUMEN

La falta de extremidades en las serpientes ha determinado la evolución de una gran diversidad en los tipos de locomoción, asociada a varios factores, como la influencia del ambiente y forma del cuerpo. Para la generación del movimiento, las escamas ventrales, vértebras y los músculos epaxiales juegan un papel muy importante. Manjarrez y Macías-García (1993) encontraron que los machos de Thamnophis eques tendían a tener más escamas ventrales que las hembras, y propusieron que la selección natural penalizaría con mayor fuerza a las hembras conforme el número de escamas ventrales aumentara. En este trabajo se comparó el número de escamas entre culebras de diferentes poblaciones (Acambay y El Cerrillo). Además se registró el desempeño¹ natatorio de las culebras, agrupándolas por categorías de edad (críos y adultos). El análisis de selección utilizado indicó que conforme el número de escamas ventrales aumenta, el desempeño natatorio decrece afectando a críos de El Cerrillo y adultos de Acambay, no así en adultos de El Cerrillo. Con base en lo observado es posible que la presión de selección en contra de las culebras con más escamas por unidad de cuerpo actúe a nivel de críos en El Cerrillo y no en Adultos de esta población, pero en la población de Acambay el efecto de la selección natural sigue actuando en los adultos. Se sugiere que la característica fenotípica que favorece un buen desempeño natatorio es tener pocas escamas ventrales.

¹Arnold (1986), definió desempeño como una medida estandarizada de la habilidad del organismo (ej. rapidez, resistencia, habilidad en el salto etc.).

1 INTRODUCCION

A partir de que la teoría de Selección Natural fue propuesta simultáneamente por Charles Darwin y A.R. Wallace (1859), gran parte de los esfuerzos de investigación en Biología se han encaminado a caracterizar la manera en que la selección natural procede en poblaciones naturales, y las consecuencias de tales procesos en el tiempo geológico (evolución). Para ello se han apoyado en: a) observaciones directas o experimentación en poblaciones naturales (medidas del cambio microevolutivo), b) extrapolación a niveles superiores, es decir, comparación entre poblaciones y entre los rangos geográficos de los organismos, c) evaluación del registro fósil, d) relaciones filogenéticas entre las especies vivas, e) comparación de la geografía de especies y taxa superiores (actuales y fósiles) y f) homología en la organización estructural general (Grant, 1985). Cada una de estas aproximaciones ha sido útil en generar explicaciones evolutivas, ya sea para entender los mecanismos causales de la evolución (p. ej. Huey y Kingsolver, 1993), ó para reconstruir la historia filogenética de las especies actuales (Grant, 1985).

En cambio, los estudios ecológicos actuales están más abocados a entender los factores que influyen en la

distribución de los organismos y su desarrollo (Nuñez, 1991), las causas de la variabilidad entre individuos (genética o ambiental; Bull, 1987), y sus implicaciones evolutivas (e.j. Ballinger, 1977; Huey y Kingsolver, 1993). Lo anterior ha sido difícil dilucidar, ya que la Selección Natural no actúa típicamente sobre un solo rasgo fenotípico, sino sobre un conjunto de caracteres correlacionados (Lande y Arnold, 1983).

Una propuesta para abordar esta dificultad la desarrollaron Lande y Arnold (1983), a través del análisis cuantitativo de Selección Natural, con el fin de evaluar las variaciones sobre caracteres correlacionados dentro de una población. A partir de este trabajo se han desarrollado investigaciones apoyando o sugiriendo nuevas alternativas para el estudio de selección, como los ejemplificados en la Tabla 1, la cual representa una pequeña muestra de dichas publicaciones.

TABLA 1 ESTUDIOS TEÓRICOS Y EMPÍRICOS PARA CUANTIFICAR SELECCIÓN NATURAL.

AUTOR	ESTUDIO
Arnold y Wade (1984)	Propusieron el uso de análisis de varianza para medir la selección natural y sexual en un ciclo de vida.
Arnold y Wade (1984a)	Desarrollaron un estudio teórico por medio de análisis de varianza para medir selección natural y sexual.
Arnold (1986)	Estableció un procedimiento para medir selección estabilizadora y disruptiva para evaluación de la varianza y covarianza sobre caracteres fenotípicos.
Koenig y Albano (1987)	Usaron los métodos propuestos por Lande y Arnold (1983) y Arnold y Wade (1984) en una población de libélulas.
Downhower et. al. (1987)	Expusieron las desventajas en el uso del análisis cuantitativo para medir el potencial de selección en animales.
Kubbell y Johnson (1987)	Evaluaron el éxito copulatorio utilizando el método Markoviano.
Crespi y Bookstein (1989)	Propusieron el modelo analítico de senderos para medir la selección.
Schluter (1988)	Cuantificó la selección con base en estimaciones de F por medio del cubic spline.
Mitchell-Olds y Shaw (1987)	Usaron el análisis de regresión propuesto por Lande y Arnold (1983) como herramienta para medir los efectos de la selección natural
Wade y Kalisz (1989)	Evaluaron cambios en la media y varianza dentro de un episodio de selección de una distribución fenotípica.
Wade y Kalisz (1990)	Propusieron el análisis cuantitativo como herramienta para el estudio de la adecuación en los seres vivos.
Bull (1987)	Generó modelos para explicar las variaciones fenotípicas en poblaciones bajo diferentes condiciones.

Los estudios de la Tabla 1 han tenido la finalidad de evaluar los efectos adaptativos del comportamiento, en términos de adecuación (a nivel de fecundidad, viabilidad y éxito reproductivo; Grant, 1985), aportando evidencia empírica recabada en poblaciones naturales (Lande y Arnold, 1983; Arnold, 1983; Lind y Welsh, 1994). Sin embargo Wade y Kalisz (1990) han propuesto que un análisis estadístico (cuantitativo), no es suficiente para responder a las preguntas de ¿cómo está operando la selección natural para cambiar la distribución fenotípica en los seres vivos? y ¿por qué actúa en éste camino?, ellos plantearon la necesidad de un conocimiento detallado de la ecología y biología de los animales, a fin de predecir las características fenotípicas que podrían evolucionar en un ambiente específico. Con la conjunción de ambos tipos de estudios (descriptivos y cuantitativos), es posible evaluar la asociación que guarda la adecuación y el desempeño en las especies estudiadas (Arnold, 1983), a partir de procesos evolutivos, fisiológicos y de estructuras morfológicas (Adaptación; Arnold, 1986).

Un problema frecuente al evaluar el desempeño de un organismo, es escoger apropiadamente las características morfológicas que modifican dicho desempeño. Arnold

(1983) mencionó que, a priori, es difícil resolver este problema, pero que se pueden seguir dos criterios a posteriori:

1) que la característica morfológica sea ecológicamente relevante, es decir, que muestre un gradiente de adecuación (la característica morfológica afecte la adecuación del individuo) o que la selección estabilizadora la afecte más que a otras características, y

2) que la característica morfológica sea de interés filogenético; por ejemplo, si dos características muestran una correlación negativa entre taxa. La correlación genética puede afectar la trayectoria evolutiva del carácter, además, esta variación morfológica puede determinar diferencias de desempeño a nivel de taxa, lo que podría facilitar identificar la característica fenotípica con más variación. Si se cumplen ambos criterios se espera que la existencia de variación morfológica intrapoblacional tenga una influencia significativa sobre la adecuación, si también afecta el desempeño.

Los estudios experimentales y de observación pueden proveer de pistas para escoger adecuadamente las características fenotípicas a estudiar (Arnold, 1983).

En los vertebrados se ha estudiado el posible valor adaptativo de: tamaño de la nidada, talla de las crías, talla corporal, estrategias reproductivas, y diversos rasgos

morfométricos. Tales variables son frecuentemente estudiadas en combinación con otros rasgos conductuales y/o corporales. Dentro de este contexto, Ford y Seigel (1989) mencionaron que en los animales ectotermos la habilidad para atrapar a sus presas puede ser el factor que promueve las variaciones de la mayoría de los rasgos morfométricos. Las serpientes, al lograr invadir y adaptarse a casi todos los tipos de ambientes, excepto el polar (Gans 1962), han sido cada vez más utilizadas en estudios de adecuación y desempeño (Tabla 2).

TABLA 2 TRABAJOS SOBRE ADECUACIÓN Y DESEMPEÑO EN SERPIENTES.

Medida de Desempeño	Variable	Cita
Desempeño locomotor y alimento en culebras jarreteras.	Rapidez y velocidad de desplazamiento	Garland y Arnold 1983.
Rapidez, Velocidad promedio y duración de desplazamiento.	Peso y alimentación en culebras acuáticas	Ford y Shuttlesworth 1986.
Densidad y energía utilizada por la serpiente <u>Vipera berus</u> .	Crecimiento y Peso	Forsman y Lindell, 1991
Habilidad alimenticia y reproducción en reptiles.	Acumulación anual de cuerpos grasos	Ballinger, 1977.
Peso de nidada y masa corporal de la madre en serpientes	Sobrevivencia en serpientes vivíparas y ovíparas	Seigel y Ford, 1984
Alimentación y tamaño de la nidada y crías en reptiles vivíparos.	Tamaño de cría y dieta de la madre	Seigel y Ford, 1992.
Habilidad locomotora en serpientes grávidas.	Distancia recorrida en serpientes grávidas y no grávidas.	Seigel, et. al. 1987.
Sobrevivencia de la serpiente <u>Vipera berus</u> .	Tasa de crecimiento (estudio de 5 años).	Forsman, 1993
Depredación y sobrevivencia	tamaño, mortalidad y daño físico de las serpientes.	Mushinski y Miller, 1993

1.1 ANTECEDENTES

MEDIDAS MORFOMETRICAS EN SERPIENTES

Por su biología y plasticidad para adaptarse a casi todos los tipos de hábitat, las serpientes se han utilizado para realizar trabajos en donde se han sujeto a medición la habilidad en la ingestión del alimento como:

1) Número de movimientos maxilares ejecutados durante la ingestión de la presa (Pough y Groves, 1983).

2) Calibre máximo o circunferencia de la presa que puede ser ingerida (Arnold, 1982).

3) Peso máximo de presa que puede ser ingerida (Arnold, 1982).

4) Peso máximo de presa que puede ser digerida (Pough y Groves, 1983).

5) Longitud máxima de la presa exitosamente engullida (Pough y Groves, 1983).

6) Costo energético de la captura de la presa (Arnold, 1982).

También se ha medido el desempeño, como una variable dependiente de caracteres morfológicos como la masa corporal (ej. Koenig y Albano, 1987; Jayne y Bennet, 1990), tamaño

corporal (ej. Lande y Arnold, 1983; Koenig y Albano, 1987; Jayne y Bennet, 1990; Mushinsky y Miller, 1993), o de caracteres merísticos como el número de escamas ventrales (ej. Jayne y Bennet, 1990). La relación entre el número de escamas ventrales y vértebras es particularmente interesante (Jayne, 1985), ya que es variable entre el grupo Squamata (lagartijas y serpientes; Kerfoot, 1970). Por ejemplo, Pough y Groves (1983) mencionaron que la arquitectura del tronco no es igual entre las serpientes constrictoras y las no constrictoras; en los colúbridos no constrictores las vértebras son elongadas y los músculos conectan muchas de ellas; la flexión axial en los no constrictores produce arcos evidentes, aptos para la locomoción rápida, más no para constreñir. Jayne (1986) mencionó que un mayor número de vértebras puede promover un aumento en la flexibilidad de la columna vertebral. En los Boidos existe una asociación entre escamas ventrales y vértebras de 2:1 y puede exhibir varianza intraespecífica. Este fenómeno también se presenta interespecíficamente; en Thamnophis melanogaster existen más escamas ventrales que vértebras, mientras que en Tamnophis eques la relación es de 1:1 (Burgos com. pers.).

El número de vértebras también se ha vinculado con la locomoción, pues asociada a las vértebras se encuentra la musculatura axial, relacionada primordialmente con la

evolución de la locomoción en todas las familias de reptiles (Gans, 1962; Kerfoot, 1970).

LOCOMOCION

El grupo de serpientes presenta una gran diversificación de los modos locomotivos utilizados, lo que les ha ayudado a explotar diferentes hábitats (Gans, 1962). En el agua la locomoción de las serpientes es principalmente por ondulaciones laterales de todo el cuerpo, similar a la propulsión utilizada por los peces (Gans, 1974), pero con la diferencia de que la mayor fuerza de propulsión se genera en la parte posterior del cuerpo (Jayne, 1985). En tierra, la locomoción puede operar con puntos de apoyo o sin ellos (Gans, 1976); en el primer tipo, el movimiento se presenta por ondulaciones laterales de todo el cuerpo, y en el segundo la serpiente utiliza cualquiera o una mezcla de las siguientes formas: rectilínea, concertina o sidewinding (Gans, 1962; Gray, 1946; Jayne, 1986).

El movimiento lateral ocurre en culebras terrestres y acuáticas, pero en tierra existen puntos particulares de apoyo, mientras que en agua el movimiento se hace con ayuda de todo el cuerpo, por lo que ambas formas requieren diferentes fuerzas y mecanismos musculares (Cundall, 1987).

Investigaciones sobre locomoción en las serpientes, relacionan su morfología con el gasto energético debido al desplazamiento bajo diferentes condiciones, como gravidez (Seigel, et al. 1987), diferencias en masa corporal (Seigel y Henry, 1984), tamaño de la cola (Jayne y Albert, 1989), edad de los organismos (Jayne y Albert, 1990), capacidad natatoria antes y después de alimentarse (Garland y Arnold, 1993; Ford y Shuttlesworth, 1986), y características del hábitat (Walton, et al., 1990). Además se ha relacionado el desempeño locomotivo con la habilidad para cazar a sus presas (Lind y Hartwell, 1994).

Para mejorar el desplazamiento, cada una de las características morfológicas es importante; en el agua, una forma cilíndrica es menos eficiente que una forma comprimida; esto concuerda con las observaciones de forma del cuerpo y de la estructura morfológica de las serpientes marinas (Jayne, 1985). En el caso de serpientes marinas, el mayor tamaño de sus pulmones con respecto a los de serpientes terrestres o semiacuáticas les permite una mejor estabilidad de nado a baja velocidad (Jayne, 1985).

Jayne (1985) mostró una diferencia tanto en la disposición de los músculos como en el número de vértebras entre una especie de culebra terrestre y otra acuática; observó que la propagación de las ondulaciones difería entre ellas, por lo que propuso que el número de vértebras afecta

dicha propagación. Ruben (1977) estudió la importancia del número de vértebras y la longitud de los segmentos musculares epaxiales que influyen en la amplitud y número de ondulaciones corporales generadoras de la locomoción. Jayne (1985) al comparar dos culebras con distinto número de vértebras (Nerodia fasciata pictiventris con 125 y Elaphe g. guttata con 240) encontró que tanto las ondulaciones como la actividad muscular relacionadas con la flexión vertebral, utilizaban porciones semejantes de su cuerpo para durante el nado, pero Elaphe requirió del doble de los músculos adyacentes, comparado con Nerodia. Para Jayne (1985, 1988) el mayor número de vértebras podría afectar el mecanismo de propagación de las ondulaciones, reduciendo la eficacia de locomoción y aumentando el costo energético.

TEMPERATURA

En las serpientes vivíparas, un factor que influye sobre la cantidad de vértebras, y por lo tanto de escamas ventrales de las crías, es la temperatura corporal de la madre durante el período de gestación. Si la temperatura es baja, las crías tendrán en promedio menos vértebras y viceversa (Vox, 1948; Arnold, 1988), sin modificarse a partir del nacimiento (Kerfoot, 1970). En los colúbridos se presenta una variación de entre 100 y 300 vértebras (Arnold, 1988), esta diferencia

es menor dentro de una población (Kerfoot, 1969), que entre distintas poblaciones (Arnold, 1988).

ESCAMAS

Originalmente se pensaba que la selección natural no ejercía influencia directa sobre el número de las escamas en una especie (Kerfoot, 1970). En estudios recientes, Arnold (1988) y Dohm y Garland (1993) aportaron evidencias, respecto a la influencia de la selección natural sobre este carácter. Arnold (1988) señaló que la selección puede favorecer un número intermedio de escamas en la población (selección estabilizadora); además ha mostrado la ocurrencia de microevolución en especies de serpientes, y un dimorfismo sexual para el género Thamnophis. Por otro lado, se ha señalado que la variación en el número de escamas es selectivamente neutra, es decir, hay variaciones sin consecuencias evolutivas (Bynum y Barret, 1985). Hasta el momento no se han logrado identificar a las características fenotípicas sobre las que está operando la selección, aunque se sospecha que se encuentran relacionadas con la locomoción en las culebras (Arnold y Bennett, 1984).

MEDIDAS DE ADECUACION EN SERPIENTES

El costo reproductivo en los reptiles puede dividirse en dos grandes categorías: sobrevivencia y asignación de la energía

para reproducirse (Shine, 1980). Shine (1980) propuso la existencia de un compromiso o disyuntiva (trade-off), entre estas dos categorías y los cambios morfológicos y conductuales asociados a la reproducción, por ejemplo:

a) el peso de las crías hace a las madres más lentas, siendo la rapidez esencial para escapar de los depredadores (Shine, 1980).

b) las hembras grávidas tienden a ser más vulnerables a depredadores que los machos (Shine, 1980).

c) las hembras grávidas se exponen más tiempo al sol que las otras categorías de edad y sexo, por lo que resultan más evidentes a los depredadores diurnos (Shine, 1980).

Shine (1980) sugirió que la locomoción puede ser particularmente importante en términos de energía gastada, y que el costo de cargar con los huevos o los embriones no depende sólo del tipo de movimiento empleado, si no también de la eficiencia de éste. El cargar los huevos puede reducir la movilidad si la región del cuerpo donde son retenidos juega un papel importante en el desplazamiento, además de modificar el cuerpo a una forma más cilíndrica, afectando la eficacia natatoria (Shine, 1980). La velocidad de nado es relevante para la evasión de depredadores; la culebra T. eques se asolea a orillas de cuerpos de agua y huye hacia éstos al ser perturbada (Conant, 1963).

Para seguir manteniéndose en el ambiente donde se encuentran, los animales deben realizar diferentes actividades (Walton et al., 1990), y la asignación energética variará para cada una de ellas. Por ejemplo, la energía asociada a la reproducción será muy diferente a la alimenticia, o a la utilizada para la búsqueda y caza del alimento. Por ello es importante que los organismos tengan una morfología apta para el desempeño de estas actividades que realizarán durante toda o parte de su vida. A nivel intrapoblacional es posible la existencia de una variación de desempeño, afectando diferencialmente a las distintas categorías de edades y/o sexo (Manjarrez y Macías-García, 1991), así como también a la masa corporal de cada categoría (Jayne y Bennet, 1989; Manjarrez y Macías-García, 1993).

RELACION ENTRE ESCAMAS VENTRALES Y DESEMPEÑO EN

Thamnophis eques

Manjarrez y Macías-García (1993) encontraron diferencias en el número de escamas ventrales/vértebras entre sexos y clases de edad (recién nacidos, juveniles y adultos), en una población de la culebra jarretera T. eques. Los autores propusieron la existencia de una presión de selección natural diferencial en contra de las hembras adultas con más vértebras que el promedio de hembras, afectando durante la

transición cría-adulta. Dicha presión no debería estar actuando en hembras adultas ni en machos de cualquier edad. También Manjarrez y Macías-García (1993) reportaron una baja heredabilidad del número de escamas, posiblemente resultado de que los machos diluyen los efectos de la heredabilidad de la madre.

Aunque Manjarrez y Macías-García (1993) propusieron que la presión de selección contra culebras con más escamas afectaría solo a hembras, es posible que el efecto del número de escamas en el desempeño natatorio también se presente en machos, y que la mortalidad diferencial entre sexos sea un efecto ecológico, de echo el número de escamas ventrales tiene efectos en la locomoción como lo demostró Jayne (1985).

El presente trabajo pretende evaluar si existe un efecto del número de escamas ventrales/vértebras sobre el desempeño natatorio de la culebra jarretera Thamnophis eques, como una primera aproximación al estudio del posible efecto del número de escamas ventrales/vértebras en la mortalidad diferencial sobre hembras de esta especie, como lo señalaron Manjarrez y Macias-García (1993), esto es porque las consecuencias del desempeño natatorio pueden diferir entre machos y hembras.

2 O B J E T I V O S

Objetivos:

Evaluar el efecto que tiene el número de vértebras en el desempeño natatorio (velocidad máxima y velocidad promedio) en dos categorías de edad (críos y adultos), en culebras de la especie T. eques proveniente de dos poblaciones (El Cerrillo y Acambay).

Verificar que la proporción de escamas ventrales/vértebras de una muestra de culebras es de 1 (es decir; una escama ventral corresponde a una vértebra)

2.1 HIPOTESIS

En la culebra T. eques el número de escamas ventrales afecta negativamente el desempeño natatorio de culebras adultas y crías, independientemente del efecto que la movilidad tenga sobre la adecuación de la serpiente.

PREDICCIONES

1) La velocidad de nado será mayor conforme el número de escamas ventrales/vértebras disminuya.

2) En críos la relación escamas ventrales-desempeño natatorio será más evidente que en adultos, puesto que la varianza en el número de escamas ventrales no ha sido reducida por acción de la selección natural.

3) Si la relación entre escamas ventrales y desempeño natatorio es un fenómeno general, entonces también se presentará en las culebras adultas de las dos poblaciones estudiadas (Acambay y El Cerrillo).

3 Thamnophis eques

En México, el nicho de serpientes de agua no venenosas está ocupado por 2 géneros: Thamnophis y Nerodia (Conant, 1969). Thamnophis (serpiente jarretera) pertenece a la subfamilia Natricinae, la cual se caracteriza por sus costumbres semiacuáticas (Smith y Taylor, 1945; Malnate, 1960). Las jarreteras viven en tierra y se alimentan en tierra o en el agua (Malnate, 1960); tienen una distribución muy amplia, desde el nivel del mar y hasta las altas montañas. Algunas especies son semiacuáticas y otras completamente terrestres (Sosa, 1982). Es común encontrar a éstas culebras asoleándose a la orilla de los cuerpos de agua, nadando en ellos o debajo de las rocas cercanas (Conant, 1963)

Thamnophis eques se encuentra ampliamente distribuida en el Altiplano Mexicano (Conant, 1963; Drummond y Macías-García, 1984); en lugares donde existen pozas, canales de riego, lagunas, ciénegas, ojos de agua, etc. (Drummond y Macías García, 1989). Smith y Taylor (1945) reportaron la presencia de estas culebras en el D.F. y en los estados de Durango, Guanajuato, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, México, Michoacán, Oaxaca, Morelos, Puebla, Sinaloa, Veracruz, Zacatecas, Chihuahua, Coahuila, Nayarit, San Luis Potosí y Sonora; su dieta está clasificada como del tipo generalista, ya que se alimenta tanto de organismos acuáticos (renacuajos, sanguijuelas, peces y lombrices) como de organismos terrestres (roedores y aves; Macías-García y Drummond, 1988).

4 ZONA DE ESTUDIO

Se colectaron culebras en Acambay y El Cerrillo para comparar la relación entre escamas ventrales/vértebras en culebras de diferente población.

EL CERRILLO

La población de culebras estudiada habita un bordo que se encuentra a una distancia de 13 kilómetros al Noreste de la Ciudad de Toluca, Estado de México, dentro del Campus Universitario "El Cerrillo" Piedras Blancas, de la U.A.E.M.

La altitud es de 2550 m.s.n.m. y el clima es templado subhúmedo con lluvias en Verano, con una precipitación total anual de 500 a 600 mm y una temperatura media anual de 15°C.

Las culebras se encuentran en un pastizal plano de aproximadamente 20 ha en dirección Oeste de la unidad, junto a un cuerpo de agua de una superficie de 100 x 100 m. que durante la época de lluvia llega a inundar los márgenes del pastizal, tanto introducido como natural. Este pastizal está rodeado por sauces (Salix sp), y es usado por los agricultores para cultivar maíz y cebada (Manjarrez y Macías-García, 1993). El nombre como lo conocen los lugareños es "El Bordo", siendo importante por ser un pastizal en donde su ganado puede pastar (vacas y borregos principalmente), o para obtener plantas comestibles, aunque es una zona perteneciente a la Universidad y por lo tanto propiedad privada.

La zona principal tiene una extensión aproximada de 80 x 50 m. en la parte más ancha, es de forma semitriangular, y está dominada por pastizal y pequeños charcos de agua temporales. Esta zona resultó ser el área con mayor ocurrencia de culebras en descanso, por tener muchos refugios de rocas, láminas metálicas y de asbesto.

ACAMBAY

Acambay se encuentra a los 19°57' latitud y 99°50' longitud con una altitud de 2544 m.s.n.m.; se encuentra en la vertiente del Río Lerma al norte de Toluca. El clima es despejado a medio nublado con lluvias principalmente en verano, la precipitación total anual es de 589 mm y temperatura media anual de 13.5°C, con máxima de 25°C y mínima de 2.4°C. A este poblado también se le conoce como el valle de los espejos por la gran abundancia de cuerpos de agua, los cuales sirven como depósitos para el riego de las cosechas (maíz principalmente). El poblado se encuentra a una distancia aproximada de 80 km. al noreste de El Cerrillo.



5.1 COLECTA

Se colectaron manualmente 39 culebras (24 en El Cerrillo y 15 en Acambay) de enero a septiembre de 1994. Las culebras se buscaron debajo de las rocas y láminas de asbesto negras. Las culebras capturadas se transportaron en bolsas de lona al laboratorio, donde fueron medidas en su longitud hocico-cloaca (LHC; Fitch, 1987) y longitud total (LT; Fitch, 1987), sexadas (por inspección del grosor de la base de la cola en adultos y por eversión de los hemipenes en juveniles y crías; Manjarrez y Macías-García 1993) y pesadas. Además se contó el número de escamas ventrales (relacionado con el número de vértebras; Arnold, 1988). Las hembras adultas se palparon levemente por el vientre para detectar la presencia de embriones. En El Cerrillo se colectaron 5 hembras embarazadas y el total de crías nacidas en laboratorio fue de 45.

5.2 MANTENIMIENTO DE LAS CULEBRAS EN LABORATORIO

Cada culebra adulta se mantuvo en un terrario individual de vidrio de 50 cm x 25 cm x 30 cm, dotado de una hoja de papel periódico, recipiente de agua, un refugio de barro y con un fotoperiodo de 12 hrs. x 12 hrs., además de un foco de 100w para mantener una temperatura ambiental entre los 20 °C y

26 °C (Fitch, 1987; Manjarrez, 1993).

A las crías nacidas en laboratorio se les tomaron los mismos datos que a las capturadas y se colocaron individualmente en cajas de plástico de 25 x 15 x 10 cm, con hoja de papel y recipiente de agua.

La alimentación en el laboratorio consistió de peces vivos de diversas especies (Xiphophorus spp y Heterandria spp), ofrecidos semanalmente en los recipientes con agua; el número de peces varió dependiendo del tamaño de la culebra.

A cada culebra se le asignó un número consecutivo y se registraron sus datos en un catálogo, identificándolas por el corte de escamas ventrales (Lang, 1992). Todas las culebras (capturadas y nacidas en el laboratorio) se usaron en las pruebas para medir desempeño natatorio, y posteriormente fueron liberadas en el área de captura; las crías nacidas en laboratorio se liberaron alrededor del área de origen de su progenitora; las culebras muertas (4 adultas y 5 crías) en laboratorio se han mantenido en congelación para futuros estudios.

5.3 REGISTRO DE LA VELOCIDAD DE DE NADO

La velocidad de nado de cada culebra fue registrada en el invernadero del Centro de Ecología U.N.A.M.; las culebras consideradas como juveniles (21.0-44.0 cm LHC) o adultas (>44.0 cm LHC; Manjarrez y Macías-García, 1993) se les puso a

nadar en un canal de 5.20m de largo x 0.40m de ancho y 0.25m de profundidad, lleno de agua hasta dos tercios del volumen total y sin movimiento. Durante la prueba se registró el tiempo (en segundos) que tardaba en recorrer una distancia de 3m. Con los críos (15-20.3 cm LHC; Manjarrez y Macías-García, 1993) se utilizó un canal de acrílico de sección triangular de 2.0m de largo x 0.20m de ancho y 0.12m de profundidad, lleno con un volumen constante de agua sin movimiento. A los críos se les registró el tiempo en que recorrían una distancia de 1.5m. La temperatura en todas las pruebas estuvo por arriba de los 19 °C (ver Macías García y Drummond, 1988), oscilando la del aire entre los 25 °C y los 29 °C y la del agua entre los 24 °C y los 26 °C, en base a lo reportado por Manjarrez (1993).

Las pruebas fueron realizadas entre las 11 y las 17 horas. Cada culebra permaneció 20 minutos como mínimo dentro del invernadero antes de realizar las pruebas; en bolsa de lona (adultos) ó en su caja de plástico (crías) para permitirle habituarse a la temperatura ambiental. Finalizada la prueba, se registró la temperatura cloacal de la culebra introduciendo un termómetro Shultheis de lectura rápida; se cuidó de no sacar completamente al organismo del agua y de que los dedos del observador estuvieran alejados de la cloaca, para no influir en la lectura de la temperatura.

La culebra fue introducida en el canal, sujetándola por la cola, y soltada al momento en que efectuaba movimientos de huida. Se puso en marcha un cronómetro cuando la cabeza de la culebra cruzó la primera marca de la zona de recorrido y el cronómetro se detuvo cuando la cabeza de la culebra cruzó la marca final, es decir, al cubrir una distancia de 3m en el canal grande y 1.5m en el triangular. Esta distancia se denominó un "recorrido". El procedimiento se repitió tanto en el recorrido de ida como en el de regreso, evitando que la culebra tuviera tiempos de reposo en el lapso de la prueba, que consistió de 15 recorridos como máximo, lo que en pruebas piloto demostró ser un número suficiente para evaluar las variables de interés (la distancia total en los 15 recorridos fue de 45m en los adultos y 22.5m en los críos). Para minimizar la variabilidad en los datos, la prueba se dio por finalizada al cumplirse cualquiera de las condiciones siguientes:

- 1) Que la serpiente se haya detenido (no siguiera nadando) tres o más veces consecutivas durante un recorrido.
- 2) Haber acumulado tres descansos (se detuviera completamente) durante la prueba.
- 3) Haber cubierto los 15 recorridos.

Se procedió entonces a medir la temperatura corporal.

Una condición mas que se tomo en cuenta, es que cada recorrido echo por la culebra se finalizara completamente, si

no ocurría así, el dato no se tomaba. Adicionalmente se registró para cada recorrido la forma de nado; con cabeza afuera (rapid swimming; Drummond, 1983), buceando (con la cabeza dentro del agua, Diving; Drummond, 1983) o mixto (combinando ambos tipos de nado en el mismo trayecto).

TRANSFORMACIÓN DE LOS REGISTROS DE VELOCIDAD DE NADO

Se calculó una relación entre el número de escamas (asociado con el número de vértebras) y el tamaño (LHC) de la serpiente, tanto en críos como en adultos. Esta relación se analizó agrupando a las culebras por población (Acambay y El Cerrillo) y dentro de cada población por categoría de edad (adultos y crías).

Se usó la distancia de nado y el tiempo del recorrido para obtener la velocidad de desplazamiento de cada uno de los animales.

5.4 CONTEO DEL NÚMERO DE VERTEBRAS

RADIOGRAFIAS

Se obtuvieron un total de 9 radiografías del mismo número de culebras adultas colectadas en Acambay y El Cerrillo. La identidad particular de cada culebra (sexo, LHC y localidad de colecta) no fue relacionada con la placa radiográfica. Por medio de estas placas se sacó la proporción existente entre

escamas ventrales y vértebras. Las radiografías se tomaron en el Hospital Médico Veterinario de Pequeñas Especies de la U.A.E.M., tras reducir la temperatura de las culebras para limitar sus movimientos al bajar su metabolismo.

A las culebras colectadas en El Cerrillo, Acambay y las culebras nacidas en laboratorio se les contó el número de escamas ventrales.

5.3 ANALISIS DE LOS DATOS

Para analizar las velocidad de nado, las culebras se separaron por población (Acambay:5 hembras y 10 machos; El Cerrillo 10 hembras y 6 machos) y dentro de cada población por categoría de edad (críos y adultos de Acambay y El Cerrillo). Debido al bajo número de juveniles disponibles (n=8) no se usaron en el análisis.

La prueba estadística usada para evaluar la asociación entre el número de escamas y el desempeño natatorio (velocidad máxima y velocidad promedio) fue el análisis de regresión, utilizando como variable independiente la relación No. de escamas ventrales/LHC. La finalidad de dicha relación fue utilizar los valores absolutos de la velocidad de nado (que no serían comparables al existir culebras con una LHC muy variable en la muestra). El problema con la relación obtenida es que no permite la comparación entre grupos de diferente tamaño.

Para estimar los coeficientes de selección natural fenotípica, se aplicó la metodología propuesta por Lande y Arnold (1983) para conocer el tipo de selección que opera sobre la relación (escamas/LHC).

Regresiones cuadráticas se usaron para predecir el tipo de selección (estabilizadora o disruptiva) que operó (Lande y Arnold 1983). Nuñez-Farfan (1993) mencionó algunos de los trabajos experimentales donde se usó la metodología de Lande y Arnold (1993), enfatizando los puntos de importancia para un correcto uso de este tipo de análisis.

6 RESULTADOS

PROPORCION ESCAMAS VENTRALES/VERTEBRAS

Se observó que la relación entre No. de escamas ventrales/vértebras tiende a ser de 1:1 (Tabla 4).

TABLA 4 PROPORCIÓN EN ESCAMAS VENTRALES/VERTEBRAS EN LAS CULEBRAS ADULTAS THAMNOPHIS EQUES, PROVENIENTE DE DOS POBLACIONES, EL CERRILLO Y ACAMBAY. EL SEXO, LOCALIDAD PARTICULAR Y LHC NO SE RELACIONARON CON CADA UNA DE LAS RADIOGRAFÍAS.

NUMERO DE ESCAMAS	NUMERO DE VERTEBRAS	PROPORCION
174	174	1
163	162	1
156	157	0.99
157	158	0.99
171	172	0.99
161	161	1
154	154	1
155	155	1
168	168	1

(n=9)

VARIACION ENTRE POBLACIONES

Al comparar el número de escamas ventrales entre las culebras adultas de Acambay y las de El Cerrillo, no hubo diferencias en esta característica morfológica ($t=0.27$, g.l.=21, $P=0.78$), pero sí hay diferencias en la desviación estándar entre ambas poblaciones ($F=2.82$, g.l.=21, $P=0.017$); la diferencia es debida a que en la población de Acambay ocurrieron las culebras con más y las culebras con menos escamas ventrales (Fig 1).

La diferencia en los valores de la desviación estándar fue el principal factor para decidir separar a las culebras por población.

La Fig. 2(a,b,c) muestra la frecuencia relativa del número de escamas de ambos sexos tanto para culebras adultas de Acambay y El Cerrillo y para críos de El Cerrillo. Se observa que las hembras tanto de críos como de adultos de ambas poblaciones tienen menor cantidad de escamas ventrales que los machos, y que la variabilidad en el número de escamas es mayor en crías hembras que en hembras adultas de El Cerrillo y de Acambay.

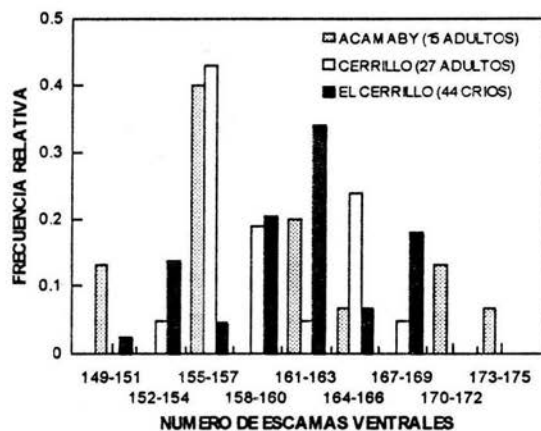


FIGURA 1.-Frecuencia relativa del número de escamas para adultos de dos poblaciones (Acambay y El Cerrillo) y críos de El Cerrillo.

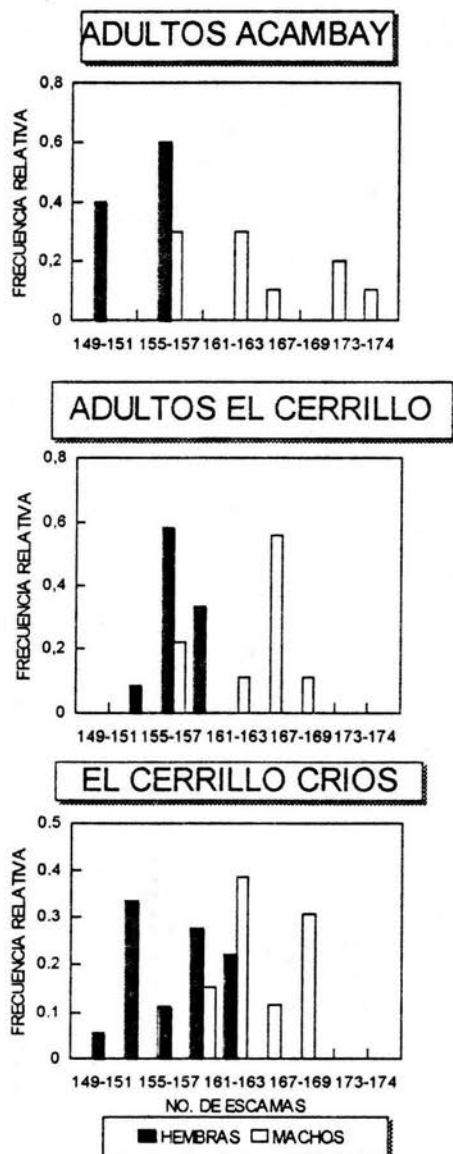


FIGURA 2.-Distribución de frecuencias por población y por categoría de edad.

VELOCIDAD DE NADO

En la tabla 5 se muestran los valores de velocidad de

T. eques.

Tabla 5. valores promedio (\bar{X}) en cm/s y desviación estándar (DE), en velocidad máxima, y promedio (V. MAX., V. PROM. respectivamente), para 15 culebras adultas de Acambay y 16 culebras adultas de El Cerrillo y para 44 críos de El Cerrillo

	V. PROM.		V. MAX.	
	\bar{X}	DE	\bar{X}	DE
Acambay	35.475	±10.433	57.130	±13.421
El Cerrillo	30.335	± 7.621	45.989	±10.272
Críos	15.272	± 5.039	25.536	±13.251

Los valores de la tabla 5 para las culebras de Acambay y El Cerrillo mostraron que las culebras adultas de Acambay lograron una velocidad máxima significativamente mayor que la desarrollada por las de El Cerrillo ($t=2.67$, g.l.=25, $P=0.01$), y aunque la diferencia no fue significativa, las culebras de Acambay también desarrollaron una velocidad promedio mayor que la desarrollada por las de El Cerrillo ($t=1.61$, g.l.=24, $P=0.11$). En críos no se pudieron hacer comparaciones al tener individuos de una sola población (El Cerrillo).

Para analizar el efecto del tamaño del cuerpo y el número de escamas en la velocidad de las culebras se realizó un análisis de selección fenotípica (Lande y Arnold, 1983, Nuñez-Farfan, 1993), a través de un análisis de regresión del rasgo fenotípico (Esc/LHC) contra la adecuación relativa de cada culebra. Este análisis se hizo para las culebras de El Cerrillo, Acambay y para críos de El Cerrillo.

Al no existir diferencias significativas en el cociente No. de escamas ventrales/vértebras entre sexos en ningún caso (adultos Acambay: $t=0.83$, $P=0.41$, g.l.=13; adultos El Cerrillo: $t=0.40$, $P=0.68$, g.l.=18; críos El Cerrillo: $t=0.22$, $P=0.82$, g.l.=42), se decidió usar a ambos sexos en un solo análisis de selección.

La adecuación relativa se definió como la velocidad (V) desarrollada por cada una de las culebras entre la \bar{V} de cada una de las muestras ya definidas.

Para estandarizar el número de vértebras y el tamaño se obtuvo el cociente número de vértebras/LHC de cada culebra.

Los análisis de regresión para estimar selección direccional fueron significativos en la población de Acambay (Tabla 6a; Fig. 3a y 3b), más no para El Cerrillo (Tabla 6b; Fig. 4a y 4b). En críos (Tabla 6c; Fig. 5a y 5b), el análisis de selección direccional fue significativo y con el mismo signo de β que las culebras de Acambay. β representa la pendiente de una regresión, y se interpreta como la magnitud y sentido con que opera la selección.

El signo negativo de β (gradiente de selección) bajo los criterios de Lande y Arnold (1983; ver ejemplos en Nuñez-Farfan 1993) indica que la selección direccional opera a favor del fenotipo con menos escamas por unidad de longitud del cuerpo durante el movimiento natatorio.

El valor de β se mantuvo con signo negativo en todas las medidas de velocidad, tanto para las culebras adultas de ambas poblaciones como para los críos. El valor absoluto de β (gradiente de selección direccional) puede ser expresado en términos estandarizados del fenotipo (β'); la ventaja de la estandarización es que puede compararse con las β' de cualquier población de culebras y de cualquier edad. El signo

negativo de β' indica que una disminución en el número de escamas en una desviación estándar (con relación al tamaño de la culebra) podría reflejarse en un mejor desempeño natatorio. En la población de Acambay el desempeño natatorio tendría un incremento del 51.6% y 67.5% en las velocidades máxima y promedio respectivamente; en críos sería del 39.5% y 44.8% en las velocidades máxima y velocidad promedio respectivamente. En las culebras de El Cerrillo los valores β' de cada velocidad no fueron significativos.

TABLA 6.- ANÁLISIS DE SELECCIÓN SOBRE EL NÚMERO DE ESCAMAS POR UNIDAD DE CUERPO Y LA VELOCIDAD DE NADO, LOS RESULTADOS SON POR POBLACIÓN (A Y B) Y CRÍOS (C) DE T. eques, LOS VALORES EN PARÉNTESIS INDICAN LOS ERRORES ESTÁNDAR.

A) ADULTOS ACAMBAY

DESEMPEÑO	β	β'	R^2	t	P
vel. max.	-6.262 (2.881)	-0.516	0.267	-2.173	0.049
vel. prom.	-6.362 (1.931)	-0.675	0.455	-3.29	0.006

N= 15

B) ADULTOS EL CERRILLO

DESEMPEÑO	β	β'	R^2	t	P
vel. max.	-5.928 (3.536)	-0.367	0.135	-1.676	0.110
vel. prom.	-3.123 (2.721)	-0.260	0.068	-1.146	0.266

N=16

C) CRÍOS EL CERRILLO

DESEMPEÑO	β	β'	R^2	t	P
vel. max.	-5.868 (2.103)	-0.395	0.156	-2.789	0.007
vel. prom.	-2.352 (0.723)	-0.448	0.200	-3.249	0.002

N=44

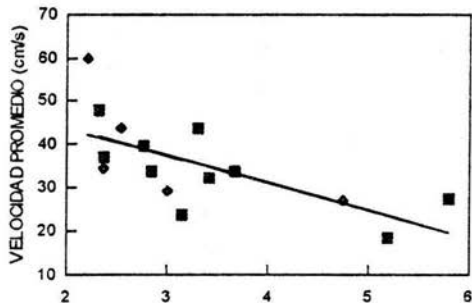
D) ANALISIS DE VARIANZA DE LA REGRESION

MEDIDA	ACAMBAY		EL CERRILLO		CRIOS	
	F	P	F	P	F	P
VEL. MAX.	4.723	0.049	1.330	0.29	7.779	0.007
VEL. PROM.	10.857	0.006	1.315	0.26	10.561	0.002

El modelo cuadrático, útil para medir selección estabilizadora o disruptiva no fue significativo para ninguna de las características medidas.

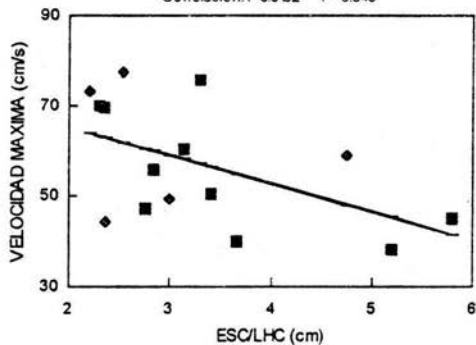
VELOCIDAD PROMEDIO EN ADULTOS
POBLACION ACAMBAY

VEL. PROM = $56.504 - 6.362 \cdot \text{ESC/LHC}$
Correlación: $r=0.6746$ $P=0.006$



VELOCIDAD MAXIMA EN ADULTOS
POBLACION ACAMBAY

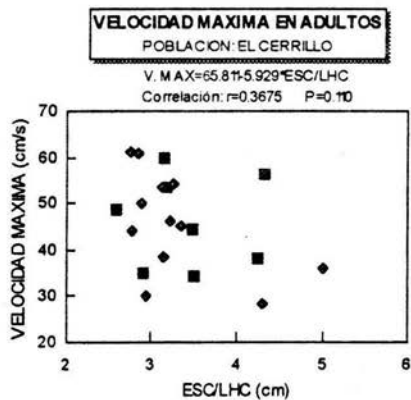
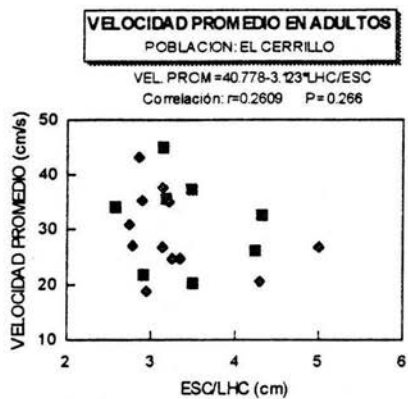
VEL. MAX = $77.830 - 6.262 \cdot \text{ESC/LHC}$
Correlación: $r=0.5152$ $P=0.049$



■ MACHOS ♦ HEMBRAS

3.47 ± 1.15 2.96 ± 1.03

FIGURA 3.—Regresión lineal para adultos de la población de Acambay.



■ MACHOS ◆ HEMBRAS
 3.41 ± 0.60 3.29 ± 0.67

FIGURA 4.—Regresión lineal para adultos de la población de El Cerrillo.

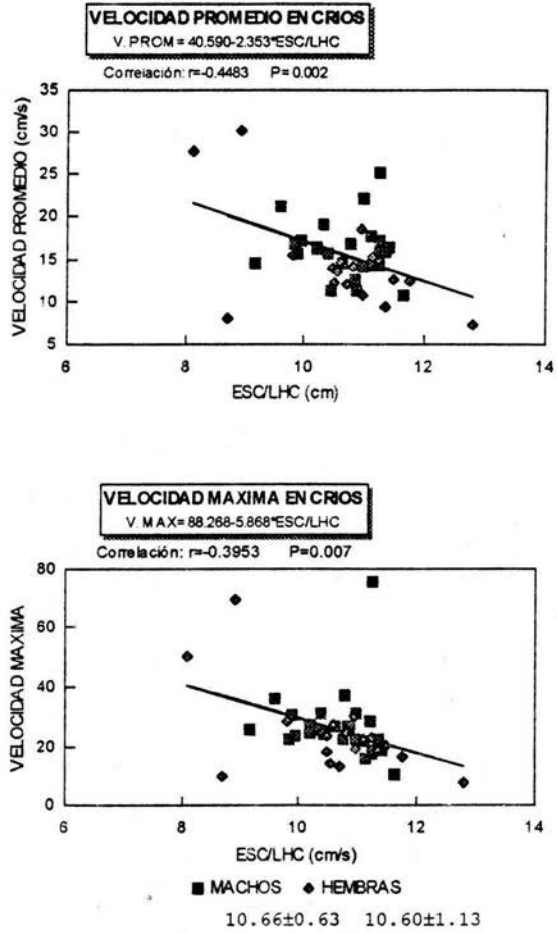



FIGURA 5.-Regresión lineal para críos de El Cerrillo.

5 DISCUSION



BIBLIOTECA
INSTITUTO DE ECOLOGIA
UNAM

VARIACION EN EL CAMPO

En Thamnophis eques la variación en el número de escamas no parece ser una característica propia de una localidad específica, sino un rasgo presente en varias poblaciones, pero, a la vez la variabilidad en el mismo rasgo fenotípico entre poblaciones es más grande que dentro de organismos de la misma población (ver fig. 1 y 2); como también lo demostró Arnold (1988) con la culebra Thamnophis elegans.

La similitud en el número de escamas ventrales reportada en este trabajo, entre la población de Acambay y El Cerrillo, podría ser explicada por un flujo genético, al no existir barreras geográficas que las separe. Por otro lado, en ambas poblaciones la temperatura, altitud, y precipitación pluvial no difieren substancialmente. Para las serpientes la temperatura es una variable ambiental que afecta la cantidad de escamas ventrales y caudales durante el desarrollo embrionario (Fox, 1945; Arnold, 1988); siendo un caracter constante durante toda su vida a partir del nacimiento (Kerfoot, 1970).

Cabe destacar que los valores extremos en el número de escamas ventrales se presentaron en las culebras de Acambay (fig. 2); tal fenómeno podría indicar una presión de selección más intensa sobre este rasgo fenotípico en las

culebras de Acambay que en las de El Cerrillo (ver mas adelante). El efecto podría estar asociado a diferencias en la abundancia de depredadores (animales y humanos), posiblemente con más depredadores en Acambay que en la unidad de El Cerrillo. Alternativamente es posible que se trate de dos poblaciones diferentes, adaptadas cada una a su ambiente particular. El porqué de la diferencia entre ambas poblaciones puede resultar muy especulativo y pudieran existir más razones que las planteadas. Otro punto a señalar se encuentra relacionado con lo reportado por Manjarrez y Macías-García (1993); estos autores señalaron a los críos como la categoría con el mayor número de escamas ventrales. En este trabajo también se encontró tal diferencia, además de que en las culebras adultas de ambos sexos, tanto en Acambay como en El Cerrillo se mantiene una distribución fenotípica en las poblaciones hacia tener pocas escamas ventrales (Figura 1). Esto sugiere que en transcurso de juvenil a adulto una fracción de esta variación fenotípica desaparece, quizás por efecto de la selección. Asimismo, es probable que en la población de El Cerrillo la presión selectiva sea principalmente sobre la categoría juvenil lo que origina la ausencia de selección en los adultos. En Acambay la presión de selección es sobre los adultos, sin embargo es necesario estimar la selección sobre los críos de esta población.

VELOCIDAD EN EL AGUA

Con respecto a la asociación entre número de escamas ventrales/vértebras-desempeño natatorio (velocidad máxima, velocidad promedio, y velocidad mínima), la hipótesis general fue apoyada solo para un grupo; es decir, sí existe una relación negativa entre el número de escamas y la velocidad de desplazamiento de la culebra, esta asociación es evidente en las culebras de la población de Acambay, las cuales mostraron un mejor desempeño natatorio conforme el número de escamas ventrales fue menor con relación a la longitud del cuerpo. En críos la hipótesis se sigue cumpliendo, más no así en las culebras adultas de El Cerrillo, donde el efecto no se presentó. Estos resultados no se contraponen a nivel específico con lo encontrado por Jayne (1988) entre Elaphe g. gutatta y Nerodia f. pictiventris, es decir, a los individuos con muchas escamas ventrales les costará más trabajo desplazarse en el ambiente acuático que a aquellas culebras con pocas escamas, por lo tanto el número de escamas ventrales es un factor importante para el movimiento en cada ambiente. El tener una mayor cantidad de escamas favorecerá una mayor flexibilidad (Jayne 1986), pero un menor número de escamas ventrales será benéfico en aquellos ambientes en donde se necesite de todo el cuerpo para la propulsión (Gans, 1974). Tal es el caso de aquellas serpientes cuyo hábitat sean los ambientes dulceacuicolas o marinos. Una primera

conclusión de este trabajo es que la serpiente T. eques presenta una estructura corporal que le facilita el desplazamiento acuático.

Cabe señalar que las serpientes acuáticas desarrollan muchas de sus actividades en tierra (como la termorregulación, cópula y nacimiento de sus crías), y que la principal actividad en el agua es la obtención de su alimento (Drummond, 1983). Según Ford y Seigel (1989) la principal fuerza selectiva en estos animales es la habilidad para conseguir su alimento. Debido a que esta especie debe moverse en dos ambientes muy distintos (terrestre y acuático), es posible que su estructura corporal tenga que ser aquella que le permita desarrollar el mejor movimiento en ambos ambientes; por lo que podrían enfrentar un Trade-off (disyuntiva) entre disminuir la cantidad de vértebras y tener una mejor propulsión en el agua, o aumentar la cantidad de escamas ventrales para mejorar el desplazamiento en la tierra.

Los resultados de este trabajo señalan que la selección natural favorecerá a las culebras que tengan pocas escamas ventrales con relación a su cuerpo; por lo tanto también señalarían al ambiente acuático como aquel al cual las culebras se estarían adaptando, sin embargo faltaría evaluar el desempeño en tierra. Ello también tendería a apoyar la idea de que la habilidad depredatoria podría ser un promotor

importante de la adaptación morfológica en número de vértebras en esta especie.

Bajo los resultados obtenidos, no resulta claro en qué punto del desarrollo de las culebras actúa la selección en contra de las culebras con más escamas ventrales. Para resolver esta pregunta se necesitarían individuos representantes de la clase juveniles en El Cerrillo y de críos y juveniles en la población de Acambay.

En este trabajo se observó un dimorfismo sexual entre las hembras (pocas escamas) y los machos (muchas escamas), tanto en los críos como en los adultos, consistente con los datos de Arnold (1988) para Thamnophis elegans. Es factible que dicha característica se herede ligada al sexo.

PROPORCION ESCAMAS VENTRALES VERTEBRAS

En un trabajo previo (Burgos, datos sin publicar), reportó una relación 1:1 entre el número de escamas ventrales y el número de vértebras corporales en Thamnophis eques, como también lo demostró Arnold (1988) para culebras del género Thamnophis en general. La proporción encontrada (Tabla 4) basándonos en culebras de ambas poblaciones (El Cerrillo y Acambay) sugiere que, en efecto, la variable utilizada en

este trabajo (número de escamas ventrales) es un índice del número de vértebras del cuerpo (y seguramente del número de músculos y nervios asociados).

En general, este estudio muestra que el trabajar con esta característica morfológica (número de escamas), puede dar una información muy relevante en términos de desempeño y probablemente adecuación en las culebras. Como señaló Bradley (1994), una variación morfológica intrapoblacional puede tener una gran influencia en adecuación si afecta el desempeño de los animales. No obstante, el efecto de la selección sobre el número de vértebras podría ser indirecto a través de selección sobre el tamaño del cuerpo, la variable utilizada en el análisis de selección así lo indica.

Con base en los resultados se puede inferir que los individuos que lleguen a la etapa reproductiva serán principalmente aquellos que tengan una estructura morfológica capaz de optimizar su desempeño natatorio. Con respecto a la diferencia en el número de escamas existente entre sexos (machos con más escamas que las hembras), probablemente esto sea debido a un dimorfismo sexual; ahora bien, no es posible estar seguros de esto último ya que los resultados obtenidos en este trabajo no van en la misma dirección con los obtenidos por Manjarrez y Macías-García (1993).

6 CONCLUSIONES

No hay diferencias en el número de escamas entre la población de Acambay y El Cerrillo.

El número de escamas en relación al tamaño del cuerpo está asociado al desempeño natatorio en la población de Acambay (adultos) y en críos de El Cerrillo.

El mostrar pocas escamas ventrales/vértebras con relación a la longitud corporal, aumenta el desempeño natatorio.

8 LITERATURA CITADA.

- Arnold, S. J. 1983. Morphology, performance and fitness. Amer. Zool., 23:347-361.
- Arnold, S. J. 1986. Limits on Stabilizing, Disruptive, and Correlational Selection set by the opportunity for Selection. Am. Nat. 128: 142-146.
- Arnold, S. J. 1986. Laboratory and field approaches to the study of adaptation in: Neural mechanism of prey recognition an example in amphibians on laboratory and field approaches to the study of adaptation. ed Feded, M. E. y Lauder 158-179pp Chicago.
- Arnold, S. J. 1988. Quantitative genetics and selection in natural populations: microevolution of vertebral numbers in the garter snake Thamnophis elegans, pp 619-636 in: Proceedings of the second international conference on Quantitative Genetics. B. S. Weir, E. J. Eisen M. J. Goodman, and G. Namkoong (eds) Sinauer, Sunderland, Massachusetts.
- Arnold, S. J. y Wade M. J. 1984. On the measurement of natural and sexual selection: Theory. Evolution, 38: 709-719.

- Arnold, S. J. y Wade M. J. 1984. On The measurement of natural and sexual selection: Applications. Evolution 38: 720-734
- Arnold, S. J. y Bennett A. F. 1984. Behavioural variation in natural populations III: Antipredator Displays in the garter snake Thamnophis radix. Anim. Behav. 32: 1108-1118.
- Ballinger, R. E. 1977. Reproductive strategies: food availability as a source of proximal variation in a lizard. Ecology 58:628-636.
- Bradley, J. T. 1994. Ecological morphology of locomotor performance in Squamata reptiles. In Ecological Morphology,. P. C. Wainwright, y S. M. Relly. University of Chicago Press.
- Brodie III, E. D. 1989. Behavioral modification as a means of reducing the cost of reproduction. Am. Nat. 134: 225-238.
- Bull, J. J. 1987. Evolution of Phenotypic variance. Evolution 41: 303-315.
- Bynum, W. F. y J. A. Barret 1985 El origen de las especies, versión abreviada e introducción de Richard E. Leakey. Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología; México.

- Conant, R. 1963. Semiaquatic snakes of the genus Thamnophis from the isolated drainage system of the Río 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): 125-127.
- Crespi, B. J. y Fred, L. B. 1989. A Path-Analytic model for the measurement of selection of morphology. Evolution 43: 18-28.
- Cundall, D. 1987. functional morphology 106-140 In Snakes Ecology and Evolutionary biology. McGraw-Hill publishing company; New York.
- Dohm, M. R. y T. Garland Jr. 1993. Quantitative Genetics of scale count in the Garter Snake Thamnophis sirtalis. Copeia 4: 987-1002.
- Drummond, H. 1983. Aquatic foraging in garter snakes a comparison of specialists and generalists. Behaviour 86: 1-30.
- Drummond, H. y Macías García, C. 1984. Aprendizaje adaptativo en serpientes y la aproximación etológica. Revista Mexicana de Análisis de la Conducta 10: 172-192.
- Drummond, H. y Macías García, C. 1989. Limitation of a generalist: a field comparison of foraging snakes. Behaviour 108: 23-43.

- Downhower, J. F. y Luther, B., Opportunity for Selection: An Opropiate measure for evaluating variation in the potential for Selection Evolution 41: 1395-1400.
- Fitch, 1987. Collecting and life-history techniques 143-164pp. In snakes ecology and evolutionary biology. Mcgraw-hill publishing company New york.
- Ford, N. B. y Shuttlesworth, G. A. 1986. Effects of variation in food intake on locomotory performance on juvenile garter snake. Copeia 4: 999-1001.
- Ford, N. B. y Seigel, R. A. 1989. Phenotypic plasticity in reproductive traits: Evidence from a viviparous snake. Ecology 70: 1768-1774.
- Forsman, A. y Lindell, L. E. 1991. Trade-off between growth and energy storage in male Vipera berus (L.) under different prey densities. Functional Ecology 5: 717-723.
- Forsman, A. 1993. Survival in relation to body size and growth rate in the adder, Vipera berus. Journal of Animal Ecology 62: 647-655.
- Gans, C. 1962. Terrestrial locomotion without limbs. Am. Zool. 2: 167-182.
- Garland, T. Jr. y Arnold, S. J. 1983. Efects of a full stomach on locomotory performance of juvenile garter snake (Thamnophis elegans). Copeia 4: 1092-1096.

- Grant, V. 1985. The evolutionary Process. A critical review of evolutionary theory. Columbia University press. New York 499pp.
- Gray, J. 1946. The mechanism of locomotion in snakes. Jour. Exp. Biol. 23: 101-123.
- Hubbell, S. P. y Leslie, K. J. 1987. Enviromental variance in lifetime mating success, mate choice, and Sexual Selection Am. Nat. 130: 91-112.
- Huey, R. B. y Kingsolver, J. G. 1993. Evolution of resistance to high temperature in ectotherms Am. Nat. 142: 520-546.
- Jayne, B. C. 1985. Swimming in constricting Elaphe g. guttata and non costricting Nerodia fasciata pictiventris colubrid snakes Copeia 1: 195-208.
- Jayne, B. C. 1986. Kinematics of terrestrial snake locomotion Copeia 4, 915-927.
- Jayne, B. C. 1988. Muscular mechanism of snake locomotion: an electromyographic study of the sidewinding and concertina modes of Crotalus cerastes, Nerodia fasciata and Elaphe obsoleta. J. Exp. Biol. 140: 1-33.
- Jayne, B. C. y Albert, F. B. 1989. The Effect of Tail Morphology on locomotor Performance of Snakes: A Comparison of Experimental and Correlative Methods. J. Exp. Zool. 252: 126-133.

- Jayne, B. C. y Albert, F. B. 1990. Selection on locomotor performance capacity in a natural population of Garter Snakes. Evolution 44: 1204-1229.
- Kerfoot, C. W. 1970. The effect of functional changes upon the variability of lizard and snake body scale numbers. Copeia 2: 252-260.
- Koenig, W. D. y Stephen, S. A. 1987. Lifetime reproductive success, selection and the opportunity for selection in the white-tailed skimmer Plathemis lydia (Odonata: Libellulidae) Evolution 41: 22-36.
- Lande, R. y Arnold, S. J. 1983. The measurement of selection on correlated characters. Evolution 37: 1210-1226.
- Lang, M. 1992. A review of techniques for marking snakes, smithsonian herpetological information service 90: 1-19.
- Lind, A. J. y Welsh, H. H., Jr. 1994. Ontogenetic changes in foraging behaviour and habit use by the Oregon garter snake, Thamnophis atratus hidrophilus. Anim. Behav., 48: 1261-1273.
- Macías-García, C. y Drummond, H. 1988. Seasonal and Ontogenetic Variation in the Diet of the Mexican Garter Snake, Thamnophis eques, un Lake Tecocomulco, Hidalgo. Journal of Herpetology, 22: 129-134.

- Malnate, E. W. 1960. Systematic division and evolution of the colubrid snakes genus Natrix, with comments on subfamily Natricinae. Proceedings of the Academy of Natural Sciences, Philadelphia, Vol, 112, 41-71.
- Manjarrez, S. F. J. 1993 Limitación térmica de la actividad forrajera de Thamnophis melanogaster Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Manjarrez, S. F. J. y Macías-García, C. 1991. Feeding ecology of Nerodia rhombifera in a Veracruz swamp. Journal of Herpetology 25:499-502.
- Manjarrez, S. F. J. y Macías-García, C. 1993. Variación Morfológica intrapoblacional en la culebra de agua Thamnophis eques. Bol. Soc. Herpetol. Mex. 5: 1-5.
- Mitchell-Olds, T. y Ruth, G. S. 1987. Regression analysis of Natural Selection: Statistical inference and biological interpretation. Evolution 41: 1149-1161.
- Mushinsky, H. R. y Miller, D. E. 1993. Predation on water snake: Ontogenetic and interespecific consideration. Copeia 3: 660-665.

- Nuñez, F. J. S. 1991. Biología evolutiva de Datura stramonium L. En el centro de México; Selección Natural de la resistencia a los herbívoros, sistema de cruzamiento y variación genética intra e interpoblacional. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Nuñez-Farfan, J. S. 1993. Selección natural en el campo: revisión de la evidencia reciente en: Tópicos de Biología Evolutiva. Juan Nuñez-Farfan y Carlos Cordero, editores; México.
- Porter, K. R. 1972. Herpetology. W. B. Saunders company Philadelphia.
- Pough, H. F. y Groves, J. D. 1983. Specializations of the body form and food habits of snakes. Amer. Zool., 23: 443-455.
- Ruben, J. A. 1977. Morphological correlates of predatory modes in the coachwhip (Masticophis flagellum) and rosy boa (Lichanura roseofusca). Herpetologica 33: 1-6.
- Schluter, D. 1988. Estimating the form of Natural Selection on a quantitative trait. Evolution 42: 849-861.
- Seigel, R. A. y Henry, S. F. 1984. Ecological patterns of relative clutch mass in snakes. Oecologia (Berl) 61: 293-301.

- Seigel, R. A. et al. 1987. Reduction in locomotor ability as a cost of reproduction in gravid snakes.
Oecologia (Berl) 73: 481-485.
- Seigel, R. A. y Ford, N. B. 1992. Effects of energy input on variation in clutch size and offspring size in a viviparous reptile. Functional Ecology 6: 382-385.
- Shine, R. 1979. Activity patterns in australian elapid snakes (squamata: serpentes, elapidae), Herpetologica, 35: 1-11.
- Shine, R. 1980. "Costs" of reproduction in reptiles.
Oecologia (Berl) 46: 92-100.
- Shine, R. 1993. Sexual size dimorphism in snakes. in Snakes ecology and behavior (Ed. by R. A. Seigel and J. T. Collins), 49-86 pp. USA: M^c Graw hill.
- Snell, H. L., H. M. Snell y C. R. Tracy. 1984 Variation among populations of galapagos land iguanas (conolopus): contrasts of phylogeny and ecology. Biol. Jour. Linn. Soc. 21: 185-207.
- Sosa, N. O. 1982 Estudio Preliminar de la ecología alimenticia de tres especies de culebras semiacuaticas del género Thamnophis en los estados de Zacatecas y Durango México. Tesis de Licenciatura E. N. E. P. Iztacala. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Wade, M. J. y Kalisz, S. 1989. The additive partitioning of selection gradients. Evolution 43: 1567- 1569.

- Wade, M. J. y Kalisz, S. 1990. The causes of Natural Selection. Evolution 44: 1947-1955.
- Walton, M. et al. 1990. The energetic Cost of Limbless Locomotion. Science 249: 524-527.

AGRADECIMIENTOS

A MI TUTOR Y SINODALES

Dr. Constantino Macías García quien me propuso el tema, me dio libertad para el diseño del material necesario en las pruebas y me facilito el uso de las instalaciones del Centro de Ecología, particularmente del Laboratorio de Conducta. Además por haber revisado desde la primera hasta la última versión de esta tesis. En su momento, todo lo descrito me permitió finalizar este trabajo.

M. en C. Javier Manjarrez Silva al que le debo mucho del apoyo logístico para la captura de culebras en el Cerrillo y la corrección de una serie de manuscritos de lo por fin es mi tesis de licenciatura.

Dr. Juan Nuñez Farfan Por ayudarme en el nuevo análisis estadístico y darle cuerpo a la interpretación de los resultados, lo que se llevó varias sesiones de trabajo conjunto.

Dra. Roxana Torres Avilés. Por las revisiones y platicas sobre la tesis.

Dr. Hugh Drummond Durey Por su revisión tan estricta a esta tesis, lo que condujo a una mejor claridad en el orden y estructura del trabajo escrito.

A LAS PERSONAS E INSTITUCIONES QUE APOYARON ESTE ESTUDIO:

EL Hospital Medico Veterinario de Pequeñas Especies de la U.A.E.M. Por las radiografías facilitadas.

Oscar Ríos Por las culebras donadas para este estudio.

A Luis Zambrano por el tiempo dedicado a revisar esta tesis.

A cada uno de mis compañeros y amigos del Centro de Ecología (hoy Instituto de Ecología), de la Facultad de Ciencias y del Museo Universum.

DEDICATORIAS

A El Mono (Mi Papa), con quien se aprende a trabajar sin descanso hasta finalizar el trabajo. A mi mama, que no permite que se diluya la comunicación familiar. A mis dos hermanos consanguíneos: Páris y Adán con quienes he pasado aventuras tan extrañas y divertidas durante nuestro crecimiento. Cada uno de ellos son en cierta forma responsables de la realización de esta tesis.

A mi familia tanto del lado materno (Mama Ene, Papa Eyo y Cada uno de mis Tíos Primos, Sobrinos. etc. etc. etc.) como paterno (Abuelito y Abuelita tías y primos).

Al Dr. Aurelio Ramírez Bautista quien me permitió adentrarme en el gusto por los reptiles. Al Dr. Adolfo Cordero por brindarme apoyo para tratar de materializar el canal de agua para mi estudio.

A Rosalinda por su apoyo, muy a su manera.