



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES
IZTACALA

LA CONDUCTA ALIMENTARIA DE LA NAUYACA
Bothrops asper (SERPENTES: VIPERIDAE)
EN CAUTIVERIO

TESIS PROFESIONAL

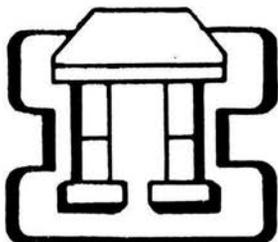
QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:

LICENCIADO EN BIOLOGIA

P R E S E N T A :

VICTOR HUGO LUJA MOLINA

DIRECTOR DE TESIS: DR. AURELIO RAMIREZ BAUTISTA



IZTACALA

LOS REYES IZTACALA,

ENERO 2002



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

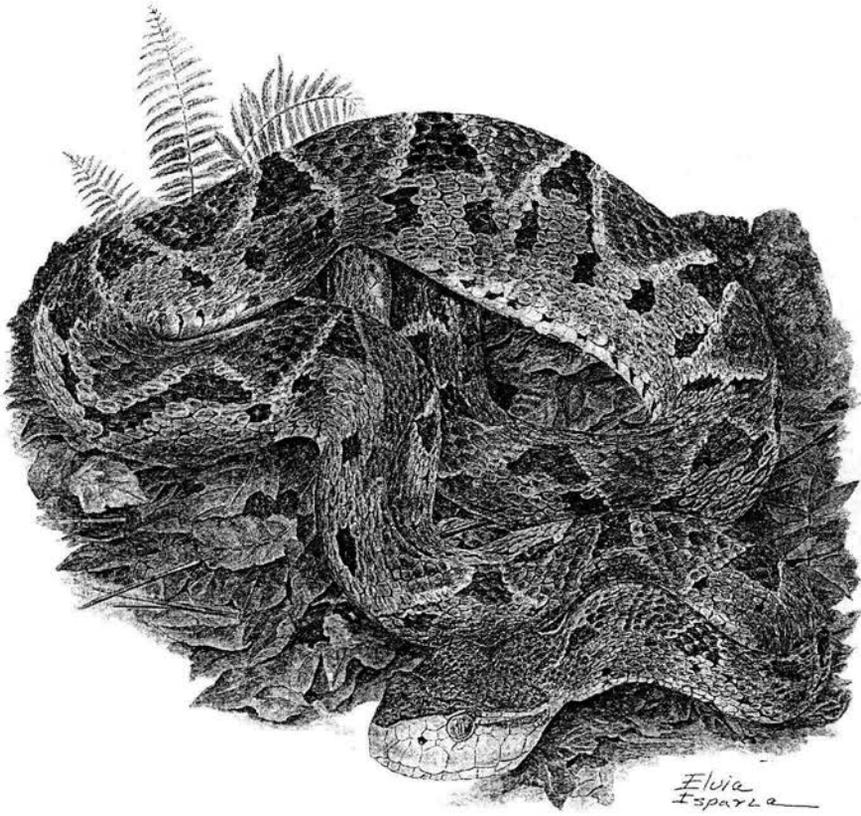
Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

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.



U.N.A.M. CAMPUS

IZT.



A mis Padres: Beatriz Molina y Victor M. Luja
Por el apoyo incondicional de siempre ...
Por la enseñanza diaria y su confianza..
Por su carácter y fortaleza..
Por su fe y su amor..
Por su sacrificio..
GRACIAS!!

A mis Hermanas: Mony, Monse y Bety
Por su compañía y su apoyo...
Por aguantar y aguantarme...
Por esta familia...
Gracias chamacas!!!!!!

A mis Abuelos: Emma, Carmen y Jesús
Por su experiencia y sabiduría..
Por su amor y comprensión..
Por sus palabras..

A los Luja y a los Molina: ¡son muchos!
Pero deveras, a todos, todos, todos..
Por el apoyo y la preocupación..
Por todos los momentos..

Con todo mi amor....

A Antalya González Abraham: POR TODO

Por todas las experiencias vividas..

Por tu compañía en la carrera...

Por tu apoyo incondicional....

Por ese inmenso amor.....

Por esa gran familia.....

Por tus ganas.....

Por tu amor.....

Por ti.....

AGRADECIMIENTOS

Mil gracias al Dr. Aurelio Ramírez Bautista por la dirección del presente trabajo, por el apoyo incondicional y por la confianza brindada durante este tiempo. Gracias por tu amistad.

A los Biólogos Enrique Godínez Cano y Amaya González Ruiz por brindarme, al igual que a muchos estudiantes, la oportunidad de conocer y de trabajar con estos extraordinarios animales: Los Reptiles. Por las aportaciones hechas al presente trabajo.

A todos los cuates de la carrera (perdón si omito a alguno (a)), por todos los momentos en Iztacala y en el campo, por la conebencia y por su amistad: Chivo, Damaris, Fido, Yemo, Poncho, Mariana, Vero, Mine, Chavito, Caro, Chino, Horacio, Maese, Buty, Secre, Isrry, Arturo, Paco, Claudia, Prángana y familia. Salud!!

A Felipe, Raúl, Librado, Isaac, Beatriz, Tomás, Fernando y al montón de gente del Vivario de la FES-Iztacala que de alguna manera se preocuparon por la realización de este estudio. Por las facilidades de espacio en el Bioterio.

A los amigos y compañeros del laboratorio de ecología de la UBIPRO: Xochitl, Ricardo, Noé, Alicia, Karla, Luis, Gaby, Omar y Ely.

RESUMEN

El presente estudio contribuye al conocimiento de la conducta alimentaria de *Bothrops asper* mediante la descripción de las pautas del comportamiento y la evaluación del uso de la quimiorrecepción al momento de alimentarse en cautiverio. Se identificaron cambios en función del tiempo (duración) y modo para la captura y el rastreo de la presa entre 10 organismos juveniles (LHC 850 a 1000 mm) y 10 adultos (LHC 1600 a 1800 mm) nacidos en cautiverio. Para este efecto, se colocó a la serpiente en el área experimental por 15 min, posteriormente se introdujo a la presa con pinzas largas y se grabó en video. Las presas para los juveniles fueron ratones blancos de laboratorio de 20 a 25gr, y para los adultos, ratas blancas de 100 a 110 gr. Se observó que tanto los juveniles como los adultos presentan una estrategia de emboscada; la secuencia alimenticia se dividió en: detección de la presa, espera, la mordida (con retención o liberación de la presa), búsqueda, localización e inspección del cadáver y deglución. Hubo diferencias significativas en el número de intentos de mordida, tiempo de muerte de la presa, tiempo de búsqueda y tiempo en comer; de la misma manera, se identificó un incremento en el número de extrusiones de la lengua después de la mordida, con lo que se confirma la manifestación de la Búsqueda Quimiosensitiva Inducida por la Mordida (BUQUIM) descrita para otros géneros emparentados. Este estudio muestra que la conducta alimentaria que presenta la *Nauyaca* en condiciones de cautiverio es la misma reportada para organismos silvestres, ya que se identificaron diferencias incluso en el modo de captura de la presa para ejemplares juveniles y adultos lo que refuerza las observaciones de cambios ontogenéticos en la dieta silvestre de esta especie. Estos y otros resultados demuestran que existen ciertas conductas que permanecen fijas, que no se alteran pese a factores como el haber nacido en cautiverio y nunca haber tenido contacto con presas silvestres, las serpientes manifestaron el repertorio típico de estos animales en libertad.

CONTENIDO

	Página
INTRODUCCIÓN.....	1
ANTECEDENTES.....	5
OBJETIVOS.....	10
MÉTODOS.....	11
Variables controladas.....	11
Diseño experimental.....	13
Métodos de análisis estadístico.....	14
Protocolo estadístico.....	16
RESULTADOS.....	17
Secuencia alimenticia.....	17
Juveniles.....	17
Adultos.....	19
Tasa de Extrusión de la Lengua (TEL).....	28
DISCUSIÓN.....	32
CONCLUSIONES.....	39
LITERATURA CITADA.....	41

INTRODUCCION

Los reptiles, con excepción de algunas especies de tortugas y lagartijas, son casi siempre de hábitos carnívoros. Entre los grupos estrictamente carnívoros, encontramos al de las serpientes, un grupo muy diverso con cerca de 2300 especies y subespecies distribuidas en más o menos 12 familias, de las cuales 579 especies y subespecies habitan en México (McDowell, 1987).

Varias de estas especies son generalistas, es decir, pueden alimentarse de diversas especies de vertebrados, pero algunas otras pueden ser consideradas como carnívoras especialistas, ya que generalmente seleccionan a un tipo de presa en especial (Zug, 1993). Las especies en las que su dieta es restringida a uno o a pocos tipos de presas, exhiben especializaciones morfológicas, fisiológicas y conductuales para poder alimentarse.

Las serpientes pueden ser clasificadas por su modo de forrajeo, al que típicamente se le define como la conducta que es empleada para localizar y capturar a sus presas (McArthur & Pianka, 1966). De manera general, se han identificado dos modos de forrajeo extremos: el de "acecho" y el "forrajeo activo".

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. La evaluación de alguna acción como ésta se puede describir en función del tiempo, ya sea por su duración, su frecuencia o el tiempo que tarde la respuesta hacia determinados estímulos (Balderas-Valdivia, 2000).

Teóricamente, las serpientes acechadoras invierten poco tiempo y energía buscando presas. Estas serpientes permanecen inmóviles mucho tiempo y atacan a presas móviles que pasan cerca de ellas. La mayor parte de la energía durante el forrajeo se utiliza en la captura y manipulación de la presa. En cambio, los forrajeros activos se mueven mucho en el ambiente en la búsqueda de sus presas, gastando una cantidad considerable de energía en la fase de búsqueda, pero invierten poca energía en la de captura (Huey & Pianka, 1981).

En contraste con las aves y los mamíferos, en donde sólo los individuos de talla adulta son los que forrajean, las serpientes desde su nacimiento están obligadas a alimentarse por sí mismas, es decir a buscar, localizar, capturar e ingerir presas adecuadas para su tamaño y necesidades. Los cambios en las dietas en los carnívoros durante la ontogenia reflejan un incremento en la habilidad para capturar, manejar e ingerir presas más grandes. Estos cambios ontogenéticos en la dieta, son particularmente evidentes en especies en las que los organismos adultos alcanzan tallas grandes, ya que en comparación, las crías son mucho más pequeñas (Zug *et al.*, 2001).

El genero *Bothrops* esta compuesto por especies que presentan estos cambios ya que los adultos se alimentan de organismos endotermos como mamíferos pequeños (*Heteromys*, *Philander*), y la dieta de los organismos juveniles esta compuesta organismos ectotermos como lagartijas (*Anolis*), ranas (*Eleutherodactylus*) y de algunos invertebrados como ortopteros y centípedos (Dixon & Soini, 1986; Fendersoni *et al.* 1987; Hoge *et al.*, 1960; Prado, 1945).

Estos cambios en la alimentación, conllevan de igual manera, modificaciones en la estrategia de localización, captura y manipulación de la presa antes de ingerirla, situación que ha sido observada de manera casual y poco sistemática, señalando que, generalmente, los ejemplares juveniles muerden y sujetan a la presa esperando que muera por efecto del veneno para después ingerirla y que, los adultos muerden y sueltan a la presa para relocalizarla luego de algunos minutos, situación que se reporta en condiciones de laboratorio para algunas otras serpientes del mismo genero ó géneros emparentados (Chiszar *et al.* , 1982; Kardong, 1986; Sazima, 1989^a y 1989^b).

A pesar de que la descripción de *B. asper* se realizó a finales del siglo XIX, la mayor parte del conocimiento acerca de esta especie radica principalmente en estudios referentes a su distribución (Campbell & Lamar, 1989; Markezich & Taphorn, 1993), datos acerca de su dieta (Álvarez Del Toro, 1982; Campbell, 1998; Campbell & Lamar, 1989; Greene, 1997; Scott, 1983) mientras que otros hacen mención de los componentes del veneno así como de su toxicidad y accidentes que provoca en la población humana (Andrade & Abe, 1999; Bolaños, 1971, 1972, 1982, 1984; Hardy, 1994), y algunas notas aisladas sobre canibalismo (Correa *et al.* , 1998).

Las observaciones de la conducta alimenticia de la mayoría de los depredadores son fortuitas, mayormente los de las serpientes (Fitch, 1987), por lo cual, las estrategias empleadas para estos fines son ampliamente desconocidas (Mushinsky, 1987).

En las últimas décadas, se han realizado estudios enfocados a la conducta alimenticia de varias especies de vipéridos, en su mayoría con serpientes de cascabel habitantes de zonas templadas o secas, por lo que algunas de las especies de viperidos neotropicales como es el caso de la nauyaca que ha sido pobremente estudiada.

ANTECEDENTES

Las serpientes emplean distintas vías y métodos para localizar y capturar a su presa (Seigel & Collins, 1993). Gran parte del trabajo realizado durante los pasados 15 años en lo referente a la alimentación de los vipéridos (crotalinos principalmente), ha sido realizado acerca de la Búsqueda Quimiosensitiva Inducida por la Mordida (BUQUIM) el cual describe y analiza el incremento en el número de extrusiones de la lengua y los movimientos de rastreo después de la mordida. Este fenómeno se ha presentado de manera constante en algunas especies de lagartijas y serpientes, y se ha evaluado bajo diferentes situaciones y condiciones experimentales (Chiszar *et al.* , 1977; Chiszar *et al.* , 1983; Cooper, 1990; Dullemeijer, 1961; Golan *et al.* , 1982; Hayes, 1992; Hayes & Duvall, 1991; Kardong, 1982; O'Connell *et al.*, 1981; O'Connell *et al.* , 1983).

Este ha sido uno de los métodos más empleados para este tipo de estudios, y consiste en registrar y comparar la tasa de extrusión de la lengua, ya que se puede inducir un aumento notable en la extrusión lingual por efecto de diferentes estímulos externos, tales como el alimento, y desde este punto de vista, permite cuantificar la magnitud de la respuesta a los estímulos químicos (Cooper, 1990).

Estudios realizados con algunas especies de serpientes de la familia viperidae demuestran que existe un patrón relativamente constante en cuanto a la manera de capturar a su presa, la cual puede ser dividida principalmente en las siguientes fases: la orientación hacia la presa, el acercamiento, la mordida

(inoculación de veneno y soltar), rastreo, inspección del cadáver y la deglución de la presa (Chiszar *et al.* , 1982; Kardong, 1986; Sazima, 1989^a y ^b).

Así mismo, existen trabajos importantes realizados por Sazima (1987 y 1989^a) que sirvieron de parámetro para el presente estudio. En estos evalúa diversos aspectos del comportamiento en el medio natural de *B. jararaca* describiendo patrones y pautas de comportamiento como la etapa de acercamiento hacia la presa y algunos otros aspectos. Estas mismas variables fueron descritas en algunas especies de vipéridos en los géneros *Agkistrodon* y *Crotalus* (Kardong, 1975, Sazima, 1989^a y 1989^b).

El mismo Sazima en 1992, en un estudio sobre la historia natural de *B. jararaca* en el sudeste de Brasil, reporta entre otras cosas el hábitat, actividad, movimientos diarios y estacionales, datos sobre la población, abundancia, y hábitos alimenticios. En este trabajo incluye además una descripción de la conducta alimentaria y la evaluación de los tiempos y movimientos de la serpiente al momento de alimentarse en su ambiente, encontrando que existe un patrón relativamente estereotipado en movimientos, una estrategia de emboscada, el modo de alimentarse es el de "morder-soltar-rastrear" a la presa, que es la táctica más usada por vipéridos y algunos elápidos comedores de roedores.

Algo importante que reporta el autor es la presencia de cambios ontogenéticos en la dieta entre juveniles y adultos, los primeros se alimentan principalmente de ranas y lagartijas, a las cuales sujetan mientras mueren por efecto del envenenamiento, para posteriormente comenzar a ingerirlas; mientras que los segundos, se alimentan primordialmente de roedores, mordiéndolos y soltándolos para rastrearlos y encontrarlos posteriormente.

Para integrar a *B. asper* en el presente estudio, es necesario aclarar que se trata de organismos que nacieron en cautiverio, por lo que nunca han tenido algún contacto con su entorno natural ni con las presas que en éste se pueden encontrar, ya que diversos estudios etológicos han demostrado, que la cría recién nacida, sin experiencia alimenticia, puede manifestar en su primer contacto con el medio apropiado, el repertorio conductual típico de su especie (Drummond, 1983) lo que no implica estabilidad ontogenética en todos los aspectos del repertorio.

Estudios ecológicos y etológicos, demuestran en algunas especies cambios de conducta alimenticia relacionados con la edad (Burghardt & Hess, 1968), pero se tiene poca idea de los factores internos o externos que producen tales cambios.

Bothrops asper (Garman, 1884) conocida en México con el nombre común de "nauyaca" (Alvarez Del Toro, 1982; Campbell, 1998; Campbell & Lamar, 1989), representa a la especie con un mayor porcentaje de casos de mordedura entre las especies de serpientes venenosas en América Central (Bolaños, 1982, 1984). Es una serpiente de talla corporal grande que oscila de los 1200 a los 1800 mm de longitud hocico-cloaca en organismos adultos, pero se tienen registros de organismos colectados de hasta 3050 mm. Es altamente variable en patrones de coloración, la parte dorsal del cuerpo puede ser café, oliva, gris, café grisáceo, rosado o cercano al negro. La parte de la cola puede ser gris o negra, con barras transversales delgadas o sin ellas. En machos juveniles, la cola es rosada o amarillenta - naranja, esto hace alusión a su nombre común rabo de hueso, o cola blanca. El color de la cola sirve, además, para atraer presas en el estado juvenil de la serpiente, ya que, al levantarla y ondularla lentamente, presas como son

ranas y lagartijas se acercan identificando este movimiento erróneamente como alimento.

El promedio de veneno que produce es de 485 mg, teniendo como producción máxima 1530 mg con una toxicidad de 3.7 mg/kg. DL₅₀ en pruebas con ratones de laboratorio (Bolaños 1971, 1972). Este vipérido terrestre habita en los bosques tropicales húmedos, templados. En América Central se encuentra a través de la vertiente del Atlántico, desde el centro de Tamaulipas hasta la porción este de la península de Yucatán, norte de Guatemala y Honduras, y en las tierras bajas del Atlántico de Nicaragua, Costa Rica y Panamá. Poblaciones disyuntas ocurren a través de la vertiente del Pacífico en Chiapas y Guatemala. Hacia centro y Sudamérica, se distribuye en la vertiente del Pacífico en Colombia y los andes Ecuatorianos, también en Venezuela al norte del río Orinoco. Es primordialmente de tierras bajas, en México y América Central se distribuye desde el nivel del mar, hasta los 2640 m (Campbell & Lamar, 1989).

Es de hábitos nocturnos, aunque se le puede encontrar con frecuencia al atardecer. Los organismos juveniles pueden ser más activos durante el día. Los adultos durante el día, son usualmente encontrados en hoyos o depresiones de la tierra o debajo de la vegetación terrestre.

Cuando los organismos de esta especie se encuentran irritados, hacen movimientos bruscos y vibraciones con su cola. A pesar de su tamaño, esta serpiente es muy veloz, pudiendo recorrer cortas distancias rápidamente. En lo que respecta a la reproducción, las hembras son muy prolíficas, teniendo de 8 a 75 crías vivas.

Los organismos jóvenes son encontrados durante la parte final de la temporada de lluvias; esta especie no es muy activa durante los periodos de sequía. La temporada reproductiva probablemente se extienda a través de toda la temporada de lluvias y al principio de la de secas. Los neonatos nacen con una longitud aproximada de 27 a 35 cm. El periodo de gestación es de aproximadamente 210 días. Los organismos probablemente alcanzan la madurez sexual a una talla de 95 cm los machos y de 110 a 120 en las hembras (Campbell, 1998).

OBJETIVOS

OBJETIVO GENERAL

Aportar información acerca de la conducta que desarrolla *Bothrops asper* al alimentarse en condiciones de cautiverio.

OBJETIVOS PARTICULARES

1. Describir detalladamente el proceso alimenticio de los juveniles y los adultos de *B. asper*.
2. Establecer si *B. asper* presenta la misma secuencia alimenticia (orientación hacia la presa, acercamiento, mordida, rastreo y deglución) que los organismos de la familia viperidae hasta ahora estudiados.
3. Evaluar la Tasa de Extrusión de la Lengua (TEL) durante las diferentes etapas del proceso alimenticio de las serpientes como una evaluación del uso de la quimiorrecepción.
4. Identificar la variación ontogenética en el comportamiento alimenticio de la *Nauyaca*.

METODOS

Para la realización del presente estudio, se contó con el apoyo del Laboratorio de Herpetología- Vivario y del Bioterio de la FES- Iztacala. Se utilizó una colonia de 10 ejemplares adultos (LHC de 1600-1800 mm) y 10 juveniles (LHC de 850-1000 mm) de la especie *Bothrops asper*, todos nacidos en cautiverio.

Los ejemplares que se utilizaron en este trabajo, se encuentran alojados en cajas de madera y acrílicos; son de forma rectangular y tienen una tapadera corrediza mediante la cual se realizan las actividades de alimentación y limpieza semanalmente. El alimento consta de juveniles (20-25 gr) y adultos (100-120 gr) de rata albina (*Rattus norvegicus*) cepa Wistar. Se utiliza siempre papel periódico estéril como sustrato, y en el interior de cada encierro se encuentra un contenedor en el que se le ofrece agua *ad libitum*.

Variables controladas

El cuarto donde se realizó el experimento se mantuvo a una temperatura de 26 a 28°C con ayuda de un calentador de aceite marca Lakewood®1700. El horario de experimentación fue de las 16:00 a 21:00 hrs. Se implementó un desfasamiento circadiano artificial de 12 horas luz por 12 de oscuridad, y se ajustó el mismo de 03:00 a 15:00 hrs de luz y de 15:00 a 03:00 de oscuridad para que las pruebas se realizaran durante el periodo de oscuridad, debido a que son organismos nocturnos y en cautiverio, se observó que es el periodo de mayor actividad de los mismos. De igual forma, esta condición facilitó la observación y el registro de los eventos, reduciendo de gran manera los disturbios provocados por

los movimientos del propio investigador. Dichos registros fueron hechos empleando una cámara de vídeo digital SONY® 72X, utilizando la función de visión nocturna para hacer posible las grabaciones en condiciones críticas de iluminación. Se utilizó una lámpara de luz roja para hacer posibles los movimientos del investigador dentro del área experimental (O' Connell *et al.* , 1983).

Los experimentos se llevaron a cabo en un cubículo del Bioterio del campus Iztacala. El área experimental se construyó con madera cuyas medidas fueron de 200 x 150 x 150 mm con una tapadera de cristal (Fig. 1), por donde se realizó la introducción de presa y depredador. Las grabaciones fueron realizadas para observar la conducta de la especie en estudio. Se utilizó papel periódico estéril como substrato para cada prueba, el cual se eliminó al termino de cada una; una vez hecho esto, el encierro se limpió con una solución desinfectante y deodorizante de hipoclorito de sodio al 3%, con el fin de remover olores, o algún otro tipo de rastro que haya quedado de la prueba anterior.

Todos los organismos comieron satisfactoriamente, pero su dieta fue controlada. Algunos autores alimentan hasta saciar a los organismos experimentales con periodos frecuentes y luego los dejan ayunar por varios días previos a los experimentos (Cooper *et al.*, 1998; Nicoletto, 1985). Lo anterior puede resultar práctico y adecuado para organismos con actividad continua o diaria, sin embargo, algunas serpientes entre ellas *B. asper* limitan su actividad a periodos intermitentes entre lapsos de días a semanas, tanto en estado natural (Campbell & Lamar, 1989) como en cautiverio (observaciones de laboratorio); por lo que se optó a realizar las pruebas sistemáticamente con periodos de ayuno de 14-15 días para cada organismo.

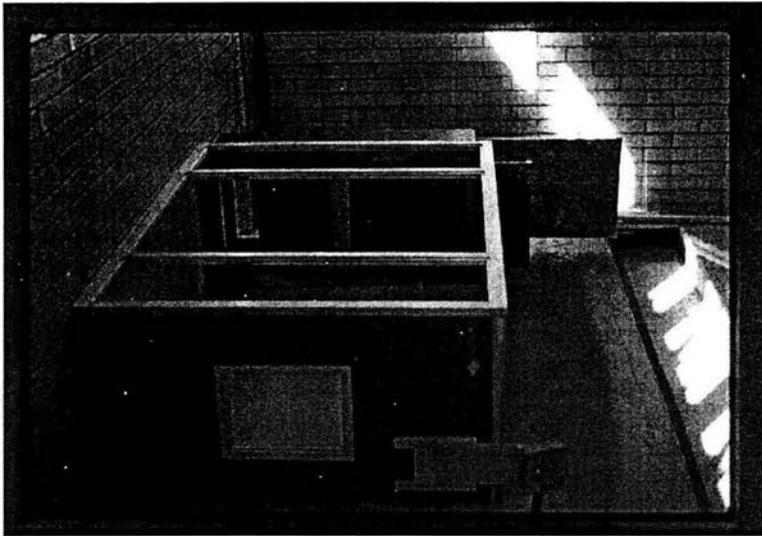


FIGURA 1. Encierro en donde se llevaron a cabo las pruebas.

Diseño experimental

En esta clase de estudios, se recomienda un periodo de aclimatación y de habituación mutua, tanto del experimentador para con los organismos y viceversa, ya que las diversas respuestas conductuales pueden inhibirse por la presencia del propio investigador, por lo que se sugiere que el mismo maneje a los ejemplares que serán sometidos a experimentación varias semanas antes de las pruebas (Cooper, 1990, Cooper *et al* 1998).

Se introdujo al organismo al área experimental para un periodo de aclimatación de entre 10 y 15 minutos (modificado de Kardong, 1993), se propuso dicho tiempo con el fin de reducir el disturbio y el reflejo condicionado; este periodo se estableció de acuerdo a la experiencia previa obtenida con los

animales en el laboratorio, asumiendo que era el tiempo pertinente. Una vez transcurrido dicho tiempo, se introdujo a la presa viva en el área experimental sujeta de la cola por medio de pinzas largas a una distancia de 10 cm frente a la serpiente (Sazima, 1992), una vez asumiendo que la serpiente ha percibido al roedor, este fue liberado. En este momento se iniciaron las grabaciones y, de manera directa se realizaron las observaciones de las distintas fases dentro de la secuencia alimenticia, asimismo, se identificaron patrones conductuales que esta especie desarrolló al momento de alimentarse, localizando posturas y movimientos característicos.

Estas mismas grabaciones fueron empleadas para la evaluación de la Tasa de Extrusión de la Lengua (TEL), cuyas variables se describen en la tabla 1. Las variables continuas que se consideran, fueron registradas por medio del cronómetro con el que cuenta la propia cámara, debido a que se evaluaron algunas variables según su duración (por minuto), esto facilitó las repeticiones necesarias para un conteo exacto.

Métodos de análisis estadístico

Para realizar la estimación de la tasa de extrusión de la lengua, la población biológica la constituyó la especie *Bothrops asper* con un tamaño de muestra de $n = 20$, donde se formaron dos poblaciones para ser comparadas Juveniles (JUV) $n = 10$, y Adultos (ADU) $n = 10$. Considerando que cada población $n = 10$, se crearon seis repeticiones por cada unidad (población estadística) para obtener homogeneidad en la varianza y para homogeneizar errores. De esta forma, cada ejemplar fue sometido a experimentación seis veces, sumando un total de 120 registros.

NUMERO _____ FECHA _____

JUVENIL/ADULTO _____ CARACTERISTICAS _____

INTENTOS	Numero de veces en que trata de morder a la presa.
R / S	R si retiene a la presa al morder o S si la suelta.
MUERTE	Tiempo (seg.) De la mordida a la muerte de la presa.
BUSQUEDA	Tiempo (seg.) De la mordida al encuentro del cadáver.
TCOMER	Tiempo (seg.) En que la presa es tragada.
CA/CO	Si la presa es tragada por la cabeza (CA) o por la cola (CO).
(TEL) ANTES	Número de extrusiones de la lengua durante 3 minutos previos al ataque.
(TEL) DESPUES	Número de extrusiones de la lengua durante 3 minutos después del ataque.

TABLA 1. Variables dependientes que fueron registradas para cada organismo.

Protocolo estadístico

Se complemento la información acerca de la conducta alimenticia por medio de estadística descriptiva (media (\bar{x}), error típico (ET) y rango). Ya que se identifico el fenómeno de Retener o Soltar a la presa, se comparó también por este método a Juveniles y Adultos.

Las características que tomaron los diferentes valores (atributos medibles de las unidades de estudio), se agruparon en 8 variables de interés o dependientes (Tabla 1). Mientras que sólo hubo dos variables de interés o independientes que consistieron en organismos adultos (ADU) y organismos juveniles (JUV).

Se comparó la diferencia de la respuesta en la TEL de los organismos Juveniles ANTES vs DESPUÉS de la mordida (muestras pareadas) y de los Adultos ANTES vs DESPUES de la mordida, igualmente muestras pareadas.

Dado que las variables no cumplieron con los supuestos de homogeneidad de varianza y/o normalidad, se comparó la diferencia en la respuesta entre Juveniles ANTES y DESPUES vs Adultos ANTES y DESPUES (muestras independientes) por medio de la prueba no parametrica de Mann-Whitney, utilizando el programa estadístico StatView IV para Macintosh (ABACUS CONCEPTS, 1992).

RESULTADOS

Secuencia alimenticia

Se observaron seis secuencias alimenticias por cada organismo (10 Juveniles y 10 Adultos), un total de 120 eventos. Debido a que se identificaron diferencias en el comportamiento de las serpientes, los resultados que a continuación se presentan se describieron por separado para juveniles y para adultos, comparando ambas descripciones posteriormente.

JUVENILES

Durante la alimentación de los organismos juveniles se observó que 26 veces (43%), retuvieron a la presa entre las mandíbulas esperando a que muriera para ingerirla y que 34 veces (57%) la soltaron (Gráfica 1) y presentaron búsqueda posterior $n = 60$ (Tabla 2).



GRAFICA 1. Porcentaje de ataques en los que las serpientes JUVENILES retuvieron (24) o soltaron (36) a la presa ($n = 60$).

JUVENILES CON RETENCIÓN DE PRESA

Los organismos que retuvieron a la presa presentaron la siguiente secuencia: localización de la presa, espera, morder-sujetar a la presa y deglución (Fig. 2).

Se observó que *B. asper* empleó una estrategia de sentarse y esperar ("sit and wait"), ya que ningún organismo persiguió activamente a la presa, sino que, elegido un sitio dentro del área experimental (una esquina preferentemente), aguardó a que la presa estuviera dentro del rango de mordida para atacarla, el número de intentos de mordida varió de 1 a 5 ($x = 1.36$, $n = 26$). Una vez que la presa fue mordida, el 43% ($n = 60$) la retuvo entre las mandíbulas, esperando que muriera por efecto del veneno, el tiempo en que la presa murió, varió de 11- 445 seg. ($x = 160.11$ seg., $n = 26$).

Como la presa fue retenida luego de la mordida, no se observó la búsqueda quimiosensitiva. La serpiente sin soltar a su presa, comenzó con una ingestión muy lenta y prolongada que osciló entre los 422-1730 seg. ($x = 1014.46$ seg., $n = 26$), en 24 ocasiones (92%, $n = 26$) la presa fue ingerida por la cabeza y sólo 2 veces (8%, $n = 26$) por la cola (Tabla 2).

JUVENILES CON LIBERACIÓN DE PRESA

Los organismos que soltaron a la presa, presentaron relativamente la misma secuencia alimenticia que la reportada previamente para algunos otros vipéridos (Chiszar *et al.*, 1982; Kardong, 1986).

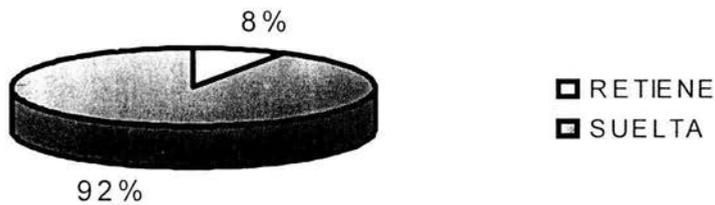
La táctica es conocida como "morder-soltar-rastrear" y consistió en localizar a la presa, esperar, morder (inoculación de veneno) y soltar, rastreo, inspección del cadáver y deglución (Fig. 3).

De la misma manera, se observó que la etapa de localización de la presa, está fuertemente dirigida por el sentido de la visión, estimulado por los movimientos de la propia presa. Una vez que esta se encuentra dentro del rango de mordida, la serpiente muerde una sola vez ($x = 1.38$, $n = 34$), suelta a la presa y espera. El tiempo en que la presa murió por efecto del veneno fue de 28-950 seg. ($x = 241.5$, $n = 34$). El rastreo de la presa inició después de 21-112 seg. ($x = 50.66$, $n = 34$). Durante el rastreo, las serpientes realizaron movimientos laterales con la cabeza y parte del cuello para reconocer la zona y poder localizar la ruta por donde la presa se alejó.

La búsqueda, desde la mordida hasta la localización del cadáver, tuvo una duración de 150- 2530 seg. ($x = 750.91$, $n = 34$). Una vez que la serpiente encontró el cadáver, lo inspeccionó por medio de extrusiones de la lengua. La deglución comenzó 33 veces por la cabeza (97%, $n = 34$) y solo 1 vez (3%, $n = 34$) por la cola y duró de 302-1535 seg. ($x = 596.32$, $n = 34$).

ADULTOS

En un total de 60 secuencias para los organismos adultos, se obtuvo que 55 veces (92%) soltaron a la presa y sólo 5 (8%) la retuvieron (Gráfica 2). Un fenómeno que pudo identificarse, fue que 24 de las 60 ocasiones (40%), mordieron a la presa pero no buscaron el cadáver (Tabla 3).



GRAFICA 2. Porcentaje de ataques en los que las serpientes ADULTAS retuvieron (5) o soltaron (55) a la presa ($n = 60$).

ADULTOS CON LIBERACIÓN DE PRESA

La secuencia que se observó para el 92% que soltaron a la presa fue la de localizar, esperar, morder (inoculación de veneno), soltar, rastrear y engullir a la presa (Fig. 3). Una vez que la presa estuvo dentro del área de mordida, las serpientes mordieron de 1 a 4 veces ($x = 2.2$, $n = 55$). Del 92% de los organismos que soltaron a la presa, el tiempo de muerte varió de 145-603 seg. ($x = 316$, $n = 55$), una vez que la presa murió, solamente 36 de las 55 ocasiones (60 %) la buscaron, el tiempo de búsqueda varió de 320-1445 seg. ($x = 884.1$, $n = 36$). Cuando la serpiente localizó el cadáver, ésta realizó una inspección del mismo y posteriormente comenzó la deglución, el tiempo en comer desde el primer intento hasta que la serpiente introdujo a la presa completamente en su boca varió de 301-1321 seg. ($x = 766.7$, $n = 36$).

ADULTOS CON RETENCIÓN DE PRESA

Los ejemplares adultos que retuvieron a la presa siguieron la misma secuencia que los juveniles bajo la misma condición (Fig. 2); mordieron una sola vez ($x = 1$, $n = 5$); el tiempo de muerte de la presa fue de 139-403 seg. ($x = 306$, $n = 5$), ya que no soltó a la presa; no se presentó búsqueda quimiosensitiva, y una vez que la presa murió, la serpiente comenzó a ingerirla en un promedio de tiempo que varió de 1524-1821 seg ($x = 1680$, $n = 5$) (Tabla 3).

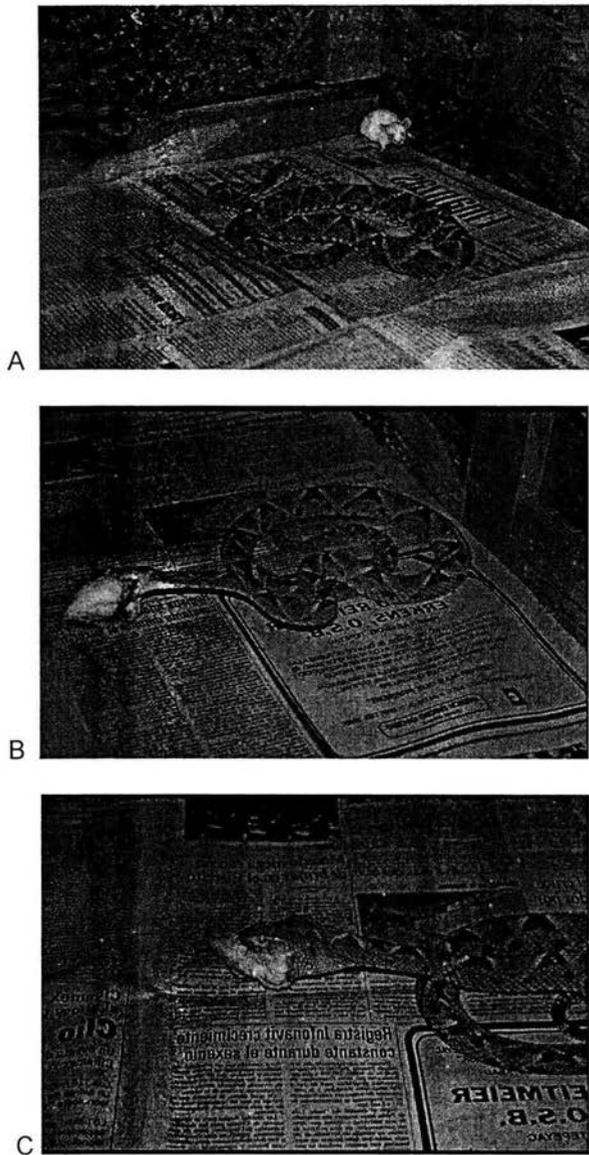


FIGURA 2. Secuencia alimenticia de *B. asper*. Retiene a la presa. A: Localización; B: Muerde y retiene a la presa y C: Deglución de la presa.

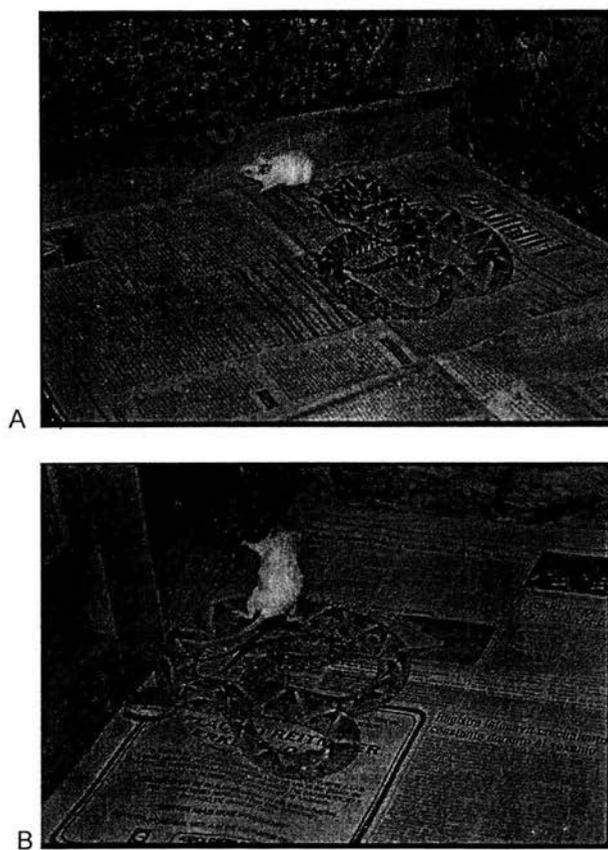


FIGURA 3. Secuencia alimenticia de *B. asper*. Suelta a la presa. A: Localización;
B: Muerde y suelta a la presa.

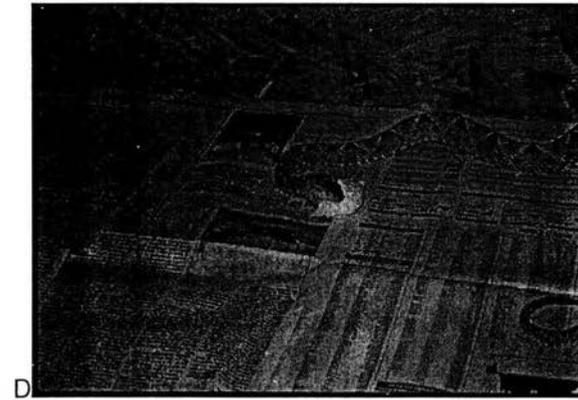
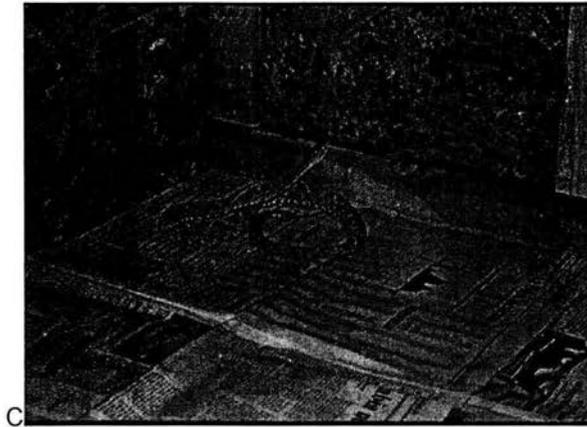


FIGURA 3. (Continuación) Secuencia alimenticia de B. Aper. Suelta a la presa. C: Búsqueda quimiosensitiva; D: Localización del cadáver e inspección.

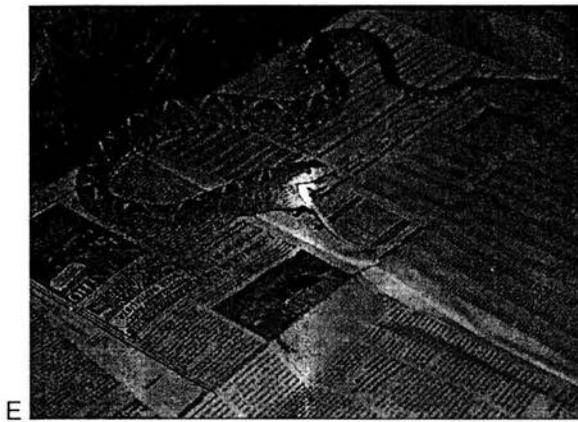


FIGURA 3. (Continuación) Secuencia alimenticia de *B. asper*. Suelta a la presa.

E: Deglución de la presa.

TABLA 2. Comparación de cuatro variables (MUERTE, BUSQUEDA, T.COMER, INTENTOS) que se evaluaron para ejemplares juveniles y adultos de *Bothrops asper*. Donde: \bar{x} = promedio; DE = desviación estándar; n = número de observaciones. (s) tiempo en segundos. MUERTE = tiempo en que tarda en morir la presa desde la mordida; BUSQUEDA = tiempo que tarda la serpiente en localizar el cadáver desde la mordida; T COMER = tiempo que tarda la serpiente en deglutir el cadáver desde el primer intento hasta el final; INTENTOS= número de ataque de la serpiente a la presa hasta la mordida efectiva.

JUVENILES									
Variables	SUELTA					RETIENE			
	\bar{x}	DE	RANGO	n	\bar{x}	DE	RANGO	n	
MUERTE(seg)	241.5	217.9	28-950	34	160.1	129	11-445	26	
BUSQUEDA(seg)	750.9	557.7	150-2530	34	NO HUBO BUSQUEDA				
T COMER (seg)	596.3	267.4	302-1535	34	1014.4	291.5	422-1730	26	
INTENTOS	1.38	0.85	1-5	34	1.36	0.85	1-5	26	

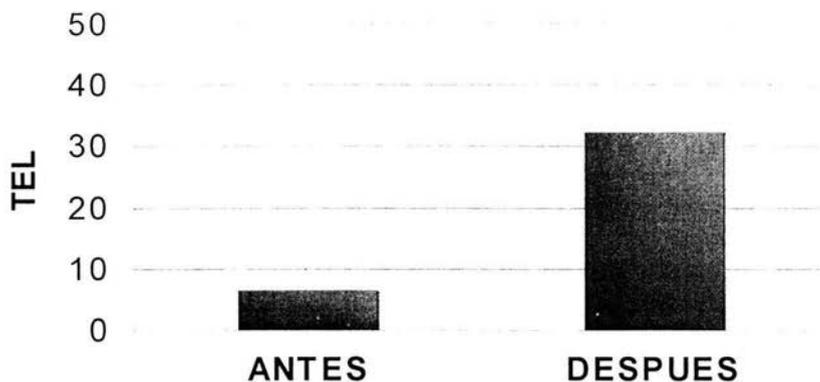
TABLA 3. Comparación de cuatro variables (MUERTE, BUSQUEDA, T. COMER, INTENTOS) que se evaluaron para ejemplares juveniles y adultos de *Bothrops asper*. Donde: x = promedio; DE = desviación estándar; n = número de observaciones. (s) tiempo en segundos. MUERTE = tiempo en que tarda en morir la presa desde la mordida; BUSQUEDA = tiempo que tarda la serpiente en localizar el cadáver desde la mordida; T COMER = tiempo que tarda la serpiente en deglutir el cadáver desde el primer intento hasta el final; INTENTOS = número de ataque de la serpiente a la presa hasta la mordida efectiva.

Variables	SUELTA					ADULTOS				
	x	DE	RANGO	n	x	DE	RANGO	n		
MUERTE(seg)	316	123.6	145-603	55	306	76	139-403	5		
BUSQUEDA(seg)	884.1	229	320-1445	36	NO HUBO BUSQUEDA				24	
T COMER (seg)	766.7	440.1	301-1321	36	1680	114.1	1524-1821	5		
INTENTOS	2.2	0.7	1-4	5	1	1	1-1	5		

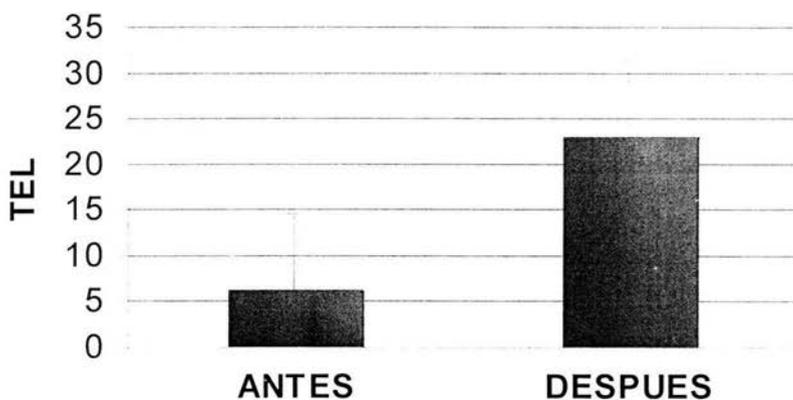
Tasa de Extrusion de la Lengua (TEL)

El análisis no paramétrico de Mann-Whitney del comportamiento de la TEL (extrusiones/minuto), mostró que en el caso de los Juveniles (Antes vs Después de morder) la diferencia fue significativa ($z = -13.241$; $P = <0.0001$), ya que se noto un incremento considerable después de la mordida (Gráfica 3). El mismo caso fue para los Adultos (Antes vs Después de morder) ya que ($z = -13.205$; $P = <0.0001$), de la misma manera, el incremento en el número de extrusiones/minuto después de la mordida fue notorio (Gráfica 4).

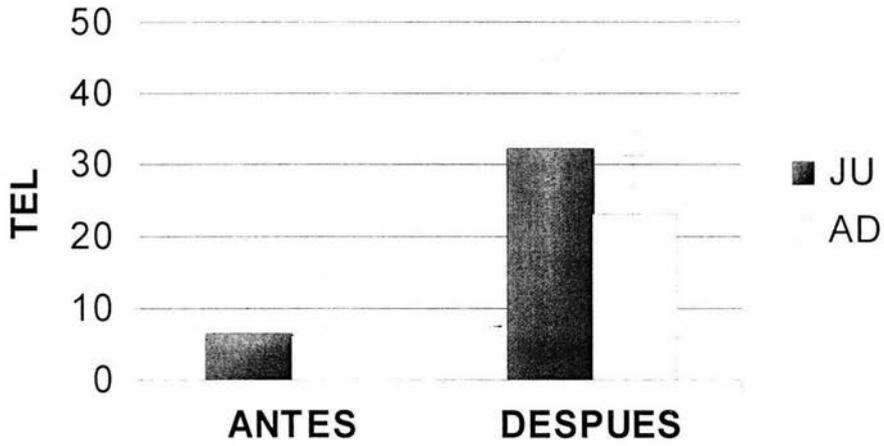
La comparación pareada no paramétrica de Mann-Whitney del TEL entre Juveniles y Adultos antes de morder mostró que no hay diferencias significativas antes de atacar a la presa ($z = -.195$; $P = 0.8444$), sin embargo, al aplicar la misma prueba entre Juveniles y Adultos después de morder, fueron significativamente diferentes ($z = -5.734$; $P = <0.0001$) ya que los juveniles exhibieron una mayor intensidad durante la búsqueda quimiosensitiva (Gráfica 5).



GRAFICA 3. Promedio de la TEL en organismos JUVENILES antes vs después de morder. Los resultados muestran diferencias significativas al aplicar la prueba no paramétrica de Mann-Whitney $Z = -13.241$, $P = < 0.0001$.



GRAFICA 4. Promedio de la TEL en organismos ADULTOS antes vs después de morder. Los resultados muestran diferencias significativas al aplicar la prueba no paramétrica de Mann-Whitney $Z = -13.2$, $P = < 0.0001$.



GRAFICA 5. Promedio de la TEL de Juveniles y Adultos. La prueba no paramétrica de Mann-Withney ANTES ($Z = -.195, P = 0.8444$) y después ($Z = -.195, P = 0.8444$) de la mordida.

TABLA 4. Juveniles vs Adultos. Comparación de seis variables (INTENTOS, T.MUERTE, T. BUSQUEDA, T. COMER, (TEL) ANTES, (TEL) DESPUES) que muestran las diferencias encontradas mediante la prueba de Mann-Withney.

	INTENTOS	T. MUERTE	T. BUSQUEDA	T. COMER	(TEL) ANTES	(TEL) DESPUES
JUVENIL	x = 1.3 ± .102	x = 194.3 ± 20.7s	x = 750.9 ± 91.2s	R x = 1014.4s S x = 596.3s	x = 6.50 ± .42	x = 32.15 ± 1.21
ADULTO	x = 2.1 ± .98	x = 308.3 ± 15.6s	x = 884 ± 50.4s	R x = 1680s S x = 766.7s	x = 6.52 ± .44	x = 23.27 ± .91
M-W *	Z = -5.9 P < 0.0001	Z = -4.9 P < 0.0001	Z = -2.7 P = .0068		Z = -.195 P = .8450	Z = -5.73 P < 0.0001

x = promedio, (s) tiempo en segundos. INTENTOS = número de ataque de la serpiente a la presa hasta la mordida efectiva. T.MUERTE = tiempo en que tarda en morir la presa desde la mordida; T. BUSQUEDA = tiempo que tarda la serpiente en localizar el cadáver desde la mordida; T. COMER = tiempo que tarda la serpiente en deglutir el cadáver desde el primer intento hasta el final; (TEL) ANTES = Tasa de extrusión de la Lengua 3 minutos antes del ataque; (TEL) DESPUES = Tasa de Extrusión de la Lengua 3 minutos después del ataque. *M-W = Estadístico Mann-Withney

DISCUSIÓN

Según las observaciones realizadas, *B. asper* emplea el modo de forrajeo de acecho. La serpiente parece cumplir con los supuestos que engloban a este tipo de depredadores, es decir, en la naturaleza se alimentan de presas móviles y de tamaño medio; la relación de masa de la presa capturada / día es baja, por lo que sus requerimientos energéticos/día son igualmente bajos, se mueven muy poco durante el día y su modo de escape principal es el camuflaje o movimientos rápidos de corta duración, entre otras características (Cooper 1998; Huey & Pianka, 1981).

Fue notable que las serpientes en su estadio adulto, presentan modificaciones en cuanto a su estrategia de capturar a su presa con respecto a los juveniles, ya que, de 60 observaciones realizadas, los adultos retuvieron a la presa solo 5 veces, en comparación con las 26 veces que las serpientes juveniles retuvieron a su presa entre las mandíbulas.

Los cambios en la dieta están ampliamente extendidos entre los vipéridos, este grupo de serpientes en las que la captura de la presa es casi en su totalidad dependiente de la inyección parenteral del veneno (Greene, 1992).

Andrade & Abe (1999), realizaron un trabajo acerca de la relación que tiene la ontogenia del veneno y la dieta en tres especies del género *Bothrops* en Brasil; la relevancia de los resultados de este estudio es que el veneno de las serpientes juveniles, es especialmente eficiente en anuros (organismos ectotermos) y que, conforme las serpientes crecen, el veneno pierde aproximadamente el 70% de su

toxicidad para estos organismos, es decir, un adulto requiere inyectar una dosis mayor para poder matar una rana o una lagartija que a un ratón (endotermo).

Esto tiene relación con el modo de captura de las presas. Un adulto, al morder y soltar a un organismo de sangre caliente o endotermo como lo es un roedor, primeramente está evitando una confrontación directa con una presa potencialmente peligrosa (Estep *et al.*, 1981), en ésta el veneno fluye con una mayor rapidéz a través de su sistema circulatorio, lo que provoca una muerte más rápida, esto ocasiona que el roedor no se aleje demasiado del sitio en donde fue atacado y por ende, la serpiente pueda relocalizarlo para comérselo.

Esta situación es diferente en juveniles, ya que a alimentarse de anuros o de lagartijas, se ven obligados a retener a la presa entre las mandíbulas para evitar que se alejen demasiado del sitio del ataque y así poder alimentarse. Si una serpiente ataca a una rana y la suelta después de haber inoculado el veneno, el anuro se aleja del sitio del ataque por medio de saltos y no deposita un rastro odorífero continuo en el substrato lo que provocaría que la serpiente muy probablemente perdiera a su presa (Klauber, 1972; Minton, 1944).

Este estudio muestra que la conducta alimentaria de las serpientes permanece fija, que es innata, ya que al haber una alteración en la dieta por efectos del cautiverio (solamente presas endotermas) y que las serpientes no han tenido contacto con presas silvestres, esta se sigue manifestando el repertorio que se ha reportado para otras especies del género (Sazima, 1992).

En cuanto a la secuencia alimenticia se refiere, para ambos, juveniles y adultos emplearon la táctica de "morder-soltar-rastrear" es la más utilizada por algunos vipéridos y elápidos (Chiszar *et al.*, 1982; Kardong, 1986).

Entre las serpientes, el método de forrajeo y el modo sensorial que es utilizado para detectar e identificar a su presa, están altamente relacionados. Los forrajeros acechadores como la nauyaca, utilizan la visión para detectar el movimiento de una presa a distancia (Cock Buning, 1983; Graves & Duvall, 1985; Sazima, 1992). Esto sugiere también, que el perfeccionamiento del aparato tóxico de estas serpientes requiere de que la visión sea un elemento primordial, de tal manera que el primer ataque hacia la presa sea infalible para asegurar la inoculación de la toxina e inmovilizarla (Cock Buning, 1983).

Ya que la presa fue mordida, ésta murió por los efectos del veneno; cabe destacar que la presa que fue retenida entre las mandíbulas por las serpientes juveniles, murieron mucho más rápido que las que la soltaron. Una de las causas por la que esta diferencia puede manifestarse, es que como la presa es retenida entre las mandíbulas, una cantidad mayor de veneno puede ser liberado mientras los colmillos permanecen enterrados, lo que permite un sometimiento más rápido de la presa (Kardong, 1986).

Una vez que la presa murió, la serpiente sin soltar a su presa de entre sus mandíbulas, comenzó con una ingestión difícil, lenta y prolongada que osciló de los 422 a los 1730 segundos en comparación con el tiempo que tardaron en comer las serpientes que soltaron a su presa, de 40 a 1535 segundos. La serpiente que muerde y suelta a su presa, inicia la búsqueda desenrollándose lentamente y realizando movimientos laterales con la cabeza y la parte anterior del cuerpo, registrando la superficie mientras se va acercando a su presa. La amplitud de los movimientos simétricos laterales de la serpiente va incrementando mientras la serpiente se aleja del sitio de la mordida, presumiblemente esta conducta de

rastreo permite que localice la ruta correcta por donde se alejó la presa (Golan *et al.*, 1982).

El tiempo en que las serpientes juveniles localizaron el cadáver, osciló entre los 150 y los 2530 segundos y las serpientes adultas semejante al tiempo que tardan algunos otros vipéridos (Kardong, 1986).

Dentro de las observaciones de las serpientes adultas, se pudo registrar que 24 veces de 60, las serpientes mordieron a la presa pero no buscaron el cadáver en un periodo de treinta minutos. Se asume que esta situación se presenta debido a que dichas serpientes mordieron a la presa bajo una conducta meramente defensiva. Esto se puede afirmar, ya que las posturas que estas serpientes, no fueron las que se presentaban normalmente al momento de la alimentación.

Sazima (1992), realizó la descripción de las tácticas y las posturas defensivas de *B. Jararaca*; esta serpiente despliega posturas defensivas muy características, tales como la compresión dorsoventral del cuerpo, vibraciones de la cola, elevación del cuello y de la cabeza en forma de "s" y un despliegue frontal. Esta conducta fue plenamente identificada durante las pruebas con las serpientes adultas de *B. asper* que mordieron pero no buscaron el cadáver.

En el momento que la serpiente localizó el cadáver, se observaron movimientos más o menos constantes de la cabeza acompañados de extrusiones linguales haciendo énfasis en la región de la cabeza y el ano del ratón. Probablemente la serpiente busca señales químicas en el cadáver que le indiquen la zona correcta para ingerir la cabeza primero (Cock Buning, 1983; Duvall *et al.*, 1980). Puede ser que cuando la serpiente toca con el hocico al ratón, este

identificando la posición del pelo (Diefenbach & Emsile, 1971) o probablemente para asegurarse si la presa está viva o muerta (Sazima, 1992). Finalmente, la nauyaca come a su presa primero por la cabeza, lo que es reportado para la mayoría de las serpientes (Sazima, 1989^a).

Las serpientes en su medio natural, se encuentran de antemano expuestas a la depredación; si tomamos en cuenta que el tiempo que tarda en comer a su presa una serpiente que la retiene es casi dos veces mayor al tiempo que tardan las serpientes que la sueltan, las primeras se encuentran doblemente expuestas a ser depredadas (Greene, 1997). De hecho una de las causas a las que puede atribuirse esta situación, es que las presas ofrecidas durante las pruebas fueron ratones de laboratorio y no ranas y/o lagartijas que pudieran en determinado momento facilitar el proceso de manipulación de la presa y por ende provocar una reducción en el tiempo del proceso alimenticio de las nauyacas.

Antes de morder al ratón, la Tasa de Extrusión de la Lengua (TEL) fue de 0 a 25 lenguetazos , después de morder a la presa y soltarla, se inició la fase de búsqueda con un notable incremento de la TEL de 7 a 55 lenguetazos confirmando con esto, la manifestación del fenómeno descrito por Chiszar *et al* (1977) conocido como Búsqueda Quimiosensitiva Inducida por la Mordida reportado previamente para varios taxa de serpientes (Chiszar *et al.* , 1977; Chiszar *et al.* , 1983; Cooper, 1990; Dullemeijer, 1961; Golan *et al.* , 1982; Hayes, 1992; Hayes & Duvall, 1991; Kardong, 1982; O'Connell *et al*, 1981; O'Connell *et al.* , 1983).

La tasa 0 de extrusión de la lengua previa a la mordida se relaciona con el hecho de que en los reptiles forrajeros acechadores, la extrusión de la lengua puede ser poco ventajosa para la captura de sus presas, debido a que el movimiento de esta produce una disrupción críptica, haciendo que el depredador sea detectado más fácilmente por su presa (Cooper *et al.*, 1998)

La BUQUIM, es la elevación en el número de extrusiones de la lengua después de la mordida. La constancia con la que las extrusiones de la lengua y los movimientos de rastreo han sido activados por la mordida en condiciones de laboratorio, sugiere que estas conductas son innatas y distintivas de la depredación en serpientes de cascabel (Chiszar *et al.*, 1985; O'Connell *et al.*, 1982).

Los resultados del presente estudio, confirman que no solo las serpientes de cascabel presentan esta conducta, sino que también algunas especies emparentadas como *Bothrops asper* y algunas otras de géneros relacionados como *Bothrops* (Sazima, 1992) y *Agkistrodon* (Kardong, 1982; Chiszar *et al.*, 1986) inclusive se presenta también en culebras de los géneros *Elaphe* y *Thamnophis* (Cooper *et al.*, 1989) y en algunas lagartijas, lo que sugiere que la evolución de esta conducta comenzó mucho antes del surgimiento de los vipéridos (Cooper, 1989).

Sin embargo, los vipéridos que se alimentan de roedores exhiben la más alta forma de especialización en la búsqueda química, y ambas, magnitud y duración del fenómeno son mucho más evidentes en estos, que en cualquier otro grupo de reptiles (Chiszar *et al.*, 1992).

¿Por qué los miembros de una especie se alimentan de un tipo de presa en particular o exhiben una manera particular de forrajeo?. En un nivel individual, la alimentación es el resultado de conductas genéticamente determinadas que son mediadas a través de los sistemas sensoriales y que son influenciados por factores externos tales como la experiencia y la disponibilidad de las presas

Considerando que el presente estudio solo puede mostrar de manera general algunos elementos de la conducta alimentaria de esta especie y tomando en cuenta que son organismos nacidos en cautiverio los cuales nunca han tenido contacto con su entorno natural ni con los elementos que ahí se encuentran, aún quedan muchas respuestas por encontrar.

Existen preguntas de interés ecológico, sobre si los resultados que se obtuvieron son los mismos o semejantes a los que se obtendrían en individuos de poblaciones silvestres, si los mismos resultados se presentasen entre las diferentes poblaciones de la nauyaca, ya que estas ocurren en un rango de distribución diferente y muy amplio a través de la vertiente del Golfo y poblaciones aisladas en Oaxaca y Chiapas (Campbell & Lamar, 1989).

CONCLUSIONES

La conducta alimentaria de la *Nauyaca* en condiciones de cautiverio es la misma reportada para algunos vipéridos de hábitos terrestres previamente estudiados.

Se presenta una secuencia alimentaria similar a la de otras especies reportadas anteriormente (localización, acercamiento, morder-soltar a la presa, búsqueda, localización del cadáver y deglución).

IZT.

Se observó que hay un incremento notable en la Tasa de Extrusión de la Lengua (TEL), tanto en juveniles como en Adultos después de que las serpientes muerden a su presa, confirmando de esta manera la existencia la Búsqueda Quimiosensitiva Inducida por la Mordida (BUQUIM), destacando de esta manera la importancia de la quimiorrepción en el rastreo de la presa.

La *Nauyaca* presenta cambios ontogenéticos en el modo de obtención del alimento, ya que los juveniles muerden y retienen a la presa entre las mandíbulas esperando a que muera por el efecto del veneno para ingerirla, y los adultos muerden y sueltan a la presa para localizarla posteriormente mediante la quimiorrepción.



La conducta alimentaria de estos animales se encuentra fija, está genéticamente determinada puesto que las serpientes juveniles presentaron la retención de la presa, misma que se ha reportado previamente para especies del mismo género en estudios de campo. Esto demuestra que a pesar de la condición del cautiverio, hay conductas que no se modifican a pesar de no haber tenido contacto con los estímulos naturales, en este caso con las presas silvestres tales como ranas y lagartijas.

LITERATURA CITADA

- ABACUS CONCEPTS. 1992. Statview IV. Abacus Concepts Inc. Berkeley, California.
- ÁLVAREZ DEL TORO, M. 1982. Los reptiles de Chiapas. Pub. Inst. Hist. Nat. Tuxtla Gutiérrez, Chiapas. 248 pp.
- ANDRADE, D.V. & A.S. ABE. 1999. Relationship of venom ontogeny and diet in *Bothrops. Herpetologica*. 55: 200-204.
- BALDERAS-VALDIVIA, C.J. 2000. El papel de la quimiorrecepción y la visión en el reconocimiento del alimento y de los depredadores potenciales de *Heloderma horridum* (SAURIA: HELODERMATIDAE). *Tesis de Maestría*. Facultad de Ciencias, UNAM. 60 p.
- BOLAÑOS, R. 1971. Nuevos recursos contra el ofidismo en Centroamérica. 2nd ed. Universidad de Costa Rica, Ciudad Universitaria, Costa Rica.
- , 1972. Toxicity of Costa Rican Snake venoms for the white mouse. *Am. J. Trop. Med. Hyg.* 21: 360-363.
- , 1982. Las serpientes venenosas de Centroamérica y el problema del ofidismo. Primera parte. Aspectos zoológicos, epidemiológicos y biomédicos. *Revista Costarric. Cienc. Méd.* 3: 165-184.
- , 1984. Serpientes, venenos y ofidismo en Centroamérica. Editorial Universidad de Costa Rica. Ciudad Universitaria, Costa Rica.

- BURGHARDT, G. M. & E. H. HESS. 1968. Factors influencing the chemical release of prey attack in newborn snakes. *Journal of comparative and physiological psychology*. 2: 289-295.
- CAMPBELL, J. A. 1998. Amphibians and reptiles of northern Guatemala, the Yucatán and Belize. Vol 4 in the Animal Nature History Series. University of Oklahoma Press.
- , & W. W. LAMAR. 1989. The venomous reptiles of Latin America. *Cornell University Press*, pp.425.
- CHISZAR, D. C. W. RADCLIFFE & K. SCUDDER. 1977. Analysis of the behavioral sequence emitted by rattlesnakes during feeding episodes. 1. Striking and chemosensory searching. *Behav. Biol.* 21: 418-425.
- , C. ANDREN, G. NILSON, B. O'CONNELL, J.S. MESTAS & H. M. SMITH 1982. Strike-induced chemosensory searching in old world vipers and new world pit vipers. *Anim. Learn. Behav.* 10: 121-125.
- , K. STMAC, & T. BOYER. 1983. Effect of mouse odors on visually-induced and strike-induced searching in prairie rattlesnakes, *Crotalus viridis*, *Chem. Sen.*, 7.301-308.
- , B. O'CONNELL, R. GREENLEE, B. DEMETER, T. WALSH, J. CHISZAR, K. MORAN & H. M. SMITH. 1985. Duration of strike-induced chemosensory searching in long-term captive rattlesnakes at National Zoo, Audubon Zoo, and San Diego Zoo. *Zoo. Biol.* 4: 291-294.
- , C. RADCLIFFE, R. BOYD, A. RADCLIFFE, H. YUN, H. M. SMITH, T. BOYER, B. ATKINS & F. FEILER. 1986. Trailing behavior in

- cottonmouths (*Agkistrodon piscivorus*) *Journal of Herpetology*. 20 (2): 269-272.
- , R. LEE, C. W. RADCLIFE & H. M. SMITH. 1992. Searching behaviors by rattlesnakes following predatory strikes. *In J. Campbell and E.D Brodie. Jr. Eds. Biology of the pitvipers*. Selva, Tyler, Texas, pp.369-382.
- COCK BUNING, T. D. 1983. Thermal sensitivity as a specialization for prey capture and feeding in snakes. *Amer. Zool.* 23:363-375.
- COOPER, W.E. Jr. 1989. Strike induced chemosensory searching occurs in lizards. *Journal of Chemical Ecology*. Vol 15, No 4.
- , 1990. Prey odor detection by teiid and lacertid lizard and the relationship of prey odor detection to foraging mode in lizard families. *Copeia*. 337-242.
- , S. G. Mc DOWELL & J. RUFFER. 1989. Strike-induced chemosensory searching in the colubrid snakes *Elaphe g. guttata* and *Thamnophis sirtalis*. *Ethology*. 81.
- , 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.
- CORREA, S. F., A. GONZALEZ & E. GODINEZ (1998) Cannibalism in *Bothrops asper*. *Bull. Of the Maryland Herpetological Society*. 34: 83-86.

- DIEFENBACH, C. O. & S. G. EMSILE. 1971. Cues influencing the direction of prey ingestion of the Japanese snake, *Elaphe climacophora* (Colubridae: Serpentes). *Herpetologica*, 27:461-466.
- DIXON, J. R., & P. SOINI. 1986. The reptiles of the upper Amazon basin, Iquitos region, Perú. 2nd. Ed. *Milwaukee Public. Mus., Milwaukee, Wisconsin*. 154 pp.
- DRUMMOND, H. 1983. Aquatic foraging in garter snakes: A comparison of specialists and generalists. *Behavior*. 86: 1-30.
- DUELLEMEIJER, P. 1961 Some remarks on the feeding behavior of rattlesnakes. *Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch.*, 64:383-396.
- DUVALL, D., B. M. KING. & J. GUTZWILLER. 1980. Behavioral ecology and ethology of the prairie rattlesnake. *Nat. Geogr. Res.* 1:80-111.
- ESTEP, K., T. POOLE, C. W. RADCLIFFE, B. O'CONNELL & D. CHISZAR. 1981. Distance traveled by mice after envenomation by rattlesnake (*C. Viridis*). *Bulletin of the Psychonomic Society*. 18 (3),111-112.
- FENDERSONI, P. A., G. P. BUONONATO. & P. DE BIASI. 1987. *Bothrops insularis*- exame de conteudo estomacal de um jovem (Serpentes:Viperidae). *Resumos XIV Cong. Bras.Zool. Juiz de Fora*: 138. (abstract).
- FITCH, H. S. 1987. Collecting and life-history techniques. In R.A. Seigel, J.T. Collins, and S.S. Novak, eds. *Snakes: Ecology and evolutionary Biology*. Pp. 143-164. Macmillian , New York.
- GARMAN, S. 1884. The reptiles and batrachians of North America. *Mem. Mus. Comp. Zool. Univ. Michigan*.8 : 1-185

- GOLAN, L., C. RADCLIFFE, T. MILLER, B. O'CONNELL, & D. CHISZAR. 1982. Trailing Behavior in Prairie Rattlesnakes (*Crotalus viridis*). *Journal of herpetology*. Vol. 16, No. 3, pp. 287-293.
- GRAVES, B.M. & D. DUVALL. 1985. Avomic rattlesnakes (*Crotalus viridis*) fail to attack rodent prey. *Z. Tierpsychol.* 67:161-166.
- GREENE, H.W. 1992. The ecological and behavioral context for pitviper evolution. In J. Campbell and E.D Brodie, Jr. Eds. *Biology of the pitvipers*. Selva, Tyler, Texas, pp:107-117.
- .1997. Snakes. The evolution of mystery in nature. *University of California press*. Los Angeles. 351 p.
- HARDY, D. L. 1994. *Bothrops asper* (Viperidae) Snakebite and Field Researchers in Middle America. *Biotropica*. Vol 26, No 2, pp. 198-207.
- HAYES, W. K. 1992. Prey-handling and envenomation strategies of prairie rattlesnakes (*Crotalus v. Viridis*) feeding on mice and sparrows. *Journal of Herpetology*. 4: 496-499.
- & D. DUVAL. 1991. A field study of prairie rattlesnake predatory strikes. *Herpetologica*. 47: 78-81.
- HOGUE, A. R. 1966. Preliminary account on neotropical Crotalinae (Serpentes: Viperidae). *Mems. Inst. Butantan*. 32: 109-184.
- , G. SCHREIBER & A. M. PENHA. 1960. Sexual abnormalities in *Bothrops insularis* (Amaral). (Serpentes). *Mems. Inst. Butantan*. Sao Paulo. 29:17-88.
- HUEY, R. B. & E. R. PIANKA. 1981. Ecological consequences of foraging mode. *Ecology*. 62: 991-999.

- KARDONG, K. V. 1975. Prey capture in the cottonmouth snake (*Agkistrodon piscivorus*). *Journal of Herpetology*. 9:169-175.
- , 1982. Comparative study of changes in prey capture behavior of the cottonmouths (*Agkistrodon piscivorus*) and Egyptian cobra (*Naja haje*) .*Copeia* (2), pp. 337-343.
- , 1986. Predatory strike behavior of the rattlesnake, *Crotalus viridis oreganus*. *J. Comp. Psychol.* 100: 304-314.
- , 1993. The predatory behavior of the northern *pacific* rattlesnake (*Crotalus viridis oreganus*): Laboratory versus wild mice as prey. *Herpetologica*: 49 (4). 457-463.
- KLAUBER, L.M. 1972. Rattlesnakes: Their habits, life histories and influence on mankind. *Univ. California Press*, Berkeley, California. 2 vols.
- MARKEZICH, A. L. & D. C. TAPHORN. 1993. A variational analysis of populations of *Bothrops* (Serpentes:Viperidae) from western Venezuela. *Journal of Herpetology*. 27, No. 3: 248-254.
- MINTON, S.A. 1944. Introduction to the study of the reptiles of Indiana. *Amer. Midl. Natur.* 32:438-477.
- McARTHUR, R. H & E. R. PIANKA. 1966. On optimal use of a patchy environment. *Am. Nat.* 100: 603-609.
- McDOWELL, S.B. 1987. Systematics. In R.A. Seigel, J.T. Collins, and S.S. Novak, eds. *Snakes: Ecology and evolutionary Biology*. Pp. 143-164. Macmillan , New York.

- MUSHINSKY, H. R. 1987. Foraging ecology. In R.A. Seigel, J.T. Collins, and S.S. Novak, eds. *Snakes: Ecology and evolutionary Biology*. Pp. 143-164. Macmillian , New York.
- NICOLETTO, P. F. 1985. The relative Roles of Vision and Olfaction in prey detection by the ground Skink, *Sincella lateralis*. *Journal of Herpetology*. 19 (3): 411-415.
- O'CONNELL, B., D. CHISZAR & H. M. SMITH. 1981. Effect of poststrike disturbance on Strike-induced Chemosensory Searching in the prairie rattlesnake (*Crotalus v. Viridis*). *Behavior and Neural Biology*. 32, 343-349.
- , J. GREENLEE, J. BACON & D. CHISZAR. 1982. Strike-induced chemosensory searching in old world vipers and new world vipers at San Diego Zoo. *Zoo. Biol.* 1:287-294.
- , -----, & -----.1983. Strike-induced chemosensory searching in prairie rattlesnakes (*Crotalus viridis*) during daytime and at night. *Journal of Herpetology*, Vol. 17, No. 2 pp. 193-196.
- PEREZ-HIGAREDA, G., & H. M. SMITH. 1991. Ofidiofauna de Veracruz. Análisis Taxonómico y Zoogeográfico. *Publicaciones especiales del Instituto de Biología. UNAM*.p.75.
- PETERS, J. A. & B. OREJAS-MIRANDA. 1970. Catalogue of the neotropical squamata: Part I. Snakes. *Bull. U.S. Natn. Mus.* 297: 1-347.
- PRADO, A. 1945. Serpentes do Brasil. Ed. Sítios e Fazendas. Sao Paulo.
- SAINT-GIRONS, H. 1980. Selective modifications in the diet of vipers (Reptilia: Viperidae) during growth. *Amphibia-Reptilia*. 1: 27-136.

- SAZIMA, I. 1987. Biología comportamental da jararaca. *An. Acad. Bras. Cienc.* 59: 134-135. (abstract).
- , 1989^a. Um estudo de biología comportamental da jararaca, *Bothrops jararaca*, com uso de marcas naturais. *Mem. Inst. Butantan.* Sao Paulo. 50: 83-99.
- , 1989^b. Comportamento alimentar da jararaca, *Bothrops jararaca*: encontros provocados no natureza. *Cienc. Cult.* Sao Paulo. 41: 500-505.
- , 1992. Natural History of the jararaca pitviper, *Bothrops jararaca*, in southeastern Brazil. In J. Campbell and E.D Brodie, Jr. Eds. *Biology of the pitvipers.* Selva, Tyler, Texas, pp:199-216.
- SCOTT, N. J. 1983. *Bothrops asper* (Terciopelo, Fer-de-lance). In D.H.Hanzen, ed. *Costa Rica natural history.* The Univ. Chicago Press, Chicago.
- SEIGEL, R. A. & J. T. COLLINS. 1993. Snakes. Ecology and Behavior. McGraw-Hill, Inc. USA.403 p.
- WILSON, L. D. & J. R. MEYER. 1985. The snakes of Honduras.2^a. ed. *Milwaukee Public. Mus., Milwaukee,* Wisconsin. 150 p.
- ZUG, R. G. 1993. Herpetology. Academic press inc.
- ZUG, R. G., L. J. VITT & J. P. CALDWELL. 2001. Herpetology. 2nd ed. Academic press inc.

IZT.



U.N.A.M. CAMPUS

La impresión del presente trabajo fue posible gracias al financiamiento parcial de :
CONABIO Proyecto R045 y CONACyT Proyecto 27618-N.