

00343



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISION DE ESTUDIOS DE POSGRADO

EL PAPEL DE LA QUIMIORRECEPCION Y LA VISION EN EL
RECONOCIMIENTO DEL ALIMENTO Y DE LOS
DEPREDADORES POTENCIALES DE Heloderma horridum
(SAURIA: HELODERMATIDAE)

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADEMICO DE
MAESTRIA EN CIENCIAS

(Biología
Animal)

P R E S E N T A :
CARLOS JESUS BALDERAS VALDIVIA

DIRECTOR DE TESIS: DR. AURELIO RAMIREZ BAUTISTA

2000



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.

Agradecimientos

Por el gran apoyo durante el desarrollo de este trabajo, pero sobretodo, por el trato humano que me brindaron, a los Doctores Aurelio Ramírez quien con su impulso y confianza hizo posible este trabajo, a René Cárdenas y Adrián Nieto que encausaron y mejoraron mi trayectoria con su experiencia, profesionalismo y amistad

Especialmente a mi esposa Diana por su apoyo y comprensión

A los Doctores (as) Ma. Del Coro Arizmendi, Miriam Benabib, Cornelio Sánchez, Víctor H Reynoso y Julio Lemos que mejoraron notablemente este trabajo con sus valiosas sugerencias.

Especialmente a los Doctores (as) Felipe Noguera, Ricardo Ayala y Alicia Rodríguez que permitieron mi trabajo de campo.

A los Doctores (as) Jorge Flores, Alejandra Alvarado, José A. Chamizo, Cristina Heine y Ma. Isabel Carles que me abrieron las puertas de los recursos materiales y humanos de incalculable valor, y desde luego a Julieta Fierro y Julia Tagueña por el último empuje que necesitó este trabajo.

A Maricella y Fabián Barrera por su apoyo y entusiasmo que me brindaron

A la Sra. Elena, Sra. Eva, Sra. Luci, Sr. Vidrios, Sr. Landín, al "Profe", Sr. Ignacio Ramírez, Abel, Leonor, Delia y a todo el personal de la estación de Biología de Chamela, Jal. quienes nuevamente me hicieron sentir la amabilidad en ese paraíso mexicano.

Al los Doctores Enrique Pinzón, Víctor M. Salgado e Ismael Torres que me brindaron la oportunidad de compartir sus recursos, pero más importante aún, su amistad y confianza incondicional que han depositado en mí.

Especialmente a mi incondicional amigo y compañero Daniel Barreto, al igual que a Rocío Gonzáles, Gisselle Flores, Mónica Salinas, Laura Contreras, Valentina Carrasco, Andrómeda Rivera, Jorge Brambila, Henry Carmona, Edgar Hernández, Yankuic Galván, Carlos Muench, Sergio Juárez, Iván Castellanos, Carlos Madrid, Malinalli Rodríguez, Ramón Nuñez y Miriam Gutiérrez por su colaboración en el campo y el laboratorio.

A Carlos López, Martha Yañes, Paco Soberón, Margarita Garza, Ricardo, Xochitl y Luis por su interés y ayuda en mi trabajo cuando les fue posible, y a todas aquellas personas que indirectamente contribuyeron en el desarrollo de este proyecto.

RESUMEN

Se estudió el papel que desempeñan los sentidos de la vista y vomeronasal (quimiorreceptores) en el comportamiento alimentario producido por sus principales presas y en la respuesta antidepredadora causada por siete serpientes en una población de adultos de *Heloderma horridum* de la región de Chamela, Jalisco. El comportamiento de la tasa de oscilación de la lengua (TOL), la latencia de ataque (ATQ) al alimento y la latencia de escape (ESC) a los depredadores, demostró que el sentido quimiorreceptor tiene un papel primario con respecto a la visión para discriminar a sus presas y a sus depredadores. El estímulo visual pasivo o activo de la presa, no tiene un efecto importante en el comportamiento alimentario, pero el estímulo activo combinado con el químico, puede potenciar la respuesta en una magnitud de siete veces. El estímulo visual estático de las serpientes no causó respuesta antidepredadora, los estímulos visuales activos no fueron estudiados. El estímulo químico de la dieta indicó que *H. horridum* tiene una preferencia por presas activas de vertebrados (p. e. roedores) seguida por los huevos de vertebrados (p. e. de ave). Los estímulos químicos mostraron que las serpientes *Boa constrictor*, *Crotalus basiliscus* y *Agkistrodon bilineatus* causaron la respuesta antidepredadora más rápida, *Drymarchon corais* y *Loxocemus bicolor* causaron una respuesta menos notable y *Oxybelis aeneus* y *Trimorphodon biscutatus* no ocasionaron respuesta antidepredadora. El desempeño de los sentidos quimiorreceptores de *H. horridum* está directamente relacionado con la evolución del "modo de forrajeo activo" de otras familias de lagartijas. El comportamiento antidepredador tiene una mayor relación con los aspectos ecológicos de las serpientes estudiadas que con la historia evolutiva de las mismas.

CONTENIDO

	Página
INTRODUCCIÓN	1
Características de la especie	1
Especies relacionadas	2
Distribución natural y estatus de conservación	3
Hábitat, hábitos y comportamiento	4
Área de colecta	6
Localidad	6
Comunidad vegetal	7
Saurofauna	7
Ofidiofauna	7
ANTECEDENTES	8
Generales	8
Etoecología de la alimentación	10
Etoecología de la antidepredación	11
Justificación	12
OBJETIVOS	14
MÉTODOS	15
Generalidades	15
Manejo, cuidados y ética	15
Observaciones de campo	17
Ambiente	17
Alimento	18
Depredadores	18
Experimentación	18
Variables controladas	18
Diseño experimental: conducta alimentaria	20
Diseño experimental: conducta antidepredadora	22
Análisis estadístico	23
Población biológica y estadística	23
Protocolo estadístico	24
RESULTADOS	26
Datos de campo	26

La dieta	26
Los depredadores	28
Experimentación	30
Conducta alimentaria	30
Conducta antidepredadora	34
DISCUSIÓN	41
Conducta alimentaria	41
Conducta antidepredadora	46
LITERATURA CITADA	54

INTRODUCCIÓN

El interés por conocer aspectos biológicos de una especie, tales como su comportamiento y ecología, rebasa las expectativas de satisfacer la curiosidad del hombre sólo por conocer. El aporte de nueva información biológica de una especie ayuda a entender la estructura de los ecosistemas, a mejorar su aprovechamiento y a la conservación de sus elementos vivos

Heloderma horridum Wiegmann, 1829, conocido en México principalmente como "escorpión" (Smith & Taylor, 1966; Álvarez Del Toro, 1982; Campbell & Lamar, 1989; Ramírez-Bautista, 1994) es una especie notable por su morfología, anatomía, relaciones filogenéticas y distribución (Bogert & Martín Del Campo, 1956). Hasta ahora se ha investigado sobre su clasificación, biogeografía e historia natural, pero poco se sabe sobre su comportamiento y ecología cuando interactúa con sus presas y sus depredadores, por lo que estos últimos aspectos ocuparán el contenido del presente trabajo.

Características de la especie

Heloderma horridum es una especie de lagartija de tamaño grande, con una longitud hocico-cloaca (LHC) de 378 a 405 mm, siendo más grandes los machos que las hembras; la longitud total del cuerpo alcanza en promedio 700 mm, pero se sabe que pueden llegar a medir hasta 1000 mm, ocupando la cola el 65% del largo total (Smith & Taylor, 1966; Campbell & Lamar, 1989; Ramírez-Bautista, 1994)

La cabeza de la lagartija es de forma triangular, posee garras largas y fuertes para excavar y trepar, la cola es robusta y naturalmente prensil (Ramírez-Bautista, 1994). El cuerpo está cubierto por escamas no imbricadas; en el dorso son redondeadas y convexas con apariencia de cuentas de chaquiras o gránulos, mientras que en la región ventral son rectangulares y forman varias filas. Bajo la piel tiene procesos osteodérmicos distribuidos en el dorso de la cabeza, patas, cuerpo, cola y la región preanal (Campbell & Lamar, 1989) los que dan dureza y rigidez al animal para protegerlo contra los depredadores y el medio físico.

Existen cambios ontogenéticos en la coloración del cuerpo del escorpión, observándose que los organismos juveniles muestran tonalidades amarillas más

brillantes que los adultos (Álvarez Del Toro, 1982, Campbell & Lamar, 1989) Su coloración natural es críptica, debido a que el patrón reticulado de los colores claros y oscuros de su cuerpo se confunden con la hojarasca, arena y rocas del suelo.

Los helodermátidos son la única familia de lagartijas que tienen un aparato venenoso, éste es accionado por una fuerte musculatura mandibular que lo hace más eficiente en su funcionamiento (Beck & Lowe, 1991). En cada lado de la mandíbula tienen una glándula productora de neurotoxinas, dividida en lóbulos y con un sistema de conductos para verter su contenido en la base de los dientes. Los dientes tienen un par de canales que ayudan a escurrir la toxina por capilaridad hacia su víctima mientras muerde fuerte y tenazmente (Álvarez Del Toro, 1982).

La dosis letal 50 (DL₅₀) de la toxina es de 2 mg/kg para ratones de laboratorio y es más potente que la de otros reptiles venenosos. Los componentes enzimáticos y la letalidad son constantes todo el año, la toxina es estable a una temperatura mayor de 120° C durante varios minutos en autoclave (Alagón *et al.*, 1982). La lagartija puede proporcionar cerca de 0.5 ml de veneno, conteniendo más o menos 40 mg que podrían matar cientos de ratones de 20 gr en menos de 20 h. Los síntomas de intoxicación en ratones son excitabilidad, convulsiones y espasmos neuromusculares, hemorragia ocular y gastrointestinal, disnéa, edema y fallas respiratorias. En humanos son similares los síntomas, además de ocurrir hipotensión arterial y vómito; es rara la necrosis tisular en las víctimas (Alagón *et al.*, 1982, Streiffer, 1986).

A pesar de las propiedades toxicológicas del veneno del escorpión, son raros los casos mortales en humanos, debido a su comportamiento tolerante, a su lentitud motriz, a que el aparato tóxico es rudimentario y a que no es una especie abundante (Álvarez Del Toro, 1982). Los accidentes más frecuentes ocurren en centros de investigación por falta de experiencia, descuido o manejo inapropiado, en casos excepcionales en aficionados que cuidan mascotas poco usuales (Streiffer, 1986; Card & Roberts, 1996).

Especies relacionada:

En la actualidad *Heloderma suspectum* Cope, 1869 es la única especie estrechamente relacionada con *H. horridum* (Bogert & Martín Del Campo, 1956). Se especula que las dos especies pueden ser simpátricas, pero considerando que tienen una distribución o coexistencia común en el sur de Sonora y norte de Sinaloa, pueden

relacionarse al menos parapatricamente (Campbell & Lamar, 1989).

Son muy parecidos *Heloderma horridum* y *H. suspectum*, sólo que el segundo desarrolla menor tamaño (250-350 mm LHC), su cola es más corta y abarca un 55 % de la longitud total del cuerpo, raramente excede los 500 mm de longitud total y su coloración es más brillante, abarcando tonos amarillo, naranja y rosa (Smith & Taylor, 1986; Campbell & Lamar, 1989).

Sólo la familia Varanidae se considera cercanamente relacionada con los helodermátidos; en la actualidad, ésta ocurre únicamente en el viejo continente (Bogert & Martín Del Campo, 1956).

Distribución natural y estatus de conservación

La distribución del escorpión abarca desde México hasta Guatemala, siguiendo la vertiente del Océano Pacífico. En México se distribuye desde Sonora (parte sur), Sinaloa, Nayarit, Jalisco, Colima, la Cuenca del Río Balsas en Michoacán y Morelos, siguiendo por Guerrero y hasta Chiapas. Vive a altitudes desde el nivel del mar hasta los 1500 msnm (Bogert & Martín Del Campo, 1956; Campbell & Lamar, 1989).

Se han sugerido cuatro poblaciones aludiendo a un mismo número de subespecies: *Heloderma horridum exasperatum* en el sur de Sonora y norte de Sinaloa, *H. h. horridum* con la mayor distribución de todas, en el centro de las costas mexicanas incluyendo la cuenca del Río Balsas, Guerrero y Oaxaca, *H. horridum alvarezii* en la depresión central del Río Grijalva en Chiapas y oeste de Guatemala, y *H. h. charlesbogerti* en el Valle del Río Motagua en el Oeste de Guatemala (Campbell & Lamar, 1989). Smith & Smith (1991) enlista a *H. h. mathewi* en su sinopsis, lo que sugiere otra posible población.

Hay diferencias entre las poblaciones geográficamente alejadas. Los ejemplares del norte presentan procesos mentales conspicuos en la dentición lateral y tienen una coloración del cuerpo más brillante, mientras que en las poblaciones del sur ocurre lo contrario con estos rasgos (Álvarez Del Toro, 1932).

A lo largo de su distribución geográfica, *H. horridum* ha recibido diferentes nombres coloquiales además de escorpión: lagarto enchaquirado, talachini, tole-chini, galwemma, ciyx, siy, acaltetepon, caltetepon, temacuilcahuya, guchachisshe, silafica (Campbell & Lamar, 1989), iguana boba, iguana mensa, iguana mansa, lagarto cabeza

de gota, lagartija azteca y lagarto de cuentas, entre otros (encuesta personal en los estados de Oaxaca y Chiapas)

Queda por agregar, que independientemente de los atributos anteriores, la norma oficial mexicana vigente NOM-059-ECOL/1994 considera a *Heloderma horridum* como una especie amenazada en nuestro país. Algunos motivos que han afectado la existencia de la especie son la destrucción de su hábitat, el sacrificio de los animales por ignorancia (González-Romero, 1982; Ramírez-Bautista, 1994; Ramírez-Bautista & Beck, 1996) y probablemente la introducción de fauna exótica en su ambiente natural

Hábitat, hábitos y comportamiento

Heloderma horridum es una especie que ocurre principalmente en los bosques tropicales caducifolios, porciones bajas de bosques de pino y bosques tropicales densos. Es una especie principalmente terrestre, a veces fosorial pero con habilidad para trepar árboles. Es de hábitos primariamente diurnos y ocasionalmente es crepuscular, con una actividad diaria bimodal de las 0700 a 1000 h y de las 1600 a 2000 h, siendo más conspicuo el segundo intervalo (Beck & Lowe, 1991).

El escorpión es carnívoro y tiene un modo de forrajeo activo (Cooper, 1992; Cooper, 1995; Cooper, 1989), alimentándose de pequeños vertebrados como roedores, aves, reptiles y sus huevos (Beck & Lowe, 1991; García & Ceballos, 1994; Ramírez-Bautista, 1994). En la región de Chamela son comunes las iguanas *Ctenosaura pectinata* e *Iguana iguana*, y sus nidos se han visto comidos por algún escorpión que dejó huellas sobre la arena. También son abundantes la paloma morada *Leptotila verreauxi* y la chachalaca *Ortalis poliocephala*, entre otras aves (Arizmendi *et al.*, 1990). De manera ocasional se ha observado en estas aves, que sus huevos son depredados por *H. horridum*, algunos huevos de *L. verreauxi* los tragan completos debido a que son pequeños, mientras que los de *O. poliocephala*, tan grandes como los de gallina doméstica, primero los rompen pausadamente con los dientes para luego recoger el contenido que escurre con la lengua

Existen otras presas de *H. horridum* en la región; hay una gran variedad de pequeños mamíferos como los roedores *Liomys pictus*, *Peromyscus* spp. y *Oryzomys* spp. que mantienen densidades altas, así como conejos *Sylvilagus cunicularius*, entre otros (Ceballos & Miranda, 1986). En una ocasión se colectaron por error neonatos de

rata *Oryzomys* spp., éstos fueron ofrecidos como alimento a un escorpión recién capturado, el cual los atacó repentinamente para comerlos, minutos después el animal seguía inquieto, buscando algún rastro de otra presa con su lengua.

En las observaciones anteriores, se ha podido apreciar que los helodermátidos aumentan la frecuencia de extrusión de la lengua, pero las presas pasivas como los huevos y las activas como los vertebrados desarrollados, difieren por su aspecto, sabor, olor y otras cualidades, lo que hizo notar una respuesta distinta del comportamiento con cada tipo de presa.

En el lado opuesto de la cadena trófica, el escorpión tiene varios enemigos naturales que los enfrenta con conductas de defensa características. Cuando el peligro es detectado a tiempo, el escorpión camina algunos pasos hacia atrás o da la vuelta en "u" y escapa lo más pronto, la respuesta defensiva puede acompañarse de otras pautas del comportamiento, como son: emitir fuertes resoplidos con el aire de sus pulmones, aplanar el cuerpo, ondular la cola, aumentar irregularmente la oscilación de la lengua o salivar abundantemente. En casos extremos, cuando está demasiado cerca o hay contacto físico con el depredador, el escorpión ataca mordiendo rápida y tenazmente.

Algunos depredadores de *Heloderma horridum* son las serpientes y las aves de presa, y entre los mamíferos están los coyotes, las zorras, los gatos monteses y los tejones (Ramírez-Bautista & Beck, 1996). De manera particular, algunas serpientes de las familias Boidae, Loxocemidae, Colubridae y Viperidae son de interés para la realización de este estudio, debido a que un hallazgo reciente mostró que *H. horridum* tiene una conducta antidepredadora, que muestra una habilidad para discriminar por medio de los sentidos quimiosensibles a las serpientes que pueden ser sus enemigas.

Como se ha visto, en gran medida los helodermátidos detectan los elementos de su entorno por rastros químicos, los que se integran al sistema vomeronasal y al papilar gustativo. El primero, constituido por el órgano de Jacobson que recibe las sustancias químicas capturadas con la lengua, y formado también por el epitelio del conducto nasal que es sensible a sustancias del aire. El segundo está constituido por las papilas gustativas en la punta de lengua (Bogert & Martín Del Campo, 1956; Porter, 1972; Young, 1997).

El sentido quimiosensible también es denominado como sistema vomero-olfativo (Cooper, 1992; Cooper, 1995), debido a que no es fácil excluir o estudiar por separado los sentidos de la degustación y del olfato (Cooper, 1990b), pues los órganos

involucrados, la falta de un paladar secundario y la lengua como principal vector para capturar las sustancias, forman un todo en su función (Porter, 1972, Webb *et al.*, 1978; Young, 1997). Este problema han influido en que se usen indistintamente los diferentes términos para referirse al sentido quimiorreceptor de los reptiles (Young, 1997).

Las observaciones anteriores sobre la conducta alimentaria y antidepredadora de *Heloderma horridum* han permitido el desarrollo del presente estudio, planteando la hipótesis de que la visión y la quimiorrepción adquieren un papel diferente para reconocer factores como son sus presas y algunos depredadores potenciales, y que confieren habilidades para discriminar específicamente estos estímulos.

Área de colecta

Localidad

La Estación de Investigación, Experimentación y Difusión de Biología Chamela se encuentra localizada a los 19° 30' de latitud Norte y a los 105° 03' de longitud Oeste, a menos de 2 km de la costa del Océano Pacífico, en el km 58-59 de la carretera federal 200, entre Barra de Navidad y Puerto Vallarta, municipio de la Huerta en el sureste del estado de Jalisco, México. La reserva tiene una superficie de 3300 ha, con elevaciones que van de los 30 a los 500 msnm. La localidad está incluida en el área oficialmente conocida como Región Prioritaria Chamela-Cabo Corrientes, donde existe una alta concentración de especies en riesgo y un alto nivel de endemismos (Ceballos & Miranda, 1986; Arizmendi *et al.*, 1990; Ramírez-Bautista, 1994).

La temperatura media anual de la región es de 24.9° C, con una temperatura mínima mensual que varía de los 14.8 a los 22.9° C, mientras que la temperatura máxima mensual es de 29.1 a 32.0° C. Los meses más calurosos son de marzo a septiembre. La precipitación media anual total es de 748 mm. La estación húmeda comienza en el mes de junio y termina en el mes de octubre o noviembre (con variación por cada año), mientras que la estación seca abarca del mes de diciembre o enero hasta el mes de mayo o junio (Bullock, 1986).

Comunidad vegetal

La vegetación predominante en el área de colecta es la selva baja caducifolia, con algunos manchones de selva mediana subcaducifolia cerca de los arroyos, cuyas pendientes conservan humedad durante la parte seca del año, siendo algunas especies de plantas más comunes *Lonchocarpus* sp , *Caesalpinia* sp , *Croton* sp., *Jatropha* sp., *Cordia* sp., *Couepia polyandra*, *Tabebuia donnell*, *Astronium graveolens* y una gran diversidad de líquenes y cactáceas (Solís, 1980; Lott *et al.*, 1987; Bullock, 1986).

Saurofauna

La saurofauna de la región de Chamela es abundante, conociéndose hasta el momento 20 especies distribuidas en diez familias: Eublepharidae, Gekkonidae, Polychrotidae, Corytophanidae, Iguanidae, Phrynosomatidae, Scincidae, Teiidae, Helodermatidae y Anguidae (Ramírez-Bautista 1994; Balderas-Valdivia, 1996). Por su tamaño, la familia Helodermatidae es la segunda más importante después de Iguanidae.

Considerando aspectos morfológicos, de comportamiento y hábitos, las familias que tienen relación genealógica estrecha con la familia Helodermatidae son Scincidae, Teiidae y Anguidae (Beck & Lowe, 1991) y se considera a ésta como un grupo más reciente entre las mencionadas (Estes *et al.*, 1988).

Ofidiofauna

Existen registradas en la localidad 34 especies de serpientes terrestres que conforman una comunidad de siete familias: Leptotyphlopidae, Boidae, Loxocemidae, Colubridae, Elapidae y Viperidae. Todas las serpientes son carnívoras y algo notable es que la mayoría se alimenta de lagartijas, en las que se incluye *Heloderma horridum* además de comer otros vertebrados (Casas-Ándreu, 1982; García & Ceballos, 1994; Ramírez-Bautista, 1994).

ANTECEDENTES

Generales

En los helodermátidos, la investigación sobre aspectos de la conducta ha sido poco explorada, pero otras contribuciones pueden ayudar a su conocimiento. Algunas aportaciones han permitido conocer patrones de actividad en el tiempo y el espacio, hábitos alimentarios y biología térmica de *Heloderma suspectum* (Beck, 1990). Asimismo, Beck & Lowe (1991) realizaron estudios semejantes con *H. horridum* donde incluyeron además información sobre el uso del espacio físico para refugios. En otro trabajo, Beck & Ramírez-Bautista (1991) describieron el comportamiento agonístico de *H. horridum* definiendo la secuencia de pautas conductuales y advirtiendo que hay una posible estructura social de la población.

En un estudio de corte fisiológico, Beck *et al* (1995) analizaron la capacidad energética de actividad de los helodermátidos, que explica la resistencia física que poseen durante el esfuerzo por tiempo prolongado, por ejemplo, durante la conducta agonística, el forrajeo o en la defensa contra depredadores. Los dos últimos son importantes para entender las limitaciones durante el forrajeo o el enfrentamiento directo de sus enemigos, permitiendo a la especie realizar un mayor esfuerzo en momentos críticos.

Un trabajo importante que ha servido como parámetro para el presente estudio, se refiere al desempeño del órgano vomeronasal de *H. suspectum* y *Varanus exanthematicus*, que provee evidencia de que el sentido quimiorreceptor es importante en la localización de la presa (Cooper, 1989)

Para integrar a *H. horridum* en el estudio de la percepción vomeronasal y visual de su entorno, es necesario comprender que en la mayoría de los animales (al menos vertebrados) la vista, el oído y el olfato son los sentidos que sirven mejor para recibir estímulos de larga distancia, mientras que el tacto y el gusto funcionan mejor en distancias cortas (Slater, 1991); por lo tanto, se sabe que los reptiles como *H. horridum* y otras familias reptilianas desarrollan más los sentidos quimiorreceptores para definir su entorno a distancias cortas (Young, 1997).

En general, la detección de los estímulos del entorno ecológico como pueden ser presas, depredadores, congéneres, humedad y substrato, entre otros, es efectuada

independientemente por la interacción de dos o más sentidos, los cuales tienen además, un orden diferente de importancia en la recepción de las señales (Cock Buning, 1983). La diferencia que puede haber entre las especies, depende de los hábitos de los organismos, que son reflejo de las adaptaciones seleccionadas por los factores ecológicos y de la historia evolutiva de los reptiles (Schwenk, 1988).

El papel que juegan estos sentidos ha sido de mayor interés en estudios de la conducta alimentaria y su evolución, mientras que la investigación del comportamiento antidepredador ha sido menos documentada. En los reptiles, los grupos más estudiados han sido las serpientes (Chiszar & Radcliffe, 1976; Chiszar *et al.*, 1980, 1982, 1986; Melcer & Chiszar, 1989; Furry *et al.*, 1991; Haverly & Kardong, 1996; Lancaster & Wise, 1996; Waters *et al.*, 1996) y algunas lagartijas (Nicoletto, 1985a, b; Cooper, 1989, 1990a, b, 1992, 1996).

Uno de los métodos más empleados para realizar este tipo de investigaciones ha consistido en registrar y comparar la Tasa de Oscilación de la lengua (TOL, Burghardt, 1967; Chiszar & Radcliffe, 1976; Cooper *et al.*, 1998), ya que se puede inducir un aumento notable en la extrusión lingual por efecto de diferentes estímulos externos, tales como el alimento y la presencia de depredadores, entre otros. La TOL, desde este punto de vista, permite cuantificar la magnitud de la respuesta a los estímulos químicos (Cooper, 1990b).

Un aspecto simultáneo de la respuesta al estímulo, que también es un indicador de cambios significativos en el comportamiento, es denominado latencia de la respuesta; es decir, el tiempo que transcurre entre la detección del estímulo y la producción de la conducta de interés. La Latencia de Ataque (ATQ) a la presa es uno de estos casos (Cooper, 1989; Cooper & Alberts, 1990). Así, Nicoletto (1985b), Cooper (1989, 1992) y Cooper & Alberts (1990) han inferido en algunas lagartijas, el grado de percepción de los estímulos y la participación de varios órganos de los sentidos, estableciendo la variabilidad del comportamiento oscilatorio de la lengua y la latencia de respuesta inter e intraespecíficos.

La TOL se puede medir en serpientes y lagartijas de forrajeo activo, mientras que en saurios iguaninos este comportamiento no es muy notable (Cooper, 1989, 1990a, b, 1992; Nicoletto, 1985a, b; Stamps, 1977).

A diferencia de las familias Chamaleonidae, Agamidae, Phrynosomatidae, Polychrotidae y Tropiduridae (Cooper, 1992, 1995; Schwenk, 1988), en Helodermatidae,

Varanidae, Anguidae, Lacertidae, Teiidae y Scincidae, (Cooper, 1989, 1990b; Nicoletto, 1985a, Schwenk, 1988), la quimiorrecepción tiende a ser una función primaria sobre la visión. Sin embargo, también se ha descubierto que una interacción o combinación de los sentidos pueden formar un complejo, produciendo diferentes efectos en el comportamiento, por ejemplo, respuestas sinérgicas o potenciadas; algunas de estas respuestas han sido observadas en serpientes (Haverly & Kardong, 1996) y escincos (Nicoletto, 1985a, b). Al realizar estos estudios, es importante medir las pautas del comportamiento que se desencadenan subsecuentemente ante una circunstancia o estímulo particular ya que permiten establecer patrones conductuales predecibles (Burger, 1990; Van Damme *et al.*, 1995).

Etoecología de la alimentación

La conducta forrajera de los reptiles tiene como fin la detección del alimento y la respuesta final se resume en la acción de atacar a la presa. Estas acciones se pueden describir en función del tiempo, ya sea por su duración, su frecuencia o tiempo que tarda la respuesta. Cooper (1989) observó que *Varanus exathematicus* y *Heloderma suspectum* desarrollaron una latencia de ataque a su presa diferente, marcando las características intraespecíficas de este rasgo.

La simple observación muestra que parte del comportamiento de la alimentación reptiliana varía ampliamente entre las familias y casi siempre está en función de algún órgano de los sentidos. En estudios de campo, usando modelos de plastilina de diferente coloración, se ha confirmado que en las iguanas (principalmente herbívoros), el sentido de la vista tiene una función relevante y que no sólo se usa para encontrar el alimento, sino además, para distinguirlo por propiedades como el color, llegando a omitir los olores y sabores (Janzen & Brodie, 1995); sólo en posiciones y distancias cortas las iguanas recurren a los sentidos quimiorreceptores para confirmar las cualidades de los estímulos alimentarios (Cooper, 1995).

En algunos reptiles carnívoros como serpientes y lagartijas de forrajeo activo, la visión y otros sentidos como la temorrecepción juegan un papel preponderante en la detección y el reconocimiento de la presa (Cock Buning, 1983; Breidenbach, 1991); mientras que la señal química sólo parece confirmar la presencia de la presa viva (Nicoletto 1985b; Cooper, 1992). En estos estudios, se afirma que este patrón de

integración de señales permite un ahorro de energía al evitar falsos ataques a cualquier objeto

En experimentos con lagartijas insectívoras, se ha demostrado que durante la detección de la presa, la señal visual independiente tiene una importancia primaria, mientras que el estímulo químico es secundario. Secuencialmente se mostró que el estímulo control tiene menor efecto que el químico, a su vez éste tiene menor efecto que el visual y todos los anteriores actúan con menor intensidad cuando se combinan los estímulos químico + visual. Esto significa que pueden funcionar independientemente o formar un complejo según las circunstancias de forrajeo (Nicoletto, 1985a).

La manera en que interactúan la función quimiorreceptora y la visión durante el forrajeo se conoce poco todavía en saurios de la familia Helodermatidae. Observaciones recientes en *Heloderma horridum* muestran que el aumento de la TOL se manifiesta notablemente después de que es detectada la señal química del alimento, lo que ha llevado a plantear como primera parte de este estudio, que la quimiorrecepción puede jugar un papel primordial con respecto a la función visual para la localización, discriminación y ataque a la presa.

Etoecología de la antidepredación

Se ha señalado que los órganos de los sentidos son el medio de captura de los estímulos alimenticios, pero también estos sentidos constituyen el medio para detectar oportunamente a los factores de riesgo potencial como pueden ser los depredadores naturales. Aunque estos aspectos del comportamiento animal han sido menos explorados, los métodos descritos en párrafos anteriores, también han permitido su estudio, sólo que en circunstancias donde los individuos confrontan a sus depredadores y no a sus presas.

Estudios recientes han demostrado que la señal química de un depredador potencial, como puede ser el caso de una serpiente, eleva notablemente la TOL de las lagartijas que depreda, generándose una respuesta antidepredadora caracterizada por movimientos de evasión, posturas y actitudes características de circunstancias de peligro para la lagartija (Van Dame *et al.*, 1995). En experimentos realizados con serpientes de las familias Colubridae (Weldon, 1982) y Viperidae (Chiszar *et al.*, 1978; Burger, 1990) también se ha demostrado la habilidad que éstas tienen para discriminar serpientes

ofidiófagas de no ofidiófagas, midiendo la respuesta de la TOL y el grado de actividad exploratoria de la serpiente presa

Por otra parte, se sabe que los estímulos visuales advierten la presencia de enemigos potenciales (Grace, 1997) y desencadenan desde estrategias de escape inmediata hasta posturas estáticas del cuerpo con función críptica. Sin embargo, no se ha estudiado la forma en que se integran las funciones quimiorreceptora y visual, y tampoco hay estudios para saber si hay un reconocimiento específico o generalizado para el tipo de depredador.

Los estímulos visuales activos no son estudiados en esta sección. Sin embargo, cabe señalar que son de los más complejos de interpretar en condiciones controladas, ya que hay componentes visuales de la presa como la forma y patrón del movimiento que producen respuestas diferenciales en los reptiles (Macías García & Drummond, 1995; Haverly & Kardong, 1996). Otros componentes como el color, distancia, posición y velocidad del estímulo, entre otros, también producen cambios en la respuesta conductual, pero aislarlos independientemente es un reto mayor en los ensayos de laboratorio.

En el caso de *Heloderma horridum*, recientemente se ha observado que componentes químicos de la piel de algunas serpientes de su comunidad, producen en él una conducta aversiva, mostrando un mecanismo de defensa predecible que le permite el escape oportuno del depredador, siendo el segundo aspecto que se desarrolla en el presente estudio.

Justificación

Este estudio contribuye al conocimiento del comportamiento forrajero y antidepredador de *Heloderma horridum*, destacando la importancia de los sentidos quimiorreceptivos y visuales en el reconocimiento y selección de los diferentes tipos de alimento, permitiendo describir el patrón etológico del forrajeo. Por otra parte, se aportan los primeros datos sobre la importancia de estos sentidos en el reconocimiento específico de posibles depredadores, particularmente de algunas serpientes de la comunidad donde habita.

Al establecer los patrones del comportamiento se pueden hacer predicciones prácticas que faciliten conocer el modo en que la especie interactúa con su ecosistema y

que ayude al manejo y protección de este organismo. En este sentido, los criaderos o unidades de manejo que manipulen ejemplares vivos, podrán tener datos que guíen el mantenimiento adecuado, sustituyendo métodos improvisados por información más aproximada a la historia natural de la especie

Comprendiendo algunos aspectos del comportamiento forrajero y de la respuesta antidepredadora, es posible inferir una parte de la variabilidad biológica de la población estudiada. Tomando estos rasgos como cualquier otro carácter, se puede sentar un punto de referencia para ser comparado con otras poblaciones o especies. Al respecto, en un futuro puede establecerse un patrón evolutivo del comportamiento al comparar *Heloderma horridum* con grupos taxonómicos emparentados.

El conocimiento del comportamiento forrajero natural y antidepredador puede tener validez externa para estudios a futuro; es decir, puede compararse con otras poblaciones para saber si este patrón responde a interacciones ambientales, intraespecíficas o factores filogenéticos, y así, aplicar un criterio de conservación sustentado con pruebas que demuestren una interacción con otras especies tanto en el nivel trófico inferior como el superior.

Se pueden identificar a las principales especies involucradas en la cadena trófica inmediata, en este caso a las presas y a los depredadores de *H. horridum*, permitiendo estructurar las relaciones ecológicas entre las especies que desde luego también deben conservarse.

Finalmente, el conocimiento sobre la conducta y papel ecológico de *H. horridum* puede reducir el efecto de la ignorancia, interpretaciones equivocadas y mitos que han contribuido al sacrificio injustificado de esta especie (González-Romero, 1982; Ramírez-Bautista, 1994; Ramírez-Bautista & Beck, 1996).

MÉTODOS

Generalidades

El estudio se realizó durante la primavera y el verano de 1998, empleando cinco ejemplares adultos (dos hembras y tres machos) silvestres de *Heloderma horridum* con un intervalo de tallas de 370 a 393 mm de LHC. Los organismos se colectaron en la región de Chamela en el estado de Jalisco y se mantuvieron en cautiverio en un laboratorio con clima controlado de la Dirección General de la Divulgación de la Ciencia, UNAM. También se colectaron en la región siete especies de serpientes para realizar el estudio de la respuesta antidepredadora de *H. horridum*. Las serpientes fueron: *Boa constrictor*, *Crotalus basiliscus*, *Agkistrodon bilineatus*, *Drymarchon corais*, *Loxocemus bicolor*, *Trimorphodon biscutatus* y *Oxybelis aeneus*.

Manejo, cuidados y ética

Durante el desarrollo de este trabajo se consideraron algunos aspectos y recomendaciones sobre el cuidado y manipulación de especies vivas para la investigación. Lo anterior permitió obtener datos confiables al tomar en cuenta que los métodos de colecta, observación y situaciones del cautiverio, pueden poner de manifiesto la estimulación aversiva, condiciones deletéreas y situaciones de riesgo de las especies que se estudian (Guidelines for the use of animals in research, 1991).

La respuesta general es el estrés (cualquier amenaza real o percibida que afecte la homeóstasis del individuo) causada por factores genéticos, experiencia previa, situación social, percepción de los sentidos y por las características únicas de los individuos (Greenberg & Crews, 1990). Algunas manifestaciones anormales pueden ser: hiperactividad, movimientos anormales, depresión, escape, agresión, inmunodepresión, inapetencia, e inhibición reproductiva entre otras. En el caso de los helodermátidos, se sabe que tienen una gran capacidad de resistencia al esfuerzo físico (Beck *et al.*, 1995) y que se adaptan con facilidad al cautiverio por tiempo prolongado (Álvarez del Toro, 1982; González-Ruiz *et al.*, 1996). Parte de estos aspectos fueron monitoreados, observándose que la hiperactividad, agresión e inapetencia se manifestaron poco o no

ocurieron. El comportamiento habitual de los individuos lo desarrollaron en pocos días o semanas después de su captura

La captura y manipulación de los organismos se realizaron de acuerdo a las técnicas de Fowler (1978), siguiendo además las recomendaciones de la Guidelines for the use of animals in research (1991), de la IATA (Asociación Internacional de Transporte Aéreo) y de la CITES (Convención Sobre el Comercio Internacional con Especies en Peligro), que establecen las necesidades mínimas de encierro y transporte de especies animales (Kreger, 1997).

Después de la colecta y previo al transporte, los ejemplares de *Heloderma horridum* y de las siete especies de serpientes se hidrataron dándoles de beber agua y bañando sus cuerpos; se colocaron por separado en sacos de manta y luego en cajas de plástico opacas. En el laboratorio, las serpientes se ubicaron individualmente en terrarios de vidrio, proporcionándoles agua para beber *ad libitum* y alimento con frecuencia, según la especie. Los ejemplares de *H. horridum* se mantuvieron juntos y libres en el laboratorio (5 x 2 m), con agua para beber *ad libitum* y sin proporcionarles encierros individuales; cada individuo se ubicó voluntariamente en regiones de madera con aserrín, que se colocaron en diferentes lugares del piso del laboratorio. Sólo durante los experimentos fueron aislados en terrarios individuales.

La libertad de los organismos en el laboratorio tuvo la intención de disminuir la hiperactividad causada por el posible estrés y de mantener la condición física de los organismos. Los factores como la temperatura, fotoperíodo y humedad relativa, explicados más adelante, fueron semejantes a los del entorno natural donde habita la especie estudiada.

Estos estudios requieren de un período de aclimatación para las especies de interés y un proceso de habituación al experimentador (Cooper, 1990a, b), debido a que el despliegue de la conducta puede inhibirse por la presencia este mismo (Cooper *et al.*, 1998). Al respecto, Cooper (1990a, b) ha producido habituación en los organismos al experimentador y al entorno del área experimental, manipulando ocasionalmente a los animales en los encierros durante la alimentación e hidratación por varias semanas antes de las pruebas.

Se debe señalar que lo anterior puede producir un reflejo condicionado (respuesta conductual asociada a un estímulo no natural o no común) a estímulos como sonidos, colores, formas, movimientos, entre otros. Los animales en general, asocian

algunos de estos estímulos con sus necesidades vitales de alimento, termorregulación o escape de enemigos, manifestándose conductas aparentemente esperadas durante las pruebas experimentales, pero que no son necesariamente producto de los estímulos clave de interés (ver Slater, 1991) y que por lo tanto pueden ser mal interpretadas

En pruebas de discriminación quimiorreceptiva con *Dipsosaurus dorsalis*, se ha realizado manipulación de los animales de hasta 4 ó 5 minutos antes de los ensayos (Cooper & Alberts, 1990), pero en el presente estudio, los individuos de *Heloderma horridum* fueron colocados en los espacios experimentales de una a dos horas antes, con el fin de reducir el efecto del disturbio y el reflejo condicionado. Este período de reposo se adoptó de acuerdo a la experiencia previa obtenida con los animales en el laboratorio, observándose que era el tiempo necesario para que los organismos disminuyeran la hiperactividad por la manipulación y que no se inhibiera la conducta de interés. Otra desventaja de la habituación rutinaria es que disminuye la intensidad del comportamiento, por lo que con *H. horridum* se realizó una manipulación moderada, homogénea y no sistemática con todos los organismos experimentados.

Observaciones de campo

Ambiente

Se tomaron lecturas de la temperatura del suelo, de los refugios de *H. horridum* y del aire, así como lecturas de la humedad relativa ambiental y de los refugios. Los datos se tomaron en la mañana tarde y noche durante la estación seca y principio de lluvias de la región y usaron para reproducir los factores ambientales en el laboratorio. Las lecturas de temperatura y humedad se tomaron con un termohigrómetro digital Taylor[®] mod. 5368, $0/50 \pm 1^\circ \text{C}$ ($0-40^\circ \text{C}$), $\pm 2^\circ \text{C}$ ($41-50^\circ \text{C}$), y $25/95 \pm 5\%$ ($40-80\%$), ± 7 ($41-95\%$).

De cada organismo de *H. horridum* colectado se obtuvo inmediatamente la temperatura corporal (cloacal) usando un termómetro de mercurio Brannan[®] $-10/260 \pm 1^\circ \text{C}$. Lo anterior también se reprodujo en los experimentos de laboratorio.

Alimento

Se obtuvieron los contenidos estomacales y fecales de los ejemplares de *Heloderma horridum* para conocer su dieta natural. En la mayoría de los organismos capturados, el contenido estomacal se obtuvo por la regurgitación, ésta se dio de manera natural por efecto del estrés post-captura. Cuando no ocurrió espontáneamente, se indujo después de su captura, el método consistió en llenar con agua la cavidad estomacal de la lagartija por medio de una manguera de hule y vaciarla rápidamente en un recipiente, repitiendo el proceso una o dos veces (adaptado de Legler, 1977).

El contenido estomacal y las excretas, se preservaron en alcohol etílico de 96° al 70 % para su posterior identificación. Otro tipo de observaciones como, hora, TOL en el momento y tipo de actividad sin perturbar al animal, antes de la captura, también fueron registradas.

Depredadores

De las siete especies de serpientes colectadas, se extrajo el contenido estomacal y fecal para saber si en su dieta incluyeron a *H. horridum*. Todas las especies de interés encontradas en el campo fueron colectadas, pero sólo dos ejemplares se conservaron en cautiverio para las sesiones experimentales, las demás fueron liberadas lo más pronto posible.

Cuando no hubo regurgitación por efecto del estrés post-captura, ésta se indujo mecánicamente dando masaje en el vientre de la serpiente hacia atrás.

El contenido estomacal y las excretas obtenidas se preservaron en alcohol etílico de 96° al 70 % para ser identificados. Otro tipo de observaciones como la talla, hora y época de colecta también fueron registradas.

Experimentación

Variables controladas

Durante el trabajo de laboratorio se acoplaron las características ambientales del área de colecta con la actividad natural de *H. horridum* según Beck & Lowe, (1991),

Ramírez-Bautista & Beck (1996), Ramírez-Bautista (1994) y los datos de campo obtenidos durante el estudio.

Las sesiones experimentales se llevaron a cabo en un intervalo de temperatura ambiental de 27 a 28° C semejante a la temperatura de actividad de la especie (Cooper, 1986, 1989; Beck & Lowe, 1991) y los datos de campo. El calor se controló con un termostato de aire Patton[®] 500-1500 W, la humedad relativa fue de 60-70 % y se generó con un humidificador de agua potable automático ultrasónico Sun/Shine[®]. El fotoperiodo fue de 12/12 h (día/noche) y fue ajustado con temporizadores automáticos electrónicos Tork[®] ± 0.5 h y tubos luminosos fluorescentes Coralife[®] Esu Reptile Daylight 6500k FR 15 T8-360°-BP y Osram[®] Daylight L75 W (Cooper, 1996; Graves & Halpern, 1991; Nicoletto, 1985a, b).

El horario de experimentación para todos los organismos fue entre las 0800 y las 1300 h, estando dentro de los límites naturales de actividad matutina (Beck & Lowe, 1991) Durante los experimentos, cada organismo se colocó en un terrario de vidrio de 1 x 0.5 x 0.4 m, lo que proporcionó suficiente espacio para moverse, para acercarse al estímulo y para permitir una observación cómoda. Previamente, cada encierro se lavó y desodorizó con solución de agua con cloro. Se usó como sustrato papel bond blanco Kimberly Clark[®] de 56 kg.

Todos los organismos empleados fueron comedores consistentes, pero su dieta fue controlada. Algunos autores alimentan hasta saciar a los organismos experimentales con períodos frecuentes y luego los dejan ayunar por varios días previo a los experimentos (Weldon, 1982, Nicoletto, 1985a; Cooper *et al.*, 1998). Lo anterior puede resultar práctico y adecuado para los organismos con actividad continua o diaria. Sin embargo, el escorpión limita su actividad a períodos intermitentes con lapsos que van de días a semanas, tanto en estado natural (Beck & Lowe, 1991; Ramírez-Bautista, 1994) como en cautiverio (observaciones en laboratorio), por lo que se consideraron varios aspectos a continuación descritos.

Cuando *Heloderma horridum* come en abundancia, el comportamiento exploratorio disminuye por varios días o semanas (Beck & Lowe, 1991) Esto hace poco práctico el registro de los datos del comportamiento en el tiempo disponible para el investigador. Los mejores resultados se obtuvieron manteniendo una alimentación sistemática con períodos de ayuno de 6 a 7 días y 10 a 15 gr de alimento, lo que produjo motivación de la actividad exploratoria por lapsos temporales más frecuentes y

continuos, además de intensificar el comportamiento y su probabilidad de ocurrencia.

La observación y el registro de la conducta en los diferentes experimentos se hizo mediante la observación directa. La aproximación lenta y moderada del experimentador al organismo en estudio, *evitó producir disturbio como movimientos, sonidos, vibraciones, olores y calor*, ayudando a no alterar el desarrollo del comportamiento. La observación se apoyó con una videocámara Sony® -F501 8 mm a 30 ± 1 cuadros/s con control remoto, como se ha hecho en este tipo de experimentos (Haverly & Kardong, 1996).

Diseño experimental: conducta alimentaria

En el laboratorio se registraron dos tipos de conductas producidas por estímulos químicos, visuales y una combinación de ambos de dos tipos de presa (huevo y roedor): 1) La Tasa de Extrusión de la Lengua (TOL, extrusiones/min) y 2) Latencia de Ataque (ATQ, segundos transcurridos desde la detección del estímulo hasta el momento en que atacan a la presa), lo anterior para evaluar el efecto aislado y combinado de la presa.

Los métodos tradicionales para el estudio del comportamiento quimiorreceptivo consisten en la presentación de aplicadores de algodón impregnados de sustancias químicamente perceptibles a los organismos (Burghardt & Hess, 1968; Herzog & Burghardt, 1986; Cooper, 1990a, b) y que pueden tener varias ventajas: 1) conocer la sensibilidad a diferentes concentraciones, 2) se pueden tomar muestras específicas de estímulos químicos y 3) se pueden tomar muestras separadas. Por el contrario, la presentación de aplicadores impregnados tiene el inconveniente que la concentración del estímulo puede ser insuficiente o irregular (Cooper & Alberts, 1990) causando variación o retardo en la respuesta.

Considerando lo anterior, en este trabajo se adaptaron las técnicas de Chiszar *et al.* (1982), Nicoletto (1985a, b) Breidenbach (1991), Furry *et al.* (1991) y Waters *et al.* (1996); es decir, se presentó íntegramente el estímulo (presa) como una señal química concentrada (concentración máxima), que supone un encuentro físico más real o natural con el estímulo de interés, obteniéndose respuestas conductuales inmediatas, claras y consistentes.

Los estímulos químicos aplicados fueron de dos clases: 1) control, empleando petrolato neutro Vaseline® (Chiszar *et al.*, 1980; Furry *et al.*, 1991, Nicoletto, 1985 a) y 2) tipo de presa (pasiva y activa) Como presas pasivas se emplearon huevos blancos de

gallina doméstica El Calvario², que tienen un tamaño semejante a los de algunas aves de la región de Chamela como la chachalaca *Ortalis poliocephala*, y que en pruebas anteriores se observó que los escorpiones los comieron indistintamente. Como presas activas se emplearon neonatos de rata albina (*Rattus norvegicus*) cepa Wistar de 10 a 12 gr que fueron equivalentes a algunos pequeños mamíferos de la región como *Oryzomys* spp. y que también se observó que lo comieron indistintamente.

Para separar la función vomero-olfativa del efecto visual, se colocaron el huevo y la rata en dispositivos que consistieron en recipientes de plástico opacos con una tapa perforada, que impidió percibir el estímulo visual en cada organismo de *Heloderma horridum*. Cada recipiente se sostuvo con una varilla metálica para acercarlo o retirarlo sin causar disturbio.

El efecto del estímulo químico se evaluó cuando la lagartija inició la extrusión de la lengua a una distancia de 2-3 cm entre el estímulo y los nostrilos por un lapso de 120 s. Si no se presentó respuesta de la TOL en 30 s se tocó suavemente la nariz del animal con el objeto-estímulo y se inició la medida en tiempo cero. Este método ha sido útil en varias especies de reptiles y se considera que no altera importantemente la variabilidad de la respuesta (Burghardt, 1967; Cooper, 1989, 1990a; Loop & Scoville, 1972).

Los estímulos visuales aplicados fueron de dos clases: 1) control, empleando una figura cúbica de acrílico blanco (equivalente al huevo) y un roedor inmóvil (sacrificado previamente), y 2) tipo de presa, empleando un huevo y un roedor con movimiento (vivo).

Para separar la función visual del efecto quimiosensible se colocaron las presas en cajas de vidrio o plástico transparentes cerradas herméticamente y amortiguadas en su base con cartón, lo que impidió el paso del estímulo químico y las vibraciones hacia cada organismo de *H. horridum*.

El efecto del estímulo visual se midió a partir de que la vista estuviera de frente a la señal visual (suponiendo posición de fijación) a la distancia de 2-3 cm de la nariz de la lagartija, retirándose luego de 120 s.

El estímulo combinado químico + visual consistió en presentar a la lagartija un neonato de roedor vivo, a través de una malla metálica transparente, permitiendo detectar al mismo tiempo su forma, movimiento y el estímulo químico.

El efecto del estímulo combinado químico + visual se midió a partir de que la vista estuviera de frente a la señal (asumiendo posición de fijación) a una distancia de 2-3 cm de la nariz de la lagartija; el estímulo se retiró luego de ser atacado.

No se implementó ningún dispositivo para aislar la producción de sonidos (chillidos o golpes) y otras vibraciones de las ratas, debido a que no fue un evento frecuente detectado, por lo que simplemente se descartaron los datos cuando fue sospechada la intervención de estos estímulos.

Durante los experimentos, se mantuvo una temperatura de 27 a 28° C en el huevo y los roedores, esto con el fin de mantener constante esta variable y evitar su influencia en la respuesta. Dado que la temperatura corporal de las ratas fue mayor a la requerida, se refrescaron previamente en el aire a temperaturas de 20 a 24° C por algunos minutos, luego se dejó aproximarlas a la temperatura necesitada. La temperatura de las ratas se midió con un termómetro cloacal de mercurio 0/50° ± 0.1° C Miller & Weber⁶⁹.

Diseño experimental: conducta antidepredadora

En el laboratorio se evaluaron dos tipos de conducta por efecto de estímulos químicos y visuales de siete especies de serpientes (*Boa constrictor*, *Crotalus basiliscus*, *Agkistrodon bilineatus*, *Loxocemus bicolor*, *Drymarchon corais*, *Trimorphodon biscutatus* y *Oxybelis aeneus*), de las cuales las cinco primeras se consideran potencialmente depredadoras: 1) La TOL (extrusiones de la lengua/min) y 2) Latencia de Escape (ESC, segundos transcurridos desde la percepción del estímulo hasta el momento en que escapan del depredador).

Los estímulos químicos aplicados fueron de dos clases: 1) control, utilizando petrolato neutro Vaseline® (Chiszar *et al.*, 1980; Furry *et al.*, 1991) y 2) serpiente, empleando siete especies de serpientes adultas de la comunidad de reptiles de la región de estudio. No todas las serpientes mencionadas son depredadoras confirmadas de *Heloderma horridum*, siendo el caso de *Trimorphodon biscutatus* y *Oxybelis aeneus*, por lo que sirvieron como control para contrastarlas con las que sí pueden ser.

Para separar la función quimiorreceptiva del efecto visual se colocaron las serpientes en jaulas de metal cubiertas por el frente con una lámina opaca, dejando sólo una ranura al nivel del suelo, de manera que se impidió recibir el estímulo visual en cada organismo de *H. horridum*.

Los estímulos visuales (estáticos) aplicados fueron de dos clases: 1) control, empleando una figura cúbica de acrílico y 2) serpiente, utilizando las siete especies de

serpientes anteriormente mencionadas. El movimiento de las serpientes se evitó, enfriándolas previamente en un refrigerador doméstico a una temperatura aproximada de 15-17° C.

Para separar la función visual estática de la quimiorrecepción se usaron cajas de vidrio transparentes cerradas herméticamente que impidieron recibir el estímulo químico en cada organismo de *Heloderma horridum*.

El efecto del estímulo químico se midió después de iniciar la extrusión de la lengua de la lagartija a 2-3 cm frente al estímulo y retirándolo después de 120 s (Cooper, 1989) El efecto del estímulo visual se midió a partir de que la vista estuviera frente a la señal visible a 5 cm aproximadamente (suponiendo posición de fijación), en este caso tampoco se retiró el estímulo hasta luego de 120 s

Análisis estadístico

Población biológica y estadística

En los experimentos sobre la conducta alimentaria y antidepredadora, la población biológica la constituyó la especie *H. horridum* con tamaño muestral $n = 5$, donde cada individuo n formó una población estadística.

Considerando que $n = 5$, se creó el mayor número de repeticiones posibles (población estadística) en cada unidad biológica con el fin de obtener homogeneidad en la respuesta. Los métodos para estos estudios, indican además, que la formación de bloques aleatorios en los experimentos ayudan a distribuir el error en muestras poco numerosas (Cooper, 1990a, b; Cooper & Alberts, 1990). De esta forma, para el estudio de la conducta alimentaria cada experimento, se repitió 21 veces cada uno de los cinco ejemplares de *H. horridum*, sumando un total de 105 ensayos para cada tipo de estímulo control y para cada tipo de dieta. Para el estudio de la conducta antidepredadora, en cada individuo de *H. horridum* se repitió 16 veces cada experimento, sumando un total de 80 ensayos con cada tipo de estímulo control y con cada ejemplar de serpiente.

Protocolo estadístico

Las características que tomaron los diferentes valores (atributos medibles de las unidades de estudio) se agruparon para este estudio en tres variables de interés o dependientes: TOL, ATQ y ESC. Sólo hubo un factor de interés o variable independiente que consistió en los estímulos aislados con sus diferentes modalidades (químico o visual)

Se comparó la diferencia de la respuesta entre cada organismo (muestras independientes), las diferencias entre pruebas control vs. experimentales (muestras pareadas) y la diferencia entre la combinación de bloques experimentales (también muestras pareadas).

Para verificar la homogeneidad de varianzas entre pares de muestras a comparar, se calculó el cociente F (Scheffler, 1981):

$$F = S_A^2 / S_B^2$$

donde S_A^2 = varianza mayor y S_B^2 = varianza menor. La distribución F esperada (tabulada) se calculó con los grados de libertad del numerador N_A-1 y con los grados de libertad del denominador N_B-1 .

Se rechazó la hipótesis nula $H_0: \sigma_A^2 = \sigma_B^2$, si F calculada $> F$ tabulada, considerando $\alpha = 0.05$, el parámetro σ^2 es la varianza de la población A ó B

Cuando se optó por la hipótesis alternativa $H_a: \sigma_A^2 \neq \sigma_B^2$, se transformaron los datos en sus logaritmos naturales (Ln , base 2.7182). Este método es útil cuando las varianzas están correlacionadas positivamente con la media y permite independizar y homogeneizar ambas varianzas (Daniel, 1999). Luego de la transformación de los datos se repitió el cálculo del cociente de F , si nuevamente se rechazó H_0 , entonces se recurrió a la aplicación de técnicas no-paramétricas que son más adecuadas para variables que no cumplen con los supuestos de homoscedasticidad, independencia de errores y normalidad (Sokal & Rohlf, 1979; Scheffler, 1981).

El protocolo estadístico para evaluar la significancia de las variables ATQ y ESC (variables continuas y de razón) incluyó como técnicas paramétricas, la prueba t-student para dos muestras pareadas y el Análisis de la Varianza (en español ANVA) para varias muestras independientes. Estos estadísticos se usaron excepto cuando las variables no

cumplieron con los supuestos de la homogeneidad de varianzas y/o la normalidad.

Para el caso de la TOL (variable discreta y absoluta con distribución Poisson) se emplearon las técnicas no-paramétricas de Wilcoxon por rangos (dos muestras pareadas) y la prueba de Kruskal-Wallis para varias muestras independientes (Durán-Díaz *et al* , 1986).

Las hipótesis de significancia se plantearon en términos de igualdad, suponiendo la forma bilateral $H_0: \theta = \theta_0$, donde θ = cualquier parámetro y θ_0 = valor supuesto del parámetro; es decir, que el efecto de algún factor no cambió el valor de la variable. Fueron importantes las diferencias significativas entre los promedios, medianas y varianzas comparadas cuando $P < \alpha$, fijando el nivel de $\alpha = 0.05$. Los promedios reportados incluyen ± 1 DE. Para el proceso de la información numérica y significación de pruebas, se usó el programa estadístico para PC SYSTAT-WIN, Inc. ver. 5.01 (Haverly & Kardong, 1996; Luiselli, 1996).

RESULTADOS

Datos de campo

La dieta

La dieta silvestre de *Heloderma horridum* consistió de huevos de vertebrados (aves y reptiles) y algunos vertebrados de la región de estudio (Cuadro 1) Material amorfo, inorgánico y restos vegetales no se consideraron como presas

Considerando los tipos de presa de los contenidos estomacales y fecales, se obtuvo que de un total de cinco tipos de presa (huevo de ave, huevos de iguana, pata de mamífero, pelos de mamífero y uña de mamífero), sólo el 40 % de la dieta consistió de huevos de vertebrados y el 60 % de presas activas. Sin embargo, considerando las proporciones en razón de la cantidad de presas, se encontró que de un total de 13 de ellas, el 76.92 % fueron huevos de vertebrados, mientras que el 23.08 % fueron presas activas (Gráfica1)

Los depredadores

Se colectaron varios ejemplares de cada una de las siete especies de serpientes de interés en diferentes épocas del año y microhábitats, sus contenidos estomacales y fecales mostraron aspectos de su alimentación (Cuadro 2). Sólo las especies de *Boa constrictor* y *Crotalus basiliscus* mostraron los restos de *H. horridum* como parte de su dieta, además de contener otros vertebrados

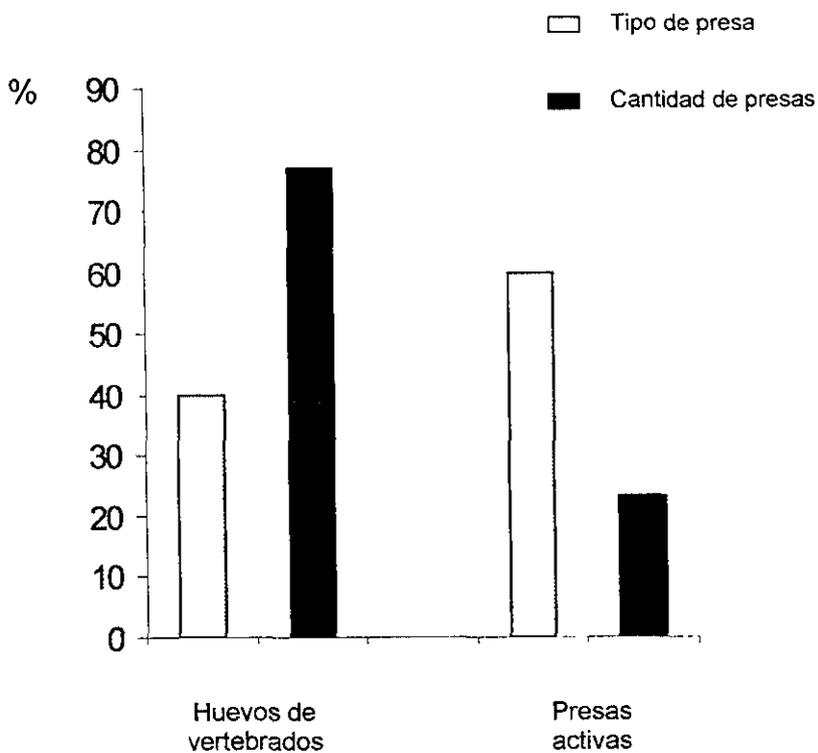
Las serpientes restantes revelaron una gama más amplia en sus componentes alimentarios, ya que incluyeron lagartijas, serpientes, aves y mamíferos (no determinados por su estado de descomposición orgánica).

De un total de 19 tipos de presa registrados en los contenidos estomacales y fecales de todas las serpientes, el 52.63 % de su dieta consistió en lagartijas, mientras que el 47.37 % se repartió entre anfibios, serpientes, aves y mamíferos.

Cuadro 1. Datos y observaciones de campo relacionados con la dieta de *Heloderma horridum*

Organismo colectado	Sexo	LHC (mm)	t °C cloaca	Hora de colecta	Época anual de colecta	Tipo de actividad	Contenido estomacal	Contenido fecal
1	H	393	32	0800	Primavera	Caminando en el suelo	No se encontró contenido	Amorfo
2	H	385	29	1700	Primavera	Trepando árbol	1 cáscara huevo de ave	Pelos de mamífero
3	M	370	30	1900	Verano	Comiendo	3 huevos de iguana, arena	Amorfo
4	M	388	33	1600	Primavera	Caminando en el suelo	1 pata de mamífero, arena	1 uña de vertebrado
5	M	375	38	1900	Primavera	Comiendo	6 huevos de iguana, hojalarasca	Amorfo

H = hembra, M = macho; LHC = longitud-hocico-cloaca



Grafica 1. Contenido estomacal y fecal, proporción de presas de *Heloderma horridum* por su tipo y cantidad.

Cuadro 2. Datos y observaciones de campo relacionados con la dieta de algunas serpientes potencialmente depredadoras¹ y no depredadoras² de *Heloderma horridum*.

n	Sp.	LHC (mm)	Hora de colecta	Época anual de colecta	Microhábitat	Contenido estomacal*	Contenido fecal*
2	¹ Boa	850-1350	1600-1900	Primavera	Suelo herbáceo, arbóreo	<i>Heloderma horridum</i> , <i>Liomys pictus</i> <i>Sceloporus uniformis</i> ,	Pelo de mamífero 2 Pelo de mamífero 3,
2	¹ Cro	250-1125	1000-1900	Verano	arenoso con hojarasca	peño de mamífero 1	uñas y escamas de <i>Heloderma horridum</i>
1	¹ Agk	600	1800	Verano	Suelo nparno	No se encontró	Pelo de mamífero 4
1	¹ Lox	600	2000	Primavera	Fosoral, suelo herbáceo con roca-arena	<i>Cnemidophorus communis</i> , <i>Hemidactylus frenatus</i> ,	Pelo de mamífero 5
7	¹ Dry	1890-1995	1000-1600	Todo el año	Suelos despejados, cuencas, arbóreo	<i>Ctenosaura pectinata</i> , <i>Boa constrictor</i> , <i>Cnemidophorus communis</i> , cáscara huevo de ave	Plumas de ave
2	² Tri	1110-1150	1900-2100	Primavera, verano	Suelo herbáceo, arbustivo	Cola de <i>Hemidactylus frenatus</i> , <i>Srañska beudáni</i>	Amorfo
4	² Oxy	755-850	1100-1800	Todo el año	Arbóricola	<i>Cnemidophorus inaequalis</i> , <i>Anolis nebulosus</i>	Amorfo

n = cantidad de serpientes colectadas; Sp = especie de serpiente, LHC = longitud-hocico-cloaca (intervalo)

Boa = *Boa constrictor*, Cro = *Crotalus basiliscus*, Agk = *Akistrodon bilineatus*, Dry = *Drymarchon corais*, Lox = *Loxocemus bicolor*, Oxy = *Oxybelis aeneus*, Tri = *Trimorphodon biscutatus*.

* El número a la derecha dentro de cada cuadro del contenido estomacal y fecal representa un tipo de presa diferente

Experimentación

Conducta alimentaria

El análisis no paramétrico de Kruskal-Wallis del comportamiento de la TOL (extrusiones/min), no mostró diferencias significativas en cada individuo de *Heloderma horridum* con los estímulos controles (Cuadro 3): químico-vaselina ($\bar{x} = 2.89 \pm 2.26$, $X^2_4 = 5$, $P > 0.05$), visual-cubo ($\bar{x} = 2.95 \pm 2.04$, $X^2_4 = 0.23$, $P > 0.05$) y visual-roedor inmóvil ($\bar{x} = 2.73 \pm 2.1$, $X^2_4 = 0.8$, $P > 0.05$). En el mismo Cuadro 3 se muestra que el efecto del estímulo de la presa no produjo cambios significativos en la respuesta individual de la TOL en los siguientes casos: químico-roedor ($\bar{x} = 83.35 \pm 8.46$, $X^2_4 = 1.28$, $P > 0.05$), químico-huevo ($\bar{x} = 71.99 \pm 7.37$, $X^2_4 = 1.3$, $P > 0.05$) y visual-huevo ($\bar{x} = 2.95 \pm 2.28$, $X^2_4 = 3.7$, $P > 0.05$). En el caso del estímulo visual-roedor móvil, al menos un individuo de *H. horridum* respondió de forma diferente ($\bar{x} = 3.77 \pm 2.89$, $X^2_4 = 10.09$, $P < 0.05$).

La comparación pareada con el análisis no paramétrica de Wilcoxon de la TOL entre estímulos controles vs presas (Cuadro 4) mostró diferencias significativas debido a que el estímulo químico-vaselina produjo una menor respuesta que el químico-huevo y que el químico roedor ($Z = 8.9$, $P < 0.001$, para ambos casos). No se encontró diferencia significativa al comparar el efecto del estímulo visual-cubo vs. visual-huevo ($Z = 0.27$, $P > 0.05$), en cambio, se encontró una diferencia entre el estímulo visual-roedor inmóvil puesto que causó una respuesta menor que el visual-roedor móvil ($Z = 3.2$, $P < 0.01$).

La comparación pareada entre los estímulos de las presas (Cuadro 5) mostró que el estímulo químico-roedor aumentó la respuesta de la TOL con respecto al químico-huevo ($Z = 7.3$, $P < 0.001$), el visual-roedor tuvo mayor efecto que el visual-huevo ($Z = 2.1$, $P < 0.05$) y los estímulos químicos de roedor y huevo causaron mayor respuesta que los visuales de roedor y huevo ($Z = 8.8$, $P < 0.001$, para todas las combinaciones).

El análisis de la varianza (ANVA) de la Latencia de Ataque (s) a la presa se realizó transformando en sus logaritmos naturales algunas variables (ver Cuadro 6), encontrándose diferencias significativas en la velocidad de respuesta individual de *H. horridum* con el estímulo químico-roedor ($\bar{x} = 19.62 \pm 3.26$, $F_{(4, 100)} = 6.849$, $P < 0.001$), pero no existiendo diferencias individuales por el efecto del estímulo químico-huevo ($\bar{x} = 77.77 \pm 10.22$, $F_{(4, 100)} = 1.67$, $P > 0.05$). Los estímulos visuales de roedor y huevo no

Cuadro 3. Tasa de Oscilación de la Lengua (TOL) por efecto de los estímulos químicos y visuales de dos tipos de presa y sus diferencias significativas en la respuesta individual de cinco ejemplares de *Heloderma horridum*.

Respuesta	Estímulo, n = 105		Promedio	± 1 DE	Intervalo	Diferencia individual K-W, $\alpha = 0.05$	
TOL (ext / min)	Control	Químico	Vaselina	2.89	2.26	1 - 9	$X^2_4 = 5$ $P > 0.05$
		Visual	Cubo	2.95	2.04	1 - 10	$X^2_4 = 0.23$ $P > 0.05$
	Presa	Químico	Roedor inmóvil	2.73	2.1	1 - 9	$X^2_4 = 0.8$ $P > 0.05$
		Visual	Roedor	83.35	8.46	57 - 95	$X^2_4 = 1.28$ $P > 0.05$
	Presa	Químico	Huevo	71.99	7.37	48 - 83	$X^2_4 = 1.3$ $P > 0.05$
		Visual	Roedor móvil	3.77	2.89	1 - 14	$X^2_4 = 10.09$ $P < 0.05$
	Presa	Químico	Huevo	2.95	2.28	1 - 11	$X^2_4 = 3.7$ $P > 0.05$
		Visual	Huevo	2.95	2.28	1 - 11	$X^2_4 = 3.7$ $P > 0.05$

n = repeticiones experimentales. DE = desviación estándar, K-W = estadístico Kruskal-Wallis

Cuadro 4 Efecto de los estímulos control y tipos de presa en la Tasa de Oscilación de la Lengua (TOL, extrusiones/min)

Estímulo Control TOL ($\bar{x} \pm 1DE$)	vs.	Estímulo Presa TOL ($\bar{x} \pm 1DE$)	Estadístico Wilcoxon $\alpha = 0.05$
Químico: Vaselina (2.9 ± 2.2)	<	Químico Roedor (83.3 ± 8.4), Químico Huevo (71.9 ± 7.4)	Z = 8.9 P < 0.001
Visual: Cubo (2.9 ± 2.0)	=	Visual: Huevo (2.9 ± 2.3)	Z = 0.27 P > 0.05
Visual: Roedor inmóvil (2.9 ± 2.2)	<	Visual: Roedor móvil (3.8 ± 2.9)	Z = 3.2 P < 0.01

Cuadro 5. Efecto de los tipos de presa en la Tasa de Oscilación de la Lengua (TOL, extrusiones/min).

Estímulo Presa TOL ($\bar{x} \pm 1DE$)	vs.	Estímulo Presa TOL ($\bar{x} \pm 1DE$)	Estadístico Wilcoxon $\alpha = 0.05$
Químico: Roedor (83.3 ± 8.4)	>	Químico: Huevo (71.9 ± 7.4)	Z = 7.3 P < 0.001
Visual: Roedor (3.8 ± 2.9)	>	Visual: Huevo (2.9 ± 2.3)	Z = 2.1 P < 0.05
Químicos: Roedor y Huevo	>	Visuales: Roedor y Huevo	Z = 8.8 P < 0.001 (en todos)

Cuadro 6. Latencia de Ataque (ATQ) por efecto de los estímulos químicos y visuales de dos tipos de presa y sus diferencias significativas en la respuesta individual de cinco ejemplares de *Heloderma horridum*

Respuesta	Estímulo n = 105		Promedio	± 1 DE	Intervalo	Diferencia individual $\alpha = 0.05$
ATQ (s)	Químico	Roedor	19.62	3.26	13 - 31	$F_{(4,100)} = 6.85^*$ $P < 0.001$
		Huevo	77.77	10.22	54 - 95	$F_{(4,100)} = 1.67^*$ $P > 0.05$
	Visual	Roedor	No hay	No hay	No hay	No hay
		móvil	ATQ	ATQ	ATQ	ATQ
	Químico + Visual	Huevo	No hay	No hay	No hay	No hay
		Roedor	ATQ	ATQ	ATQ	ATQ
			2.81	1.15	2 - 8	$X^2_4 = 4.23^{**}$ $P > 0.05$

n = repeticiones experimentales, DE = desviación estándar

* ANOVA, Variable transformada en Ln (ATQ)

** Kruskal-Wallis

produjeron comportamiento de ATQ en *Heloderma horridum*. En el mismo Cuadro 6, no se encontró ningún método de transformación para homogeneizar varianzas y/o normalizar la variable combinada químico + visual de roedor móvil, por lo que se utilizó el análisis equivalente no paramétrico con la prueba de Kruskal-Wallis que indicó que no hay diferencia individual entre organismos de *H. horridum* ($\bar{x} = 2.81 \pm 1.5$, $X^2_4 = 4.23$, $P > 0.05$).

El análisis pareado con *t*-student para analizar los tipos de presa y su efecto en la latencia de ATQ de *H. horridum*, se realizó transformando previamente estas variables (Cuadro 7) mostrando que el estímulo químico-roedor produjo una respuesta más rápida que el estímulo químico-huevo ($t_{(104)} = 61.75$, $P < 0.001$), mientras que un análisis no paramétrico con la prueba de Wilcoxon por rangos permitió saber que el estímulo combinado químico + visual de roedor móvil produjo un comportamiento todavía más rápido que los estímulos químicos de roedor y huevo por separado ($Z = 8.91$, $P < 0.001$ y $Z = 8.9$, $P < 0.001$ respectivamente).

Conducta antidepredadora

Los estadísticos no paramétricos de Kruskal-Wallis para analizar la TOL de cada individuo de *H. horridum* por efecto de los estímulos control indicaron que no hubo respuesta diferencial (Cuadro 8): estímulo químico-vaselina ($\bar{x} = 3.02 \pm 2.33$, $X^2_4 = 6.64$, $P > 0.05$) y estímulo visual-cubo ($\bar{x} = 3.01 \pm 2.08$, $X^2_4 = 0.81$, $P > 0.05$). El mismo Cuadro 8 muestra que las siete especies de serpiente tampoco causaron cambios individuales en la TOL del escorpión en los siguientes casos: químico-*Oxybelis aeneus* ($\bar{x} = 16.97 \pm 3.8$, $X^2_4 = 6.44$, $P > 0.05$), químico-*Trimorphodon biscutatus* ($\bar{x} = 17.6 \pm 4.05$, $X^2_4 = 0.42$, $P > 0.05$), visual-*Boa constrictor* inmóvil ($\bar{x} = 3.02 \pm 2.49$, $X^2_4 = 1.28$, $P > 0.05$) y visual-*Oxybelis aeneus* inmóvil ($\bar{x} = 3 \pm 2.45$, $X^2_4 = 1.5$, $P > 0.05$).

En este estudio no fue posible obtener datos sobre el efecto visual de las otras especies faltantes, y en los casos de los estímulos químicos de *Boa constrictor*, *Crotalus basiliscus*, *Agkistrodon bilineatus*, *Drymarchon corais* y *Loxocemus bicolor* no se presentó TOL porque en su lugar hubo un comportamiento de la ESC.

Cuadro 7. Efecto de los tipos de presa en el promedio de la Latencia de Ataque (ATQ) en s.

Estímulo Presa ATQ ($\bar{x} \pm 1DE$)	vs.	Estímulo Presa ATQ ($\bar{x} \pm 1DE$)	Estadístico t-student ¹ ó Wilcoxon ² $\alpha = 0.05$
Químico Roedor (19.6 ± 3.2)	<	Químico: Huevo (77.7 ± 10.2)	¹ t ₍₁₀₄₎ = 61.75* P < 0.001
Químicos. Roedor y Huevo	<	Visuales: Roedor y Huevo (no hay ataque)	—
Químico + Visual Roedor móvil (2.8 ± 1.1)	<	Químicos: Roedor ^a y Huevo ^b	^{2a} Z = 8.91 P < 0.001, ^{2b} Z = 8.89 P < 0.001

* Variables transformadas Ln (ATQ)

Cuadro 8 Tasa de Oscilación de la Lengua (TOL) por efecto de los estímulos químicos y visuales de siete especies de serpientes y sus diferencias significativas en la respuesta individual de cinco ejemplares de *Heloderma horridum*.

Respuesta	Estimulo	n = 80	Promedio	± 1 DE	Rango	Diferencia individual K-W, $\alpha = 0.05$
TOL (ext / min)	Control	Químico	3.02	2.33	1 - 9	$X^2_4 = 6.64$ $P > 0.05$
		Visual	3.01	2.08	1 - 10	$X^2_4 = 0.81$ $P > 0.05$
	Serpiente	Oxy	16.97	3.8	10-26	$X^2_4 = 6.44$ $P > 0.05$
		Tr	17.6	4.05	10-28	$X^2_4 = 0.42$ $P > 0.05$
		Boa, Cro, Agk, Dry, Lox	No hay TOL	No hay TOL	No hay TOL	No hay TOL
		Boa inmóvil	3.02	2.49	1-11	$X^2_4 = 1.28$ $P > 0.05$
	Visual	Oxy inmóvil	3	2.45	1-12	$X^2_4 = 1.55$ $P > 0.05$

n = repeticiones experimentales; DE = desviación estandar, K-W = estadístico Kruskal-Wallis

Boa = *Boa constrictor*, Cro = *Crotalus basiliscus*, Agk = *Agrisirodon bilineatus*, Dry = *Drymarchon corais*,
Lox = *Loxocemus bicolor*, Oxy = *Oxybelis aeneus*, Tr = *Tamrhopodon biscutatus*

La comparación pareada no paramétrica de Wilcoxon de la TOL entre estímulos control vs. serpiente (Cuadro 9) indicó que el estímulo químico-vaselina produjo una menor respuesta que el químico-*Oxybelis aeneus* y que el químico-*Trimorphodon biscutatus* ($Z = 7.7$, $P < 0.001$, para ambos casos), el estímulo visual-cubo fue igual que los visuales *Boa constrictor* inmóvil y *Oxybelis aeneus* inmóvil ($Z = 0.19$, $P = 0.850$; $Z = 0.50$, $P > 0.05$, respectivamente)

Al analizar la ESC individual de cada escorpión por efecto de las siete especies de serpientes (Cuadro 10), no se encontró en algunas variables un método de transformación para homogeneizar sus varianzas y/o normalizarlas, por lo que pruebas no paramétricas de Kruskal-Wallis demostraron que no hay cambios significativos por efecto de los estímulos químico-*Boa constrictor* ($\bar{x} = 2.32 \pm 1.63$, $\chi^2_4 = 1.64$, $P > 0.05$), químico-*Crotalus basiliscus* ($\bar{x} = 2.57 \pm 1.85$, $\chi^2_4 = 2.05$, $P > 0.05$) y químico-*Agkistrodon bilineatus* ($\bar{x} = 2.51 \pm 1.69$, $\chi^2_4 = 1.02$, $P > 0.05$), mientras que con un ANVA para los casos restantes, tampoco se encontraron cambios significativos con los estímulos químico-*Drymarchon corais* ($\bar{x} = 10.1 \pm 2.42$, $F_{(4, 75)} = 0.60$, $P > 0.05$) y químico-*Loxocemus bicolor* ($\bar{x} = 9.96 \pm 2.2$, $F_{(4, 75)} = 0.62$, $P > 0.05$). Los estímulos químicos de *O. aeneus* y *T. biscutatus* no causaron ESC, tampoco se produjo un comportamiento de la ESC por efecto del estímulo visual de las siete serpientes.

Considerando la diferencia de promedios con las cinco especies de serpiente que mostraron comportamiento de ESC, se formaron arbitrariamente dos grupos que fueron denominados como grupo **Depredador I** que incluyó a *B. constrictor*, *C. basiliscus* y *A. bilineatus* y el grupo **Depredador II** que incluyó a *D. corais* y *L. bicolor*. La comparación no paramétrica de Wilcoxon por rangos de ambos grupos, mostró diferencias significativas ($Z = 10.98$, $P < 0.001$, Cuadro 11). En el mismo Cuadro 11 se definió un tercer grupo denominado **No depredador**, formado por *O. aeneus* y *T. biscutatus*. El criterio para definir a este grupo, consistió en que estas especies no causaron un comportamiento de ESC a diferencia de los grupos anteriores.

Cuadro 9 Efecto de los estímulos control y serpiente en la Tasa de Oscilación de la Lengua (TOL, extrusiones/min)

Estímulo Control TOL ($\bar{x} \pm 1DE$)	vs.	Estímulo Serpiente TOL ($\bar{x} \pm 1DE$)	Estadístico Wilcoxon $\alpha = 0.05$
Químico.		Químicos:	$Z = 7.7$
Vaselina (3.0 ± 2.3)	<	Oxy (16.9 ± 3.8) Tri (17.6 ± 4.0)	$P < 0.001$ (en todos)
Visual		Visuales:	$^a Z = 0.19$
Cubo (3.0 ± 2.1)	=	Boa ^a (3.0 ± 2.5) Oxy ^b (3.0 ± 2.4)	$P > 0.05$, $^b Z = 0.5$ $P > 0.05$

Cuadro 10. Latencia de Escape (ESC) por efecto de los estímulos químicos y visuales de siete especies de serpiente y sus diferencias significativas en la respuesta individual de cinco ejemplares de *Heloderma horridum*.

Respuesta	Estímulo	n = 80	Promedio	± 1 DE	Intervalo	Diferencia individual $\alpha = 0.05$		
ESC (s)	Serpiente	Químico	Boa	2.32	1.63	1-8	$X^2_4 = 1.64^{**}$ $P > 0.05$	
			Cro	2.57	1.85	1-8	$X^2_4 = 2.05^{**}$ $P > 0.05$	
			Agk	2.51	1.69	1-9	$X^2_4 = 1.02^{**}$ $P > 0.05$	
				Lox	10.1	2.42	6-17	$F_{(4,75)} = 0.61^*$ $P > 0.05$
				Dry	9.96	2.2	6-18	$F_{(4,75)} = 0.62^*$ $P > 0.05$
				Oxy	No	No	No	No
				y	hay	hay	hay	hay
				Tri	ESC	ESC	ESC	ESC
				Boa, Cro, Agk, Dry, Lox, Oxy, Tri	No	No	No	No
		Visual		Boa, Cro, Agk, Dry, Lox, Oxy, Tri	hay	hay	hay	hay
				ESC	ESC	ESC	ESC	

n = repeticiones experimentales, DE = desviación estándar.

* ANVA, ** Kruskal-Wallis

Boa = *Boa constrictor*, Cro = *Crotalus basiliscus*, Agk = *Agkistrodon bilineatus*, Dry = *Drymarchon corais*

Lox = *Loxocemus bicolor*, Oxy = *Oxybelis aeneus*, Tri = *Trimorphodon biscutatus*

Cuadro 11 Efecto de siete especies de serpiente en la Latencia de Escape (ESC en s) y la Tasa de Oscilación de la Lengua (TOL extrusiones/min) y diferencias significativas entre los grupos de depredadores de *Heloderma horridum*.

Sp.	Estímulo Químico TOL ($\bar{x} \pm 1DE$)	Estímulo Químico ESC ($\bar{x} \pm 1DE$)	Estímulo Visual pasivo TOL ($\bar{x} \pm 1DE$)	Grupo formado con ESC	Estadístico: Wilcoxon $\alpha = 0.05$
Boa	No presente	2.3 ± 1.6	No valorado	Depredador I	Variación de ESC
Cro		2.5 ± 1.8			
Agk		2.5 ± 1.7			
Dry		9.8 ± 2.2			
Lox		10.1 ± 2.4			
Oxy	16.9 ± 3.8	No	3.0 ± 2.4	No	Z = 10.98 P < 0.001
Tri	17.6 ± 4.0	presentó	No valorado	depredador III	

Sp = especie de serpiente, Boa = *Boa constrictor*, Cro = *Crotalus basiliscus*, Agk = *Agkistrodon bilineatus*
 Dry = *Drymarchon corais*, Lox = *Loxocemus bicolor*, Oxy = *Oxybelis aeneus*, Tri = *Trimorphodon biscutatus*

DISCUSIÓN

Conducta alimentaria

Fue notable que los estímulos químicos aislados causaron una mayor intensidad de respuesta de la TOL que los visuales. Lo anterior es congruente considerando que los helodermátidos forrajean avanzado con lentitud, extruyendo constantemente su lengua sobre las superficies donde explora, con el fin de reconocer y localizar los rastros de su alimento (Durham, 1951; Bogert & Martín Del Campo, 1956; Álvarez Del Toro, 1982). La velocidad a la que se desplazan los escorpiones es de 0.35 Km/h y el tiempo promedio de actividad en la superficie es de una hora por día (Beck & Lowe, 1991; Beck *et al.*, 1995), lo que explica que requieren de mucha sensibilidad y precisión en la localización de su alimento; es decir, que en poco tiempo deben encontrar a su presa

Se ha sugerido que el veneno de *H. horridum* es un elemento relacionado con su comportamiento forrajero. Si el aparato tóxico del escorpión estuviera tan perfeccionado como el de algunas serpientes, la visión sería un elemento primordial, de tal manera que el primer ataque a la presa tendería a ser infalible para asegurar la inoculación de la toxina e inmovilizarla (Cock Buning, 1983). Sin embargo, la función adaptativa del veneno de los helodermátidos ha sido discutida, y aunque se ha planteado que tiene un papel importante en la conducta alimentaria, actualmente se está más de acuerdo con la hipótesis de que el aparato venenoso corresponde primariamente a un mecanismo defensivo (Beck, 1990). Cuando su función es alimentaria, la potencia alta de su veneno (Alagón *et al.*, 1982) y la fuerte musculatura mandibular (Beck & Lowe, 1991) equilibran el aspecto rudimentario del aparato inoculador, permitiendo la inmovilización de presas activas.

Los resultados obtenidos sugieren que la sensibilidad del sentido vomeronasal para reconocer el alimento es muy importante para esta especie, evitando búsquedas innecesarias de alimento en lapsos de tiempo prolongados, debido a que el ambiente donde habita es hostil en ciertas épocas del año, afectando las condiciones físicas del medio así como la depredación (Ramírez-Bautista & Beck, 1996).

Heloderma horridum es considerado como un forrajero activo, adaptado para explorar y encontrar nidos bajo el suelo, oquedades rocosas y troncos huecos (Beck & Lowe, 1991, Ramírez-Bautista & Beck, 1996), por lo que son más útiles sus órganos

quimiosensibles que la vista, ya que ésta última probablemente sea menos precisa en condiciones donde su objetivo no se puede ver o donde hay poca luz. También por esta razón, se explica la ventaja de los hábitos crepusculares que en ocasiones tiene *H. horridum*, siendo activo incluso hasta la media noche (Beck & Lowe, 1991). En estas condiciones, un sistema vomeronasal desarrollado permite reconocer características del entorno y objetivos de búsqueda sin necesidad de la luz.

Cabe resaltar que de las 20 especies de lagartijas reconocidas en la región, sólo tres de ellas (Gekkonidae), sin incluir a *H. horridum*, son activas durante la noche (Ramírez-Bautista, 1994), lo que sugiere que la quimiorrecepción puede tener un papel muy importante en la cobertura de otros nichos en el crepúsculo, cuando otras especies no lo hacen.

Los resultados muestran que la mayor actividad de la TOL en *Heloderma horridum* es producida por el estímulo químico del roedor (83.35 ± 8.46 extrusiones/min), seguida por el químico del huevo (71.99 ± 7.37 extrusiones/min), indicando que hay una mayor preferencia por las presas activas durante la selección del alimento. No obstante, el comportamiento más notable que parece confirmar la selección específica de la dieta, fue el tiempo de respuesta al estímulo, de manera que la latencia de ataque al estímulo químico-roedor fue la más rápida (19.62 ± 3.26 s), mientras que para el huevo fue menos rápida (77.77 ± 10.22 s). Lo anterior, indica que *H. horridum* responde proporcionalmente tres veces más rápido cuando detecta la presencia de alimento activo.

Los cambios en la respuesta de la ATQ a los estímulos estudiados, explican las ventajas y desventajas que tiene el depredador con respecto a sus presas. Adaptativamente, a *H. horridum* le conviene tener una mayor rapidez de ataque sobre presas activas que puedan escapar.

En el ambiente natural, lo anterior parece tener sentido. Es bien sabido que los escorpiones también poseen destreza para trepar a los árboles en búsqueda de nidos de aves (Beck, 1990; Beck & Ramírez-Bautista, 1991; Ramírez-Bautista & Beck, 1996). Una vez ahí, su presencia puede causar disturbio y alarma en las crías del nido, lo que ocasionaría que las presas cayeran, pero con un ataque rápido, se evita la pérdida de alimento. Si se tratara de otros vertebrados como pequeños mamíferos en el suelo, sería algo similar, considerando que también existe la posibilidad de que las presas se alejen de su madriguera ante el riesgo del depredador.

El disturbio con movimiento sobre una presa es un elemento importante en los

términos de la sobrevivencia de un depredador, siendo un factor que no beneficia a otras especies de lagartijas. Además del movimiento corporal, se sabe que la oscilación de la lengua no es ventajosa para la captura de presas activas, debido a que ésta produce disrupción críptica, haciendo más visible al depredador para su presa (Cooper *et al.*, 1998). La ruptura del contorno visual, solo deja de ser importante cuando el ataque es rápido sobre presas activas, mientras que con las presas inactivas como los huevos de vertebrados no existe tal problema, la TOL facilita su localización y la ATQ se puede prolongar por mayor tiempo como fue demostrado (ver Cuadro 5 y 7).

Los dos principales grupos de presas que se conocen en el escorpión (huevos de vertebrado y vertebrados activos) y que fueron probados en los experimentos, tienen una preferencia que no corresponde completamente con los datos de campo y con otras fuentes. Las observaciones en estado silvestre difieren en ciertos aspectos con el estudio del comportamiento de la TOL y la ATQ en laboratorio. Al respecto, las proporciones de la Gráfica 1 muestran que la mayor cantidad de presas (76.92 %) consistió principalmente de huevos de vertebrados como los de las iguanas (*Iguana iguana* y *Ctenosaura pectinata*). Trabajos previos sobre la historia natural del escorpión también señalan que la dieta principal se compone de huevos de aves y luego de algunos pequeños mamíferos (Bogert & Martín del Campo, 1956; Beck & Lowe, 1991; Ramírez-Bautista, 1994). Cabe entonces preguntarse: ¿porqué los experimentos realizados demuestran que *Heloderma horridum* prefiere más a las presas activas que a los huevos?

Hay tres explicaciones que pueden responder lo anterior. 1) puede ser que el escorpión se alimenta de lo que más abunda en su ambiente y no de lo que más le gusta, tal como se ha visto con otras lagartijas de forrajeo activo con las que cohabita (Balderas-Valdivia, 1996), 2) es más fácil depredar presas inmóviles que presas activas, debido a que *Heloderma horridum* no se distingue por ser un animal de locomoción rápida (Beck & Ramírez-Bautista, 1991) a pesar de ser un forrajeo activo (Cooper, 1992; Cooper, 1995; Cooper, 1989) y 3) que no es fácil encontrar evidencias en los restos estomacales o fecales de presas de tipo activas (excepto cuando tienen pelo, plumas o estructuras rígidas), pues sus cuerpos blandos pueden ser degradados por los procesos digestivos.

La información de la Gráfica 1 indica que hay una mayor proporción de tipos de presas activas (60 %) que de huevos de vertebrados (40%), lo que resulta coherente con

las explicaciones anteriores, y que también coinciden con los resultados del comportamiento de la TOL y ATQ, mostrando que hay un comportamiento más notorio y rápido con los vertebrados que con los huevos de éstos.

Los aspectos del comportamiento alimentario del escorpión estudiados pueden compararse con *Heloderma suspectum*, la especie más cercana que tiene. Al respecto, Cooper (1989) reporta una TOL promedio producida por el estímulo químico de roedor de 64.8/min y una latencia de ataque de 23.2 s en un intervalo de temperatura de 27.2 a 29.2° C. Estos datos indican una similitud de la respuesta conductual con *H. horridum* que puede explicarse por la estrecha relación filogenética de ambas especies.

Por otra parte, la comprensión de los estímulos visuales aislados tienen una connotación distinta que los estímulos químicos en la especie estudiada como podrá verse. La figura del huevo no produjo un aumento notable de la TOL (2.95 ± 2.28 extrusiones/min) con respecto al estímulo control (2.95 ± 2.04 extrusiones/min), pero el estímulo visual del roedor móvil mostró una variación estadística significativa (3.77 ± 2.89 extrusiones/min) en relación al estímulo testigo. Sin embargo, se consideró que el orden de magnitud de esta variación es parecida y que notablemente distinta que los promedios de los estímulos químicos de las presas (ver Cuadro 3).

El comportamiento oscilatorio de la lengua en el caso anterior, pudo ser una actividad de tipo exploratoria, causada por el movimiento irregular de la presa, debido a que fue imposible homogeneizar los movimientos de cada roedor en cada repetición experimental. Otra explicación, es que una señal visual aislada sólo hace incipiente el comportamiento de fijación hacia un estímulo visualmente activo, como se da inicialmente en otros reptiles (Cock Buning, 1983). También es posible que un componente visual como el movimiento causa *per se* este tipo de respuesta, ya que en estudios con serpientes semiacuáticas se ha visto que los complejos visuales afectan la respuesta de manera diferencial (Macías García & Drummond, 1995).

El argumento de que los sentidos de los reptiles y su modo de forrajeo están correlacionados adaptativamente (Cooper & Alberts, 1990; Cooper, 1995), explica la ventaja que tiene el escorpión al no necesitar siempre las señales visuales para encontrar su alimento. Una de estas ventajas es que *Heloderma horridum* tiene ocasionalmente hábitos crepusculares (Beck *et al.*, 1995), siendo un aspecto único (excepto Gekkonidae) de entre las 20 especies de lagartijas de donde habita (Ramírez-Bautista, 1994, García y Ceballos, 1994). Así pues, la detección del alimento queda en

manos de los órganos quimiosensibles y no es necesario que la presa tenga motilidad para ser localizada.

En las lagartijas que tienen modos de forrajeo de "sentarse y esperar" y en forrajeros herbívoros (Cooper & Alberts, 1990), la presencia de la luz, el uso de la vista, y en su caso, un ataque siempre rápido, son aspectos indispensables para la adquisición de la presa. Lo mismo ocurre con algunas serpientes, donde la vista contribuye sustancialmente en el perfeccionamiento del ataque (Cock Buning, 1983; Haverly & Kardong, 1996) y en los grandes iguánidos herbívoros que orientan visualmente su comportamiento forrajero (Jenzen & Brodie, 1995).

Los resultados obtenidos sugieren que *Heloderma horridum* puede prescindir de la vista en ciertas ocasiones para capturar a su presa. Pero ¿qué sucede cuando la función visual participa simultáneamente con la quimiorrecepción?. En los experimentos conducidos, fue notable que la combinación de los estímulos químico+visual-roedor no permitió el registro de la TOL, debido a que en su lugar se produjo un ataque inmediato a la presa, siendo ésta la respuesta más rápida registrada (2.81 ± 1.15 s). Este valor de la respuesta puede interpretarse como una amplificación por el efecto combinado de los estímulos, puesto que se potenció en aproximadamente siete veces la magnitud del comportamiento con respecto al estímulo químico-roedor (19.62 ± 3.26 s)

Es probable que la combinación de la función visual activa (con movimiento) ayude a confirmar, precisar o ubicar la presencia del alimento, tal como se ha observado en otras lagartijas forrajeras activas (Nicoletto, 1985a). En este sentido, se puede explicar que una vez que *H. horridum* detecta su alimento, el estímulo visual con movimiento dispara una acción de ataque más rápida, pues el movimiento de la presa representa para los forrajeros activos una posibilidad de escape de la misma (Nicoletto, 1985a, b).

La combinación de los sentidos para guiar el ataque a la presa también ha sido descrito por Kardong & Mackessy (1991) y Kardong & Smith (1991), quienes muestran que el efecto individual de la recepción de señales queda alterado cuando se involucran más de un sentido para precisar el ataque. Kardong & Smith (1991) también encontraron que cuando un sentido queda desprovisto de la señal correspondiente, una nueva combinación de sentidos es compensatoria, de manera que la evolución da alternativas funcionales a los sentidos para resolver un problema común, ajustándose a las exigencias del ambiente con un amplio margen.

La combinación de estímulos puede tener por lo menos dos efectos que constituyen complejos. En el primer caso, una combinación dada puede producir un efecto de tipo sinérgico, en el que el curso y magnitud de la respuesta puede ser la misma con uno o más estímulos; aspectos parecidos de la respuesta depredadora ocurren en la serpiente *Crotalus viridis* (Haverly & Kardong, 1996). El segundo efecto es todavía más frecuente, como el observado anteriormente en el escorpión; es decir, cierta combinación de señales puede producir un efecto de tipo potenciado, visto anteriormente en escincos, en los que la amplificación exponencial de la respuesta es de varios múltiplos (Nicoletto, 1985a, b)

En el contexto evolutivo, el sistema vomeronasal de los Helodermatidae en el comportamiento alimentario, es más notorio que el sentido de la vista, esta familia se suma a otras familias donde el modo de forrajeo activo se considera como un rasgo adaptativo, el cual queda marcado como una tendencia de gran extensión en varios linajes y que se acompaña directamente de la respuesta quimiosensible en los Squamata (Schwenk, 1988, Cooper, 1995)

Conducta antidepredadora

Los estímulos químicos aislados de las siete especies de serpiente produjeron una respuesta conductual en *Heloderma horridum*, ya sea en cambios de la TOL o en la respuesta de la ESC, mientras que ninguno de los estímulos visuales estáticos de las serpientes generó una respuesta significativa.

Las observaciones indican que el sentido quimiorreceptor es preponderante con respecto a la visión de configuraciones estáticas de los depredadores potenciales. La función de estos sentidos se da de manera similar que en la conducta de forrajeo anteriormente descrita, pero con un fin diferente, evitar la depredación.

Como se ha indicado, en el escorpión, la vista no parece cumplir la función confirmatoria en la exploración del entorno estático. En cambio otras especies de reptiles requieren de este sentido como medio principal para advertir su entorno (Nicoletto, 1985b; Janzen & Brodie, 1995) Otros mecanismos adaptativos del escorpión como los hábitos crepusculares, la locomoción sigilosa, la rigidez de su cuerpo, su toxicidad y su aspecto críptico le sirven para evitar el peligro (Beck, 1990; Ramírez-Bautista & Beck, 1996), compensando en su conjunto la poca habilidad visual para detectar a sus posibles

depredadores cuando no se mueven

Lo anterior es compatible con lo que ocurre en el ambiente, donde *H. horridum* explora habitualmente el suelo arenoso, la base de los árboles, troncos huecos, nidos subterráneos, madrigueras y oquedades rocosas, en busca de comida o de refugio (Beck & Lowe, 1991), donde permanece latente la posibilidad de que el escorpión encuentre factores de riesgo que no pueda percibir a tiempo. Un ejemplo particular de riesgo, es el caso de una serpiente con posibilidad de depredar a *H. horridum*. En estas condiciones, no hay manera de advertir a la serpiente hasta que el escorpión está cerca de ella. En una situación como ésta, debe ser más útil un sentido vomeronasal bien desarrollado que la propia vista, ajustándose este sentido para percibir a distancias cortas como en otros vertebrados (Slater, 1991).

El tiempo de respuesta de escape de *H. horridum* sirvió para separar en tres grupos arbitrarios a las diferentes serpientes estudiadas. Dos grupos considerados como "depredadores potenciales" y uno como "no depredadores" (Cuadro 11). Cabe mencionar que la separación de estos grupos es un artificio práctico, pero que explica la habilidad de los sentidos para distinguir un elemento de otro, reflejando un mecanismo de defensa para evadir el peligro, antes que enfrentarlo con un comportamiento de agresión (Archer, 1988; Weldon, 1982).

El primer grupo de depredadores, formado por *Boa constrictor*, *Crotalus basiliscus* y *Agkistrodon bilineatus* permitió mostrar la capacidad discriminatoria de *Heloderma horridum* y también permitió ver la especificidad que tiene para reconocerlos de los otros grupos estudiados, debido a que la conducta de escape fue la más rápida con estas tres serpientes (2.32 a 2.57 s). Este aspecto de la conducta defensiva ha sido observado en otras especies de reptiles, quienes son capaces de detectar sustancias químicas de la piel de sus depredadores naturales (Weldon, 1982; Herzog & Burghadt, 1986)).

En un sentido adaptativo, este reconocimiento inmediato del peligro puede explicarse por algunas características de los depredadores de cada grupo señalado. El primer grupo incluye a las serpientes de mayor tamaño de la región de estudio, con hábitos alimentarios que incluyen reptiles (Ramírez-Bautista, 1994). Así, *B. constrictor* es la serpiente terrestre-arborícola más grande (2000 mm) y robusta de la región, que se alimenta principalmente de mamíferos y lagartijas (García & Ceballos, 1994; Cuadro 12) incluyendo a *H. horridum* (Andrés García, comunicación personal; Cuadro 2).

Cuadro 12. Factores relacionados con el comportamiento antidepredador de *Heloderma horridum*, producido por siete especies de serpientes de su comunidad.

Sp.	Factores ecológicos*				Escala evolutiva*
	Dieta	Talla (mm) y Complejión	Hábitat	Hábito	
Boa	Roedores, lagartijas	2000 Robusta	Terrestre Arbóricola	Crepuscular Nocturno	Antigua
Cro	Roedores, lagartijas	1500 Robusta	Terrestre	Crepuscular Diurno	Reciente
Agk	Vertebrados, lagartijas	760 Robusta	Terrestre Acuática	Crepuscular	Reciente
Dry	Vertebrados, lagartijas	2000 Robusta	Terrestre	Diurno	Intermedia
Lox	Vertebrados, lagartijas	770 Moderada	Fosorial	Nocturno	Antigua
Oxy	Lagartijas, anfibios	880 Esbelta	Arbóricola	Diurno	Intermedia
Tri	Lagartijas, vertebrados	1500 Moderada	Arbóricola	Nocturno	Intermedia
Hh**	Huevos, vertebrados	400 Robusta	Terrestre	Diurno Crepuscular	Antigua

Magnitud del comportamiento antidepredador



Depredadores potenciales

Sp. = especies: Boa = *Boa constrictor*, Cro = *Crotalus basiliscus*, Agk = *Agkistrodon bilineatus*, Dry = *Drymarchon corais*, Lox = *Loxocemus bicolor*, Oxy = *Oxybelis aeneus*, Tri = *Trimorphocodon bicuspidatus*, Hh = *Heloderma horridum*.

* Obtenido de Parker, 1977, Webb et al., 1978, Schwenk, 1988, García & Ceballos, 1994, Ramírez-Bautista, 1994, Green 1997
 ** Hh es comparado con los aspectos en común de las Sp. de serpientes del cuadro

▨ Aspectos en común de los depredadores potenciales.

En el caso de *Crotalus basiliscus*, se puede ver que también es de talla grande (1500 mm) y de complexión robusta. Como otros crotálicos, esta especie puede capturar pequeños mamíferos y lagartijas (Murphy & Armstrong, 1978; Armstrong & Murphy, 1979; Diller, 1990), por lo tanto, se infiere que el escorpión tiene desarrollada la capacidad de reconocer a esta serpiente como uno de sus depredadores naturales.

Aún cuando *Agkistrodon bilineatus* no es tan grande como las serpientes anteriores (760 mm), se puede decir que se trata de una especie proporcionalmente más robusta que las otras, que se alimenta de anfibios, lagartijas y mamíferos (Parker, 1977; Greene, 1997). Sin embargo, no se ha documentado que *A. bilineatus* depreda a *H. horridum*; lo que hace dudar que el escorpión forme parte de la dieta natural de esta serpiente.

El comportamiento de escape del escorpión frente a *Agkistrodon bilineatus* podría explicarse por la relación de parentesco que tiene con los crotálicos. Este reconocimiento conspecífico se ha observado en otras interacciones reptilianas, por ejemplo, en las presas de algunas serpientes ofidiófagas (Chiszar *et al.*, 1978; Weldon, 1982; Burger, 1990).

El segundo grupo de depredadores de este estudio estuvo integrado por *Loxocemus bicolor* y *Drymarchon corais*, el tiempo de respuesta de la ESC (9.96 a 10.1 s) lo hizo significativamente diferente al grupo anterior. Dos argumentos se pueden plantear para explicar lo anterior. Primero, que *Heloderma horridum* reconoce a estas especies como depredadores menos peligrosos que a las especies del grupo anterior. Resultados obtenidos por Weldon (1982) muestran este tipo de variaciones cuando se experimentan con varias especies de depredadores, lo que indica que el comportamiento no es fijo en el reconocimiento del riesgo por depredación. Segundo, posiblemente hay un desacoplamiento entre los nichos ecológicos de las especies observadas; es decir, no se ha definido la interacción ecológica entre las especies. Una hipótesis parecida fue propuesta por Herzog & Burghardt (1986) cuando evaluaron el comportamiento de ataque defensivo en serpientes, las cuales podían acoplar su conducta a un estímulo característico y no a otro, a pesar de condiciones de coexistencia.

Los hábitos fosoriales facilitan a *L. bicolor* depredar cualquier tipo de presa, como pequeños mamíferos, reptiles y huevos de reptiles (Mora, 1987; Cuadro 2). Sin embargo, su talla y corpulencia menor que las especies anteriores (Cuadro 12), hace suponer que esta especie podría representar un riesgo más bien para presas más chicas.

Como una posibilidad, difícil de probar con este estudio, si entre tales presas se encontraran los juveniles de *Heloderma horridum*, los individuos que sobrevivan pueden aprender y tener cambios ontogenéticos en la conducta, de modo que en los adultos la respuesta antidepredadora permanezca remicente a lo largo de su vida. Este tipo cambios ocurre con *Xenosaurus platyceps*, quien muestra cambios del comportamiento quimiorreceptivo durante el desarrollo de los organismos (Cooper *et al*, 1998).

Se sabe que *Drymarchon corais* es uno de los colúbridos más grandes del área de estudio; su agilidad le permite capturar toda clase de vertebrados, incluyendo desde grandes lagartijas hasta huevos de vertebrados y otras serpientes (García & Ceballos, 1994; Ramírez-Bautista, 1994). Sin embargo, no queda claro por qué la respuesta de escape de *Heloderma horridum* no es inmediata, ya que se ha comprobado que las sustancias de la piel del género *Drymarchon* despliegan conductas de defensa en otros reptiles (Weldon, 1982). Es posible que el diseño corporal de *D. Corais* esté más adecuado para atacar a presas ágiles (Greene, 1997), pero también cabe la posibilidad de que la serpiente reconozca el peligro que representa la toxicidad del escorpión.

Por último, el tercer grupo se conformó por las serpientes *Oxybelis aeneus* y *Trimorphodon biscutatus*, consideradas como "no depredadoras" de *H. Horridum*. Estas especies no produjeron un comportamiento de escape, solamente ocurrió un aumento de la TOL de 16.9 ± 3.8 y 17.6 ± 4.05 extrusiones/min respectivamente.

En cierta forma, estas serpientes tuvieron una función de control experimental, porque desecharon la posibilidad de que *H. horridum* respondiera indistintamente a la señal química de cualquier serpiente estudiada. Aunque ambas especies de serpientes se han especializado en la captura de anfibios y lagartijos, su corpulencia (no su talla) es esbelta con respecto a las especies anteriores (Casas-Andeu, 1982; García & Ceballos, 1994; Ramírez-Bautista, 1994; Cuadro 12).

El aspecto de estas serpientes, así como su hábitat arborícola (ver Cuadro 12), se relaciona con la ausencia de la conducta evasiva de *H. horridum*. No es congruente que el escorpión muestre aversión con una serpiente adulta de 1 ó 2 cm de diámetro como *O. aeneus*. Para *T. biscutatus* el caso es semejante, aún cuando la complexión es mayor que la anterior, pues un escorpión adulto sigue siendo demasiado corpulento y fuerte con relación a esta serpiente.

El aumento de la TOL causada por estas serpientes puede considerarse como el resultado de la actividad exploratoria, que puede ser semejante bajo otra circunstancia

cotidiana, como la búsqueda de alimento, pareja o refugio. En serpientes del género *Tamnophis* ocurre un efecto semejante, obteniéndose resultados que muestran que no hay un cambio importante de la extrusión de la lengua con el estímulo de especies diferentes a sus depredadores reales (Weldon, 1982).

El proceso adaptativo que pudiera suponerse entre presa y depredador, corresponde mas bien a factores de tipo ecológico como talla, hábitos, hábitat y dieta de las especies interactuantes, mientras que aspectos históricos como la escala evolutiva entre la presa y los depredadores no se relacionan (Cuadro 12). Por ejemplo, en la escala evolutiva de las serpientes, la familia Boidae es uno de los grupos más primitivos, mientras que la familia Viperidae está en el pico de la evolución, (Parker, 1977; Greene, 1997). Sin embargo, ambos producen respuestas similares en la conducta evasiva de *Heloderma horridum*. Podemos suponer que el comportamiento antidepredador contra las serpientes es ancestral, que puede aparecer o desaparecer según las presiones ecológicas, por eso en Colubridae, que tiene una posición intermedia en la filogenia de las serpientes (Parker, 1977; Webb *et al.*, 1978; Greene, 1997) la respuesta de evasión es menos estereotipada o no existe.

Comprender el origen del comportamiento y los factores que lo encausan queda muy distante, pero se puede plantear que reptiles como los helodermátidos están capacitados para dar una respuesta favorable al efecto de los depredadores tantas veces se necesite; es decir, podrían tener una especie de memoria genética que se active o desactive de acuerdo con las circunstancias del ambiente. Esto significa que factores ecológicos pueden intervenir en moldear la magnitud de la respuesta, el tipo y la variación de la misma. Probar estas hipótesis implica conocer no sólo la naturaleza del organismo de estudio; sino, la historia natural de las especies interactuantes como lo advierten los estudios de las relaciones complejas presa-depredador entre reptiles (Herzog & Burghardt, 1986).

Se desconoce mucho acerca de estos y otros factores que forman el engranaje trófico entre las especies de un ecosistema. Otros aspectos como la toxicidad de las especies de serpientes, sus particularidades locomotoras, modo captura de presa, etc. quizá también podrían relacionarse, lo que deja un campo abierto en la investigación

En la familia Helodermatidae, al igual que en otros Anguimorpha como Xenosauridae, Anguidae y Varanidae, y que en Scincomorpha como Teiidae, Lacertidae, Scincidae y Gerrhosauridae, la habilidad de discriminar oportunamente los estímulos

químicos, es una conducta ancestral (Estes *et al.*, 1988, Cooper *et al.*, 1998), que ha favorecido la sobrevivencia de estas especies evitando encuentros innecesarios y de riesgo, lo que representa además, un gasto de energía que es más necesario para encontrar recursos energéticos, refugio o reproducirse.

En ambientes hostiles como las zonas desérticas o selvas tropicales caducifolias fuertemente estacionales, a *Heloderma horridum* le favorece reducir los lapsos de tiempo de actividad para evitar estos encuentros desfavorables (Beck, 1990; Beck & Lowe, 1991; Beck & Ramírez-Bautista, 1991; Ramírez-Bautista & Beck, 1996). Sin embargo, en la época seca, la necesidad de encontrar recursos vitales obliga al escorpión a exponerse a sus depredadores, que a pesar de tener estrategias como su apariencia, comportamientos particulares y poseer un sistema de intoxicación, no queda exento de ser depredado.

Considerando que el presente trabajo sólo muestra de manera general algunos elementos de las interacciones alimentarias y antidepredadoras de *H. horridum* con una parte de las especies coexistentes, quedan muchos aspectos por conocer. Existen preguntas de interés ecológico, para saber si los resultados obtenidos son comunes entre las poblaciones del escorpión, debido a que éstas se distribuyen ampliamente en el litoral del Océano Pacífico (Bogert & Martín Del Campo, 1956; Campbell & Lamar, 1989), lo que hace pensar en la inmensa cantidad de factores e interacciones involucradas. Además, no se sabe si estos aspectos de la conducta se ligan a cambios ontogenéticos en la especie, o hasta dónde el reconocimiento es tan específico con los elementos con que interactúa, trátase de sus presas o de sus depredadores.

La descripción de una parte de la respuesta antidepredadora queda apenas incipiente. De las 34 especies de serpientes con las que coexiste *Heloderma horridum* en el área de estudio (Casas, 1982; García & Ceballos, 1994; Ramírez-Bautista, 1994), queda por saber si hay algún patrón ecológico o filogenético durante la interacción presa-depredador. Más abrumador es saberlo con todas las especies del área de distribución.

También hay cuestiones para saber cuál es el margen de eficiencia de la actividad vomeronasal en relación a la temperatura; Cooper (1990b) y Cooper & Vitt (1986) han señalado la importancia que tiene este factor en la sobrevivencia de algunos reptiles.

Por último, falta por investigar la descomposición de los estímulos en sus

elementos más simples, y descubrir por ejemplo, cómo afectan los estímulos visuales activos (con movimiento), ya que en otros estudios se sabe que tienen un efecto particular en la respuesta conductual de los reptiles (Macías-García & Drummond, 1995).

Algunos de estos aspectos del comportamiento, deberían probarse con otras especies, para corroborar la influencia filogenética y los factores ambientales relacionados, que pueden ayudar a entender la estructura de los ecosistemas para administrarlos y conservarlos oportunamente.

LITERATURA CITADA

- Alagón, A. C., M. E. A. Maldonado, J. Z. Juliá, C. Sánchez, & L. D. Possani. 1982. Venom from two sub-species of *Heloderma horridum* (mexican beaded lizard): general characterization and purification of n-benzoyl-L-arginine ethyl ester hydrolase. *Toxicon* 20:463-475.
- Álvarez Del Toro, M. 1982. Los reptiles de Chiapas. 3a. ed. Publicación del Instituto de Ecología de Historia Natural, Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México. 248 pp.
- Archer, J. 1988. The behavioural biology of aggression. Cambridge University Press U. K. 257 pp
- Arizmendi M. C., H. Berlanga, L. Márquez-Valdemar, L. Navarajo & F. Omelas. 1990. Avifauna de la región de Chamela, Jalisco. Cuadernos 4. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México. 62 pp.
- Armstrong, B. L., & J. B. Murphy. 1979. The natural history of mexican rattlesnake. University of Kansas Lawrence. Special Publ. No 5. 89 pp.
- Balderas-Valdivia, C. J. 1996. Biología reproductiva de *Cnemidophorus lineatissimus duodecemlineatus* (Reptilia: Teiidae) en la región de Chamela, Jalisco. Tesis profesional. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México. 86 pp.
- Beck, D. D. 1990. Ecology and behavior of the Gila Monster in southwestern Utha. *J Herpetol.* 25:54-68.
- , & A. Ramírez-Bautista. 1991. Combat behavior of the beaded lizard, *Heloderma h. horridum*, in Jalisco, México. *J. Herpetol.* 25:481-484
- , & C. H. Lowe. 1991. Ecology of beaded lizard, *Heloderma horridum*, in a tropical dry forest in Jalisco, México. *J. Herpetol.* 25:395-406.
- , M. R. Dohm, T. Graland, Jr., A. Ramírez-Bautista & C. H. Lowe. 1995. Locomotor performance and activity energetics of helodermatid lizards. *Copeia* 1995:577-585
- Breidenbach, C. H. 1991. Thermal influence strikes in pitless vipers. *J. Herpetol.* 24:448-450.
- Bogert, C. M. & R. Martín Del Campo. 1956. The gila monster and its allies. The relationships, habitats, and behavior of the lizards of the family Helodermatidae. *Bull. Amer. Mus. Natur. Hist.* 109:1-238.

- Bullock, S. H. 1986. Climate of Chamela Jalisco and trends in the south coastal region of Mexico. *Arch. Met. Geoph. Bioclim. Ser. B* 36:297-316.
- Burger, J. 1990. Response of hatchling pine snakes (*Pituophis melanoleucus*) to chemical cues sympatric snakes. *Copeia* 1990:1160-1163.
- Burghardt, G. M. 1967. Chemical-cue preferences of inexperienced snakes: comparative aspects. *Science* 157:718-721.
- , & E. H. Hess. 1968. Factors influencing the chemical release of prey attack in newborn snakes. *J. Comp. Physiol. Psychol.* 2:289-295.
- Campbell, J. W., & W.W. Lamar. 1989. *The venomous reptiles of Latin America*. Cornell University Press. Ithaca and London, USA. 425 pp.
- Card, W., & D. T. Roberts. 1996. Incidence of bite from venomous reptiles in north american zoos. *Herpetol. Rev.* 27:15-16.
- Casas-Andreu, G. 1982. *Reptiles y anfibios de la costa suroeste de Jalisco con aspectos sobre su ecología y biogeografía*. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias Universidad Nacional Autónoma de México. México. 316 pp.
- Ceballos G. & A. Miranda. 1986. *Los mamíferos de Chamela Jalisco*. Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. México. 436 pp.
- Chiszar, D., & C. W. Radcliffe. 1976. Rate tongue flick by rattlesnakes during successive stages of feeding on rodent prey. *Bull. Psychon. Soc.* 7:485-486.
- , -----, B. O'Connell, & H. Smith. 1982. Analysis of the behavioral sequence emitted by rattlesnakes during feeding episodes II. Duration of strike-induced chemosensory searching in rattlesnake (*Crotalus viridis*, *C. enyo*). *Behav. Neural Biol.* 34:261-270
- , -----, R. Boyd, A. Radcliffe, H. Yun, H. M. Smith, T. Boyer, B. Atkins & F. Feiler. 1986. Trilling behavior in cottonmouths (*Agkistrodon piscivorus*). *J. Herpetol.* 20:269-272.
- , C. W. Radcliffe, & K. Scudder. 1980. Use of vomeronasal system during predatory episode by bull snakes (*Pituophis melanoleucus*). *Bull. Psychon. Soc.* 15:35-36.
- , K. Scudder, L. Knighth, & H. M. Smith. 1978. Exploratory behavior in prairie rattlesnakes (*Crotalus viridis*) and water moccasins (*Agkistrodon piscivorus*). *Psychol. Rec.* 28:363-368.

- Cock Buning, T. de. 1983. Thermal sensitivity as a specialization for prey capture and feeding in snakes. *Amer Zool* 23:363-375.
- Cooper, W. E. Jr. 1989. Prey odor discrimination in the varanoid lizards *Heloderma suspectum* and *Varanus exanthematicus*. *Ethology* 81:250-258
- , 1990 a. Prey odor detection by teiid and lacertid lizard and the relationship of prey odor detection to foraging mode in lizard families. *Copeia* 1990:237-242.
- , 1990 b. Prey odor discrimination by anguillid lizards. *Herpetologica* 46:183-190.
- , 1992. Prey odor discrimination and poststrike elevation in tongue flicking by a cordylid lizard, *Gerrhosaurus nigrolineatus*. *Copeia* 1992:146-154
- , 1995. Foraging mode, prey chemical discrimination, and phylogeny in lizards. *Anim. Behav.* 50:973-985.
- , 1996. Chemosensory recognition of familiar and unfamiliar conspecifics by the scincid lizard *Eumeces laticeps*. *Ethology* 102:454-464.
- , & A. C. Alberts. 1990. Responses to chemical food stimuli by an herbivorous, actively foraging lizard, *Dipsosaurus dorsalis*. *Herpetologica* 46:259-266.
- , J. A. Lemos-Espinal, & G. R. Smith. 1998. Presence and effect defensiveness or context on detectability of prey chemical discrimination in the lizard *Xenosaurus platyceps*. *Herpetologica* 53:409-413
- , & L. Vitt. 1986. Thermal dependence of tongue-flicking and comments on use of tongue-flicking as index of squamate. *Ethology* 71:177-186.
- Daniel, W. W. 1999. *Bioestadística. Bases para el análisis de las ciencias de la salud.* Ed. Limusa y Noriega México. 878 pp.
- Diller, L. V. 1990. Afield observation on the feeding behavior *Crotalus viridis lutosus*. *J Herpetol.* 24:95-97
- Durán-Díaz, A., A. E. Cisneros-Cisneros, M. A. Fernández-Araiza, J. R. Gersenowies-Rodríguez, S. Meraz-Martínez & A. Vargas-Vera. 1986. *Manual de Técnicas Estadísticas* Escuela Nacional de Estudios Profesionales Iztacala, UNAM. México. 140 pp.
- Durham, F. E. 1951. Observations on a captive gila monster. *Amer. Midl. Nat.* 45:460-470.

- Estes, R., K. De Quiroz, & J. Gauthier. 1988. Phylogenetic relationships within Squamata. Pp. 119-281. *In* Estes & Pregill (eds). Phylogenetic relationships of lizard families. essays commemorating Charles L. Camp. Stanford University Press, Stanford, California.
- Fowler, M. E. 1978. Restraint and handling of wild and domestic animals. Iowa University Press. 332 pp.
- Furry, K., T. Swain, & D. Chiszar. 1991. Strike-induced chemosensory searching and trail following by prairie rattlesnakes (*Crotalus viridis*) preying upon deer mice (*Peromyscus maniculatus*): chemical discrimination among individual mice. *Herpetologica* 47:69-78.
- García, A. & G. Ceballos. 1994. Guía de Campo de los anfibios y reptiles de la costa de Jalisco, México. Fundación Ecológica de Cuixmala A. C. e Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México. 184 pp.
- González-Romero, A. 1982. Gerrhonoti: Una lagartija llamada escorpión. *Naturaleza* 2: 115-120.
- González-Ruiz, A., E. Godínez-Cano, & I. Rojas-González. 1996. Captive Reproduction of the Mexican Acaltetepon, *Heloderma horridum*. *Herpetol. Rev.* 27:192.
- Grace, M. S. 1997. The visual system and non-visual photoreception. *In*: The biology husbandry and health care of reptiles. Vol. I The biology of reptiles. L. Ackerman (Comp.). TFH Inc. USA. Pp 325-341.
- Graves, B. M., & M. Halpern. 1991. Discrimination of self from conspecific chemical cues in *Tiliqua scincoides* (Sauria: Scincidae). *J. Herpetol.* 25:125-126.
- Greenberg, N., & D. Crews. 1990. Endocrine and behavioral responses to aggression and social dominance in the green anole lizard, *Anolis carolinensis*. *Gen. Comp. Endocrinol.* 77:246-255.
- Greene, H. W. 1997. Snakes. The evolution of mystery in nature. University of California Press. L. A. C. USA. 371 pp.
- Guidelines for the use of animals in research, 1991. *Anim. Behav.* 41: 183-186.
- Haverly J. E., & K. V. Kardong. 1996. Sensory deprivation effects on the predatory behavior of the rattlesnake, *Crotalus viridis oreganus*. *Copeia* 1996:419-428.
- Herzog, H. A. Jr., & G. M. Burghardt. 1986. Development of antipredator responses in snakes: I. Defensive and open-field behaviors in newborns and adults of three species of garter snakes (*Tamnophis melanogaster*, *T. sirtalis*, *T. butleri*). *J. Comp. Psychol.* 4:372-379.

- Janzen F. J., & E. Brodie III 1995. Visually-oriented foraging in a natural population of herbivorous lizards (*Ctenosaura similis*) J. Herpetol. 29:132-136.
- Kreger, M. D. 1997. Welfare Issues. In The biology husbandry and health care of reptiles Vol. I The biology of reptiles. L. Ackerman (Comp.) TFH Inc. USA pp. 289-304
- Kardong, K. V. & S. P. Mackessy. 1991. The strike behavior of a congenital blind rattlesnake. J. Herpetol. 25:208-211.
- Kardong, K. V., & P. R. Smith. 1991. The role of sensory receptors in the predatory behavior of the brown tree snake, *Boiga irregularis* (Squamata: Colubridae). J. Herpetol. 25:229-231.
- Lancaster, D., & S. Wise. 1996. Differential response by the ringneck snake, *Diadophis punctatus*, to odors of tail-autotomizing prey. Herpetologica 52:96-108.
- Legler, J. M. 1977. Stomach flushing: a technique for chelonian dietary studies. Herpetologica 33:381-284.
- Lott, E. J., S. H. Bullock, & J. A. Solis-Magallanes 1987 Floristic Diversity and structure of upland and Arrollo forest of coastal Jalisco. Biotropica 19:228-235.
- Loop, M. S., & S. A. Scoville. 1972. Response of newborn *Eumeces inexpectatus* to prey-object extracts. Herpetologica 28:254-256.
- Luiselli, L. 1996. Food of an alpine population of sand viper (*Vipera ammodytes*). J. Herpetol. 1:92-94.
- Macías García, C., & H. Drummond. 1995. Components of visual prey recognition by the Mexican aquatic garter snake *Tamnophis melanogaster*. Ethology 101:101-111.
- Melcer, T., & D. Chiszar. 1989. Striking prey creates a specific chemical search image in rattlesnake. Anim. Behav. 37:477-486.
- Mora, J. M. 1987. Predation by *Loxocemus bicolor* on the eggs of *Ctenosaura similis* and *Iguana iguana*. J. Herpetol. 21: 334-335.
- Murphy, J. B., & B. L. Armstrong. 1978. Maintenance of rattlesnake in captivity. University of Kansas Lawrence, Special Publ. No. 3. 40 pp.
- Nicoletto, P. F. 1985 a. The relative roles of vision and olfaction in prey detection by the ground skink, *Scincella lateralis*. J. Herpetol. 19:411-415.
- 1985 b. The roles of vision and the chemical senses in predatory behavior of the skink, *Scincella lateralis* J. Herpetol. 19 487-491
- Norma Oficial Mexicana NOM-059-ECOL/1994. 1995. Secretaría de Medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca. Gaceta Ecológica 1995 Vol. VII No. 33. 72 pp.

- Parker, H. W. 1977. Snakes a natural history. Cornell University Press. Ithaca and London. 108 pp.
- Porter, K. R. 1972. Herpetology W B S C USA. 524 pp.
- Ramírez-Bautista, A. 1994. Manual de claves ilustradas de los anfibios y reptiles de la región de Chamela, Jalisco, México Cuadernos 23 Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México 127 pp
- , & D. D. Beck. 1996. El escorpión, lagartija venenosa de México Información Científica y Tecnológica 18:24-28.
- Scheffler, W. C. 1981. Bioestadística. FEI. México. 267 pp.
- Schwenk, K. 1988. Comparative morphology of the lepidosaur tongue and its relevance to squamate phylogeny. Pp. 568-599. In Estes & Pregill (eds) Phylogenetic relationships of de lizard families: essays commemorating Charles L. Camp. Stanford University Press, Stanford, California
- Slater, P. J. B. 1991. Introducción a la etología. CNCA. Ed. Critica. México. 230 pp.
- Smith, H. M., & E. H. Taylor. 1966. Herpetology of México. Annotated checklists and keys to the amphibians and reptiles. Repr. Bull 187, 194, and 199 of de U. S. Nat. Mus With a list of subsequent taxonomic innovations. Ashton, Md., Enc Lundber USA. Pp 192-193.
- , & R. B. Smith 1991. Synopsis of the herpetofauna of Mexico. Colorado University Pres. USA. Vol. VII. Pp. 431.
- Sokal, R. R. & F. J. Rohlf. 1979 Biometría. Principios y métodos estadísticos en la investigación biológica Ed H. Blume. España. 833 pp.
- Solís-Magallanes, J. A. 1980. Leguminosas de Chamela, Jal. Tesis profesional Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Stamps, J. A. 1977. Social behavior and spacing patterns in lizards. In C. Gans & D. W. Tinkle (eds.), Vol. 7 (Ecology and Behavior A.) Biology of the reptilia. Pp. 265-334. Academic Press, New York.
- Streiffer, R. H. 1986. Bite of the venomous lizard, the Gila monster. Postgraduate Medicine 79:297-302.
- Van Damme, R., D. Bauwens, C. Thoen, D. Vanderstighelen, & R. Varheyen. 1995 Response of native lizard to predator chemical cues J. Herpetol. 29:38-43.

- Waters, R. M., D. Chiszar, & G. M. Burghardt, 1996. Strike-induced chemosensory searching in the habu (*Trimeresurus flavovindis*), an asian pit viper. *J. Herpetol.* 30:147-151
- Webb, J. E., J. A. Wallwork, & J. H. Elgood. 1978. Guide to living reptiles. Macmillan Press LTD. London 172 pp
- Weldon, P. J. 1982. Responses to ophiophagus snakes by snakes of the genus *Tamnophis* *Copeia* 1982:788-794.
- Young, B. A. 1997. Hearing, taste, tactile reception and olfaction. *In: The biology husbandry and health care of reptiles. Vol. I The biology of reptiles.* L. Ackerman (Comp.). TFH Inc. USA. Pp. 185-204.

Este trabajo fue posible gracias al apoyo de las siguientes las instituciones:

Estación de Biología de Chamela, Jalisco del IB-UNAM, por el trabajo en campo.

Dirección General de la Divulgación de la Ciencia, por el trabajo en laboratorio.

Bioterio Central, Fac. de Medicina, UNAM, por el aporte de material experimental.

Instituto Nacional de Ecología-SEMARNAP por los permisos de colecta, oficios DOO.

750.- 9225 /98, DOO. 02.- 4347 y DOO. 02.- 4773.