



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA  
DE MÉXICO**

---

---

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE ECOLOGÍA

**VARIACION Y EVOLUCION DE LA DIETA DE LA  
CULEBRA DE AGUA *Thamnophis melanogaster*.**

**T E S I S**

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADEMICO DE:

**DOCTOR EN ECOLOGIA**

PRESENTA :

**FRANCISCO JAVIER MANJARREZ SILVA**

DIRECTOR DE TESIS: DR. HUGH DRUMMOND DUREY

**TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN**

MÉXICO, D.F.

MARZO 2003



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.



UNIVERSIDAD NACIONAL  
AUTÓNOMA DE  
MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS  
INSTITUTO DE ECOLOGIA

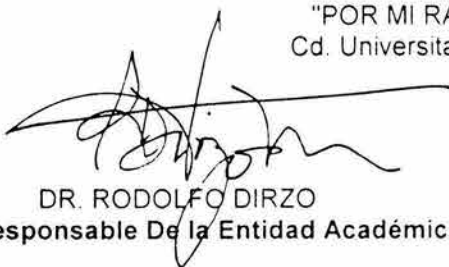
ING. LEOPOLDO SILVA GUTIERREZ  
Director General de  
Administración Escolar, UNAM  
Presente.

Por la presente me permito informar a usted que en reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el 14 de octubre de 2002, se acordó poner a su consideración el siguiente jurado para el examen de grado de Doctor en Ecología del alumno: **FRANCISCO JAVIER MANJARREZ SILVA** con No. De Cta. 79379654 Exp. 59604 con la tesis titulada: "Ecología y evolución de la dieta de la culebra de agua *Thamnophis melanogaster*", bajo la dirección del: **DR. HUGH DRUMMOND DUREY**.

Presidente: Dr. Fausto Méndez de la Cruz  
Secretario: Dr. Hugh Drummond Durey  
Vocal: Dr. Alejandro Córdoba Aguilar  
Vocal: Dr. Carlos Cordero Macedo  
Vocal: Dr. Constantino Macías García  
Suplente: Dr. Julio Alberto Lemos Espinal  
Suplente: Dr. Eduardo Morales Guillaumin

Sin otro particular quedo de usted.

Atentamente,  
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPÍRITU"  
Cd. Universitaria, D. F., 21 de enero de 2003.



DR. RODOLFO DIRZO  
Responsable De la Entidad Académica



DRA. TILA MARIA PEREZ ORTIZ  
Coordinadora

A MARIANA MANJARREZ ZEPEDA, por ser parte del eje y  
motivación de mi vida.

A CARMEN ZEPEDA GOMEZ, por todo lo que  
representa.



## AGRADECIMIENTOS

Muchas personas contribuyeron en formas muy diversas directa o indirectamente desde la percepción, realización y conclusión de éste trabajo, hasta la motivación para su realización. A cada una de ellas deseo manifestarles un profundo y sincero agradecimiento.

El Dr. Hugh Drummond ha sido un ejemplo personal y académico. Tuvo siempre el tiempo y la infinita paciencia para sentarnos frente a frente a revisar y platicar conmigo desde el entendimiento del problema de estudio, hasta el análisis y discusión de los resultados. Sus comentarios y correcciones sobre la redacción del escrito fueron inmensos y siempre acertados. Estoy convencido de que los logros que éste trabajo pueda tener, son en gran parte resultado de la asesoría y la dirección que el Dr. Drummond dedicó durante los casi siete años de mi permanencia en su laboratorio como estudiante doctoral.

Los Drs. Hugh Drummond, Constantino Macías García y Juan Núñez Farfan, integraron mi comité tutorial. Con cada uno de ellos estoy en deuda porque semestre a semestre, tuvieron la dedicación para evaluar mi desempeño y hacer las sugerencias pertinentes que provocaron el buen desarrollo de éste estudio.

El Dr. Constantino Macías García, es también responsable en buena medida, de mi interés por la ecología conductual de las culebras. Hace como 18 años, con él realicé mis primeros pasos en ésta área. Desde entonces, como experto conocedor del sistema, de las especies, y de las localidades de estudio, el Dr. Macías García ha tenido las sugerencias y comentarios más críticos a mi labor académica, y por supuesto por ello estoy agradecido y sé que mucho de mi formación esta correlacionada positivamente con su conocimiento. Parte de sus registros de los contenidos estomacales de las culebras, fueron generosamente cedidos para su incorporación al capítulo I. También me permitió modificar algunas de sus figuras para incorporarla como la Figs. 1 y 5 del Cap. II y III, respectivamente. Sus sugerencias para la discusión final y en particular en los análisis y discusión del capítulo III, aportaron una versión final mucho mas completa.

El Dr. Juan Núñez Farfan mostró siempre interés por el desarrollo del trabajo y me motivó para su finalización. Para el análisis de heredabilidad, me asesoró sobre su realización e interpretación y además tuvo la gentileza de proporcionarme su computadora y su programa para el análisis. Su aportación es invaluable y estoy en deuda infinita con él.

Agradezco enormemente a los integrantes de mi jurado de examen de grado, los Doctores Eduardo Morales Guillaumin, Fausto Méndez de la Cruz, Alejandro Córdoba Aguilar, Carlos Cordero Macedo, Julio Alberto Lemos Espinal, Hugh Drummond Durey y Constantino Macías García, cada uno de ellos aportó individualmente comentarios y críticas que enriquecieron enormemente la versión final del escrito.

Roy M. Waters y Gordon M. Burghardt compartieron conmigo su idea de realizar las pruebas de quimorrecepción bajo el agua en *T. melanogaster*. Michael G. Wheatly amablemente me indicó como poder inducir la muda de los acociles, lo que facilitó la logística de los experimentos de quimiorrecepción e ingestión del capítulo II. Harry W. Green y Alan H. Savitzky aportaron sugerencias metodológicas y conceptuales sobre la función de la dentición en serpientes (capítulo III).

Durante el mes y medio de mi ausencia del laboratorio para realizar mi curso de campo del Posgrado, conté con la desinteresada ayuda del Biol. Ricardo Adaya Leithe y de la M. en C. Carmen Zepeda, para realizar las pruebas a las crías para los experimentos de laboratorio del capítulo II y la logística que ello implicaba. En los años siguientes, el Biol. Hermilo Sánchez Sánchez, Biol. Crystian Sadiel Venegas Barrera y Biol. Claudia Valderrabano Ibarra también me auxiliaron en estas mismas pruebas. Sin ellos me hubiera sido imposible sincronizar mis actividades de campo con la actividad de laboratorio.

La M. en C. Carmen Zepeda Gómez requiere un agradecimiento especial por tener la paciencia de tolerar mis ausencias en casa para realizar el trabajo de campo y laboratorio. Por ceder su tiempo personal para que yo pudiera dedicarme a las actividades que me demandaban la realización de este estudio. Por encargarse del cuidado de Mariana. Por ayudarme en el diseño y realización de las figuras más difíciles. Por ayudarme en mucho en el trabajo de laboratorio y por ser mi crítica de cabecera.

Durante mi estancia en el “Florida Museum of Natural History” de la Universidad de Florida, el Dr. David L. Auth fue la persona más gentil y colaboradora que pude haber encontrado en ese lugar. Me permitió revisar sin restricciones la colección de serpientes, el acervo bibliográfico y personalmente hizo que mi estancia fuera mucho más familiar y agradable.

Muchos amigos me animaron a terminar mi estudio, entre ellos Cristina Rodríguez, Alejandro Moyaho, Jorge Contreras, Georgina Cortes Soto, Cesar Gonzalez, Cristian Venegas Barrera, Claudia Valderrabano, y Gabriela Rogel. Todos ellos en situaciones y momentos muy particulares contribuyeron a la motivación diaria y constante para finalizar mi trabajo.

Los alumnos, exalumnos y tesisas del Laboratorio de Biología Evolutiva del Centro de Investigación en Recursos Bióticos de la UAEMéx, fueron también un motivo constante y parte de la influencia para realizar estudios con serpientes: Jorge Contreras, Georgina Cortes Soto, Gabriela Rogel, Roberto Acosta, Griselda Escalona, David García, David Colón, Tamara García, Oliva Castañeda, Esmeralda García, Hector Diaz y Liliana de Alba.

Ulises Aguilera Reyes y Pedro del Águila Juárez, ambos exdirectores de la Facultad de Ciencias de la UAEMéx, en sus respectivos períodos administrativos, me apoyaron para poder dedicarme a mi proyecto doctoral, permitiendo que me ausentara temporalmente de mis actividades académicas en la Facultad de Ciencias de la UAEMéx.

A mis padres y mi familia, porque sin ellos la vida sería indiferente.

Este estudio fue financiado para la realización del trabajo de campo y laboratorio, por la Universidad Autónoma del Estado de México (1202/97) y el PADEP, UNAM. La UAEMéx a través de la Coordinación General de Investigación y Estudios Avanzados apoyo mi estancia en el “Florida Museum of Natural History” de la Universidad de Florida, para realizar las mediciones morfológicas del capítulo III. Pude dedicarme de tiempo completo a mi proyecto doctoral gracias a las becas del CONACYT y del PROMEP de la SEP.

A todos, simplemente, gracias.

## CONTENIDO

	Página
1. RESUMEN	1
2. INTRODUCCION GENERAL	2
3. CAPITULO I. VARIACIÓN INTRAESPECIFICA DE LA ECOLOGÍA ALIMENTARIA DE LA CULEBRA <i>Thamnophis melanogaster</i>	5
3.1 Introducción	5
3.2 Métodos	6
3.3 Resultados	9
3.4 Discusión	31
3.5 Referencias	36
3.6 Apéndices	40
4. CAPITULO II. VARIACION GEOGRAFICA EN LA RESPUESTA ALIMENTARIA CONGENITA HACIA EL ACOCIL <i>Cambarellus montezumae</i> EN LA CULEBRA <i>Thamnophis melanogaster</i>	45
4.1 Introducción	46
4.2 Métodos	50
4.3 Experimento de quimorrecepción	51
4.3.1 Resultados	53
4.4 Experimento de ingestión	55
4.4.1 Resultados	57
4.5 Experimento de respuesta conductual depredatoria	63
4.5.1 Resultados	63
4.6 Discusión	66
4.7 Referencias	70
4.8 Apéndices	74
5. CAPITULO III. DIMENSIONES DEL CRANEO DE LA CULEBRA <i>Thamnophis melanogaster</i> ASOCIADAS A LA INGESTION DE ACOCIL	75
5.1 Introducción	76
5.2 Métodos	80
5.3 Resultados	83
5.4 Discusión	88
5.5 Referencias	93
5.6 Apéndices	96
6. DISCUSIÓN GENERAL	104

**VARIACION Y EVOLUCION DE LA DIETA DE LA  
CULEBRA DE AGUA *Thamnophis melanogaster*.**

FRANCISCO JAVIER MANJARREZ SILVA

## RESUMEN

Se analizaron las posibles variaciones temporales (anual y estacional), espaciales (entre tres sistemas hidrológicos), e intraespecíficas (por sexo y tamaño) en la dieta de la culebra *Thamnophis melanogaster*, con base en los registros de sus contenidos estomacales obtenidos en diferentes años para varias localidades del Altiplano Mexicano. También se analizó el fenómeno de ingestión del acocil en la dieta de la culebra *T. melanogaster*, desde dos aproximaciones: (1) Aproximación conductual, bajo la hipótesis de que las poblaciones acocilívoras de la culebra han modificado su respuesta congénita quimiorreceptiva, de ingestión y su repertorio conductual hacía el acocil al entrar a éste nicho. Se comparó la respuesta quimiorreceptiva, de ingestión de acocil y eficacia para capturar acociles en crías nacidas en laboratorio de las poblaciones acocilívoras versus no acocilívoras. (2) Aproximación morfológica, la cual pretendió detectar en las culebras acocilívoras, una posible convergencia morfológica de la cabeza y dentición en la dirección de las culebras del género *Regina*. Se comparó la dentición y estructura del cráneo entre ambos grupos de culebras, incluyendo en ésta comparación a dos especies de *Regina* y una de *Thamnophis*.

Se encontró un cambio ontogénico en el taxón y tamaño de la presa ingerida, y una diferencia sexual en el peso de las sanguijuelas (*Erpobdella punctata* y *Haementeria officinalis*) y acociles ingeridos (*Cambarellus montezumae*), atribuible a posibles diferencias sexuales ecológicas o los requerimientos energéticos de las culebras. Las aparentes variaciones anuales, estacionales y geográficas de la dieta de *T. melanogaster*, parecen ser un artefacto del muestreo diferencial de culebras chicas y grandes. En general, los experimentos en el laboratorio no apoyaron la predicción de una mayor respuesta innata conductual al acocil por las culebras de las poblaciones acocilívoras. Se encontraron diferencias pequeñas, en su mayoría no significativas, entre las dimensiones de la cabeza de las poblaciones de *T. melanogaster* acocilívoras y no acocilívoras. En general este estudio apoya la idea de una entrada reciente al nicho alimentario acocilívoro, aunque posiblemente el fenómeno es de magnitud pequeña y difícilmente detectable. Por otra parte, en este estudio no se tiene evidencia suficiente para descartar la posibilidad de diferencias ecológicas microgeográficas que repercuten en la variación microgeográfica de la ingestión del acocil.

## INTRODUCCIÓN GENERAL

La variación espacial (geográfica y microgeográfica), temporal (anual y estacional) e individual (sexo y edad) de la dieta de un depredador puede analizarse en el contexto evolutivo que interprete la microevolución de las preferencias alimentarias y su determinación genética (Arnold 1981a). Estudios previos han sugerido variación geográfica en varios aspectos de la ecología de las culebras (por ejem. Kephart 1982, Gregory y Larsen 1993), pero existen relativamente pocos estudios de la conducta y la utilización de los recursos alimentarios (Arnold 1977, Drummond y Burghardt 1983, Macías-García y Drummond 1990).

Las culebras de agua del género *Thamnophis* (“garter snakes” o culebras jarreteras), son organismos que permiten visualizar estas relaciones de la dieta y sus interpretaciones ecológicas y evolutivas (Arnold 1981a). Son de las serpientes más abundantes en Norteamérica y América Central (Seigel 1996), presentan dimorfismo sexual y alométrico en el tamaño corporal (Shine 1993), así como cambios ontogénicos y geográficos en la respuesta a olores (quimiorrecepción) ó a la ingestión de presas en laboratorio (Burghardt 1970, Arnold 1977, 1981 a, b, c) y en poblaciones naturales (Macías-García y Drummond 1988, Mushinsky 1987). En algunos de estos estudios se ha estimado la heredabilidad de estas respuestas quimiorreceptivas y de ingestión (Arnold 1977, 1981 a, b, c). Las diferencias sexuales ecológicas no han sido bien estudiadas en estas culebras (Seigel 1996), y varios estudios han asociado el dimorfismo sexual con diferencias en la dieta (revisión en Arnold 1993).

Dentro de la tribu *Thamnophiini*, en la que se ubican los géneros *Thamnophis* y *Nerodia*, existe una marcada especialización interespecífica por hábitat, técnica forrajera y alimentación (Drummond 1983, Drummond y Burghardt 1983). Las culebras del género *Nerodia* se alimentan exclusivamente de presas acuáticas como peces, renacuajos y ranas (Mushinsky et al. 1982, Mushinsky y Miller 1993), mientras que las culebras del género *Thamnophis*, ingieren además presas más terrestres como ranas, lombrices, mamíferos y aves (Lozoya 1988, Macías-García y Drummond 1988). Ambos géneros son los menos especializados en sus dietas dentro de la tribu. Por su parte el género *Regina*, es el género más especializado, presentando una dieta casi exclusiva de acociles (Godley 1980,



Mushinsky et al. 1982).

*Thamnophis melanogaster* es considerada como especialista acuática en su dieta y técnica forrajera, se alimenta principalmente de peces, sanguijuelas y renacuajos y forrajea exclusivamente bajo el agua (Drummond 1983). Se ha observado una variación geográfica en su técnica forrajera para atrapar peces (Macías-García y Drummond 1990). En el Altiplano Mexicano, *T. melanogaster* es simpátrica con el acocil (*Cambarellus montezumae*), sin embargo, ingiere acociles sólo en un área de distribución restringida, en algunas poblaciones de la Cuenca alta del Río Lerma y la base adyacente del Río Tula, dentro de los cuerpos de agua, en un área aproximada de 6000 km<sup>2</sup> (Lozoya 1988). El análisis de los acociles encontrados en condiciones naturales dentro de los estómagos de las culebras, demuestra que todos son ingeridos recién mudados, en menos de 24 h después de la muda (Lozoya, 1988), y algunas pruebas en laboratorio sugieren una tendencia a ingerir también únicamente el acocil recién mudado (Lozoya 1988).

Las poblaciones de *T. melanogaster* que lo ingieren, al parecer son las únicas que lo hacen dentro de todo el género *Thamnophis*. Esta ingestión de acociles sugiere la invasión del género dentro de un nicho alimentario nuevo, dando la oportunidad de estudiar aspectos del proceso de entrada: la microevolución de la conducta y la morfología asociados con éste fenómeno.



## CAPITULO I

VARIACIÓN INTRAESPECIFICA DE LA ECOLOGIA ALIMENTARIA DE LA  
CULEBRA *Thamnophis melanogaster*.

## RESUMEN

Se comparó la dieta de la culebra *Thamnophis melanogaster* en Santa Cruz, Zac., con 37 localidades visitadas con diferente intensidad y en diferentes años, pertenecientes a dos sistemas hidrológicos del Altiplano Mexicano (Lerma y Tula). En Santa Cruz, Zac., la proporción de estómagos con sanguijuelas y renacuajos fue distinta entre años y estaciones, pero estas diferencias se asociaron a la proporción de culebras chicas y grandes colectadas. Las culebras chicas ingirieron presas chicas, como los renacuajos pequeños, las lombrices y las sanguijuelas, mientras que las culebras grandes ingirieron renacuajos grandes y pequeños. La dieta fue similar entre los sexos. En los otros sistemas hidrológicos no se encontraron verdaderas diferencias geográficas, pero si algunas intraespecíficas. Las culebras grandes ingirieron presas grandes y chicas (peces, lombrices y sanguijuelas), y las chicas sólo ingirieron presas chicas (lombrices y sanguijuelas chicas). Estas diferencias pueden explicarse por la mayor proporción de culebras chicas capturadas. El peso de las sanguijuelas y los acociles ingeridos por los machos fue mayor que el de las ingeridas por las hembras, aunque ambos sexos fueron de tamaño similar. Se discuten los mecanismos próximos y funcionales determinantes de la dieta de la culebra y se concluye que las variaciones anuales, estacionales y geográficas de la dieta de *T. melanogaster*, parecen ser un artefacto del muestreo diferencial de culebras chicas y grandes muestreadas.

## INTRODUCCIÓN

Muchas de las diferencias morfológicas, fisiológicas o conductuales entre especies y poblaciones, se han interpretado como el resultado de selección natural y selección sexual. En particular la dieta de las culebras puede ser el resultado de una integración de la determinación genética, las limitantes fisiológicas y morfológicas y sus interacciones con el ambiente (Arnold 1981, 1993, Feder y Arnold 1982, Kephart 1982, Kephart y Arnold 1982). Ejemplos de esta determinación son las diferencias intraespecíficas de la dieta atribuibles a cambios ontogénicos en crías de seis meses de edad de *Nerodia fasciata* y *N. erythrogaster* (Mushinsky y Lotz 1980), limitaciones del tamaño corporal que determinan el tamaño máximo de las presas ingeridas (Voris y Moffett 1991, Plummer y Goy 1984, Shine 1991) y posibles diferencias de morfología y ecología entre los sexos como las registradas para los colúbridos *Natrix natrix*, *Thamnophis sirtalis* y *Nerodia rhombifera* entre otras especies (revisado por Shine 1993). La determinación de la dieta por el ambiente puede explorarse con los patrones de variación temporal (Kephart y Arnold 1982; King 1993) y geográfica (Kephart 1982, Gregory y Nelson 1991), que pueden interpretarse como variaciones temporales o geográficas en las presiones de selección de las culebras. Por ejemplo, para *Thamnophis elegans* y *T. sirtalis* se ha asociado la variación microgeográfica de la dieta con la variación local de las presas, y la fluctuación anual de la dieta con la disponibilidad anual de sus principales presas (Kephart 1982, Kephart y Arnold 1982).

Las diferencias intraespecíficas en la dieta, se han medido principalmente con el taxón de presa (Mushinsky et al. 1982, Daltry et al. 1998), y en algunos casos con el tamaño de la presa (Plummer y Goy 1984; Godley et al. 1984), y rara vez con algún estado vulnerable de la presa (por ejemplo, renacuajos; Arnold y Wassersug 1978, Drummond y Macías-García 1989). Además, muchos de los registros de diferencias intraespecíficas de la dieta de culebras, son el resultado de efectos confundidos, como por ejemplo la periodicidad y representatividad del muestreo o las diferencias sexuales del tamaño corporal (revisado en Seigel 1996).

No existen estudios de la dieta de culebras que analicen en una especie, las posibles diferencias intraespecíficas entre sexos y edades, junto con las diferencias temporales y geográficas. En este estudio se analizan las posibles diferencias intraespecíficas (por sexos

y tamaños) y temporales (anuales y estacionales) de la dieta durante tres años sucesivos en una población de la culebra *Thamnophis melanogaster*. También se exploran las posibles diferencias espaciales comparando la dieta de esta población con otras localidades de dos sistemas hidrológicos del Altiplano Mexicano. Tradicionalmente, los estudios de dieta en culebras se han basado en el análisis del taxón de presa. En este estudio se analizaron tres variables dependientes que no han sido estudiadas en conjunto para una especie de culebra: el taxón de presa, tamaño de la presa (peso) y las fases de desarrollo de los renacuajos ingeridos, una de las principales presas de *T. melanogaster* (Arnold y Wassersug 1978).

Las culebras del género *Thamnophis* son ideales en el estudio de las diferencias intraespecíficas de la dieta, debido a que presentan tanto un dimorfismo sexual y alométrico en el tamaño corporal (Shine 1993), como cambios ontogénicos en la composición de su dieta (Macías-García y Drummond 1988, Mushinsky 1987). Además son de las serpientes más abundantes en Norteamérica y América Central (Seigel 1996). Las diferencias sexuales en la dieta no han sido bien estudiadas en estas culebras (Seigel 1996), y varios estudios han asociado los cambios de dieta a los cambios del tamaño corporal (revisión en Arnold 1993).

En el Altiplano Mexicano *T. melanogaster* es especialista acuática en su dieta y técnica forrajera, cazando sólo bajo el agua, principalmente peces, sanguijuelas y renacuajos (Drummond 1983). En su dieta presenta ciertas variaciones ontogénicas. Los jóvenes ingieren principalmente sanguijuelas y los adultos renacuajos y peces (Sosa 1982). Se han demostrado variaciones estacionales de la dieta, asociadas a la disponibilidad relativa de las presas (Lozoya 1988, Drummond y Macías-García 1989), y una variación geográfica en su técnica forrajera para atrapar peces (Macías-García y Drummond 1990).

## MÉTODOS

### I. Santa Cruz, Zacatecas.

La población de Santa Cruz, Zacatecas (sistema hidrológico Nazas-Aguanaval), se ubica en la zona semiárida del desierto Chihuahuense a 2130 m de altitud, en una poza de 0.36 ha con densos carrizales en el centro. Las únicas presas acuáticas potenciales son renacuajos y ranas (*Rana berlandieri*) y dos anélidos (las sanguijuelas *Erpobdella punctata* y *Haementeria officinalis*; Sosa 1982, Drummond y Macías-García 1989). Durante tres

años seguidos (1981-1983), la poza se visitó sistemáticamente 27 veces, con muestreos bimensuales de 2-3 días durante abril a noviembre de 1981, o mensuales en febrero-diciembre de 1982 y febrero-noviembre de 1983 (Apéndice 1, Sosa 1982, Drummond y Macías-García 1989). Las visitas sistemáticas de 1981, 1982 y 1983 permitieron el análisis de la variación anual y la variación estacional de la dieta, entre las estaciones de lluvias (junio a octubre) y de secas (noviembre a mayo). Para dos análisis (proporción mensual de culebras con presa en el estómago y variación anual y estacional del peso de las lombrices ingeridas) sólo se utilizaron los registros de 1982 y 1983 porque no se contó con los datos requeridos en 1981.

En dos días de cada visita, a las 1600 h, se buscaron y colectaron las culebras bajo las rocas de toda la orilla SE de la poza. Se capturaron a las culebras para ser sexadas, medidas en su longitud hocico-cloaca (LHC) y forzadas a regurgitar el contenido estomacal (Carpenter 1952), que se fijó en formól al 10%. Es probable que algunas culebras se recapturaron porque no se marcaron individualmente, por lo que éste dato se desconoce. En el laboratorio los contenidos estomacales se lavaron y conservaron en alcohol al 70%, después se registró el peso húmedo de cada presa regurgitada, después de secarla externamente para quitar el exceso de alcohol, y se determinó el estado de desarrollo de los renacuajos (Gosner 1960). En 1982 y 1983 se registró el número de culebras vacías (sin contenido estomacal), pero en 1981, desafortunadamente, sólo se registró el número de culebras con contenido estomacal.

A las 0930 horas del último día de cada visita se muestreó la abundancia de los renacuajos en la poza, con una red de 2.8 m (malla de 5 mm) que se arrastró del centro a la orilla de la poza en diez sitios predeterminados. Los renacuajos capturados se fijaron y encapsularon para determinar el estado de desarrollo y se calculó el promedio del número de renacuajos por arrastrada (Drummond y Macías-García 1989). Los renacuajos encontrados dentro de los contenidos estomacales y los capturados en la poza se agruparon en dos categorías de acuerdo a su estado de desarrollo morfológico y sus capacidades locomotoras acuáticas (según Drummond y Macías-García 1989); los acuáticos primarios (estados 26 a 38, según Gosner 1960) y los acuáticos últimos (estados 39 a 45). Los acuáticos primarios son totalmente acuáticos, presentan una cola nadadora y carecen de

extremidades delanteras. Los acuáticos secundarios presentan patas delanteras e inician la reabsorción de la cola y su actividad anfibia.

## II. Otros Sistemas Hidrológicos.

Para la comparación geográfica de la dieta se colectaron culebras en 37 localidades visitadas con diferente intensidad y en diferentes años, dentro de dos sistemas hidrológicos más del Altiplano Mexicano: el sistema Lerma-Chapala y el sistema Alto Pánuco. Estas localidades se seleccionaron porque ahí se encontraron por lo menos 3 culebras con contenido estomacal. El sistema Lerma-Chapala comprendió 20 localidades dentro del Eje volcánico transversal, en los estados de Jalisco, Michoacán, México y Querétaro (Lozoya 1988), visitadas de 1980-1987 y 1991-1995. De estas localidades se obtuvieron 321 contenidos estomacales. El sistema Alto Pánuco comprendió 17 localidades en la cabecera fluvial del Río Tula, en los Estados de México, Querétaro e Hidalgo, visitadas de 1982 a 1986; se obtuvieron 80 contenidos estomacales (Lozoya 1988). La población de Santa Cruz, Zacatecas, se agrupó con 16 contenidos estomacales más, de tres poblaciones del estado de Durango, visitadas en 1981, para considerarse como cuatro localidades del sistema Nazas.

En cada localidad se recorrió la periferia de los cuerpos y corrientes de agua, buscando bajo y sobre las rocas. Las culebras se capturaron para ser sexadas, medidas (LHC) y forzadas a regurgitar.

## III. Análisis

Con los contenidos estomacales de los tres años sucesivos de Santa Cruz, se registran las diferencias de dieta anuales, estacionales, entre tamaños y por sexos. Después se reporta la comparación geográfica de la dieta por tamaños y sexos en los tres sistemas hidrológicos.

Se consideraron como culebras “chicas” aquellas de < 40.0 cm LHC, en base a las diferentes presas ingeridas por culebras de diferente tamaño en Santa Cruz, Zacatecas (ver variación entre tamaños en Santa Cruz, Zac.).

Veintiún estómagos (3.1% del total) tuvieron más de una especie de presa y contribuyen con más de un dato. Se analizaron tres variables dependientes para explicar la dieta de las culebras: el taxón de la presa, el peso de la presa (o el peso promedio por estómago del taxón de presa) y el estado de desarrollo (26 a 45, según Gosner 1960) de los

renacuajos. Los porcentajes de estómagos con cada taxón de presa se transformaron a arcoseno para normalizarlos (Zar 1984). Las diferencias intraespecíficas, anuales, estacionales y geográficas en la proporción de los taxa de presa y de los estados de desarrollo se exploraron con la prueba de G por ser mas bondadosa que la prueba de  $X^2$ ; y para el peso de la presa se exploraron con un análisis de covarianza con la LHC como covariable. Los tamaños de las culebras (LHC) se compararon con t de Student o ANOVA. Las correlaciones se exploraron con la prueba no paramétrica de Spearman o lineal de Pearson. Se usó un nivel de significancia de 0.05 en todas las pruebas. Se reportan las medias  $\pm$  desviación estándar.

## RESULTADOS

### I. Santa Cruz, Zac.

La dieta consistió principalmente de renacuajos (44% de 278 estómagos) y sanguijuelas (42%), y en menor proporción de lombrices (9%) y ranas (3%). Los peces, lagartijas y ratones se excluyeron de los análisis porque sólo se encontraron en 2, 1 y 1 estómagos, respectivamente. En 1982 la proporción mensual de culebras con presa en el estómago no varió de febrero a diciembre ( $24.1 \pm 16.4\%$ ;  $G=11.95$ , g.l.=8,  $p=0.15$ ), mientras que en 1983 hubo variación ( $24.9 \pm 21.5\%$ ;  $G=47.06$ , g.l.=9,  $p=0.0001$ ): la proporción se incrementó progresivamente desde un 3.5% en febrero, hasta el 75% en octubre, y después descendió a 31.2% en noviembre. La proporción de culebras con alguna presa en el estómago fue similar entre la época de secas (31% de 165 culebras) y lluvias (34% de 140) de 1982 ( $G=0.12$ , g.l.=1,  $p=0.72$ ;  $n=305$ ), pero no en 1983 ( $G=21.13$ , g.l.=1,  $p<0.0001$ ;  $n=244$ ), cuando la proporción de culebras con presa fue menor en secas (15% de 108 culebras) que en lluvias (41% de 136).

#### Variación Anual y Estacional de la Dieta.

a) Taxón de presa. La proporción de estómagos con cada taxón de presa, fue distinta entre años ( $G=56.00$ , g.l.=6,  $p < 0.0001$ , Fig. 1). En los tres años las presas más ingeridas fueron las sanguijuelas y renacuajos pero en 1981 ingirieron tres veces más renacuajos (66%) que sanguijuelas, y en 1982-1983 ingirieron más sanguijuelas (55% en ambos años) que



renacuajos (36 y 33% para 1982 y 1983, respectivamente) y la proporción de lombrices aumentó substancialmente (Fig. 1).

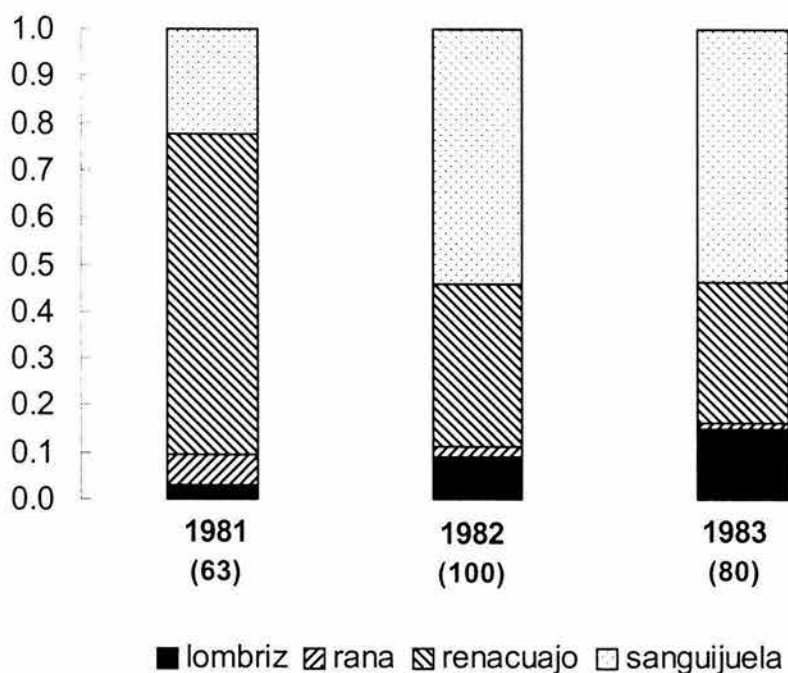


Fig. 1. Variación interanual de la dieta en las culebras de Santa Cruz, Zac. El número de estómagos en paréntesis.

La proporción de culebras chicas (<40.0 cm LHC) capturadas con presa en el estómago fué alta y similar en los tres años (1981: 70.5%, n=61; 1982: 79.2%, n=96; 1983: 80.3%, n=71;  $G=2.07$ , g.l.=2,  $p=0.35$ ) y las culebras chicas ingirieron más sanguijuelas (ver variación entre tamaños), por lo tanto las diferencias anuales del taxón de presa ingerido, no pueden atribuirse al tamaño de las culebras que las ingirieron. Las diferencias anuales en la dieta también podrían deberse a las diferencias anuales de las fechas de captura de las culebras con presa en el estómago ( $F_{2, 228}=11.3$ ,  $p=0.0001$ ; numerando las fechas de captura desde enero 1, como día 1, hasta diciembre 31 como día 365 y comparándolas entre los tres

años), porque en 1981 las culebras se capturaron de abril a noviembre (día  $156 \pm 61$ , principios de junio); mes y medio antes que en 1982 y 1983, cuando se capturaron de febrero a diciembre (día  $204 \pm 77$  y  $204 \pm 68$  para 1982 y 1983, respectivamente). Para eliminar este posible efecto de las fechas de captura, se comparó nuevamente la proporción de estómagos con cada taxón de presa, pero comparando sólo los meses de captura coincidentes en los tres años (abril a noviembre). La proporción de estómagos con cada taxón de presa permaneció distinta entre años ( $G=23.7$ , g.l.=6,  $p < 0.002$ ), con proporciones similares a las de la Fig. 1, sugiriendo que no hubo un efecto de las fechas de captura.

La proporción de estómagos con las cuatro principales presas (renacuajo, sanguijuela, lombriz y rana) fue distinta entre las estaciones de secas y lluvias de 1982 ( $G=15.0$ , g.l.=3,  $p=0.001$ ) y 1983 ( $G=8.06$ , g.l.=3;  $p=0.04$ ; Fig. 2). En las muestras de 1981 la misma diferencia era evidente pero no fue significativa ( $G=5.11$ , g.l.=3,  $p=0.27$ ). En la estación de lluvias aumentó la proporción de estómagos con sanguijuelas, y en lluvias de 1982 y 1983 las sanguijuelas llegaron a predominar (Fig. 2).

El aumento en la ingestión de sanguijuelas en la época de lluvias parece deberse principalmente a que la proporción de culebras chicas ( $<40.0$  cm LHC) fue mayor en lluvias que en secas de los tres años ( $G=66.05$ , g.l.=2,  $p=0.0001$ ; Tabla 1), considerando que las culebras chicas ingieren más sanguijuelas y las grandes más renacuajos (ver variación entre tamaños mas adelante).

Tabla 1. Proporción de culebras chicas ( $<40.0$  cm LHC) capturadas con presa en el estómago en secas y lluvias, en tres años en Santa Cruz, Zac. Total de chicas y grandes= $n$ .

Año	Secas		Lluvias	
	n	%chicas	n	%chicas
1981	35	60	26	84
1982	49	71	45	87
1983	19	47	52	90



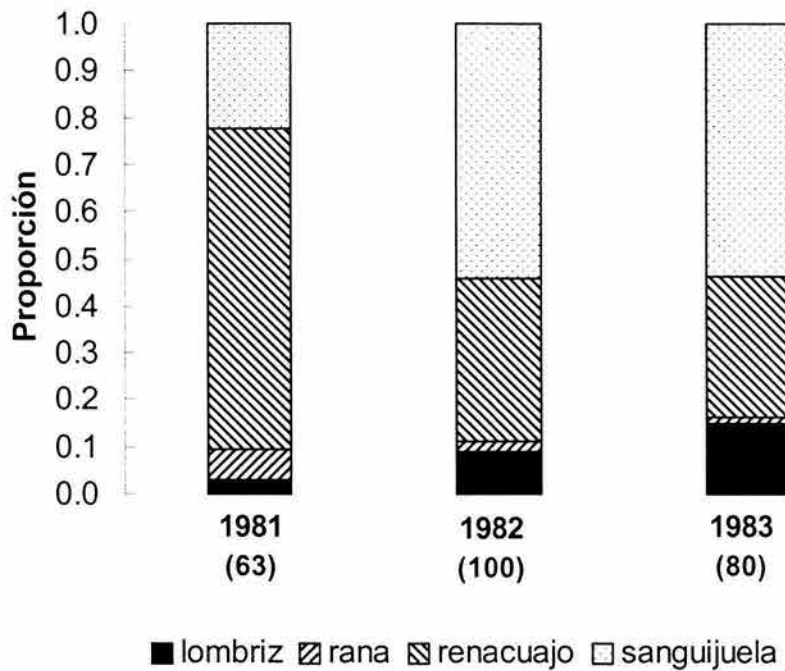


Fig. 2. Comparación estacional de la proporción de estómagos con cada taxón de presa en tres años en Santa Cruz, Zac. Número de estómagos en paréntesis.

b) Peso de la presa. Sólo se consideraron los renacuajos, sanguijuelas y lombrices por ser las presas con un tamaño de muestra  $\geq 4$ . El peso de las lombrices, renacuajos y sanguijuelas ingeridas no varió significativamente entre los dos o tres años de registros y el tamaño (LHC) de las culebras que ingirieron estas presas tampoco varió entre años (Apéndice 3).

El peso de los renacuajos y lombrices ingeridas fue similar entre la estación de secas y lluvias (Tabla 2), pero las sanguijuelas fueron 19% más pequeñas en la estación de lluvias que en secas, a pesar de que el tamaño de las culebras que las comieron era parecido entre estaciones (Tabla 2).

Tabla 2. Peso (g) de las presas y LHC (cm,  $\bar{X}\pm d.e.$ ) de las culebras que las ingirieron entre estaciones en Santa Cruz, Zac. Datos agrupados de 1981-1983.

	Secas	Lluvias	Estadístico <sup>1</sup>	P
<b>Lombriz</b>				
Peso	0.041±0.05	0.066±0.14	F=0.60	0.81
LHC	20.0±1.41	26.5±4.57	t=3.07	0.01
n	8	7		
<b>Renacuajo</b>				
Peso	0.910±0.84	0.780±0.55	F=0.10	0.74
LHC	37.5±12.0	37.0±5.68	t=0.09	0.92
n	37	12		
<b>Sanguijuela</b>				
Peso	0.053±0.04	0.043±0.030	F=7.19	0.02
LHC	23.7±4.47	25.1±6.88	t=0.90	0.37
n	31	60		

<sup>1</sup>t-Student o F-Ancova

c) Estado de desarrollo de los renacuajos. Durante los tres años (1981-1983) las culebras ingirieron proporciones similares de renacuajos primarios (53.2±11%) versus secundarios (G=2.99, g.l.=2, p=0.24, Fig. 3). Sumando los tres años (1981-1983), en la estación de secas *T. melanogaster* ingirió un 72% de estados primarios y en lluvias se redujo a 38% (n=84 renacuajos; G=9.56, g.l.=1, p=0.002). La reducción fue significativa en 1981 también (n=50 renacuajos, G=11.36, g.l.=1, p=0.001).

Se comparó la proporción de renacuajos primarios y secundarios ingeridos por visita, con la proporción disponible dentro de la poza, agrupando 1981 y 1982 para las visitas en secas (2 y 5 visitas, respectivamente) y en lluvias (3 y 2, respectivamente, apéndice 1). En 1983 no se cuantificó la proporción de renacuajos disponibles dentro de la poza. Tanto en secas como en lluvias, la proporción por visita de los renacuajos primarios dentro de la poza fué similar a la proporción ingerida (secas: 45±0.29% por visita en la

poza y  $58 \pm 0.47\%$  ingeridos, Wilcoxon=14,  $p=0.57$ ,  $n=7$  visitas; lluvias:  $50 \pm 0.41\%$  por visita en la poza y  $32 \pm 0.40\%$  ingeridos). Y ambas proporciones de renacuajos ingeridos y dentro de la poza no se asociaron ni en secas ( $r_s=0.21$ ,  $p=0.35$ ,  $n=7$  visitas) ni en lluvias ( $r_s=0.77$ ,  $p=0.16$ ,  $n=5$  visitas).

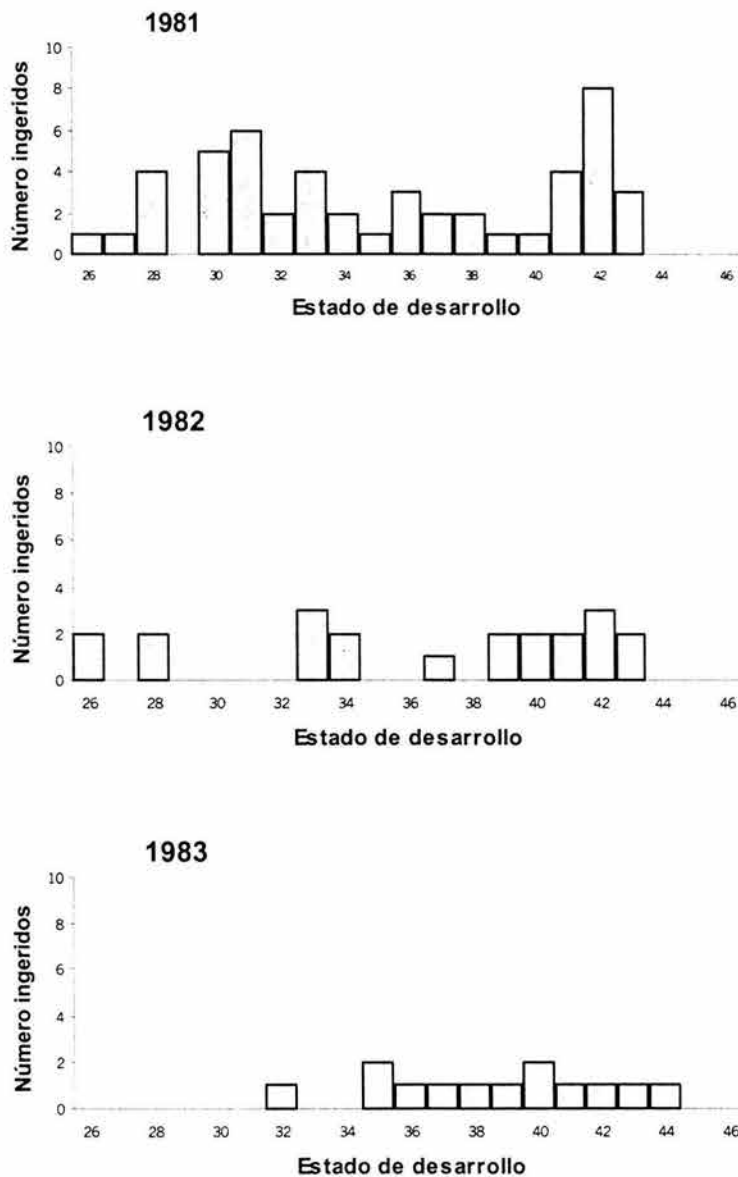


Fig. 3. Estados de desarrollo de los renacuajos ingeridos en tres años en Santa Cruz, Zac.

### Variación Entre Tamaños

La proporción de estómagos con lombriz, sanguijuela, renacuajo y rana varió con el tamaño de la culebra que las ingirió ( $G=197$ ,  $g.l.=30$ ,  $p < 0.0001$ ; Fig. 4). Las culebras  $< 20$  cm comieron exclusivamente sanguijuelas y lombrices y en cambio las culebras  $> 40.0$  cm comieron renacuajos y algunas ranas y sólo excepcionalmente comieron sanguijuela. La proporción de estómagos con anélido disminuyó con el tamaño (LHC) de la culebra que las ingirió (sanguijuelas: Spearman  $r_s = -0.96$ ,  $p = 0.005$ ,  $n = 11$ ; lombrices: Spearman  $r_s = -0.86$ ,  $p = 0.002$ ,  $n = 11$ ), y la proporción de estómagos con renacuajos se incrementó al aumentar el tamaño de las culebras (Spearman  $r_s = 0.82$ ,  $p < 0.005$ ,  $n = 11$ ; Fig. 4) y los renacuajos fueron la presa principal de las culebras grandes (Fig. 4).

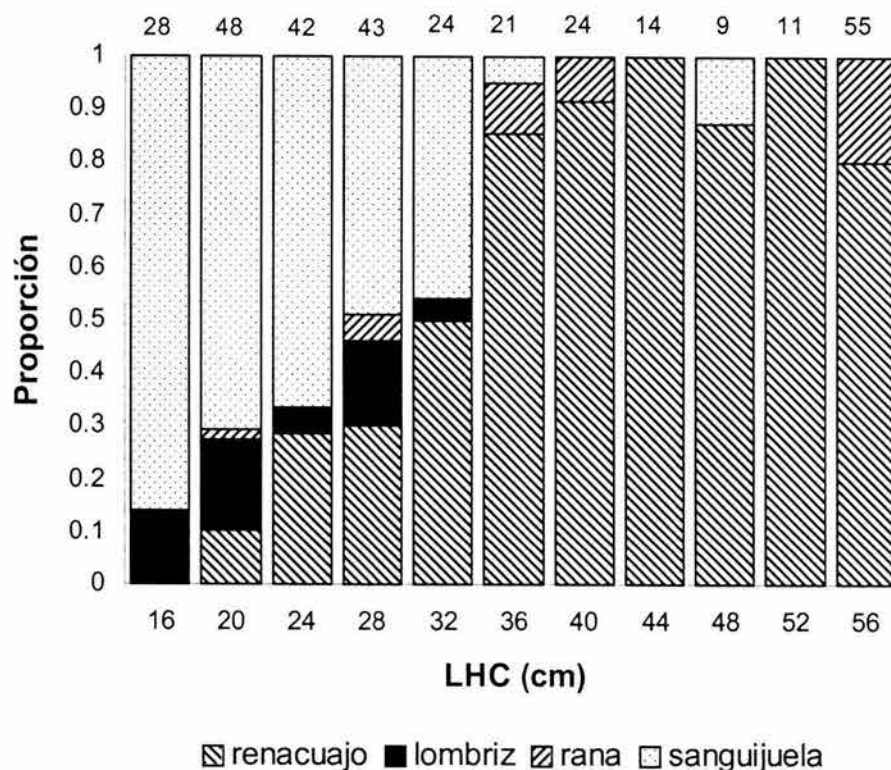


Fig. 4. Proporción de estómagos conteniendo cada taxón de presa por tamaño (LHC) de culebra en Santa Cruz, Zac. El número de estómagos sumados de 1981, 1982 y 1983 mostrados sobre las barras.

Hubo una correlación positiva entre el peso de la presa ingerida y el tamaño (LHC) de la culebra que la ingirió y fue significativa para renacuajos y sanguijuelas (Fig. 5). Sólo las lombrices no mostraron esta relación, siendo pocas y pequeñas. En general las culebras chicas ingirieron presas chicas, como los renacuajos pequeños, las lombrices y la mayor parte de las sanguijuelas, mientras que las culebras grandes ingirieron renacuajos grandes y pequeños, aunque las culebras muy grandes no ingirieron los renacuajos más pequeños (Fig. 5).

La proporción de renacuajos primarios consumidos no varió entre las culebras chicas (63% de 55 culebras) y grandes (50%; de 41 culebras  $G=1.62$ ,  $g.l.=1$ ,  $p=0.20$ ).

### Variación Entre Sexos

En estos análisis se agruparon como machos y hembras las culebras de todos los tamaños de Santa Cruz. Los machos ( $n=119$ ) y las hembras ( $n=93$ ) tuvieron dietas similares ( $G=1.30$ ,  $g.l.=3$ ,  $p=0.40$ ); ambos sexos ingirieron principalmente sanguijuelas (50 y 61%, respectivamente) y renacuajos (35 y 20%), y un 10% de lombrices.

En comparación con las hembras, los machos de Santa Cruz ingirieron sanguijuelas y lombrices más pesados y renacuajos menos pesados, aunque estas diferencias no fueron significativas (sanguijuela:  $F\text{-Ancova}=0.31$ ,  $g.l.=95$ ,  $p=0.57$ ; lombriz:  $F\text{-Ancova}=0.26$ ,  $g.l.=13$ ,  $p=0.62$ ; renacuajo:  $F\text{-Ancova}=0.56$ ,  $g.l.=50$ ,  $p=0.45$ ). Además los machos y las hembras que ingirieron cada taxón de presa fueron de tamaño (LHC) similar (sanguijuela:  $t\text{-Student}=1.43$ ,  $p=0.84$ ,  $g.l.=95$ ; lombriz:  $t\text{-Student}=0.26$ ,  $p=0.79$ ,  $g.l.=13$ ; renacuajo:  $t\text{-Student}=0.19$ ,  $p=0.84$ ,  $g.l.=50$ ).

La proporción de renacuajos primarios consumidos no difirió entre machos (61%,  $n=46$ ) y hembras (40%,  $n=35$ ;  $G=3.49$ ,  $p=0.08$ ).

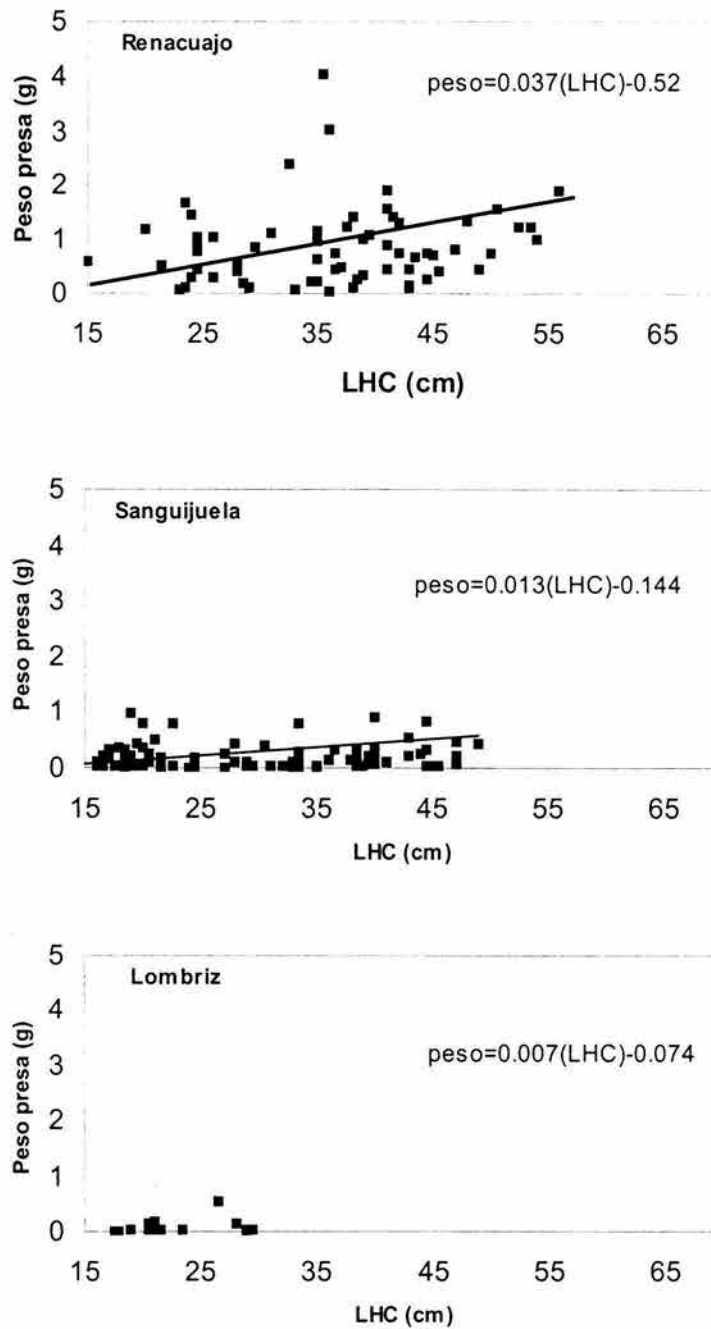


Fig. 5. Relación entre el peso de la presa y el tamaño de la culebra que la ingirió en Santa Cruz, Zac. Las líneas representan el modelo de regresión. Renacuajo ( $r^2=0.25$ ,  $n=64$  estómagos,  $p=0.0001$ ), Sanguijuela ( $r^2=0.11$ ,  $n=101$ ,  $p=0.0001$ ), Lombriz ( $r^2=0.042$ ,  $n=15$ ,  $p=0.42$ ).

### Resumen, Santa Cruz, Zac.

La proporción de estómagos con sanguijuelas y renacuajos fué distinta entre años y estaciones. En 1981 ingirieron tres veces más renacuajos que sanguijuelas, y en 1982 y 1983 ingirieron más sanguijuelas que renacuajos y la proporción de lombrices aumentó substancialmente. Sin embargo, estas diferencias anuales podrían ser asociadas a que las culebras chicas fueron las más abundantes durante los tres años. En la estación de lluvias aumentó la proporción de estómagos con sanguijuelas, llegando a predominar en 1982 y 1983, pero el aumento parece deberse al aumento estacional en la proporción de culebras chicas.

Las sanguijuelas ingeridas fueron 19% más pequeñas en la estación de lluvias que en secas, a pesar de que el tamaño de las culebras que las comieron era parecido entre estaciones. En secas la proporción de renacuajos ingeridos en estados primarios fue del 72% y en lluvias se redujo a 38%. En ambas estaciones la proporción por visita de los renacuajos primarios dentro de la poza se asoció a la proporción ingerida.

Las culebras <20 cm comieron exclusivamente sanguijuelas y lombrices y las culebras >40.0 cm comieron principalmente renacuajos y sólo excepcionalmente sanguijuelas. Para renacuajos y sanguijuelas hubo una correlación positiva y significativa entre el peso de éstas presas ingeridas y el tamaño de la culebra que las ingirió. En general las culebras chicas ingirieron presas chicas, como los renacuajos pequeños, las lombrices y las sanguijuelas, mientras que las culebras grandes ingirieron renacuajos grandes y pequeños. La proporción de renacuajos primarios consumidos no varió entre las culebras chicas y grandes.

La dieta de machos y hembras no mostró diferencias para el taxón y peso de las presas ingeridas como para el estado de desarrollo de los renacuajos.

## **II. Otros Sistemas Hidrológicos.**

### Variación Geográfica

Al interpretarse los resultados debe recordarse que el muestreo entre los sistemas hidrológicos fue distinto en años y en número de visitas por localidad (Lerma: 20 localidades visitadas entre 1980-1987 y 1991-1995; Tula: 17 localidades visitadas de 1982

a 1986; Nazas: 4 localidades visitadas entre 1981-1983. El taxón de presa se comparó entre el Lerma y Tula, excluyendo al Nazas porque su análisis corresponde al previamente descrito para Santa Cruz, Zac. Para el peso de la presa se incluyó a Nazas cuando el tamaño de la muestra lo permitió ( $n > 15$ ). Para el estado de desarrollo de los renacuajos se compararon los tres sistemas. Las especies de presas se enlistan en el apéndice 4.

a) Taxón de la presa. En el sistema del Lerma, *T. melanogaster* ingirió principalmente peces, y en proporciones similares, sanguijuelas y acociles; y en el sistema del Tula mayoritariamente peces, y en proporciones menores acociles y sanguijuelas (Apéndice 5). En los dos sistemas las culebras ingirieron pocas lombrices. Sin embargo, las proporciones de cada categoría de presa ingerida por cada población fueron similares entre los dos sistemas hidrológicos (Tabla 3).

Tabla 3. Proporción media poblacional ( $\bar{X} \pm d.e.$ ) de estómagos con cada taxón de presa ingerido entre dos sistemas hidrológicos.

	Lerma n=20	Tula n=15	t-Student	g.l.	P
Pez	0.486±0.42	0.366±0.36	0.86	33	0.39
Sanguijuela	0.297±0.34	0.150±0.28	1.33	33	0.19
Renacuajo	0.355±0.38	0.150±0.28	1.73	33	0.09
Lombriz	0.065±0.22	0.055±0.14	0.15	33	0.87
Acocil	0.047±0.13	0.162±0.26	1.66	33	0.10

n=número de poblaciones.

b) Peso de la presa. Se comparó el peso medio de cada presa por sistema hidrológico porque no hubo muestras de suficientes poblaciones para analizar el peso medio poblacional entre los sistemas hidrológicos. No hubo evidencia de que el peso de los acociles, peces y sanguijuelas ingeridas varió entre los sistemas hidrológicos (Fig. 6), pero el peso de las lombrices fue tres veces mayor en el Lerma que en el Nazas (Fig. 6). Esta



diferencia podría deberse a diferencias geográficas del tamaño (LHC) de las culebras colectadas, porque las culebras que ingirieron lombrices fueron 29% más grandes en Lerma que en Nazas (Apéndice 6). También puede deberse al error de muestreo, dado que sólo dos poblaciones comieron lombrices en Nazas, mientras que en Lerma fueron 20.

c) Estado de desarrollo de los renacuajos. La proporción por población de renacuajos primarios (versus secundarios) ingeridos varió entre los tres sistemas hidrológicos ( $F_{2, 13}=6.07$ ,  $p=0.01$ ). En las dos poblaciones del sistema del Nazas donde ingirieron renacuajos, la proporción ( $0.79\pm 0.29$ ) fue más del doble que en las seis poblaciones del Lerma ( $0.29\pm 0.45$ ) y en el Tula ( $n=8$  poblaciones) ingirieron solo secundarios.

Las diferencias geográficas en la proporción de renacuajos primarios ingeridos podrían deberse a diferencias entre los tres sistemas hidrológicos de las fechas de captura de las culebras con renacuajos primarios en el estómago ( $F_{2, 146}=27.8$ ,  $p=0.0001$ ), porque en las poblaciones del sistema del Nazas las culebras se capturaron de febrero a noviembre (día  $143\pm 48$ , finales de mayo); mientras que en las poblaciones de los sistemas de Lerma y Tula se capturaron en fechas similares, de abril a octubre (día  $231\pm 60$ ) y de marzo a octubre (día  $213\pm 84$ ), respectivamente, tres y dos meses después que en Nazas, cuando la abundancia de renacuajos primarios decae (Drummond y Macías-García 1989).

En resumen, el peso medio de las lombrices ingeridas fue mayor (tres veces) en Lerma que en Nazas, aunque esta diferencia podría deberse a que las culebras colectadas que ingirieron lombrices fueron 29% más grandes en Lerma que en Nazas. La proporción por población de renacuajos primarios fué más de dos veces mayor en Nazas que en Lerma, pero la diferencia podría deberse a diferencias geográficas de las fechas de captura porque en Lerma y Tula las culebras se capturaron en promedio tres o dos meses después que en Nazas, cuando la abundancia de renacuajos primarios decae.

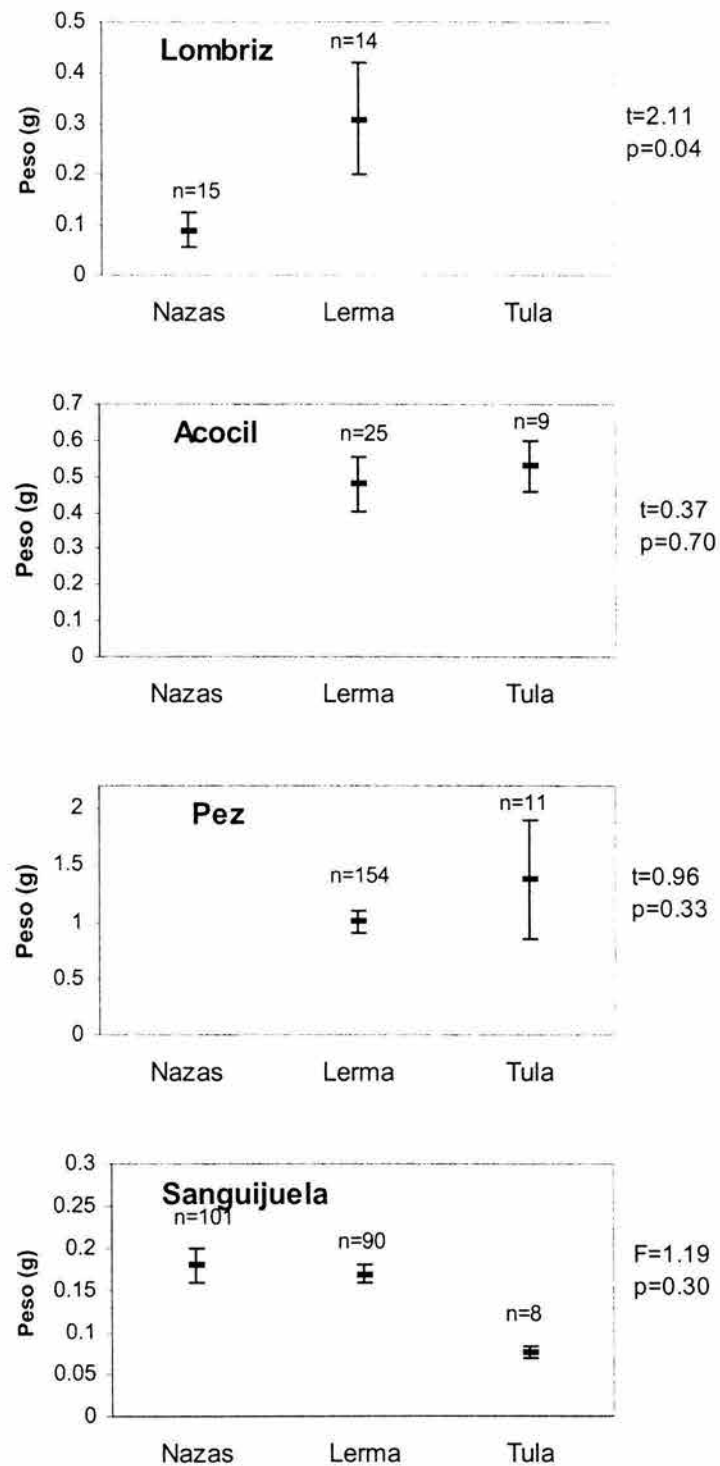


Fig. 6. Peso ( $\bar{X} \pm e.e.$ ) de las presas ingeridas en los tres Sistemas hidrológicos.

### Variación Entre Tamaños

En estos análisis se combinaron los machos y hembras para agrupar las culebras como chicas (<40.0 cm LHC) y grandes (>40.0 cm), en base a las diferentes presas ingeridas por culebras de diferente tamaño en Santa Cruz, Zacatecas (Fig. 4).

a) Taxón de la presa. En el sistema del Lerma las culebras chicas y grandes ingirieron las mismas presas en proporciones diferentes ( $G=11.0$ ,  $g.l.=3$ ,  $p=0.01$ ); las chicas ingirieron principalmente peces y sanguijuelas, y las grandes una mayor proporción de peces (Fig. 7a). En el sistema del Tula la muestra más pequeña de culebras no reveló diferencia entre las chicas y grandes ( $G=0.87$ ,  $g.l.=2$ ,  $p=0.64$ ).

La mayor proporción de peces y sanguijuelas por las chicas y la proporción mayor de peces por las grandes podría estar influenciada por la mayor proporción de culebras chicas capturadas con contenido estomacal en comparación a las grandes ( $G=70.73$ ,  $g.l.=19$ ,  $p=0.0001$ ,  $n=20$  localidades;  $G=30.82$ ,  $g.l.=16$ ,  $p=0.025$ ,  $n=17$  localidades, en Lerma y Tula, respectivamente).

b) Peso de la presa. Para las sanguijuelas, peces y acociles del Lerma y Tula la correlación entre su peso y el tamaño (LHC) de la culebra que la ingirió, fue significativa (Fig. 8). Sólo las lombrices no mostraron esta relación, siendo muy pequeñas todas las lombrices ingeridas (Lerma:  $r=0.14$ ,  $n=14$ ,  $p=0.64$ ). En general las culebras grandes ingirieron presas grandes y chicas (Fig. 8), mientras que las culebras chicas sólo ingirieron presas chicas. Sólo las culebras chicas ingirieron lombrices y sanguijuelas (Fig. 4). El peso de los acociles ingeridos en el sistema del Tula se correlacionó negativamente, posiblemente por el bajo tamaño de muestra ( $r=-0.76$ ,  $n=9$ ,  $p=0.01$ ).

La posible diferencia de las fechas de captura entre las culebras chicas y grandes, se exploró con un ANOVA de dos factores (tamaño y localidad). Sólo en el sistema del Nazas las fechas de captura fueron diferentes entre las culebras chicas y grandes (Nazas:  $F_{1, 258}=3.66$ ,  $p=0.05$ ; Lerma:  $F_{1, 269}=0.20$ ,  $p=0.65$ ; Tula:  $F_{1, 62}=1.11$ ,  $p=0.29$ ). En Nazas ambos tamaños de culebras se capturaron de febrero a noviembre, pero las chicas en promedio en el día  $189\pm 72$ , a principios de julio, en el pico de abundancia de las lluvias; mientras que las grandes se capturaron en promedio 15 días antes que las chicas (día  $172\pm 67$ ). En Lerma y Tula las fechas de captura fueron diferentes entre localidades ( $F_{19, 269}=7.9$ ,  $p=0.001$  y  $F_{16, 62}=5.30$ ,  $p=0.001$ ; respectivamente), pero en Nazas no ( $F_{2, 258}=0.24$ ,  $p=0.78$ ). En Lerma y

Tula, los promedios de las fechas de captura para cada localidad, variaron desde el día 86, en mayo, en Cuitzeo, Michoacán, hasta 5 meses después, en el día 300, en octubre, en el Río Tula, Hidalgo. No hubo interacción del tamaño y la localidad en ninguno de los tres sistemas.

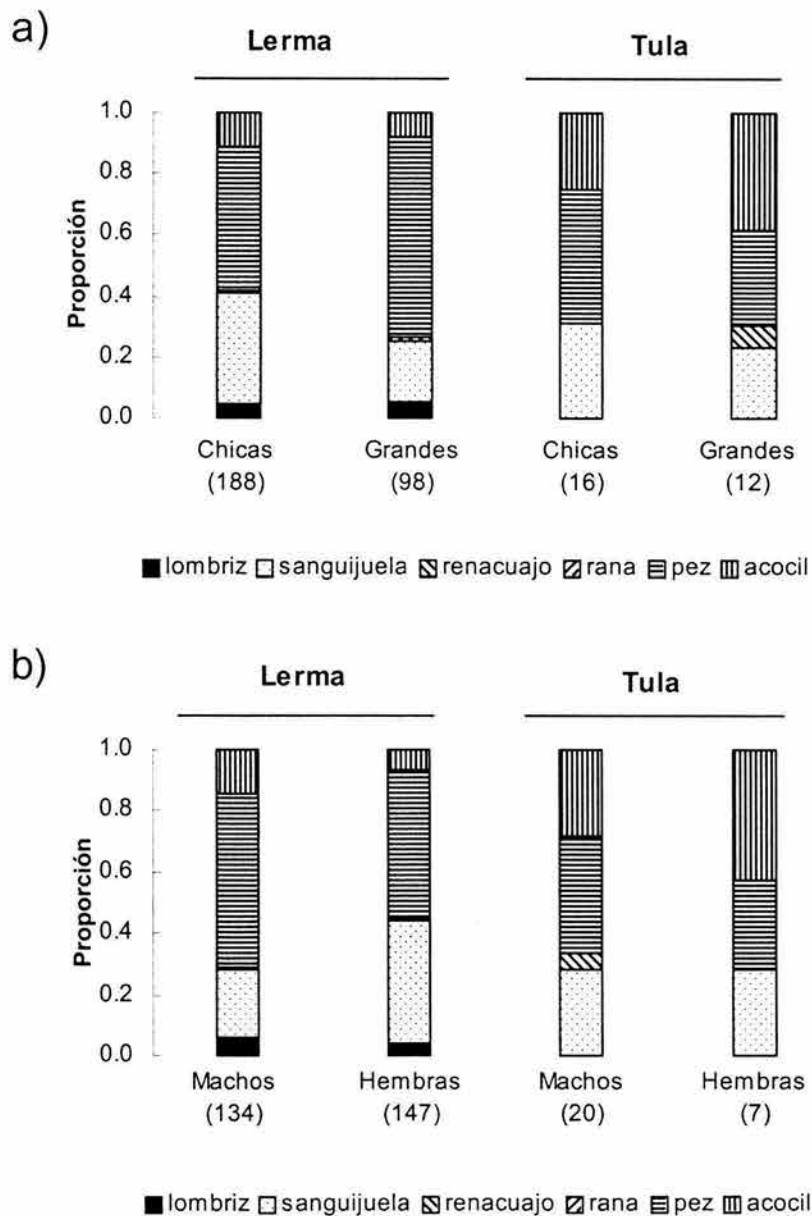


Fig. 7. Proporción de estómagos con cada categoría de presa ingerida por (a) culebras chicas (<40.0 cm, LHC) y grandes (>40.0 cm) y por (b) machos y hembras, en dos sistemas hidrológicos. Número de estómagos en paréntesis.

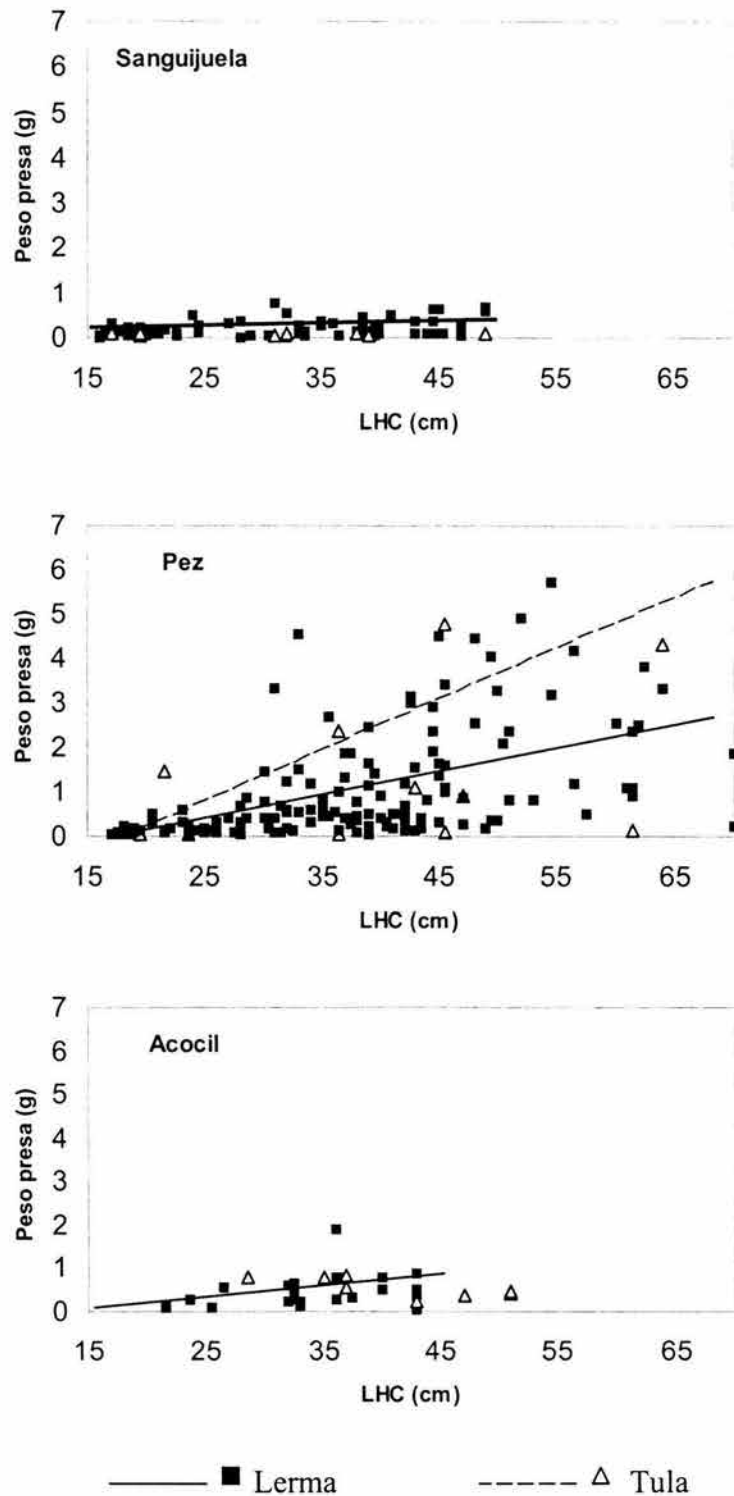


Fig. 8. Relación entre el peso de la presa y el tamaño de la culebra que la ingirió en dos sistemas hidrológicos. Las líneas representan el modelo de regresión en cada sistema hidrológico, cuando las muestras fueron  $\geq 20$ . Sanguijuela (Lerma:  $r=0.27$ ,  $n=90$ ,  $p=0.007$ ; Tula:  $r=0.42$ ,  $n=8$ ,  $p=0.29$ ), Pez (Lerma:  $r=0.51$ ,  $n=154$ ,  $p=0.0001$ ; Tula:  $r=0.82$ ,  $n=11$ ,  $p<0.002$ ), Acocil (Lerma:  $r=0.31$ ,  $n=25$ ,  $p=0.05$ ).

En resumen, las culebras chicas del Lerma ingirieron principalmente peces y sanguijuelas, y las grandes una mayor proporción de peces. En Lerma y Tula, sólo las chicas ingirieron lombrices. Aunque estas diferencias entre chicas y grandes pueden ser influenciadas por la mayor proporción de culebras chicas capturadas con contenido estomacal en ambos sistemas. Las culebras grandes ingirieron presas grandes y chicas (peces, lombrices y sanguijuelas), y las chicas sólo ingirieron presas chicas (lombrices y sanguijuelas chicas). En Lerma y Tula las fechas de captura variaron entre localidades, desde mayo hasta 5 meses después en octubre y la proporción por localidad de culebras chicas capturadas con contenido estomacal fue mayor a las grandes. Las culebras chicas del Nazas se capturaron en promedio a principios de julio, mientras que las grandes en promedio 15 días antes que las chicas. Estas diferencias temporales en las fechas de captura de las culebras chicas y grandes podrían explicar las diferencias en la dieta entre ambos tamaños de culebras.

#### Variación Entre Sexos

En general los dos sexos no difirieron en tamaño ni en sus fechas de captura. Para el tamaño, un ANOVA de dos factores (sexo y sistema hidrológico), no demostró una diferencia significativa entre los sexos ( $F_{1,541}=0.04$ ,  $p=0.83$ ), ni entre los sistemas hidrológicos ( $F_{2,541}=0.48$ ,  $p=0.61$ ; interacción  $F_{2,541}=0.02$ ,  $p=0.98$ ) en LHC medio de las culebras (Lerma:  $35.0\pm 11.1$  en 139 machos y  $34.9\pm 12.8$  en 142 hembras; Tula:  $34.6\pm 10.2$  en 51 machos y  $33.9\pm 11.8$  en 29 hembras).

La posible diferencia entre los sexos en sus fechas de captura, se exploró con un ANOVA de dos factores (sexo y localidad). En los sistemas del Lerma y Tula, las fechas de captura de machos y hembras fueron similares (Lerma:  $F_{1,269}=1.99$ ,  $p=0.13$ ; Tula:  $F_{1,61}=0.10$ ,  $p=0.93$ ), y variaron entre las localidades (Lerma:  $F_{19,269}=7.01$ ,  $p=0.001$ ; Tula:  $F_{16,61}=8.13$ ,  $p=0.001$ ). En ambos sistemas los promedios de las fechas de captura para cada localidad, variaron desde el día 77, en marzo, en Cuitzeo, Michoacán, hasta 6 meses después, en el día 300, en octubre, en el Río Tula, Hidalgo. En ambos sistemas hidrológicos no influyó la interacción del sexo y la localidad.

a) Taxón de la presa. Al igual que en Santa Cruz, Zac., en el sistema del Tula fue similar la dieta de machos y hembras ( $G=0.44$ ,  $g.l.=2$ ,  $p=0.8$ ); ambos sexos ingirieron principalmente acociles, peces y sanguijuelas en proporciones similares (Fig. 7b).

En cambio, en el sistema del Lerma la dieta de machos y hembras fue estadísticamente diferente ( $G=12.3$ ,  $g.l.=4$ ,  $p=0.01$ ); ambos sexos ingirieron una proporción alta de peces, pero los machos ingirieron proporciones similares de sanguijuelas y acociles, mientras que las hembras ingirieron seis veces más sanguijuelas que acociles (Fig. 7b). Esta diferencia de dieta no es atribuible a posibles diferencias sexuales de tamaño de las culebras, porque el LHC fué similar entre los machos y hembras que ingirieron sanguijuelas y acociles (Apéndice 7). Tampoco es atribuible a una diferencia en la proporción de hembras y machos capturados en diferentes épocas, porque se capturó el doble de hembras en lluvias (67%) versus secas (33%), y los mismos porcentajes fueron para los machos. Otra posible explicación podría ser que los machos y hembras no se capturaron en proporciones similares en las diferentes localidades, pero esto no ocurrió ( $G=21.1$ ,  $g.l.=19$ ,  $p=0.29$ ). La diferencia de dieta puede explicarse porque la proporción de hembras chicas capturadas (72%) fue mayor que los machos chicos (59%;  $G=4.86$ ,  $g.l.=1$ ,  $p=0.04$ ), y las culebras chicas tienden a ingerir más sanguijuelas que las grandes (Fig. 7a). Finalmente, para confirmar que la diferencia de dieta no es una autentica diferencia entre los sexos, se encontró que la proporción de culebras que ingirieron sanguijuelas versus otras presas, fue independiente del sexo, tanto en las culebras chicas ( $G=0.28$ ,  $gl=1$ ,  $p=0.62$ ) como en las grandes ( $G=0.02$ ,  $gl=1$ ,  $p=0.83$ ).

b) Peso de la presa. En cinco de las siete comparaciones, el peso promedio de la muestra de las presas ingeridas por los machos fue mayor al de las hembras (Fig. 9), y un ANOVA de dos factores (sexo y sistema hidrológico) para cada taxón de presa, demostró que la diferencia entre machos y hembras fué significativa en las sanguijuelas y los acociles ingeridos. No hubo interacción significativa del sexo y el sistema hidrológico (Apéndice 8). El que los machos ingirieran sanguijuelas y acociles más pesados que las hembras no puede atribuirse a diferencias sexuales del tamaño de las culebras porque ambos sexos tuvieron una LHC similar en Lerma y Tula (Apéndice 7).

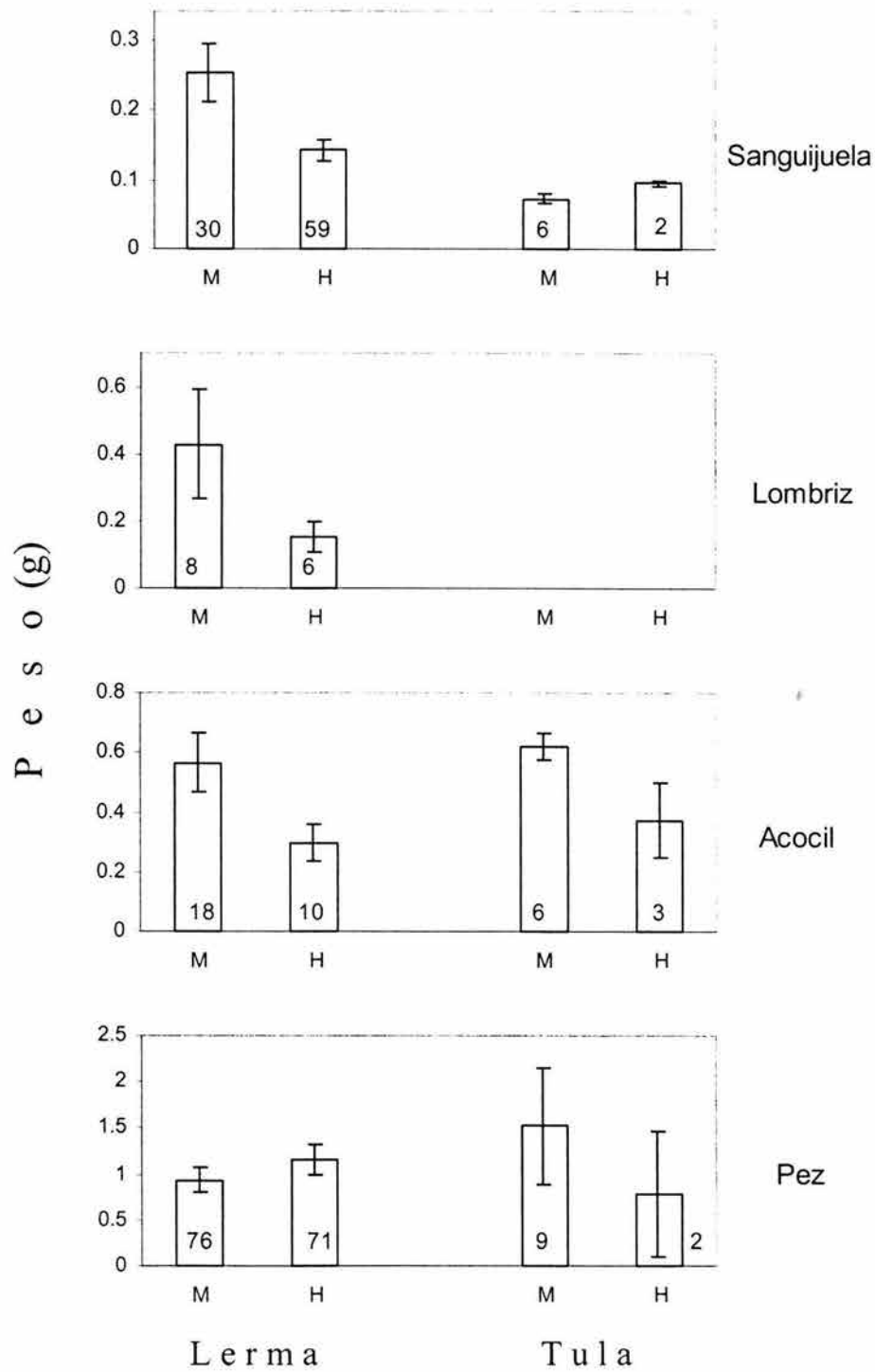


Fig. 9. Peso ( $\bar{X} \pm e.e.$ ) de las presas ingeridas por machos (M) y hembras (H) en dos sistemas hidrológicos. Número de estómagos dentro de las barras.



c) Estado de desarrollo de los renacuajos. La proporción de renacuajos primarios y secundarios consumidos no difirió entre machos y hembras del Lerma (Tabla 4). En el sistema del Tula, ambos sexos sólo consumieron renacuajos secundarios (Tabla 4).

En resumen, en los sistemas del Lerma y Tula, los tamaños de machos y hembras fueron similares, las fechas de captura también fueron similares en ambos sexos y variaron entre las localidades, desde marzo, hasta 6 meses después. En Lerma los machos ingirieron proporciones similares de sanguijuelas y acociles, mientras que las hembras ingirieron seis veces más sanguijuelas que acociles. Esta diferencia de dieta puede explicarse porque la proporción de hembras chicas capturadas fue mayor que los machos chicos. En Lerma y Tula, el peso de las sanguijuelas y los acociles ingeridos por los machos fue mayor al de las hembras, aunque ambos sexos fueron de tamaño similar. La proporción de renacuajos primarios y secundarios consumidos no difirió entre machos y hembras del Lerma y en Tula, ambos sexos sólo consumieron renacuajos secundarios.

Tabla 4. Proporción de culebras machos y hembras que ingirieron renacuajos primarios (versus secundarios) en dos sistemas hidrológicos. Total de machos y hembras=n.

Sistema Hidrológico	Machos		Hembras		Prueba de G p	
	n	%primarios	n	%primarios		
Lerma	5	20	12	16	0.02	0.60
Tula	3	0	6	0	-----	

## Resumen general de resultados.

I. En Santa Cruz, Zac.: En los tres años las presas más ingeridas fueron las sanguijuelas y renacuajos pero en 1981 ingirieron tres veces más renacuajos que sanguijuelas, y en 1982-1983 ingirieron más sanguijuelas que renacuajos y la proporción de lombrices aumentó substancialmente. Estas diferencias anuales no fueron atribuibles a cambios en la abundancia relativa de las culebras chicas versus grandes, ni a diferencias anuales en las fechas de captura.

En la estación de lluvias, aumentó la proporción de culebras que ingirieron sanguijuelas, llegando esta presa a predominar en 1982 y 1983, posiblemente porque la proporción de culebras chicas aumentó en lluvias de los tres años. Además, las sanguijuelas ingeridas fueron 19% más pequeñas en la estación de lluvias que en secas, a pesar de que el tamaño de las culebras que las comieron fue similar entre estaciones. La proporción de renacuajos primarios ingeridos fue casi el doble en secas que en lluvias, pero las proporciones de renacuajos ingeridos y dentro de la poza no se asociaron ni en secas ni en lluvias.

La dieta fue similar entre los sexos pero varió entre tamaños. Las culebras <20 cm comieron exclusivamente sanguijuelas y lombrices y las >40.0 cm comieron principalmente renacuajos y sólo excepcionalmente sanguijuelas. Hubo una correlación positiva entre el peso de la presa ingerida y el tamaño de la culebra que la ingirió y fue significativa para renacuajos y sanguijuelas. En general las culebras chicas ingirieron presas chicas, como los renacuajos pequeños, las lombrices y las sanguijuelas, mientras que las culebras grandes ingirieron renacuajos grandes y pequeños. La proporción de renacuajos primarios consumidos no varió entre culebras chicas y grandes.

2. Otros Sistemas hidrológicos: No se encontraron verdaderas diferencias geográficas, pero sí algunas intraespecíficas. El peso de las lombrices ingeridas fue tres veces mayor en Lerma que en Nazas, una diferencia que puede atribuirse a que las culebras que ingirieron lombrices fueron 29% más grandes en Lerma que en Nazas. La proporción por población de renacuajos primarios fue más del doble en Nazas que en Lerma, pero la diferencia podría deberse a que las fechas de captura en Lerma fueron en promedio tres meses después que en Nazas, cuando la abundancia de renacuajos primarios decae.

Las culebras chicas del Lerma ingirieron principalmente peces y sanguijuelas, y las grandes una mayor proporción de peces. En Lerma y Tula, sólo las chicas ingirieron lombrices. Estas diferencias de dieta entre chicas y grandes pueden ser influenciadas por la mayor proporción de culebras chicas capturadas con contenido estomacal en ambos sistemas. Las culebras grandes ingirieron presas grandes y chicas (peces, lombrices y sanguijuelas), y las chicas sólo ingirieron presas chicas (lombrices y sanguijuelas chicas). Estas diferencias en la dieta entre ambos tamaños de culebras pueden explicarse por diferencias temporales en las fechas de captura de las culebras chicas y grandes entre el Nazas y el Lerma y Tula.

En Lerma los machos ingirieron proporciones similares de sanguijuelas y acociles, mientras que las hembras ingieren seis veces más sanguijuelas que acociles. La mayor ingestión de sanguijuelas por las hembras puede explicarse porque la proporción de hembras chicas capturadas fue mayor que los machos chicos. En Lerma y Tula, el peso de las presas ingeridas por los machos fue mayor al de las hembras, pero la diferencia fue significativa sólo en el peso de las sanguijuelas y los acociles. Contrario a lo esperado, los machos que comieron ambas presas no eran más grandes que las hembras. La proporción de renacuajos primarios y secundarios consumidos no difirió entre machos y hembras del Lerma y en Tula ambos sexos sólo consumieron renacuajos secundarios.

## DISCUSIÓN

Este estudio reafirma las diferencias ontogénicas de la dieta de *T. melanogaster* por diferentes tamaños de culebra. El cambio ontogénico en la dieta, se presentó en el cambio en el taxón de la presa y en el tamaño de la presa.

En Santa Cruz, Zacatecas, las culebras chicas de *T. melanogaster* ingieren principalmente invertebrados (sanguijuelas y lombrices), mientras que las grandes ingieren principalmente vertebrados (renacuajos o peces, de acuerdo a su presencia). El cambio de invertebrados a vertebrados se ha detectado en *T. radix*, *T. sirtalis* y *T. eques*. Las crías de las tres especies ingieren principalmente lombrices y las de *T. eques* ingieren además sanguijuelas, mientras que los adultos de estas especies ingieren renacuajos, ranas o peces (Seigel 1996, Macías-García y Drummond 1988). El cambio ontogénico del taxón de presa ingerido puede atribuirse a mecanismos próximos como: (1) preferencias genéticamente programadas (Burghardt 1975, Mushinsky y Lotz 1980), (2) habituación y aprendizaje, (3) uso diferencial del hábitat ó (4) las limitantes morfológicas que determinan el tamaño de las presas ingeridas. Estos factores potencialmente actúan en combinación para influenciar la dieta de la culebra *T. melanogaster*. Una posible explicación funcional del cambio de taxa ingerido podría ser que las necesidades energéticas o nutricionales varían con la edad de las culebras.

Las preferencias genéticamente programadas se han demostrado en las crías de *T. melanogaster*, al responder en forma innata a los olores de sanguijuela (Drummond y Macías-García 1995). Las crías son capaces de discriminar entre dos especies de sanguijuelas estudiadas, después de sólo 3 semanas de experiencia alimentaria previa, lo cual también es un ejemplo de un proceso de habituación y aprendizaje relacionado con la edad de las culebras. También se han registrado cambios con la edad de las culebras en la habilidad para atrapar y manipular las presas, presumiblemente como una consecuencia del aprendizaje (revisión en Arnold 1993).

El uso diferencial del hábitat podría ocurrir por dos mecanismos distintos. Las culebras chicas y grandes podrían distribuirse diferencialmente entre los microhábitats y en consecuencia ingerir las presas que ocurren en esos microhábitats. Alternativamente, las culebras chicas y grandes podrían responder a estímulos de presas distintas y dicha responsividad las encamina hacia hábitats distintos. Ambos mecanismos podrían reflejar

un proceso de selección natural para disminuir la competencia intraespecífica entre tamaños de las culebras (Arnold 1993) y es difícil saber cual de los dos mecanismos podría explicar el cambio de dieta entre culebras chicas y grandes de *T. melanogaster*.

Dentro de una perspectiva funcional, el cambio ontogénico del taxón de presa puede ser resultado de una mayor demanda energética de las culebras, ya sea cuando son crías y se encuentran en desarrollo, o cuando son adultas y demandan más energía reproductiva. Los peces y otros vertebrados que son las presas principales de las culebras grandes, poseen de 40 a 50% más contenido energético que igual cantidad de biomasa de los anélidos, que son las principales presas de las culebras chicas (Cummins y Wuycheck 1971).

Si las culebras grandes ingirieron presas grandes y chicas (renacuajos y peces grandes y pequeños), mientras que las culebras chicas sólo ingirieron presas chicas, como los renacuajos pequeños, las lombrices y las sanguijuelas, es probable que con el incremento del tamaño de las culebras, el límite superior del tamaño de la presa disponible se incrementa, mientras que el límite inferior permanece intacto, un patrón bien documentado en las culebras Natricine (Godley et al. 1984, Miller y Mushinsky 1990, Manjarrez y Macías-García 1991) y otras familias de serpientes (Shine 1977, 1987, Arnold 1993). Probablemente las presas grandes son morfológica, fisiológica o conductualmente inaccesibles para las culebras chicas (Shine 1991a). Por ejemplo, en condiciones naturales los peces no son ingeridos por las culebras chicas de *T. melanogaster*, pero en laboratorio las crías responden y son capaces de ingerirlos (Macías-García y Drummond 1990), lo que sugiere que en condiciones naturales puede existir una menor vulnerabilidad de los peces cuando las culebras son chicas.

Por otra parte, el cambio de tipo de presa entre culebras chicas y grandes puede ser explicado por la maduración espontánea de las preferencias químicas tal y como lo demostraron Mushinsky y Lotz (1980) para *Nerodia erythrogaster*. Las crías de esta especie presentaron una fuerte respuesta quimiorreceptiva a olores de pez, la cual cambió a los 8-9 meses de edad por una respuesta al olor de rana, un cambio que coincide con la dieta natural de la especie. Bajo esta perspectiva, es posible que ocurra en *T. melanogaster* un cambio preprogramado de responsividad química de sanguijuelas y lombrices en las culebras chicas, a renacuajos y peces en las culebras grandes. Tal explicación no se contrapondría a la existencia de una inaccesibilidad morfológica, fisiológica o conductual.

En Lerma y Tula, los machos de *T. melanogaster* típicamente ingirieron sanguijuelas y acociles más pesados que las hembras a pesar de no ser más grandes que ellas. Las diferencias sexuales en el taxón o tamaño de la presa ingerida por serpientes han sido escasamente documentadas (Shine 1993, Daltry et al. 1988) y se han interpretado como un resultado inevitable de diferencias sexuales de la longitud hocico-cloaca (Shine 1993). Sin embargo, no están bien exploradas las posibles diferencias sexuales de la forma y tamaño de la cabeza (Shine 1993). Se ha reportado que las hembras de *T. melanogaster* tienen un tamaño de cabeza proporcional a la longitud del cuerpo, 6% más grande que los machos (Shine 1991b), por lo que se esperaría que las hembras seleccionaran presas más grandes. La ingesta de acociles y sanguijuelas grandes por los machos de *T. melanogaster* no es consistente con esta predicción, por lo que es dudoso que el tamaño corporal o de las dimensiones de la cabeza, determinan las diferencias sexuales en el tamaño de los acociles y sanguijuelas ingeridos por *T. melanogaster*. Posiblemente los machos y las hembras de esta culebra difieren en su nivel o período de actividad. Generalmente en las especies de viperinos y colúbridos, los machos son más activos que las hembras (Gibbons y Semlitsch 1987). Las diferencias sexuales en el tamaño de las presas de *T. melanogaster* también pueden ser el resultado de diferencias sexuales del uso del microhábitat (Shine 1986, Manjarrez y Macías-García 1991), con repercusiones en el tamaño de las presas ingeridas (Arnold 1993), o de tasas de digestión más lentas en machos que en hembras vinculadas al menor tamaño de los machos y sus menores requerimientos termales (Peterson et al. 1993).

Una explicación funcional de la diferencia sexual de la dieta de *T. melanogaster*, es una diferencia sexual en los requerimientos energéticos relacionada con diferencias en la inversión reproductiva. En general, las hembras grávidas reducen su tasa de alimentación y aumentan sus requerimientos termales (Keenlyne 1972, Reinert y Kodrich 1982, MaCartney 1989), aunque en este estudio las hembras grávidas fueron excluidas del análisis de la dieta. En consecuencia éste podría ser el primer registro de una diferencia sexual en el peso de la presa ingerida (sanguijuelas y acociles) no atribuible a diferencias sexuales del tamaño de las culebras o al estado reproductivo de las hembras, sino más bien consecuencia de posibles diferencias sexuales ecológicas o de diferencias sexuales de los requerimientos energéticos.

Las aparentes diferencias de dieta de *T. melanogaster* entre sistemas hidrológicos



fueron la ingestión de lombrices más pesadas en Lerma que en Nazas y la mayor ingestión de renacuajos primarios en Nazas que en Lerma. La primera diferencia se atribuyó a que las culebras que ingirieron lombrices del Lerma fueron 29% más grandes que las del Nazas. La segunda diferencia se atribuyó a que en Lerma las culebras se capturaron tres meses después que en Nazas, cuando decaen los renacuajos primarios. Sin embargo, ambas diferencias entre los sistemas hidrológicos también pueden explicarse por dos hipótesis: por diferencias ecológicas entre las cuencas, o por diferencias conductuales de las culebras entre las cuencas. Las diferencias ecológicas no se midieron en este estudio. Las diferencias geográficas en la dieta de algunas especies de *Thamnophis*, han sido ampliamente señaladas (Arnold 1977, 1981a, Lagler y Salyer 1945, Kephart 1982), pero sin considerar las posibles variaciones intraespecíficas entre las poblaciones. Kephart (1982) señala que las diferencias geográficas de la dieta, pueden ser un atributo ecológico de las poblaciones. Las diferencias por tamaños y sexos de *T. melanogaster* en los sistemas del Lerma y Tula, apoyan esta interpretación.

Las hipótesis de diferencias conductuales de las culebras entre los sistemas hidrológicos pueden ser del uso del hábitat, de sus preferencias químicas, o del tipo de forrajeo. Las diferencias geográficas del uso de hábitat están bien documentadas en especies de serpientes y comúnmente se han interpretado como resultado de microevolución: adaptación local de las preferencias por hábitat (Reinert 1993). La variación geográfica de las preferencias químicas de las culebras también ha sido plenamente demostrada en *T. elegans* en su disposición para ingerir babosas entre poblaciones de la costa y de la montaña en California (Arnold 1977, 1981a, b, c), que es heredable y resultado de polimorfismo genético. También para esta especie se detectaron diferencias geográficas en el tipo de forrajeo buscando peces (Macías-García y Drummond 1990). En conclusión, las diferencias conductuales de *T. melanogaster* entre los sistemas hidrológicos pueden explicarse por alguno o los tres mecanismos, aunque para éste estudio con *T. melanogaster* no tenemos información que apoye a alguno de ellos.

En este estudio, las aparentes diferencias anuales y estacionales en la ingestión de sanguijuelas y renacuajos, se confundieron con diferencias significativas en las fechas de captura y del tamaño de las culebras colectadas. La única diferencia estacional que no padecía de tal confusión fue la reducción en lluvias (19%), del peso de las sanguijuelas

ingeridas, a pesar de que el tamaño de las culebras fue similar. Por otra parte, sólo un estudio (a lo largo de siete años, con *T. elegans* y *T. sirtalis*), documenta la variación estacional y entre años de la dieta de *Thamnophis* y concluye que las diferencias anuales de la dieta son resultado de las diferencias anuales en la abundancia de las presas (Kephart y Arnold 1982). En general, en este estudio se sugiere que la principal fuente de variación de la dieta es el tamaño de las culebras muestreadas. Las variaciones anuales, estacionales y geográficas de la dieta de *T. melanogaster*, son un artefacto del muestreo diferencial de culebras chicas y grandes.



## REFERENCIAS

- Arnold, J. 1977. Polymorphism and geographic variation in the feeding behavior of the garter snake *Thamnophis elegans*. *Science* 197: 676-678.
- Arnold, J. 1981 a. The microevolution of feeding behavior. En: Foraging behavior: ecological, ethological and psychological approaches. A. Kamil y T. Sargent (eds.), Garland Press, New York. pp. 409-453.
- Arnold, J. 1981 b. Behavioral variation in natural populations. I. Phenotypic, genetic and environmental correlations between chemoreceptive responses to prey in the garter snake, *Thamnophis elegans*. *Evolution* 35(3): 489-509.
- Arnold, J. 1981 c. Behavioral variation in natural populations. II. The inheritance of feeding response in crosses between geographic races of the garter snake *Thamnophis elegans*. *Evolution* 35(3):510-515.
- Arnold, S. J. 1993. Foraging theory and prey size-predator-size relations in snakes. En: Snakes. Ecology and Behaviour. Seigel, R. A. y J. T. Collins (eds). McGraw-Hill, Inc. USA.
- Arnold, S. J. y R. J. Wassersug. 1978. Differential predation on metamorphic anurans by garter snakes (*Thamnophis*): social behavior as a possible defense. *Ecology* 59:1014-1022.
- Burghardt, G. M. 1970. Intraspecific geographical variation in chemical food cue preferences of newborn garter snakes (*Thamnophis sirtalis*). *Behaviour* 36:246-257.
- Burghardt, G. M. 1975. Chemical prey preference polymorphism in newborn garter snakes (*Thamnophis sirtalis*). *Behaviour* 52:202-225.
- Burghardt, G. M. 1992. Prior exposure to prey cues influences chemical prey preferences and prey choice in neonatal garter snakes. *Anim. Behav.* 44:787-789.
- Carpenter, C. C. 1952. Comparative ecology of the common garter snake (*Thamnophis s. sirtalis*), the ribbon snake (*Thamnophis s. sauritus*), and the Butler's garter snake (*Thamnophis butleri*). *Ecol. Monogr.* 22(4):235-258.
- Cummins, K. W. y J. C. Wuycheck. 1971. Caloric equivalents for investigations in ecological energetics. *Int. Vereinigung fur Theor. u. Angewand, Limnologie, Mitteilung No.* 18:1-147.

- Daltry, J. C., W. Wuster y R. S. Thorpe. 1998. Intraespecific variation in the feeding ecology of the Crotaline snake *Calloselasma rhodostoma* in Southeast Asia. *J. Herpetol.* 32:198-205.
- Drummond, H. 1983. Aquatic foraging in garter snakes: a comparison specialist and generalist. *Behaviour* 86:1-30.
- Drummond, H. y G. Burghardt. 1983. Geographic variation in the foraging behavior of the garter snake, *Thamnophis elegans*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 12: 43-48
- Drummond, H. y C. Macías-García. 1989. Limitations of a generalist: a field comparison of foraging snakes. *Behaviour* 108(2):23-43.
- Drummond, H. y C. Macías-García. 1995. Congenital responsiveness of garter snakes to a dangerous prey abolished by learning. *Anim. Behav.* 49:891-900.
- Feder, M. E. y S. J. Arnold. 1982. Anaerobic metabolism and behavior during predatory encounters between snakes (*Thamnophis elegans*) and salamanders (*Plethodon jordani*). *Oecologia (Berlin)* 53:93-97.
- Godley, J. S., R. W. McDiarmid y N. N. Rojas. 1984. Estimating prey size and number of crayfish-eating snakes, genus *Regina*. *Herpetologica* 40:82-88.
- Gosner, K. L. 1960. A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. *Herpetologica* 16:183-190.
- Gregory, P. T., J. M. McCartney y K. W. Larsen. 1987. Spatial patterns and movements. In: R. A. Seigel, J. T. Collins, and S. S. Novak (eds). *Snakes: ecology and evolutionary biology*. pp.302-334. McGraw-Hill, New York.
- Gregory, P. T. y K. J. Nelson. 1991. Predation on fish and intersite variation in the diet of common garter snakes *Thamnophis sirtalis*, on Vancouver Island. *Can. J. Zool.* 69:988-994.
- Keenlyne, K. D. 1972. Sexual differences in the feeding habits of *Crotalus horridus horridus*. *J. Herpetol.* 6:234-237.
- Kephart, D. G. 1982. Microgeographic variation in the diets of garter snakes. *Oecologia* 52: 287-291.
- Kephart, D. G. y S. J. Arnold. 1982. Garter snake diets in a fluctuating environment: a seven-year study. *Ecology* 63(5): 1232-1236.

- King, R. B. 1993. Microgeographic, historical and size-correlated variation in water snake diet composition. *J. Herpetol.* 27:90-94.
- Lagler, K. F. y J. C. Salyer. 1945. Influence of availability on the feeding habitats of the common garter snake. *Copeia.* 1945. 159-162.
- Lozoya, H. 1988. Variación geográfica en la dieta de la culebra jarretera del eje neovolcánico (*Thamnophis melanogaster*). Tesis Licenciatura. Fac. de Ciencias, UNAM.
- MaCartney, J. M. 1989. Diet of the northern Pacific rattlesnake, *Crotalus viridis oreganus*, in British Columbia. *Herpetologica* 45:299-304.
- Macías-García, C. y H. Drummond. 1988. Seasonal and ontogenetic variation in the diet of the Mexican garter snake, *Thamnophis eques*, in Lake Tecocomulco, Hidalgo. *J. Herpetol.* 22(2):129-134.
- Macías-García, C. y H. Drummond. 1990. Population differences in fish-capturing ability of the Mexican aquatic garter snake (*Thamnophis melanogaster*). *J. Herpetol.* 24(4): 412-490.
- Macías-García, C. y H. Drummond. 1995. Components of visual prey recognition by the Mexican aquatic garter snake *Thamnophis melanogaster*. *Ethology* 101: 101-111.
- Manjarrez, J. y C. Macías-García. 1991. Feeding ecology of *Nerodia rhombifera* in a Veracruz Swamp. *J. Herpetol.* 25(4):499-502.
- Mushinsky, H. R. 1987. Foraging ecology. In: R. A. Seigel, J. T. Collins, and S. S. Novak (eds). *Snakes: ecology and evolutionary biology.* pp.302-334. McGraw-Hill, New York.
- Mushinsky, H. R. y K. H. Lotz. 1980. Chemoreceptive responses of two sympatric water snakes to extracts of commonly ingested prey species. *J. Chem. Ecol.* 6:523-535.
- Mushinsky, H. R., J. J. Hebrard y D. S. Vodopich. 1982. Ontogeny of water snake foraging ecology. *Ecology* 63:1624-1629.
- Peterson, C. R., A. R. Gibson y M. E. Dorcas. 1993. Snake thermal ecology: The causes and consequences of body-temperature variation. In: *Snakes. Ecology and behavior.* pp. 241-314. Seigel, R. A. y J. T. Collins (eds). McGraw-Hill, New York.
- Plummer, M. V. y J. M. Goy. 1984. Ontogenetic dietary shift of water snakes (*Nerodia rhombifera*) in a fish hatchery. *Copeia* 1984:550-552.

- Reinert, H. K. y W. R. Kodrich. 1982. Movements and habitat utilization by the massasauga, *Sistrurus catenatus catenatus*. J. Herpetol. 16:162-171.
- Seigel, R. A. 1996. Ecology and conservation of Garter snakes: Masters of plasticity. In. The garter snakes. Evolution and ecology. pp. 55-89. University of Oklahoma Press. USA.
- Shine, R. 1991. Why do larger snakes eat larger prey items?. Funct. Ecol. 5:493-502.
- Shine, R. 1993. Sexual dimorphism in snakes. In. Snakes. Ecology and behavior. pp. 49-86. Seigel, R. A. y J. T. Collins (eds). McGraw-Hill, New York.
- Sosa, O. 1982. Estudio preliminar de la ecología alimenticia de tres especies de culebras semiacuáticas del género *Thamnophis* en los estados de Zacatecas y Durango, México. Tesis Licenciatura. ENEP-Iztacala, UNAM.
- Voris, H. K. y M. W. Moffett. 1991. Size and proportion relationship between the beaked sea snake and its prey. Biotropica 13:15-19.
- Zar, J. H. 1984. Biostatistical analysis. 2nd ed. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, N. J. U.S.A.

## Apéndice 1. Fechas de visita a la poza de Santa Cruz, Zacatecas.

<b>Año</b>	<b>Mes</b>	<b>Días</b>	
1981	abril	3, 19	
	junio	14-15, 24	
	agosto	13-14	
	septiembre	30	
	octubre	1, 8-9	
	noviembre	5-6	
1982	febrero	17-18	
	marzo	18-20	
	abril	28-30	
	mayo	25-26	
	junio	30	
	julio	1	
	agosto	17-18	
	septiembre	9-11	
	noviembre	19-20	
	diciembre	1-2	
	1983	febrero	21-22
		marzo	16-17
abril		11-12	
mayo		8-9	
junio		14-15	
julio		4-6	
agosto		8-10	
septiembre		5-6	
octubre		5-6	
noviembre		10-11	

Apéndice 2. Coeficientes de correlación de Spearman entre las proporciones mensuales de culebras que ingirieron sanguijuelas o renacuajos y (1) temperatura y (2) precipitación, en tres años en Santa Cruz, Zac.

	No. de meses	Temperatura $\bar{X}^1$		Precipitación <sup>2</sup>
		aire	agua	
<b>Sanguijuelas</b>				
1981	6	-0.30	-0.30	0.05
1982	10	0.27	0.44	0.24
1983	10	0.45	0.58	<b>0.77*</b>
<b>Renacuajos</b>				
1981	6	-0.05	-0.56	-0.41
1982	10	0.20	0.45	-0.07
1983	10	0.55	0.29	0.38

\*  $p=0.025$

1. Promedios mensuales de temperatura de aire y agua registradas de 1800-1830 h en 1981 (Sosa 1982) y promedios mensuales de tres días de registro de temperaturas máxima-mínima en 1982-1983 (Drummond y Macías-García 1988, Apéndice 1).

2. Medias mensuales del Servicio Meteorológico Nacional en Fresnillo, Zacatecas.

Apéndice 3. Peso (g) de las presas y LHC (cm,  $\bar{X}\pm e.e.$ ) de las culebras que las ingirieron entre años en Santa Cruz, Zac.

	1981	1982	1983	Estadístico <sup>1</sup>	P
<b>Lombriz</b>					
Peso	-----	0.04±0.02	0.09±0.07	*F=3.03	0.11
LHC	-----	21.70±1.25	26.60±2.28	t=1.87	0.09
n		8	7		
<b>Renacuajo</b>					
Peso	0.83±0.15	1.17±0.23	0.57±0.14	*F=1.66	0.18
LHC	36.40±2.51	38.80±2.68	36.00±2.84	F=0.22	0.80
n	26	14	9		
<b>Sanguijuela</b>					
Peso	0.06±0.008	0.04±0.004	0.03±0.004	*F=2.22	0.09
LHC	23.50±0.61	23.50±0.78	26.47±1.63	F=1.81	0.17
n	4	52	35		

<sup>1</sup> t-Student, F-ANOVA o \*F-ANCOVA

Apéndice 4. Especie de las presas ingeridas por *T. melanogaster* en los sistemas hidrológicos del Lerma y Tula.

	Lerma	Tula
Lombriz	<i>Eisenia sp.</i>	<i>Eisenia sp.</i>
Sanguijuela	<i>Erpobdella punctata</i> <i>Haementeria officinalis</i>	<i>Erpobdella punctata</i>
Acocil	<i>Cambarellus montezumae</i>	<i>Cambarellus montezumae</i>
Renacuajo	<i>Rana sp.</i> <i>Rana berlandieri</i> <i>Hyla sp.</i>	<i>Rana sp.</i> <i>Rana berlandieri</i>
Rana	<i>Rana berlandieri</i>	<i>Rana sp.</i>
Pez	<i>Girardinichthys multirradiatus</i> <i>Caurassius auratus</i>	<i>Chirostoma consecium</i> <i>Heterandria bimaculata</i> <i>Caurassius auratus</i>
Otras	<i>Ambystoma sp.</i>	

Apéndice 5. Número de estómagos con las categorías de presas ingeridas en dos sistemas hidrológicos.

	Lerma		Tula	
	n	(%)	n	(%)
Lombriz	15	(4.0)	6	(7.0)
Sanguijuela	63	(17.0)	12	(13.5)
Acocil	53	(14.5)	23	(26.0)
Renacuajo	14	(4.0)	9	(10.0)
Rana	1	(0.5)	1	(1.0)
Pez	219	(60.0)	37	(41.0)
Otras	2	(0.5)	2	(2.0)
Total	367		90	

Apéndice 6. Tamaño (LHC, cm) de las culebras que ingirieron presas en tres sistemas hidrológicos.

Presa	Sistema	n	$\bar{X} \pm d.e.$	Estadístico <sup>1</sup>	P
Lombriz	Nazas	15	23.0±4.2	<b>t=2.17</b>	<b>0.03</b>
	Lerma	14	29.6±11.0		
Acocil	Lerma	25	33.8±6.4	<b>t=3.02</b>	<b>0.004</b>
	Tula	9	41.8±7.8		
Pez	Lerma	154	37.4±11.8	<b>t=1.71</b>	<b>0.08</b>
	Tula	11	31.0±12.1		
Sanguijuela	Nazas	101	24.8±5.5	<b>F=23.8</b>	<b>0.0001</b>
	Lerma	90	32.0±9.7		
	Tula	8	35.5±5.7		

<sup>1</sup> t-Student ó F (ANOVA). Las comparaciones entre los sistemas hidrológicos se realizaron cuando el número de estómagos fue  $\geq 8$ .

Apéndice 7. Tamaño (LHC, cm;  $\bar{X} \pm d.e.$ ) de las culebras machos y hembras que ingirieron presas en dos sistemas hidrológicos.

	Lombriz	n	Sanguijuela	n	Pez	n	Acocil	n
Lerma								
Machos	33.3±12.4	8	31.8±11.1	30	36.7±11.1	76	35.0±7.8	18
Hembras	25.0±7.80	6	32.0±9.10	59	39.0±12.6	71	31.9±5.7	10
t-Student (p)	1.44 (0.17)		0.10 (0.91)		1.13 (0.25)		1.10 (0.28)	
Tula								
Machos	-----		35.6±5.5	6	33.5±6.0	3	38.5±7.2	6
Hembras	-----		35.0±8.4	2	45.5±0.7	2	48.3±4.6	3
t-Student (p)	-----		0.13 (0.89)		2.64 (0.07)		1.69 (0.08)	



Apéndice 8. ANOVA (sexo x sistema hidrológico) del peso promedio (g) de las presas ingeridas en tres sistemas hidrológicos.

<b>Factor</b>	<b>Lombriz</b>	<b>Sanguijuela</b>	<b>Pez</b>	<b>Acocil</b>
<b>Sexo (machos vs hembras)</b>	$F_{1,26}=2.55$ $p=0.12$	$F_{1,190}=7.66$ $p=0.006$	$F_{1,154}=0.87$ $p=0.35$	$F_{1,34}=5.41$ $p=0.02$
<b>Sistema hidrológico (Nazas, Lerma y Tula)</b>	$F_{1,26}=4.44$ $p=0.04$	$F_{2,190}=1.95$ $p=0.14$	$F_{1,154}=0.20$ $p=0.82$	$F_{1,34}=0.25$ $p=0.61$
<b>Sexo X Sistema hidrológico</b>	$F_{1,25}=1.16$ $p=0.29$	$F_{2,188}=0.82$ $p=0.44$	-----	$F_{1,33}=0.006$ $p=0.94$

## CAPITULO II

### VARIACION GEOGRAFICA EN LA RESPUESTA ALIMENTARIA CONGENITA HACIA EL ACOCIL *Cambarellus montezumae* EN LA CULEBRA *Thamnophis melanogaster*.

#### RESUMEN

Se pone a prueba la hipótesis de que las poblaciones de la culebra *T. melanogaster*, han modificado su respuesta congénita quimiorreceptiva, de ingestión y repertorio conductual hacia el acocil mudado, al entrar al nicho come acocil. Para ello se compararon las crías de la culebra nacidas en laboratorio y sin experiencia alimentaria previa de las poblaciones que comen acocil versus las que no comen, en su respuesta quimiorreceptiva a extractos de acocil mudado y no mudado, y su respuesta y ontogenia de la ingestión de trozos de acocil mudado y no mudado. También se comparó su eficacia para atrapar y manipular a los acociles mudados. La respuesta quimiorreceptiva al acocil mudado y no mudado fue similar entre las que comen y las que no comen acocil. En la población que come acocil, la heredabilidad de la respuesta quimiorreceptiva al acocil mudado ( $1.00 \pm 0.33$ ) fue mayor que en las que no comen ( $0.64 \pm 0.28$ ). En las crías de ambas localidades no se demostró una preferencia hacia la ingestión del acocil mudado. En las crías de las localidades que no comen acocil, la ingestión de acocil mudado y no mudado no difirió entre los 15 y 90 días de edad, pero en las crías que comen acocil disminuyó a los 90 días de edad. Las técnicas para atrapar y manipular a los acociles mudados fueron similares entre las crías de las localidades que comen y no comen acocil. No se detectaron conductas especializadas, similares a las del género *Regina*, que es especialista en acocil. Se discute la posibilidad de que no existe una mayor respuesta conductual alimentaria al acocil por las crías de las localidades que comen acocil, debido posiblemente a la ausencia de un aislamiento entre ambas poblaciones. La ingestión de acociles en solo algunas localidades puede ser explicada por posibles diferencias ambientales poco evidentes entre las localidades o por el origen reciente de la acocilófaga en la culebra *T. melanogaster*.

## INTRODUCCIÓN

Las culebras de agua del género *Thamnophis* muestran variaciones individuales, estacionales y espaciales en sus dietas bajo condiciones naturales y de laboratorio (revisión en Rossman 1996). Sus dietas pueden ser el resultado de una integración de la determinación genética alimentaria, las limitantes fisiológicas y morfológicas y las interacciones con el ambiente (Arnold 1981 a, 1992, Feder y Arnold 1982, Kephart 1982, Kephart y Arnold 1982). En consecuencia, las diferencias intraespecíficas geográficas en la dieta de las culebras se han interpretado como los primeros indicios de posibles procesos microevolutivos dentro de las especies y que permiten vislumbrar diferencias geográficas en presiones selectivas que restringen los hábitos alimentarios (Arnold 1981 a, 1992.).

La culebra de agua *Thamnophis melanogaster* es endémica de México, forrajea exclusivamente bajo el agua y se alimenta principalmente de peces, sanguijuelas y renacuajos (Drummond 1983, Manjarrez y Drummond 1996). En su dieta se han registrado ciertas variaciones ontogénicas (Sosa 1982) y estacionales (Lozoya 1988, Drummond y Macías-García 1989), así como variación geográfica en su técnica forrajera para atrapar peces (Macías-García y Drummond 1990).

Como un caso único de ingestión de acocil dentro del género (Rossman 1996), se ha descrito que *T. melanogaster* ingiere acociles (*Cambarellus montezumae*), solo recién mudados, y únicamente en 11 localidades continuas que se han identificado en una área aproximada de 6000 km<sup>2</sup>, en el norte del Eje Neovolcánico Transversal (Fig. 1; Lozoya 1988).

Este fenómeno de acocilofagia por *T. melanogaster* es interesante desde el punto de vista ecológico y evolutivo. En la mayor parte de su intervalo de distribución en el Altiplano Mexicano, la culebra es simpátrica con el acocil (Fig. 2), sin embargo, solo lo ingiere en un área restringida, en algunas localidades de los Estados de Hidalgo y México (Fig. 1). En estas localidades, un promedio del 20% de los contenidos estomacales contienen acocil (Manjarrez y Drummond, datos no publicados).

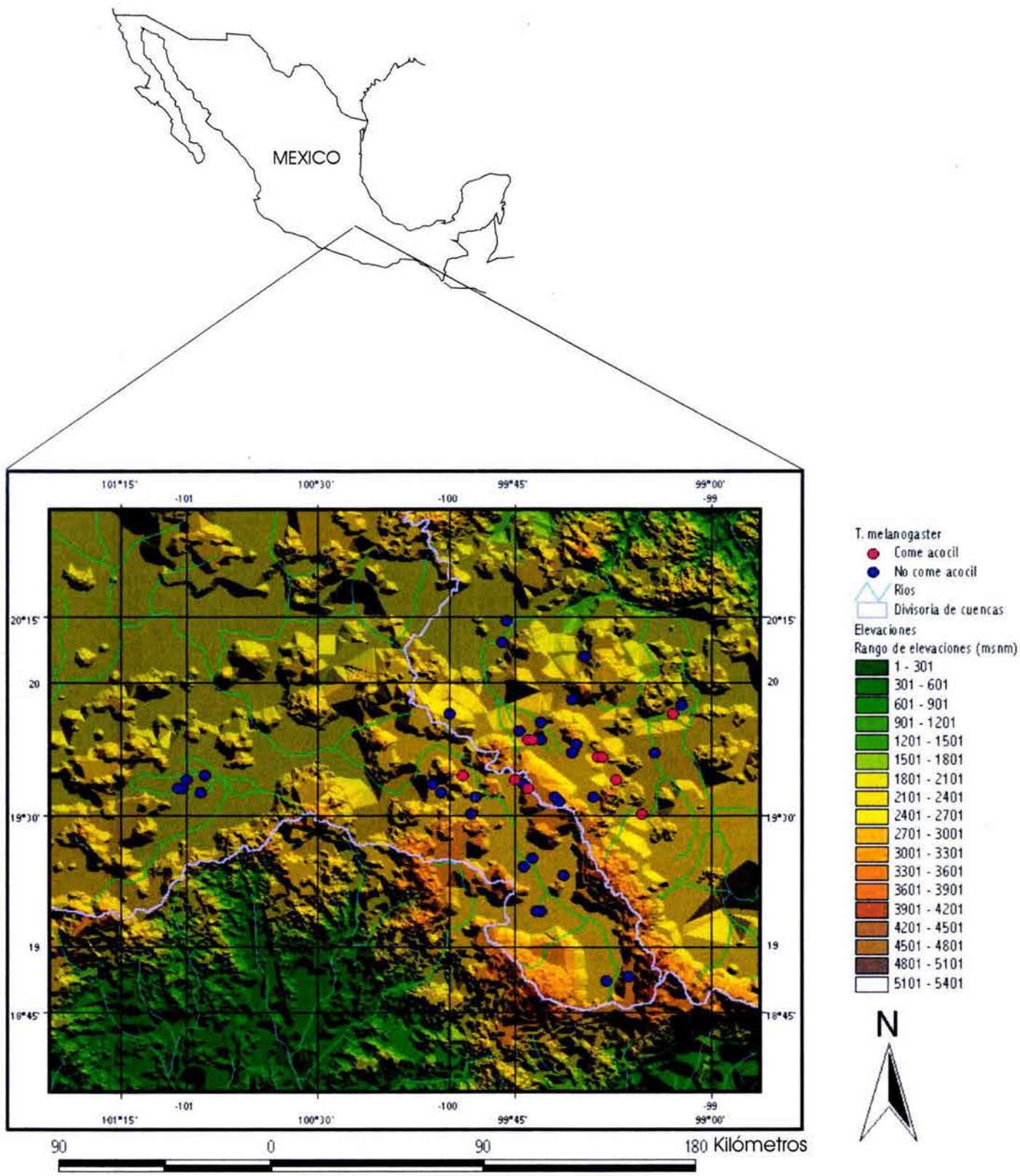


Fig. 1. Zona de ingestión de acociles *Cambarellus montezumae*, por la culebra *Thamnophis melanogaster*.

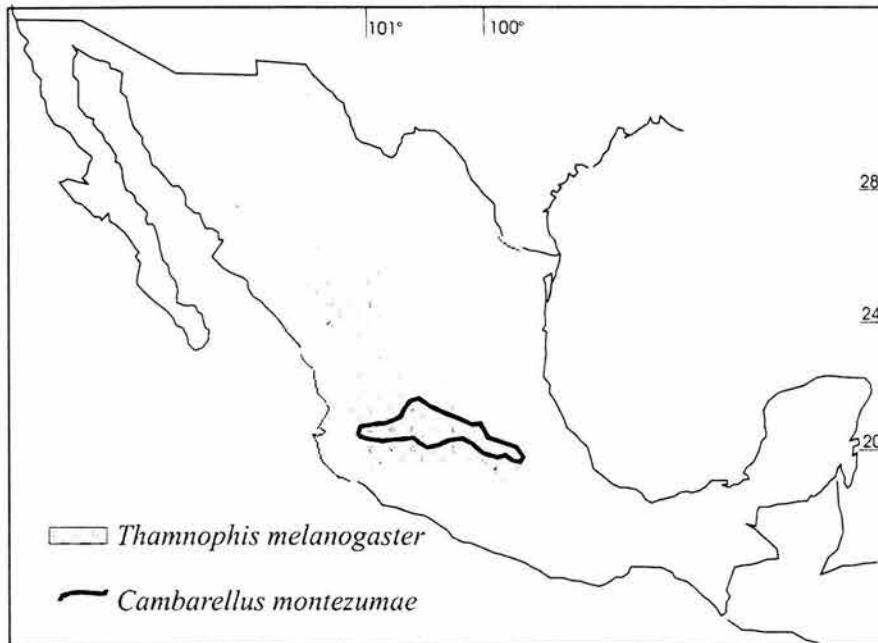


Fig. 2. Distribución de la culebra *T. melanogaster* y el acocil *C. montezumae*.

Los acociles son una presa difícil para las especies de culebras porque presentan un exoesqueleto duro que solo es blando unas horas después de la muda. Este cambio ocurre al cabo de semanas o meses (Godley et al 1984). Además la mayoría de las culebras solo ingieren presas blandas (Arnold 1993), por lo tanto, la posibilidad de incluir alguna presa dura dentro de su dieta esta condicionada a la adquisición de especializaciones conductuales y morfológicas para poder atrapar y manipular a los acociles, y posiblemente fisiológicas para poder detectar la fase vulnerable durante la muda cuando los acociles son blandos. Dentro de la misma tribu *Thamnophiini*, el género de culebras *Regina* es altamente especializado, incluyendo un 98% de acociles en la dieta de los adultos (Godley 1980, Godley et al 1984). De las cuatro especies de *Regina* que existen, *R. alleni* y *R. rigida* ingieren los acociles no mudados y duros (Franz 1977), mientras que *R. septemvittata* y *R. grahamii* los ingieren recién mudados y blandos (Burghardt 1968, Hall 1969, Mushinsky y Hebrard 1977, Godley et al. 1984). Además, se han registrado diferencias conductuales entre los dos pares de especies en la forma de atrapar y manipular a los acociles, la forma



de la dentición y algunas dimensiones del cráneo (Fontenot et al 1993, Franz 1977, Myer 1987). Por ejemplo, *Regina rigida*, atrapa tanto los acociles mudados como los no mudados por el abdomen para después constreñirlos o presionarlos contra el sustrato para poder ingerirlos preferentemente iniciando por el abdomen (Godley 1980, Godley et al 1984, Myer 1987). Por su parte, *R. grahamii* y *R. septemvittata* atrapan a los acociles mudados para ingerirlos iniciando por el abdomen o por la cabeza en igual proporción (Hall 1969, Godley et al. 1984), por lo que parecen no mostrar preferencia por la dirección de la ingestión del acocil blando.

La tendencia de sólo algunas poblaciones de *T. melanogaster* a ingerir acociles sugiere la invasión del género dentro de un nicho alimentario nuevo, lo cual brinda la oportunidad de estudiar las primeras fases del proceso de microevolución hacia la incorporación de una nueva presa en la dieta (Arnold 1981 a). Una de las primeras aproximaciones para investigar este proceso es el estudio de una posible variación geográfica en (1) la respuesta quimiorreceptiva congénita hacia el acocil, estimada como la respuesta a extractos de acocil y (2) la respuesta congénita de ingestión de trozos de acocil. En varias especies de la tribu Thamnophiini, las preferencias congénitas sobre ciertas presas han sido ampliamente demostradas en crías recién nacidas sin experiencia alimentaria previa (Burghardt 1968, 1970, 1975, 1992; Arnold 1977, Mushinsky y Lotz 1980), y para *T. elegans*, en California, se han estimado valores bajos a moderados de heredabilidad de la respuesta quimiorreceptiva congénita (0.04 a 0.36) para sus principales presas (Arnold 1981 a, b).

En este estudio se pone a prueba la hipótesis de que las poblaciones de la culebra *T. melanogaster* que comen acocil, han modificado su respuesta congénita quimiorreceptiva, de ingestión y repertorio conductual hacia el acocil mudado (*C. montezumae*), al entrar a éste nicho come acocil. Para ello se compararon las crías nacidas en laboratorio y sin experiencia alimentaria previa de las poblaciones que comen acocil versus las que no comen, en su respuesta quimiorreceptiva a extractos de acocil mudado y no mudado, y su respuesta y ontogenia de la ingestión de trozos de acocil mudado y no mudado. También se comparó su eficacia para atrapar y manipular a los acociles mudados.

Se predice que las crías de las poblaciones que comen acocil, tendrán:

(1) Mayor respuesta quimiorreceptiva a los extractos de acocil mudado.

- (2) Mayor heredabilidad de la respuesta quimiorreceptiva al acocil.
- (3) Mayor ingestión de trozos de acocil mudado.
- (4) Estabilidad temporal (ontogénica) de la posible diferencia interpoblacional en la ingestión de trozos de acocil mudado.
- (5) Una respuesta conductual depredatoria más rápida y eficaz a la presencia del acocil mudado.

Este estudio se presenta siguiendo la secuencia de los incisos arriba señalados, mediante su descripción metodológica seguida de sus resultados. Después se presenta una discusión general.

## MÉTODOS

### Sujetos

Los sujetos fueron crías nacidas en el laboratorio de 1996 a 1999, de hembras grávidas capturadas en las localidades del Estado de México donde comen acocil (Valle de los Espejos, cerca de Acambay) y de donde no comen pero son simpátricas con el acocil (El Cerrillo y San Pedro Tlaltizapán). Los dos grupos de localidades están separados por 90 Km. Una sequía en 1997 e inundaciones en 1998 disminuyeron la disponibilidad y abundancia de las culebras en las localidades más productivas. De 10 a 14 horas después de nacer, las crías fueron instaladas en cajas plásticas individuales con un recipiente de agua y un sustrato de papel, con un fotoperíodo natural y una temperatura ambiental de 20-25 °C. Las crías no se alimentaron y a los 15 días de edad se expusieron al experimento de quimiorrecepción, que duró un día, que es cuando las reacciones a la presa pueden registrarse porque las crías agotan sus reservas alimentarias embrionarias (Arnold 1977, 1992). Un día después de realizar el experimento de quimiorrecepción, las crías se sometieron durante 7 días continuos a la primera parte del experimento de ingestión. Después de ésta parte del experimento de ingestión, se alimentaron por primera vez con peces vivos ofrecidos ad libitum en su recipiente de agua y así se alimentaron hasta una semana antes de la segunda parte del experimento de ingestión (90 días de edad), que también duró 7 días continuos y hasta el experimento de respuesta conductual depredatoria

(102-130 días de edad), que duró de 1 a 3 días. Todos los experimentos se realizaron a temperaturas de aire del laboratorio de 20-25 °C.

### Experimento de quimiorrecepción

Se utilizaron las crías de 14 días de edad, nacidas en 1997, 1998 y 1999. Un total de 253 crías de 34 madres de localidades donde no comen acocil y 65 crías de 15 madres de localidades donde comen acocil (Apéndice 1).

Para analizar las preferencias quimiorreceptivas congénitas y la heredabilidad hacia extractos de acocil, a las crías se les ofrecieron extractos de acocil mudado y no mudado, que se prepararon siguiendo el procedimiento de Arnold (1978, 1981b). Grupos de 6 a 15 acociles no mudados o mudados (hasta 6 horas después de la muda), fueron congelados y días después descongelados por 20 minutos y sumergidos separadamente en un volumen igual al de los acociles de agua destilada a 24-25 °C. Los hisopos con olor a acocil se prepararon sumergiéndolos individualmente en este líquido, girándolos entre los acociles hasta saturarse de humedad. Al mismo tiempo se prepararon hisopos control que se sumergieron con el mismo procedimiento en agua destilada. Todos los hisopos se prepararon en una ocasión y se congelaron en frascos herméticos hasta su utilización, descongelándolos 30 minutos antes del experimento. Cada hisopo se utilizó una sola vez como se describirá posteriormente en el procedimiento, y después fue desechado.

La respuesta quimiorreceptiva se midió con la presentación de hisopos bajo el agua (Roy M. Waters, comunicación personal), impregnados de extractos de acocil mudado y no mudado, como se describe en el siguiente párrafo, lo cual es apropiado en *T. melanogaster* porque forrajea exclusivamente bajo el agua. En los protocolos tradicionales de presentación de hisopos con olor a presa, los hisopos son ofrecidos al aire, fuera del agua, lo que es válido para especies que forrajean en tierra.

A cada cría se le presentó (1) un hisopo impregnado con agua destilada (control), (2) uno impregnado de extracto de acocil no mudado, y (3) uno de extracto de acocil mudado, en una secuencia individual balanceada por orden y secuencia, con un intervalo de 20 a 40 minutos entre cada presentación. Un día antes del inicio del experimento, la cría se colocó en una caja plástica experimental (20x13x9 cm) con agua destilada a 1.5 cm de profundidad. Durante la prueba, la tapa se quitó y el hisopo se colocó bajo el agua, siempre



1 cm enfrente del hocico de la cría (sin tocarla), hasta que lengüeteó y tocó el hisopo, entonces se registró (1) el número de lengüetazos que tocaron el hisopo durante los siguientes 60 seg, o hasta que atacó el hisopo, y (2) el tiempo de latencia en atacar el hisopo (Drummond y Macías-García 1995). La prueba finalizó antes de los 60 segundos si la cría atacó el hisopo. La temperatura del agua y el aire varió entre 22-25 °C. El número de crías en este experimento (253 crías de localidades donde no comen acocil y 65 de localidades donde comen acocil) fue menor al del experimento de ingestión (305 crías de localidades donde no comen acocil y 88 de donde comen acocil), porque en 1996 el protocolo se realizó presentando los hisopos fuera del agua, por lo que no se incluyeron estos resultados en el análisis (de 23 crías de 4 camadas come acocil y 52 crías de 7 camadas no come acocil).

Con los registros se obtuvo la tasa de lengüetazos-ataques (TLA) de cada culebra, ajustada según Cooper y Burghardt (1990):

$$\ln TLA = L + (t - \text{latencia})$$

Donde  $L$  es el número de lengüetazos realizados por la culebra durante la prueba,  $t$  es el tiempo en segundos de duración de la prueba (60 seg) y **latencia** es el tiempo en segundos que tardó la culebra en realizar el primer ataque. La TLA combina el número de lengüetazos y la latencia a atacar el hisopo, con los valores más altos cuando la culebra ataca al hisopo.

La TLA se transformó con logaritmo natural ( $\ln TLA$ ) para normalizarla en el análisis estadístico (Brodie y Garland 1993).

Las medias del  $\ln TLA$  de las camadas, se compararon en forma planeada (control versus mudado y no mudado) con una ANOVA de una vía para cada grupo de localidades (comen y no comen acocil) para detectar si respondieron más a los dos estímulos del acocil que al control. Posteriormente, para obtener una medida de responsabilidad al acocil mudado relativa al control, a la media del  $\ln TLA$  del acocil mudado de cada camada, se le restó la media de su  $\ln TLA$  del control (agua). Esta diferencia se menciona como “respuesta relativa al control”. Se compararon las respuestas relativas al control entre las crías que comen acocil versus las que no comen con una t-Student. Finalmente, para comparar la

preferencia hacia acocil mudado entre poblaciones, a la media del ln TLA del acocil mudado de cada camada, se le restó la media de su ln TLA no mudado. Esta diferencia se menciona como “respuesta relativa al no mudado”. Las respuestas relativas al no mudado se compararon entre las que comen versus las que no, también con una t-Student.

La heredabilidad en el sentido estrecho ( $h^2$ =cociente de la varianza genética aditiva entre la varianza fenotípica total) de las preferencias quimiorreceptivas hacia los dos olores del acocil y al control, se estimó de la correlación intraclase, obtenida a partir de un análisis de ANOVA de una vía entre familias del ln TLA (Falconer 1989), asumiendo camadas de hermanos completos. Aunque para algunas especies de *Thamnophis* se ha registrado paternidad múltiple (Gibson y Falls 1975, Barry et al 1992), el método de hermanos completos es apropiado porque produce estimaciones conservadoras (Brodie y Garland 1993). La significancia de la heredabilidad para cada olor en cada población, se estimó por la técnica paramétrica de “Jackknife” (Sokal y Rohlf 1995), con la reestimación de las heredabilidades eliminando cada vez a una familia y con el 95% de los límites de confianza utilizando la t-Student.

## Resultados

En las camadas de localidades que no comen acocil, el ln TLA de acocil mudado ( $\bar{X} \pm d.e. = 0.91 \pm 0.36$ ) y de no mudado ( $0.88 \pm 0.35$ ) fueron 1.3 y 1.2 veces, respectivamente, mayor que el control ( $0.69 \pm 0.33$ ;  $F_{2,99} = 3.28$ ,  $p = 0.04$ ; Fig. 3). En cambio, en las camadas de las localidades que comen acocil, el acocil mudado ( $1.05 \pm 0.47$ ) y el no mudado ( $0.90 \pm 0.25$ ) fueron similares al control ( $0.91 \pm 0.32$ ;  $F_{2,42} = 0.52$ ,  $p = 0.60$ ; Fig. 3).

La respuesta relativa al control fue similar entre las que comen ( $0.14 \pm 0.054$ ) y las que no comen acocil ( $0.21 \pm 0.25$ ; t-Student=0.53, g.l.=47,  $p = 0.70$ ). La respuesta relativa al no mudado también fue similar entre las que comen ( $0.15 \pm 0.33$ ) y las que no comen acocil ( $0.02 \pm 0.25$ ; t-Student=1.22, g.l.=47,  $p = 0.11$ ).

El número de ataques fue bajo en ambos grupos de culebras. Solo el 3.1% de las crías que comen acocil y el 11.5% de las que no comen atacaron a algún hisopo. De las localidades donde comen acocil, solo dos crías atacaron a un hisopo de acocil mudado y no respondieron a los demás olores (Tabla 1), mientras que las crías de las localidades que no

comen acocil, atacaron en porcentajes similares al mudado y no mudado ( $X^2=0.31$ , g.l.=1,  $p=0.58$ ) y tampoco atacaron al control de agua (Tabla 1).

En la población que come acocil, la heredabilidad de la respuesta quimiorreceptiva al acocil mudado fue mayor que en las que no comen, mientras que la heredabilidad al acocil no mudado fue menor que en las que no comen (Tabla 2). En las crías de las localidades que comen acocil la heredabilidad al acocil mudado fue mayor que el no mudado y el control, mientras que en las que no comen acocil los valores fueron similares para los dos tipos de acocil (Tabla 2).

Tabla 1. Número (y porcentaje) de crías que atacaron al hisopo con acocil mudado, no mudado y agua de las localidades que comen y no comen acocil.

	Solo mudado	Solo no mudado	Mudado y no mudado	Agua	No atacaron
<b>Comen</b> 65 crías	2 (3.1)	0	0	0	63 (96.9)
<b>No comen</b> 253 crías	16 (6.3)	0	13 (5.2)	0	224 (88.5)

Tabla 2. Heredabilidad de la respuesta quimiorreceptiva (ln TLA) a olores de acocil en las crías de localidades que comen y no comen acocil.

	Comen			No comen		
	$h^2 \pm e.e$	p	Límite de confianza (95%)	$h^2 \pm e.e$	p	Límite de confianza (95%)
<b>Agua</b>	0.15±0.40	>0.05	-0.67-0.83	0.95±0.29	<0.001	0.89-1.91
<b>No mudado</b>	0.13±0.48	>0.05	-0.79-0.99	0.71±0.35	>0.05	-0.02-1.17
<b>Mudado</b>	1.00±0.33	<0.001	0.71-1.95	0.64±0.28	>0.05	-0.01-0.95
<b>camadas (crías)</b>		15 (65)			34 (253)	

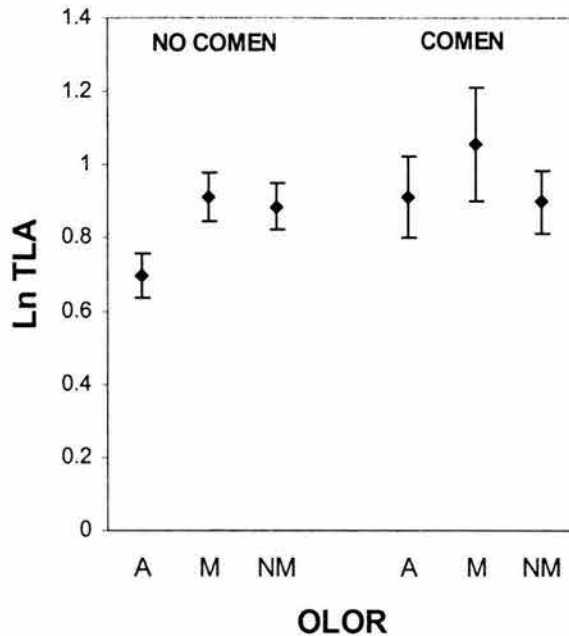


Fig. 3. Tasa lengüetazos-ataques ( $\ln, \bar{X} \pm e.e.$ ) a hisopos con olor a agua (A), acocil mudado (M) y no mudado (NM), de las camadas de *T. melanogaster* de localidades que no comen (34 camadas) y comen acocil (15 camadas).

### Experimento de ingestión

Se utilizaron las crías nacidas de 1996 a 1999, un día después del experimento de quimiorrecepción (a los 15 días de edad): 305 crías de 41 de madres de localidades donde no comen acocil y 88 crías de 19 madres de localidades donde comen acocil (Apéndice 1).

Para comparar las preferencias congénitas hacia la ingestión de acocil, a cada cría se le ofreció un trozo de aproximadamente 0.3 g de acocil con epidermis (trozo pequeño para evitar su saciación), simultáneamente de acocil mudado (exoesqueleto blando al tacto, gónadas visibles y grandes) y de no mudado (exoesqueleto duro, gónadas pequeñas y no visibles; Figueroa, G., com. pers.). Para verificar que las culebras estuvieran hambrientas durante el experimento, a cada culebra se ofreció un trozo de pez (5x4 mm de *Xiphophorus variatus*) al inicio y otro al final del experimento. Los acociles y peces fueron sacrificados

por congelación (los mudados hasta seis horas después de la muda) dentro de frascos herméticos y descongelados 20 minutos antes de las pruebas (Arnold 1978, 1981c).

Durante siete días consecutivos, a cada cría se le ofrecieron trozos de presa. Los días uno y siete se les ofreció únicamente un trozo de pez colocado sobre un portaobjetos limpio y en una esquina de su caja individual. Los días dos al seis, se ofrecieron un trozo de acocil mudado sobre un portaobjetos limpio en una esquina y no mudado en la otra esquina y alternando su posición al día siguiente. Veinticuatro horas después se registró si las culebras ingirieron o no ingirieron los trozos de presa y los trozos no ingeridos fueron retirados.

Se obtuvo para cada cría el número de trozos de acocil ingeridos de los 5 ofrecidos de mudado y de no mudado. Con este registro, se obtuvo el número promedio de trozos ingeridos de mudado y de no mudado para cada camada y se utilizaron los promedios para comparar con una t-Student la respuesta al acocil mudado de las que comen versus las que no comen. Finalmente, se obtuvo un índice de preferencia de la respuesta al acocil mudado relativa al no mudado: a la media de trozos de acocil mudado ingeridos de cada camada se le restó su media del no mudado de su respectiva camada y lo mismo se hizo para las que no comen. Se comparó este índice de preferencia de las que comen versus las que no comen con una t-Student.

Para conocer un posible cambio ontogénico entre los 15 y 90 días de edad en sus preferencias de ingestión de trozos de acocil, el experimento se repitió a los 90 días de edad de las crías, con trozos de presa del mismo tamaño que a los 15 días de edad. De los 15 a los 90 días de edad, las crías se mantuvieron en sus cajas individuales con una dieta semanal de pez vivo ofrecido *ad libitum* en su recipiente de agua, excepto 7 días antes del experimento. A los 90 días de edad, se utilizaron doscientos trece crías de 37 madres de localidades donde no comen acocil y 70 crías de 17 madres de localidades donde comen acocil. El número de crías a los 90 días de edad fue menor que a los 15 días de edad, porque algunas murieron por causas desconocidas o se fugaron entre los 22 y 90 días de edad (20% y 30% de las crías que comen y no comen acocil, respectivamente). Por lo tanto en la comparación entre los 15 y 90 días de edad solo se utilizaron los resultados de las crías que estuvieron presentes en ambas pruebas.

## Resultados

### Quince días de edad

La proporción de crías que ingirieron solo acocil mudado, solo no mudado, ambos o ninguno fue diferente entre las localidades que comen y las que no comen acocil ( $X^2=12.08$ , g.l.=3,  $p=0.009$ ; Fig. 4). La proporción del total de crías que ingirió acocil mudado (incluyendo los individuos que además ingirieron no mudado) fue 1.3 veces mayor en las que comen (61%) que en las que no comen (46%;  $X^2=4.5$ , g.l.=1,  $p=0.03$ ). De la misma manera la proporción que ingirió acocil no mudado (incluyendo la proporción que además ingirió mudado) fue 1.5 veces mayor en las que comen (60%) que en las que no comen (39%;  $X^2=7.99$ , g.l.=1,  $p=0.005$ ).

La media de frecuencia de ingestiones por camada al acocil mudado, fue similar entre las que comen y las que no comen acocil (t-Student=0.90, g.l.=58,  $p=0.18$ ; Fig. 5). El índice de preferencia al acocil mudado también fué similar entre las que comen ( $\bar{X} \pm d.e = 0.16 \pm 0.51$ ) y las que no comen acocil ( $0.04 \pm 0.60$ ; t-Student=1.15, g.l.=58,  $p=0.87$ ).

Un mayor nivel de hambre en las crías de las localidades que comen acocil, en comparación a las que no comen, podría explicar porque mas crías de las primeras ingerieron acociles mudados y no mudados (Fig. 4). El nivel del hambre se exploró analizando la disposición de las crías a ingerir el trozo de pez ofrecido los días 1 y 7 de la prueba. El día 1, dos veces más crías de las localidades que comen acocil ingirieron peces (79%) que las que no comen (41%;  $X^2=26.6$ , g.l.=1,  $p=0.0001$ ). En el día 7, la proporción de las crías que ingirieron peces también fué mayor en las que comen acocil (60%) que en las que no comen (46%) aunque la diferencia no alcanzó la significancia ( $X^2=3.44$ , g.l.=1,  $p=0.07$ ). En general, estos resultados sugieren un mayor nivel de hambre en las crías que comen acocil y en particular al momento de iniciar las pruebas, que también puede deberse a su gran tamaño porque las crías que comen acocil fueron 15.5% más pesadas ( $2.02 \pm 1.05$  gr) y 8.5% más largas ( $15.4 \pm 2.15$  cm LHC) que las que no comen acocil (peso:  $1.75 \pm 0.40$  gr; t-Student=2.82, g.l.=348,  $p=0.004$ ; tamaño:  $14.2 \pm 1.59$  cm LHC; t-Student=4.38, g.l.=391,  $p=0.00001$ ).

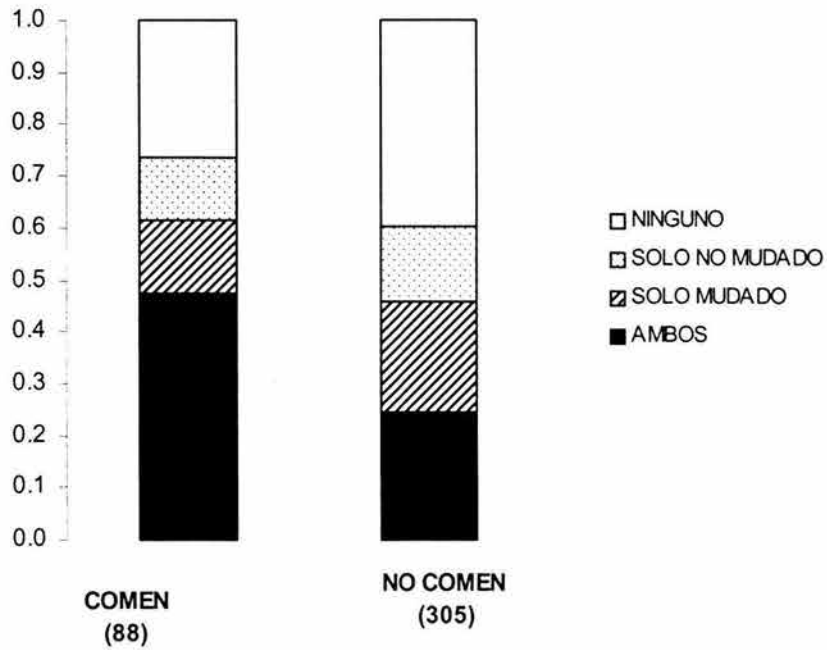


Fig. 4. Proporción de crías de las localidades que comen y las que no comen acocil, que ingirieron solo acocil mudado, solo no mudado, ambos o ninguno. Número de crías en paréntesis.

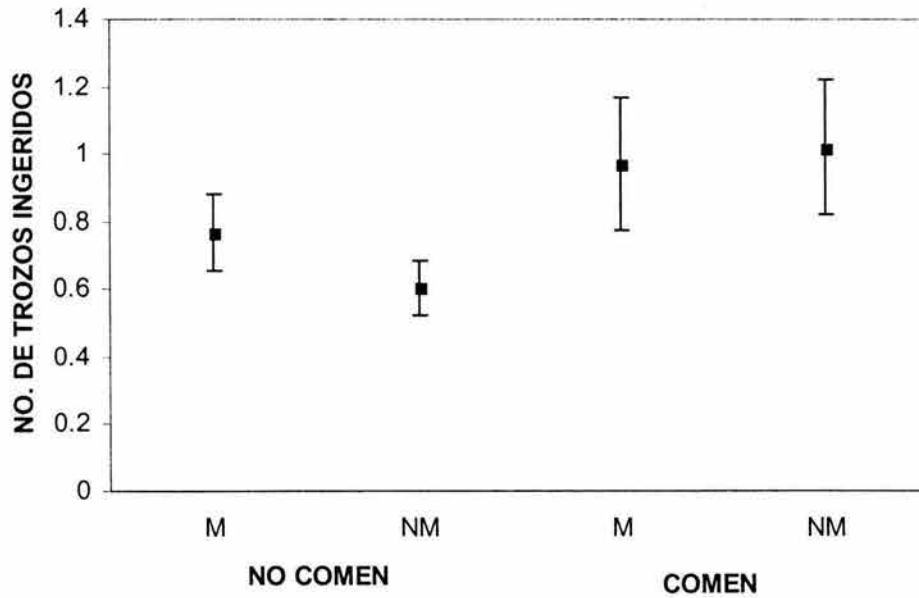


Fig. 5. Trozos ingeridos ( $\bar{X} \pm e.e.$ ) de acocil mudado (M) y no mudado (NM) por las camadas de las localidades que comen y no comen acocil.



Para determinar si la disposición de las crías a ingerir los diferentes trozos de acocil varió entre los cinco días de presentación del trozo de acocil, se aplicó un ANOVA de dos factores (día de presentación y camada) para cada grupo de localidades. Se encontró que la frecuencia de ingestiones del acocil mudado no varió entre los cinco días de presentación, tanto en las que comen acocil ( $F_{4, 83}=0.35$ ,  $p=0.84$ ), como en las que no comen ( $F_{4, 300}=0.92$ ,  $p=0.45$ ; Fig. 6). Y lo mismo ocurrió para el acocil no mudado en las que comen acocil ( $F_{4, 83}=1.66$ ,  $p=0.16$ ), pero las que no comen mostraron variación significativa entre días ( $F_{4, 83}=2.66$ ,  $p=0.03$ ; Fig. 6).

En todos los casos, la distribución de las frecuencias del número de trozos ingeridos de acocil en las cinco presentaciones, presentó un patrón unimodal de distribución, con una moda igual a cero ingestiones (Fig. 7).

#### Noventa días de edad

La proporción de crías que ingirieron solo acocil mudado, solo no mudado, ambos o ninguno fue similar a los 15 y 90 días de edad para las culebras que comen ( $X^2=3.3$ , g.l.=3,  $p=0.32$ ) y no comen acocil ( $X^2=5.9$ , g.l.=3,  $p=0.15$ ).

Para las que no comen, el número promedio de ingestiones en cada camada fue similar entre los 15 ( $0.76 \pm 0.11$ ) y 90 días de edad ( $0.61 \pm 0.10$ ) del acocil mudado (t-Student dependiente=1.65, g.l.=40,  $p=0.11$ ), como del no mudado ( $0.60 \pm 0.08$  y  $0.58 \pm 0.08$ , para 15 y 90 días respectivamente; T-Sudent=0.93, g.l.=40,  $p=0.32$ ; Fig. 8). Para las que comen a los 90 días de edad ingirieron dos veces menos acociles mudados ( $0.54 \pm 0.12$  trozos por camada) que a los 15 días de edad ( $1.17 \pm 0.20$ ; t-Student=3.8, g.l.=18,  $p=0.002$ ) y la misma disminución fue para el acocil no mudado ( $0.50 \pm 0.18$  y  $1.02 \pm 0.20$  para los 90 y 15 días, respectivamente; t-Student dependiente=3.1, g.l.=18,  $p=0.003$ ; Fig. 8).



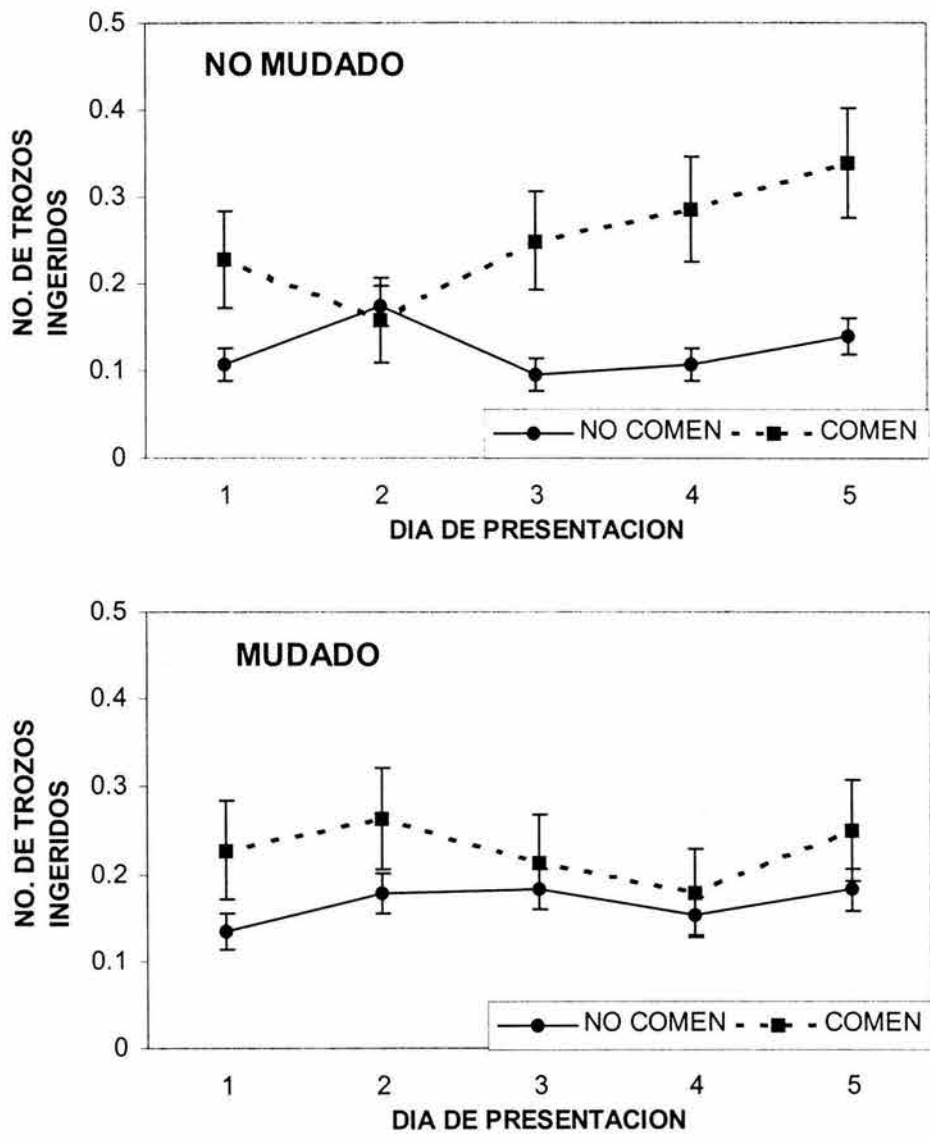


Fig. 6. Trozos ingeridos ( $\bar{X} \pm e.e.$ ) de acocil mudado y no mudado por las crías de localidades que comen y no comen acocil en cada una de las cinco presentaciones.

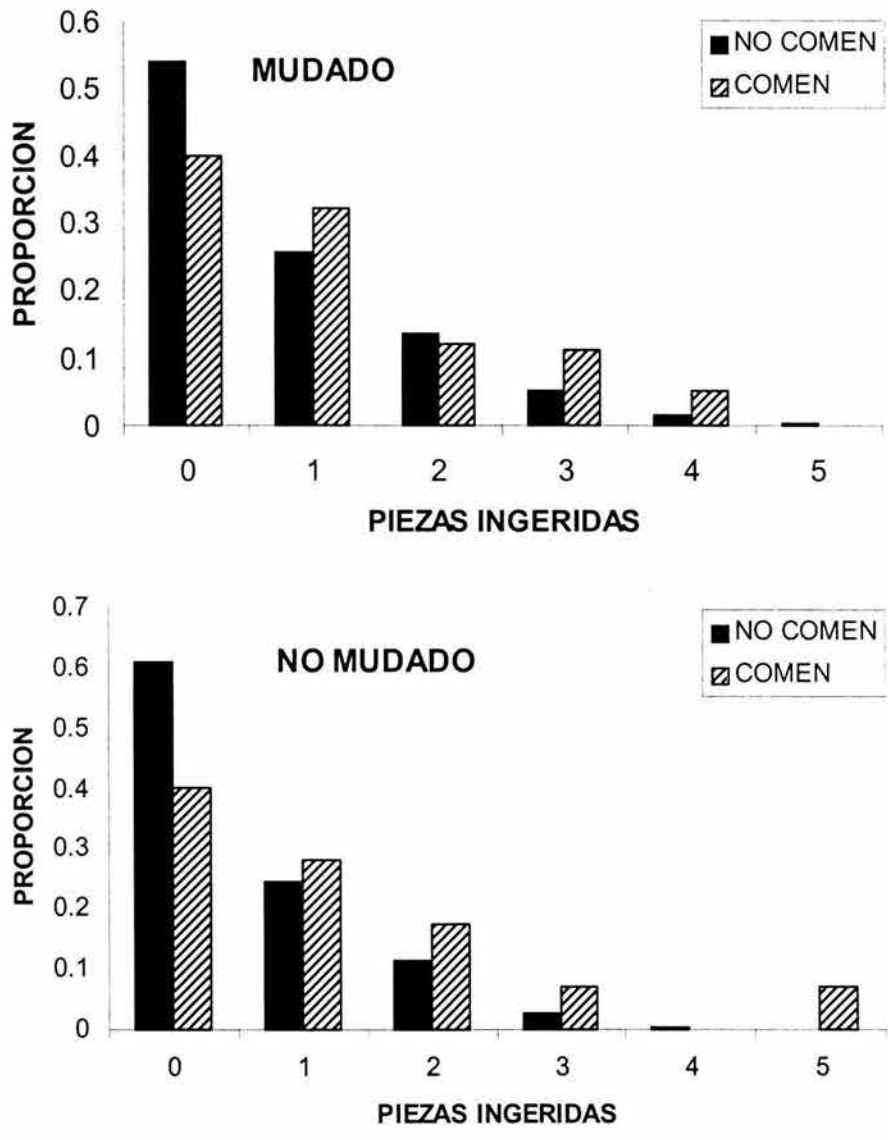


Fig. 7. Frecuencias de ingestión de acocil mudado y no mudado por las crías de localidades que comen y no comen acocil en las cinco presentaciones.

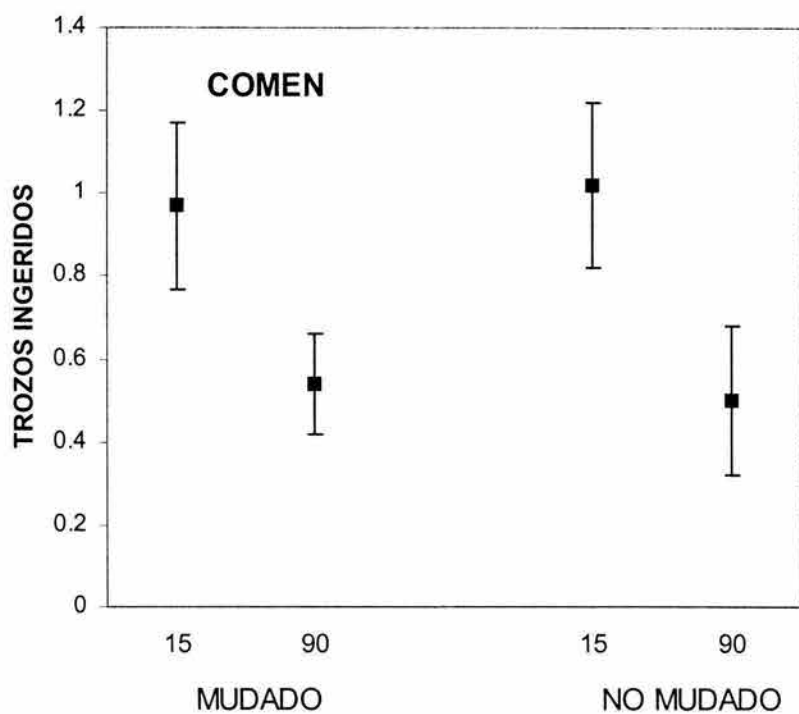
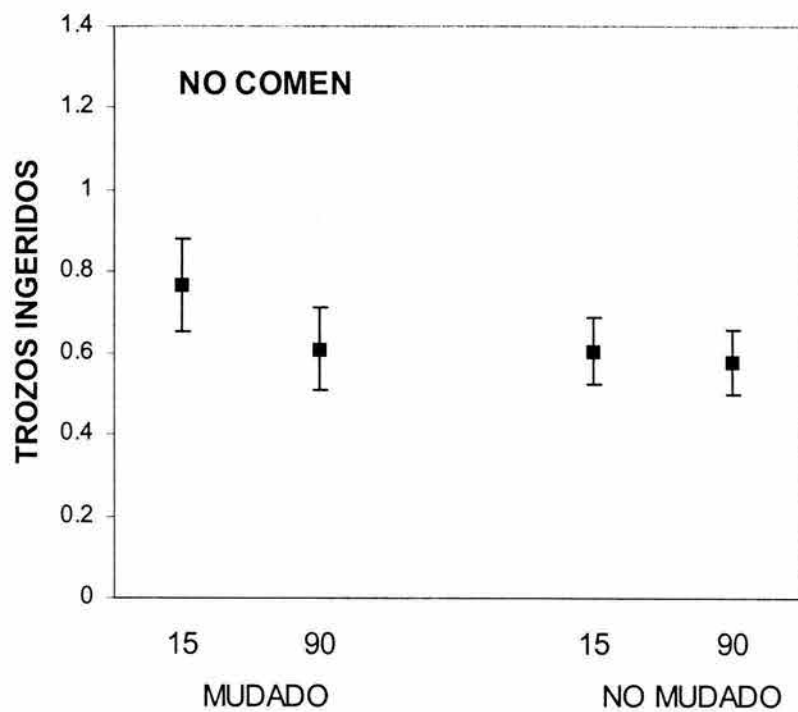


Fig. 8. Trozos ingeridos ( $\bar{X} \pm e.e.$ ) de acocil mudado y no mudado por las crías de localidades que comen y no comen acocil a los 15 y 90 días de edad.

### Experimento de respuesta conductual depredatoria

Para comparar las crías de *T. melanogaster* de localidades donde comen acocil contra las que no, respecto a las posibles diferencias congénitas en sus técnicas para atrapar y manipular a los acociles mudados, se observaron 15 crías (102-120 días de edad) cada una de diferente camada de localidades donde no comen acocil (El Cerrillo y San Pedro Tlaltizapán, Estado de México) y 10 crías (105-130 días de edad) de 10 camadas de localidades donde comen acocil (Valle de los Espejos, Estado de México). Cada cría forrajeó en agua con acociles mudados pequeños (hasta 6 horas después de la muda). La disponibilidad de los acociles mudados para las pruebas fue escasa porque dependió de la existencia de acociles pequeños (ingerible para las crías), y de la ocurrencia natural del proceso de muda, que se presenta 2-3 veces al año (Bitner y Kopanda 1973). De 1-3 días antes del inicio de la prueba, cada culebra (con una semana sin recibir alimento) se pasó de su caja de mantenimiento a la pecera experimental (50x25x30 cm), con un sustrato de arena que formaba una poza de agua de 25 x 30 x 10 cm de profundidad.

Dentro la pecera experimental, cada cría se observó individualmente durante 20 minutos de tiempo acumulado dentro del agua con 1-2 acociles mudados ( $0.61 \pm 0.14$  g), que fueron introducidos a la pecera experimental 5 minutos antes del inicio de la observación. Entonces se registró: (1) la frecuencia de ataques (cuando la culebra proyectó la boca con las mandíbulas abiertas hacia el pez), (2) la frecuencia de ataques exitosos (cuando la culebra atrapó el pez), (3) las regiones corporales donde atrapó e inició a tragar al acocil (tórax o abdomen), (4) el tiempo de manipuleo (tiempo desde que atrapó el acocil, hasta que lo ingirió), y (5) la técnica de constricción al acocil, anotando una descripción de la forma en que lo manipulaba. Además, se anotó una descripción cualitativa de las categorías conductuales (Drummond 1983) empleadas en la búsqueda de los acociles.

### Resultados

Las crías de *T. melanogaster* que comen acocil y las que no comen usaron las categorías conductuales registradas por Drummond (1983). Ambas realizaron actividad de crucero, buceo, arrastre por el sustrato, orientaciones, aproximaciones y ataques; sin embargo, sus proporciones no fueron cuantificadas. Las crías generalmente ignoraron a los acociles aún cuando su hocico pasara cerca de ellos. Las orientaciones y ataques ocurrieron cuando las

crías accidentalmente chocaban su hocico con el acocil y este corría o saltaba. El 50% de las 10 crías que comen acocil y el 27% de las 15 que no comen acocil, atacaron (un ataque por cría) a los acociles mudados, ambos porcentajes fueron estadísticamente similares ( $X^2=1.41$ , g.l.=1,  $p=0.26$ ) y solo 2 y 3 ataques de las que comen y no comen acocil, respectivamente, lograron atrapar el acocil. Los ataques fueron con las mandíbulas abiertas al tórax o abdomen en proporción similar (comen: tórax=1, abdomen=1; no comen: tórax=2, abdomen=1). Sujetaron y manipularon con las mandíbulas al acocil hasta orientarlo para su ingestión por la misma porción del cuerpo por la que lo atraparon (comen: tórax=1, abdomen=1; no comen: tórax=2, abdomen=1). Aunque los ataques fueron pocos, el patrón es similar al de *R. grahamii* y *R. septemvittata* quienes atrapan a los acociles mudados para ingerirlos iniciando por el abdomen o por la cabeza en igual proporción. El tiempo de manipuleo también fue similar entre ambos grupos de crías de *T. melanogaster* (comen:  $217 \pm 32.5$  seg,  $n=3$  ingestiones, no comen:  $243 \pm 19.3$  seg,  $n=2$ ; U-Mann-Whitney=56.7,  $p=0.78$ ). No ocurrió una constricción similar al descrito para *Regina rigida* que constriñe o presiona a los acociles contra el sustrato para poder ingerirlos. Las crías de *T. melanogaster* de ambas localidades atacaron con las mandíbulas abiertas sujetando al acocil y tragándolo con los movimientos de los huesos del cráneo.

### Resumen de resultados.

En las camadas de localidades que no comen acocil, la respuesta quimiorreceptiva al acocil mudado y no mudado fue mayor que el control, mientras que en las camadas de las localidades que comen acocil, no hubo diferencia entre el acocil mudado, el no mudado y el control. Sin embargo, la diferencia entre el acocil mudado y control fue similar entre las que comen y las que no comen acocil. La diferencia entre acocil mudado y no mudado, también fué similar entre las que comen y las que no comen acocil. El número de ataques al hisopo fue bajo en ambas poblaciones de culebras. En la población que come acocil, la heredabilidad de la respuesta quimiorreceptiva al acocil mudado ( $1.00 \pm 0.33$ ) fue mayor que en las que no comen ( $0.64 \pm 0.28$ ), mientras que la heredabilidad al acocil no mudado ( $0.13 \pm 0.48$ ) fue menor que en las que no comen ( $0.71 \pm 0.35$ ).

A los quince días de edad, las crías de *T. melanogaster* nacidas en laboratorio de las localidades que comen y no comen acocil presentaron una respuesta congénita a ingerir trozos de ambos tipos de acocil (mudado y no mudado). La proporción de culebras que comió solo acocil mudado, solo no mudado o ambos, fue mayor en las crías de las localidades que comen acocil. Sin embargo, no se encontraron diferencias entre las que comen y las que no comen acocil en la media de ingestiones por camada al acocil mudado o en el índice de preferencia para acociles mudados versus no mudados. Además, la posible diferencia geográfica en la tendencia a ingerir los trozos de acocil, puede ser confundida por diferencias geográficas en el nivel de hambre, porque hubieron evidencias de un mayor nivel de hambre en las crías de la población que come acocil, quienes ingirieron más peces que las que no comen, en particular al momento de iniciar las pruebas. En las crías de ambas localidades no se demostró una preferencia hacia la ingestión del acocil mudado.

La respuesta alimentaria congénita a ingerir trozos de ambos tipos de acocil (mudado y no mudado) persistió por lo menos durante los primeros 90 días de edad tanto en crías de localidades que comen y no comen acocil, aun después de alimentarse semanalmente con peces vivos. En las crías de las localidades que no comen acocil, la ingestión de acocil mudado y no mudado no difirió entre los 15 y 90 días de edad, pero en las crías que comen acocil disminuyó a los 90 días de edad.

Las técnicas para atrapar y manipular a los acociles mudados fueron similares entre las crías de *T. melanogaster* nacidas en laboratorio de las localidades que comen y no

comen acocil. Los encuentros con los acociles mudados provocaron pocos ataques e ingestiones. El experimento no detectó técnicas especializadas, similares a las del género *Regina*, que es especialista en acocil. Las crías de *T. melanogaster* aparentemente no presentaron algún patrón congénito especializado en la captura o manipuleo de los acociles mudados. Sin embargo, las pruebas se realizaron en un hábitat artificial y con poca complejidad.

## DISCUSIÓN

En general, los experimentos en el laboratorio no apoyan la predicción de una mayor respuesta innata quimiorreceptiva, de ingestión y de repertorio conductual al acocil *C. montezumae* por las culebras de *T. melanogaster* de las poblaciones que comen acocil. Además, las crías de las localidades que comen y no comen acocil presentaron una respuesta quimiorreceptiva y de ingestión congénita, similar al acocil mudado y no mudado, aunque la respuesta y la heredabilidad a los olores de acocil mudado fueron mayores en las crías de las localidades que comen acocil. El protocolo también falló en demostrar la existencia de una variación geográfica en las técnicas para atrapar y manipular a los acociles mudados.

Posiblemente no existe una mayor respuesta conductual alimentaria al acocil por las crías de las localidades que comen acocil. Esto podría deberse a la ausencia de un aislamiento entre ambas poblaciones. Aunque entre los Ríos Lerma y Tula en donde ocurre la acocilofagia de las culebras, existe un parte aguas, seguramente esta barrera física o ambiental no aisle completamente las poblaciones que comen y no comen acocil. Las dos especies de culebras de agua (*T. melanogaster* y *T. eques*) y los acociles, coexisten en ambas zonas (Lozoya 1988) y aunque las culebras son organismos de baja movilidad, son capaces de desplazarse a sitios de hibernación o de forrajeo (Ford y Burghardt 1993). Así que la migración puede ocurrir entre las poblaciones que comen y no comen acocil y en ambos sentidos, con un flujo génico que puede ser mayor de las poblaciones que no comen acocil, hacia donde comen, porque esta última área es menor (y en consecuencia con menor tamaño poblacional) que donde no comen acocil, y es conocida como “Valle de los espejos” por la gran cantidad de cuerpos de agua que presenta, ofreciendo más microhábitats disponibles para las culebras.



La ingestión de acociles en sólo algunas localidades puede ser explicada por posibles diferencias ambientales poco evidentes entre las localidades (Arnold 1981a), por ejemplo, en la abundancia o disponibilidad espacial o temporal de los acociles, diferencias de utilización del microhábitat, o a diferencias físicas de los cuerpos de agua. Sin embargo, un muestreo durante la época de lluvias (junio a octubre) indicó que la abundancia de los acociles en las pozas podría ser *mayor* en las localidades donde las culebras no comen acocil ( $2.08 \pm 3.03$  acociles/arrastre de red,  $n=8$  localidades) que donde comen ( $0.66 \pm 1.2$ ,  $n=9$  localidades; medias de tres arrastres de una red de 2.8 m y malla de 5 mm), aunque la prueba no detectó una diferencia significativa ( $t\text{-Student} = 0.58$ ,  $p=0.23$ ).

Alternativamente, es posible que efectivamente exista una mayor respuesta conductual alimentaria al acocil por las crías de las localidades que comen acocil, pero que no fue detectada por el protocolo de las pruebas de este estudio, debido a una falta de sensibilidad en la cuantificación de la respuesta quimiorreceptiva y de ingestión de las crías, o que esta diferencia conductual alimentaria sea de magnitud pequeña y difícilmente detectable. Esta última posibilidad ocurriría si los acociles mudados no son una presa redituable o presentan desventajas en su búsqueda y captura. La disminución de la ingestión de acociles mudados y no mudados a los 90 días de edad de las crías de las localidades que comen acocil, sugiere un proceso de aprendizaje a reconocer el acocil como una presa no redituable en comparación a los peces con los que las crías fueron alimentadas desde los 15 hasta los 90 días de edad. Así también, los resultados del experimento sobre las técnicas para buscar y atrapar a los acociles en condiciones de laboratorio, sugieren que los acociles mudados no son plenamente reconocidos como una presa redituable, tanto por las culebras que comen como por las que no comen acocil. Una magnitud pequeña de la divergencia conductual entre las poblaciones también puede deberse a que su origen es reciente y aun no transcurre el tiempo requerido para la fijación del alelo o alelos responsables del reconocimiento al acocil, por lo que la divergencia conductual aún no se ha expandido hacia las áreas geográficas circunvecinas.

El ancestro de *Thamnophis* existe en Norteamérica desde por lo menos hace 13 millones de años y su divergencia como un género definido ocurrió hace dos millones de años, posiblemente en México (Mao y Dessauer 1971, Smith y Huheey 1960). Hace dos millones de años ocurrieron los últimos eventos geológicos que modificaron los sistemas

fluviales donde *T. melanogaster* ingiere acocil (Barbour 1973). Arnold (1981a) estimó para *T. elegans*, que se requieren de 8,000 a 800,000 años para la divergencia alimentaria hacia una presa (babosa), asumiendo intensidades bajas de selección de 1% y de 1 en mil, respectivamente. Posiblemente la aparición de la acocilofagia en *T. melanogaster* es más reciente que 8,000 años, considerando que los valores altos de heredabilidad al acocil mudado, provocarían una rápida evolución de las preferencias alimentarias hacia acocil en caso de que su ingesta fuera ventajosa.

Las crías de las localidades que comen y no comen acocil respondieron en forma similar a ambos olores de acocil, aunque en las crías de localidades que comen acocil la heredabilidad fue mayor para el acocil mudado. Esto sugiere tres cosas: (1) Que un linaje ancestral de estas poblaciones o de *T. melanogaster* presentó la acocilofagia como un carácter conductual ancestral que después desapareció en la mayoría de las poblaciones, y solo permanece como una conducta homóloga en las poblaciones con condiciones ecológicas similares a aquellas donde esta conducta evolucionó. Esta posibilidad puede ser explorada con un estudio de la estructura filogeográfica de las poblaciones que comen y no comen el acocil, que ayude a explicar los patrones de flujo génico interpoblacional (Foster y Cameron 1996). (2) Puede sugerir también que las crías de *T. melanogaster* de ambas localidades son incapaces de reconocer químicamente entre los acociles mudados y no mudados porque responden a una sustancia química presente tanto en mudados y no mudados. La capacidad para responder quimiorreceptivamente más a extractos de acociles mudados que no mudados (*Cambarus sp*) se ha registrado en *Regina grahamii* y *R. septemvittata* (Burghardt 1968), las dos especies que comen también acociles mudados (Hall 1969), mientras que *Nerodia sipedon* una especie piscívora, es incapaz de distinguir entre los dos extractos de acocil (Burghardt 1968). La sustancia química presente en los acociles mudados de *C. montezumae* puede ser diferente a los acociles no mudados, pero *T. melanogaster* parece incapaz de hacer la discriminación química que hacen *R. grahamii* y *R. septemvittata*. (3) La alta y significativa heredabilidad al acocil mudado por las culebras de las localidades que comen acocil puede apoyar la existencia del inicio de un proceso de microevolución hacia la incorporación de una nueva presa en la dieta, a través de la divergencia entre los dos grupos de culebras de *T. melanogaster*. Un proceso que como anteriormente se discutió, puede ser reciente.

¿Porqué sólo en las culebras que comen acocil de 90 días de edad disminuyó la ingestión de trozos de acocil en comparación a los 15 días de edad?. La disminución puede ser resultado de la desaparición o disminución del mayor nivel de hambre a los 90 días de edad en comparación a los 15 días de edad, ó puede ser el resultado de una disminución ontogénica en la respuesta alimentaria a las presas. Los cambios ontogénicos en las preferencias alimentarias entre crías y juveniles han sido ampliamente demostrados para varias especies del género *Thamnophis*, pero pocos estudios reportan estos cambios en tiempos tan cortos como los 15-90 días de edad (revisión en Rossman 1996).

Finalmente, la ingestión de acociles por *T. melanogaster*, podría ser un caso del inicio de una convergencia evolutiva con el género *Regina*, en particular con *R. grahamii* y *R. septemvittata*, las dos especies que comen también acociles mudados (Hall 1969, Mushinsky y Hebrard 1977). Dwyer y Kaiser (1997) consideran que dentro del género *Regina*, la ingestión de presas blandas, como los acociles mudados, es una condición previa a la especialización de comer presas duras, como los acociles no mudados. Esta hipótesis apoya la idea de la invasión de un nuevo nicho alimentario por convergencia con *Regina*, en las poblaciones de *T. melanogaster* que comen acocil mudado y blando. Además, como se demuestra en esta tesis (Capítulo III), las culebras *T. melanogaster* que comen acocil, presentan características morfológicas con una tendencia sutil convergente con *R. grahamii* y *R. septemvittata*.

## REFERENCIAS

- Arnold, J. 1977. Polymorphism and geographic variation in the feeding behavior of the garter snake *Thamnophis elegans*. *Science* 197: 676-678.
- Arnold, J. 1978. Some effects of early experience of feeding responses in the common garter snake, *Thamnophis sirtalis*. *Anim. Behav.* 26:455-462.
- Arnold, J. 1981 a. The microevolution of feeding behavior. En: Foraging behavior: ecological, ethological and psychological approaches. A. Kamil y T. Sargent (eds.), Garland Press, New York. pp. 409-453.
- Arnold, J. 1981 b. Behavioral variation in natural populations. I. Phenotypic, genetic and environmental correlations between chemoreceptive responses to prey in the garter snake, *Thamnophis elegans*. *Evolution* 35(3): 489-509.
- Arnold, J. 1981 c. Behavioral variation in natural populations. II. The inheritance of feeding response in crosses between geographic races of the garter snake *Thamnophis elegans*. *Evolution* 35(3):510-515.
- Arnold, J. 1992. Behavioural variation in natural populations. VI. Prey responses by two species of garter snakes in three regions of sympatry. *Anim. Behav.* 44:705-719.
- Arnold, S. J. 1993. Foraging theory and prey size-predator-size relations in snakes. En: Snakes. Ecology and Behaviour. Siegel, R. A. y J. T. Collins (eds). McGraw-Hill, Inc. USA.
- Barbour, C. D. 1973. A biogeographical history of *Chirostoma* (Pisces: Atherinidae): A species flock from the Mexican Plateau. *Copeia* 1973:533-556.
- Barry, F. E., P. J. Weatherhead y D. P. Philipp. 1992. Multiple paternity in a wild population of northern water snakes, *Nerodia sipedon*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 30:193-199.
- Bitner, G. D. y R. Kopanda. 1973. Factors influencing molting in the crayfish *Procambarus clarkii*. *J. Exp. Zool.* 186:7-16.
- Brodie, E. D. Jr. y T. Garland. 1993. Quantitative genetics of snake populations. In: Snakes. Ecology and Behaviour. Siegel, R. A. y J. T. Collins (eds). McGraw-Hill, Inc. USA:
- Burghardt, G. M. 1968. Chemical preference studies on newborn snakes of three sympatric species of *Natrix*. *Copeia* 1968: 727-737.

- Burghardt, G. M. 1970. Intraspecific geographical variation in chemical food cue preferences of newborn garter snakes (*Thamnophis sirtalis*). *Behaviour* 36:246-257.
- Burghardt, G. M. 1975. Chemical prey preference polymorphism in newborn garter snakes (*Thamnophis sirtalis*). *Behaviour* 52:202-225.
- Burghardt, G. M. 1992. Prior exposure to prey cues influences chemical prey preferences and prey choice in neonatal garter snakes. *Anim. Behav.* 44:787-789.
- Cooper, W. E. Jr. y G. M. Burghardt. 1990. A comparative analysis of scoring methods for chemical discrimination of prey by squamate reptiles. *J. Chem. Ecol.* 16:45-65.
- Drummond, H. 1983. Aquatic foraging in garter snakes: a comparison specialist and generalist. *Behaviour* 86:1-30.
- Drummond, H. y C. Macías-García. 1989. Limitations of a generalist: a field comparison of foraging snakes. *Behaviour* 108(2):23-43.
- Drummond, H. y C. Macías-García. 1995. Congenital responsiveness of garter snakes to a dangerous prey abolished by learning. *Anim. Behav.* 49:891-900.
- Dwyer, C. M. y H. Kaiser. 1997. Relationship between skull form and prey selection in the Thamnophiine snake genera *Nerodia* and *Regina*. *J. Herpetol.* 31:463-475.
- Falconer, D. S. 1989. Introduction to quantitative genetics. 3ª. ed. Longman, Londres.
- Feder, M. E. y S. J. Arnold. 1982. Anaerobic metabolism and behavior during predatory encounters between snakes (*Thamnophis elegans*) and salamanders (*Plethodon jordani*). *Oecologia* (Berlin) 53:93-97.
- Fontenot, L., S. G. Platt y C. M. Dwyer. 1993. Observations on crayfish predation by water snakes, *Nerodia* (reptilia: Colubridae). *Brimeleya* 19: 95-99.
- Foster, S. A. y S. A. Cameron. 1996. Geographic variation in behavior: A phylogenetic framework for comparative studies. En: *Phylogenies and the comparative method in animal behavior*. Martins, E. P. (ed). Oxford University Press. USA.
- Ford, N. B. y G. M. Burghardt. 1993. Perceptual mechanisms and the behavioral ecology of snakes. En: *Snakes. Ecology and Behaviour*. Siegel, R. A. y J. T. Collins (eds). McGraw-Hill, Inc. USA.
- Franz, R. 1977. Observations on the food, feeding behavior and parasites of the striped swamp snake *Regina alleni*. *Herpetologica* 33:91-94.
- Gibson, A. R. Y J. B. Falls. 1975. Evidence for multiple insemination in the common

- garter snake, *Thamnophis sirtalis*. Can. J. Zool. 53:1362-1368.
- Godley, J. S. 1980. Foraging ecology of the striped swamp snake *Regina alleni* in Southern Florida. Ecol. Monog. 50:411-436.
- Godley, J. S., R. W. McDiarmid y N. N. Rojas. 1984. Estimating prey size and number of crayfish-eating snakes, genus *Regina*. Herpetologica 40:82-88.
- Hall, R. J. 1969. Ecological observations on Graham's watersnake (*Regina grahamii*). Amer. Midl. Nat. 81: 156-163.
- Lozoya, H. 1988. Variación geográfica en la dieta de la culebra jarretera del eje neovolcanico (*Thamnophis melanogaster*). Tesis Licenciatura. Fac. de Ciencias, UNAM.
- Kephart, D. G. 1982. Microgeographic variation in the diets of garter snakes. Oecologia 52: 287-291.
- Kephart, D. G. y S. J. Arnold. 1982. Garter snake diets in a fluctuating environment: a seven-year study. Ecology 63(5): 1232-1236.
- Macías-García, C. y H. Drummond. 1990. Population differences in fish-capturing ability of the Mexican aquatic garter snake (*Thamnophis melanogaster*). J. Herpetol. 24(4): 412-490.
- Manjarrez, J. y H. Drummond. 1996. Temperature-limited activity in the garter snake *Thamnophis melanogaster*. Ethology 102:146-156.
- Mao, S. H. y H. C. Dessauer. 1971. Selective neutral mutations, transferrins and the evolution of Natricine snakes. Comp. Biochem. Physiol. 40A: 669-680.
- Mushinsky, H. R. y J. J. Hebrard. 1977. Food partitioning by five species of water snakes in Louisiana. Herpetologica 33:162-166.
- Mushinsky, H. R. y H. Lotz. 1980. Chemoreceptive responses of two sympatric water snakes to extracts of commonly ingested prey species: ontogenetic and ecological considerations. J. Chem. Ecol. 6: 523-535.
- Myer, P. A. 1987. Feeding behavior of th glossy crayfish snake, *Regina rigida*. Bull. Maryland. Herp. Soc. 23(4):168-170.
- Rossmann, D. A. 1996. The garter snakes. Ecology and Evolution. Univ. Oklahoma Press. 332 pp.

- Smith, H. M. y J. E. Huhhey. 1960. The watersnake genus *Regina*. Trans. Kansas Acad. Sci. 63(3):156-164.
- Sokal, R. R. y J. Rohlf. 1995. Biometry. F. H. Freeman and Company. New York, USA.
- Sosa, O. 1982. Estudio preliminar de la ecología alimenticia de tres especies de culebras semiacuáticas del género *Thamnophis* en los estados de Zacatecas y Durango, México. Tesis Licenciatura. ENEP-Iztacala, UNAM.
- Zar. J. H. 1996. Biostatistical analysis. 2nd ed. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, N. J. U.S.A.



Apéndice 1. Año de nacimiento y localidad de las camadas nacidas en laboratorio de madres capturadas de localidades donde *T. melanogaster* come y no come acocil, utilizadas en los experimentos de quimiorrecepción e ingestión.

<b>Año</b>	<b>Comen acocil</b>	<b>n</b>	<b>No comen acocil</b>	<b>n</b>
<b>1996</b>	Acambay, Méx.	4	El Cerrillo, Méx.	7
<b>1997</b>	Acambay, Méx.	3	San Pedro Tlaltizapan, Méx.	8
<b>1998</b>	Acambay, Méx.	3	San Pedro Tlaltizapan, Méx.	7
<b>1999</b>	Acambay, Méx.	9	San Pedro Tlaltizapan, Méx. El Cerrillo, Méx.	16 3

## CAPITULO III

DIMENSIONES DEL CRANEO DE LA CULEBRA *Thamnophis melanogaster*  
ASOCIADAS A LA INGESTION DE ACOCIL

## RESUMEN

Se analiza la posible invasión de *Thamnophis melanogaster* dentro de un nicho alimentario nuevo: la ingestión del acocil *Cambarellus montezumae*. En este estudio se pretendió detectar en individuos de *T. melanogaster* de las poblaciones que comen acocil, una posible microevolución morfológica en dentición y estructura de la cabeza, en la dirección de las culebras del género *Regina*, las cuales también comen acociles. La predicción fue que las culebras *T. melanogaster* de las localidades donde come acocil tendrían las dimensiones de la cabeza intermedias, entre, por una parte, *T. melanogaster* que no comen acociles y *Regina septemvittata* y *R. grahamii*, o similares a las de estas últimas. También se comparó *T. melanogaster* con *T. eques* para corroborar la posible preadaptación a la ingesta de acociles, más que una invasión de un nuevo nicho alimentario. La predicción se cumplió para 3 de las 5 variables de la dimensión de la cabeza y dentición, aunque para dos de ellas no se detectó diferencia estadística significativa. *Thamnophis melanogaster* (come y no come acocil) tuvo dimensiones de la cabeza, cuerpo y número de dientes más similares a las dos especies de *Regina*, que a su congénere *T. eques*. Este estudio apoya parcialmente la hipótesis de un posible caso de convergencia morfológica entre las poblaciones de *T. melanogaster* que comen acocil recién mudado blando y las dos especies de *Regina* que también lo comen.

## INTRODUCCION

Las culebras Natricinae de Norteamericanas pertenecen a la tribu *Thamnophiini* que incluye a nueve géneros, de los cuales *Nerodia* y *Thamnophis* son los menos especializados en su dieta. Las culebras del género *Nerodia* se alimentan exclusivamente de presas acuáticas como peces y renacuajos (Mushinsky et al. 1982, Mushinsky y Miller 1993), las del género *Thamnophis*, ingieren además presas más terrestres como ranas, lombrices, mamíferos y aves (Lozoya 1988, Macías-García y Drummond 1988, Drummond y Macías-García 1989). El género *Regina*, es el más especializado, con una dieta casi exclusiva de acociles (Godley 1980, Mushinsky et al. 1982).

*Thamnophis melanogaster* es considerada como especialista acuática en su dieta y técnica forrajera; se alimenta principalmente de peces, sanguijuelas y renacuajos y forrajea exclusivamente bajo el agua (Drummond 1983). En el Altiplano Mexicano, *T. melanogaster* es simpátrica con el acocil *Cambarellus montezumae* (Fig. 1), sin embargo, ingiere acociles sólo en un área continua de distribución restringida, de aproximadamente 6000 km<sup>2</sup>, en el norte del Eje Neovolcánico Transversal, que abarca 11 localidades de las Bases del Río Lerma y la base adyacente del Río Tula, en parte de los Estados de Hidalgo, México y Querétaro (Lozoya 1988). Esta área corresponde al 3.0% del total del área donde son simpátricas el acocil y *T. melanogaster*, y aquí los acociles constituyen el 35% de los contenidos estomacales obtenidos con alguna presa (Lozoya 1988). El análisis de 76 acociles encontrados dentro de los estómagos de las culebras, demostró que todos fueron ingeridos recién mudados, en menos de 24 h después de la muda (Lozoya, 1988). Pruebas de laboratorio con 8 culebras y acociles recién mudados y no mudados, sugieren una tendencia a reconocer y atacar ambos tipos de acocil, con una baja frecuencia de captura e ingestiones al acocil recién mudado (Lozoya 1988).

Las poblaciones de *T. melanogaster* que comen acociles son las únicas registradas que lo hacen dentro de todo el género *Thamnophis*. Esta ingestión de acociles sugiere la invasión del género dentro de un nicho alimentario nuevo, dando la oportunidad de estudiar aspectos del proceso de entrada, como cambios en la morfología cefálica y la dentición asociada con éste fenómeno. En este estudio se pretende detectar en *T. melanogaster* de las poblaciones que comen acocil, una posible microevolución morfológica en la dirección de las culebras *Regina* que se especializan en comer acocil recién mudado y blando. Para ello

se determinaron las posibles diferencias morfológicas en dentición y estructura de la cabeza entre las culebras *T. melanogaster* de localidades donde comen acociles versus las que no comen, incluyendo en esta comparación a las dos especies del género *Regina* (*R. septemvittata* y *R. grahamii*) que comen a los acociles también recién mudados (Smith y Huheey 1960, Rossman 1963, Godley 1980).

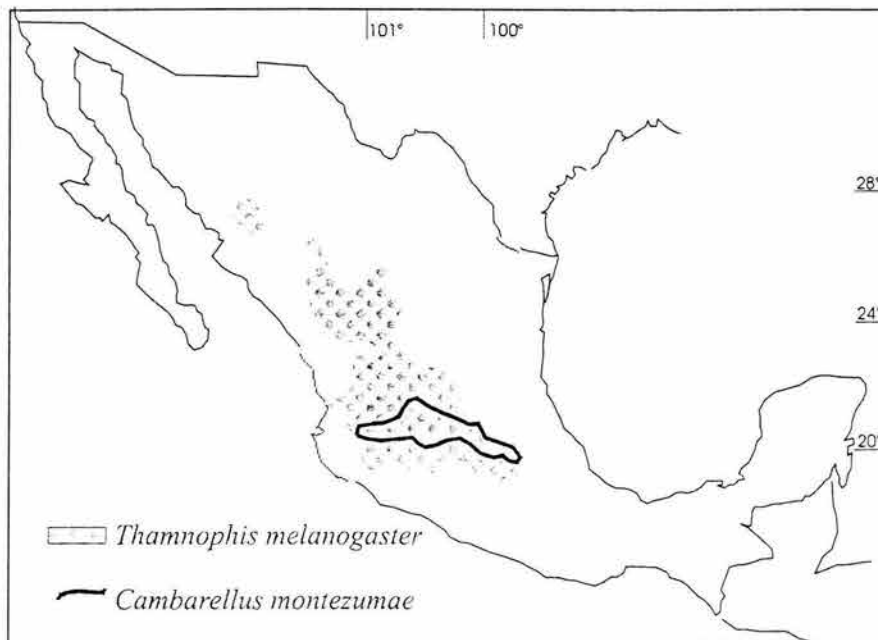


Fig. 1. Distribución de la culebra *T. melanogaster* y el acocil *C. montezumae*.

#### Morfología asociada a la ingestión de acociles

Las culebras de la tribu *Thamnophiini*, al igual que los colúbridos en general, poseen un hocico compuesto de cuatro partes óseas y articuladas que incrementan su movilidad y flexibilidad para tragar a sus presas (Gans 1961, Cundall y Gans 1979). Los huesos de la

barra palato-pterygoidea están involucrados en los movimientos para tragar a la presa, mientras que los de la maxila y dentario atrapan y retienen a la presa (Cundall 1983).

Las cuatro especies de *Regina* existen solo en Norteamérica. *Regina alleni* y *R. rigida* ingieren principalmente acociles no mudados y duros (Franz 1977), mientras que *R. septemvittata* y *R. grahamii* los comen recién mudados y blandos (Burghardt 1968, Hall 1969, Mushinsky y Hebrard 1977, Godley et al. 1984). La mayoría de ellos son ingeridos en las primeras 6 h después de la muda, cuando el exoesqueleto es blando, gelatinoso y fácilmente ingerible por las culebras (Godley et al. 1984). En *Regina* se ha considerado comer presas duras como una especialización posterior a comer presas blandas (Rossman 1963, Dwyer y Kaiser 1997).

Se han encontrado diferencias conductuales, de dimensiones de la cabeza y de dentición entre las especies de *Regina* que comen acociles blandos y las que los comen duros (Fontenot et al 1993, Franz 1977, Myer 1987). *Regina septemvittata* y *R. grahamii* comen acociles blandos, no constriñen a su presa y tienen cabezas relativamente más cortas (largo cabeza/LHC) y angostas (ancho/largo cráneo) en comparación con sus congéneres *R. alleni* y *R. rigida*, que comen a los acociles duros (Fig. 2a, b; Nakamura y Smith 1960, Dwyer y Kaiser 1997). Considerando 21 características del cráneo, Dwyer y Kaiser (1997) concluyen que *R. septemvittata* y *R. grahamii* presentan dimensiones del cráneo más similares al género *Nerodia* que se alimenta principalmente de presas blandas (peces; Mushinsky y Hebrard 1977, Mushinsky y Lotz 1980). Por su parte, *T. melanogaster* tiene una cabeza angosta (Smith 1942), característica similar de las especies que se alimentan de presas blandas (Dwyer y Kaiser 1997).

Respecto a la dentición, *R. septemvittata* y *R. grahamii* poseen dientes maxilares puntiagudos y orientados posteriormente posiblemente para atravesar a las presas blandas y con un intervalo del número de dientes de 23 a 28 (Nakamura y Smith 1960, Rossman 1963) más amplio que los de *Regina alleni* (20-24) o *R. rigida* (26-29), que son de punta redondeada y con menor inclinación posterior (para sujetar presas duras, Nakamura y Smith 1960, Rossman 1963). Por su parte las culebras *Thamnophis melanogaster* presentan un intervalo del número de dientes maxilares amplio (24-32), los cuales son curvos, puntiagudos y orientados posteriormente para atravesar presas blandas (Rossman 1996). Al parecer dentro de las *Thamnophiini*, no existe asociación evidente entre el número de

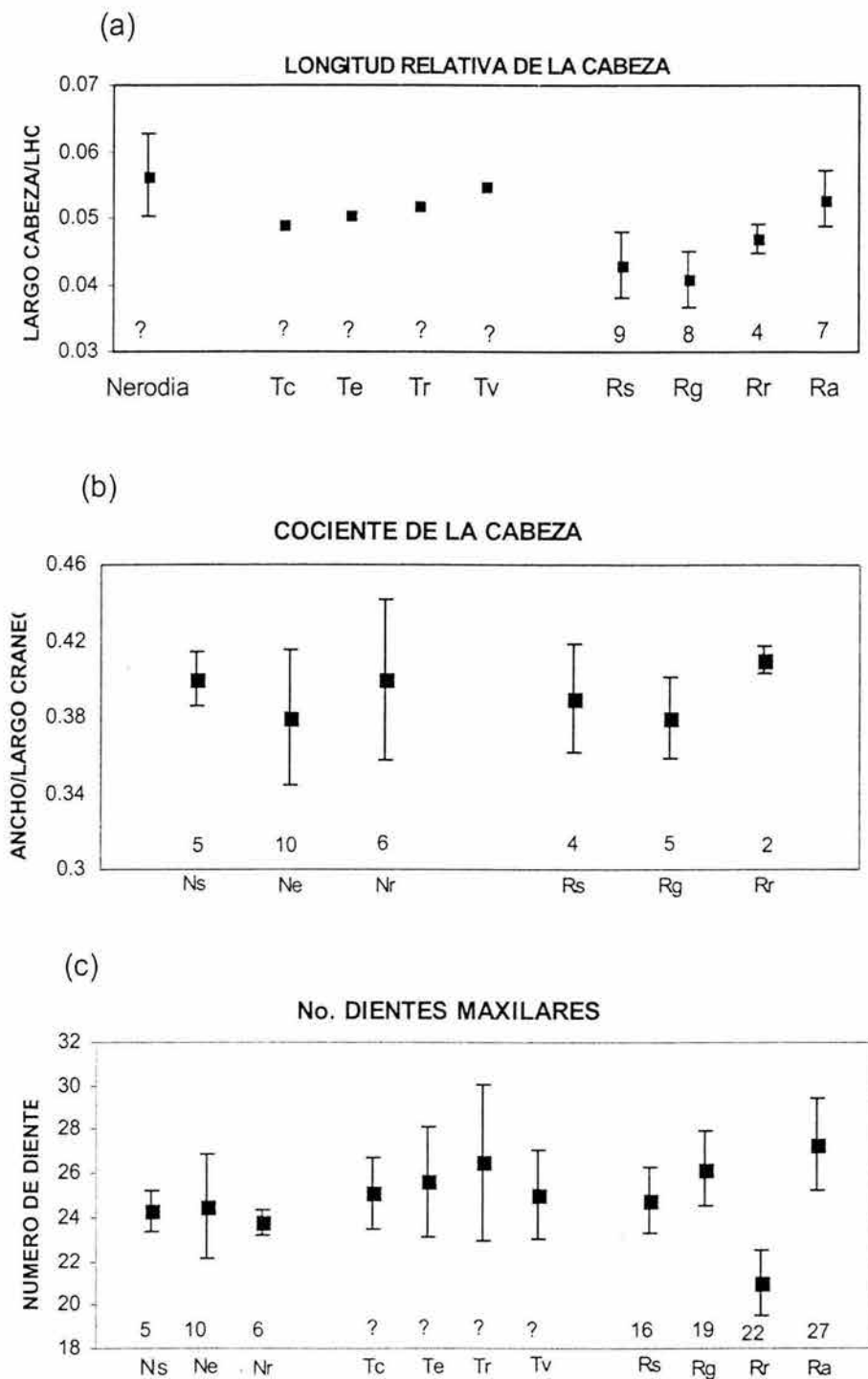


Fig. 2. Características morfológicas de la cabeza y dientes ( $X \pm d.e.$ ) registradas en algunas especies de *Nerodia*, *Thamnophis* y las especies de *Regina*. Los valores de la longitud relativa de la cabeza en (a), tomados de Rossman (1963). Para *Nerodia* el autor promedió 7 especies. Los valores del cociente de la cabeza en (b), tomados de Nakamura y Smith (1960). El número de dientes maxilares (c) se obtuvo de ambas fuentes. En (a) y (c) los valores de *Thamnophis* tomados de Rossman (1996), considerando solo las especies con dieta similar a *T. melanogaster* (sanguijuelas, lombrices, peces y renacuajos). Ns=*Nerodia sipedon*, Ne=*N. erythrogaster*, Nr=*N. rhombifera*, Tc=*Thamnophis couchi*, Te=*T. eques*, Tr=*T. rufipunctatus* T., Tv=*T. validus*, Rs=*Regina septemvittata*, Rg=*R. grahamii*, Rr=*R. rigida* y Ra=*R. alleni*. Número de culebras debajo cada línea.

## METODOS

La muestra consistió en 93 culebras *T. melanogaster* de 18 localidades en tres estados donde comen acocil y 103 culebras de 30 localidades en 5 estados donde no comen y adyacentes de las poblaciones donde si comen (Apéndices 1 y 2). Las culebras fueron capturadas de 1981 a 1986, colectadas y fijadas en formol al 10%. Se encuentran depositadas en el Laboratorio de Conducta del Instituto de Ecología, UNAM. También se midieron 29 culebras *R. grahamii* de 8 localidades en 4 estados de E.U.A. y 87 *R. septemvittata* de 37 localidades en 10 estados de E.U.A. (Apéndices 1 y 3). Todas de la colección del Florida Museum of Natural History de la Universidad de Florida, E.U.A.

A cada culebra se le registró: el sexó, el número de dientes maxilares, el largo de la cabeza (en mm, desde la punta del hocico hasta la sutura posterior de las escamas parietales, Fig. 3a), el ancho de la cabeza (en mm en la parte más ancha de la cabeza que generalmente coincidió con los extremos posteriores de los huesos dentarios, Fig. 3a), la longitud de la mandíbula (en mm, desde el extremo posterior de la última escama infralabial hasta la punta de la mandíbula, Fig. 3b) y la longitud hocico-cloaca (cm, LHC), para obtener los mismos índices de la Fig. 2, como se describe en la siguiente sección.

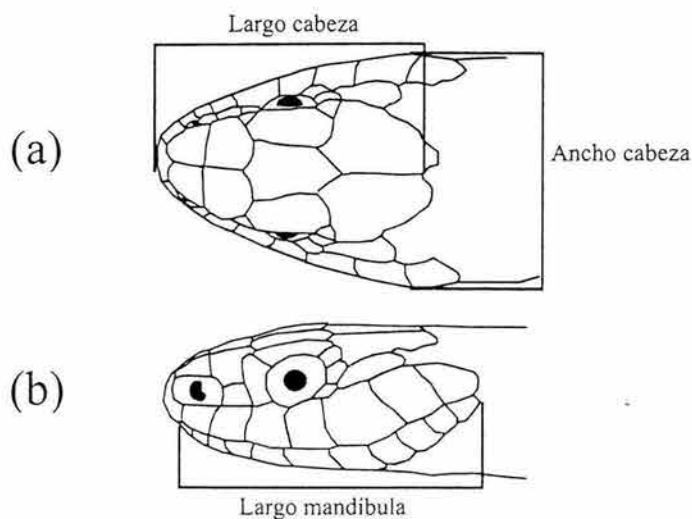


Fig. 3. Dimensiones de la cabeza registradas en *T. melanogaster*. (a) vista dorsal, (b) vista lateral.



## Análisis

Las dimensiones de la cabeza que se tomaron en cuenta fueron: (a) la longitud relativa de la cabeza (largo de la cabeza/LHC), (b) el cociente de la cabeza (ancho cabeza/largo cabeza), (c) el cociente de la mandíbula (ancho mandíbula/largo de la mandíbula) y (d) el índice de amplitud del hocico (IAH; Miller y Mushinsky 1990) a partir del área de una elipse, con la fórmula:

$$IAH = 2\pi[(AM^2+LM^2)/2]^{1/2}$$

Donde AM y LM son el ancho y largo de la mandíbula de la culebra, respectivamente. Este índice estima la circunferencia máxima de una presa que es capaz de ingerir una culebra de tamaño determinado.

Como se predice que las variables de las dimensiones de la cabeza tendrán valores intermedios entre, por una parte, *T. melanogaster* no come acocil y por la otra *R. grahamii*, *R. septemvittata*, o similares a las de estas últimas, en primer lugar se comparó *T. melanogaster* no come acocil versus *R. grahamii* y *R. septemvittata* con ANOVA planeada. Luego, cuando se encontró una diferencia significativa, se comparó con t-Student, *T. melanogaster* no come acocil versus *T. melanogaster* come acocil para detectar si la población acocilívora ha cambiado y se parece más *R. grahamii* y *R. septemvittata*. Se evaluó el poder de la prueba con la probabilidad del error tipo II cuando la  $H_0$  fue aceptada (Zar 1974). Como estos cocientes son dependientes del tamaño (LHC) de la culebra, también se realizaron regresiones de la longitud relativa de la cabeza, cociente de la cabeza, cociente de la mandíbula e IAH versus la LHC, para comparar las pendientes de esta relación, primero entre *T. melanogaster* no come acocil, *R. grahamii* y *R. septemvittata* con un ANCOVA, usando la LHC como covariable. Después, cuando se encontró una diferencia significativa, se comparó *T. melanogaster* no come acocil versus *T. melanogaster* come acocil, también con ANCOVA.

También se comparó el número de dientes maxilares de *T. melanogaster* come acocil con *T. melanogaster* no come acocil, *R. grahamii* y *R. septemvittata* sin una predicción considerando que no existe asociación evidente entre el número de dientes maxilares y la ingestión de acociles (ver sección de resultados).

En todos los análisis se agruparon los dos sexos porque no se encontraron diferencias sexuales en la longitud relativa de la cabeza, el cociente de la cabeza, el

cociente de la mandíbula, y el número de dientes maxilares de las culebras de *T. melanogaster* come y no come acocil, *R. septemvittata* y *R. grahamii*, excepto el IAH que fue significativamente mayor en los machos que en las hembras de *T. melanogaster* que no comen acocil (Apéndice 4). Como estas variables están influidas por el tamaño de las culebras (excepto el número de dientes), ambos sexos se compararon mediante un ANCOVA de las pendientes de la relación entre estas variables y el tamaño (LHC) de las culebras, usando la LHC como covariable (Apéndice 4). Para el número de dientes maxilares, ambos sexos se compararon con una t-Student (Apéndice 5), porque no se correlacionaron con el tamaño de las culebras (LHC), ni con la longitud de la mandíbula (correlaciones de Pearson), excepto para los individuos de *T. melanogaster* que no comen acocil (Apéndice 6).

En la mayoría de los casos, las medias de las variables fueron diferentes entre las localidades, pero se consideró que estas diferencias pueden ser atribuibles al tamaño de muestra pequeño de cada localidad y son justificados por la diversidad de localidades y Estados representados. Se usó un valor de alfa de 0.05 para señalar la significancia en todas las pruebas estadísticas. Se reportan las medias  $\pm$  una desviación estándar.

Finalmente, se realizaron dos análisis multivariados (discriminante y de componentes principales) sumando en la comparación a 42 culebras *T. eques* de 18 localidades de 3 estados del centro del país (Apéndices 1 y 3), para corroborar si los individuos de *T. melanogaster* que comen acocil, presentan adaptaciones morfológicas en las dimensiones de la cabeza y dentición más similares a las que presentan *R. grahamii* y *R. septemvittata* que con su congénere *T. eques*. *Thamnophis eques* es simpátrica con *T. melanogaster* en la mayor parte de su rango de distribución, y ambas son las culebras más abundantes en el Altiplano Mexicano. En éste análisis multivariado solo se incluyeron las variables absolutas (número de dientes maxilares, largo y ancho de la cabeza, longitud de la mandíbula, longitud hocico-cloaca y el índice de amplitud del hocico) y se excluyeron las variables de proporción (longitud relativa de la cabeza, cociente de la cabeza y cociente de la mandíbula). El análisis discriminante fue de validación cruzada, considerando a todas las variables en conjunto para determinar si los individuos de *T. melanogaster* que comen acocil son más confundidos con las dos especies de *Regina* que su congénere *T. eques*. El análisis de componentes principales agrupa a los individuos de acuerdo a los componentes

que contribuyen con la mayor variabilidad y permitió ver gráficamente el solapamiento de las 4 especies de culebras.

## RESULTADOS

### Longitud relativa de la cabeza

Se predice que los individuos *T. melanogaster* que no comen acocil, tendrán una longitud relativa de cabeza diferente a las dos especies de *Regina*, y por lo tanto los individuos de *T. melanogaster* que comen acocil la tendrán también diferente a los que no comen acocil.

La media de la longitud relativa de la cabeza fué similar entre las culebras de *T. melanogaster* no come acocil y las dos especies de *Regina* (comparación planeada  $F_{1,205}=0.79$ ,  $p=0.80$ ; Fig. 4 a). Cuando las pendientes de la relación longitud relativa de la cabeza-LHC se compararon entre los 3 grupos, usando la LHC como covariable, también se encontró que las culebras de *T. melanogaster* que no comen acocil fueron similares a *R. septemvittata* y *R. grahamii* (ANCOVA  $F_{2,204}=2.05$ ,  $p=0.15$ ).

### Cociente de la cabeza

Se predice que los individuos *T. melanogaster* que no comen acocil, tendrán un cociente de cabeza diferente a las dos especies de *Regina*, y por lo tanto los individuos de *T. melanogaster* que comen acocil lo tendrán también diferente a los que no comen acocil.

*Thamnophis melanogaster* que no come acocil tuvo una media del cociente de la cabeza ( $0.64\pm 0.13$  mm) significativamente mayor que las dos especies de *Regina* ( $0.59\pm 0.06$  y  $0.58\pm 0.09$  mm para *R. septemvittata* y *R. grahamii* respectivamente; Comparación planeada  $F_{1,215}=12.92$ ,  $p=0.001$ ; Fig. 4b). La media del cociente de la cabeza de *T. melanogaster* come acocil ( $0.62\pm 0.12$ ) fue ligeramente menor a la de *T. melanogaster* no come acocil, pero sin significancia estadística (t-Student= $0.73$ ,  $gl=194$ ,  $p=0.23$ , poder de la prueba= $0.60$ ), y por lo tanto la predicción aunque se cumplió en las muestras, no se apoyó estadísticamente. La predicción tampoco se cumplió al comparar las pendientes de la relación cociente cabeza-LHC, usando la LHC como covariable; se encontró que el cociente de la cabeza de *T. melanogaster* no come acocil fue similar a las dos especies de *Regina* (ANCOVA  $F_{2,204}=2.94$ ,  $p=0.05$ ).

### Cociente mandíbula

Se predice que los individuos *T. melanogaster* que no comen acocil, tendrán un cociente de mandíbula diferente a las dos especies de *Regina*, y por lo tanto los individuos de *T. melanogaster* que comen acocil lo tendrán también diferente a los que no comen acocil.

La muestra de las culebras de *T. melanogaster* no come acocil tuvo una media del cociente de mandíbula ( $0.70 \pm 0.12$  mm) significativamente mayor a *Regina septemvittata* ( $0.58 \pm 0.05$  mm) y *R. grahamii* ( $0.57 \pm 0.08$  mm; Comparación planeada  $F_{1,216} = 92.15$ ,  $p = 0.0001$ ). Consistente con la predicción, la media del cociente de mandíbula de *T. melanogaster* come acocil ( $0.69 \pm 0.12$  mm) fue ligeramente menor a la de *T. melanogaster* no come acocil en las muestras, pero no difirió significativamente ( $t\text{-Student} = 0.22$ , g.l.=193,  $p = 0.41$ , poder de la prueba=0.60). Al comparar las pendientes de la relación cociente mandíbula-LHC, *T. melanogaster* no come acocil presentó mandíbulas relativamente más anchas que las dos especies de *Regina* (ANCOVA  $F_{2,205} = 26.6$ ,  $P = 0.001$ ). *Thamnophis melanogaster* come acocil fue similar a la muestra no come acocil (ANCOVA  $F_{1,170} = 0.06$ ,  $p = 0.80$ ).

### Índice de amplitud del hocico (IAH)

Se predice que los individuos *T. melanogaster* que no comen acocil, tendrán un IAH diferente a las dos especies de *Regina*, y por lo tanto los individuos de *T. melanogaster* que comen acocil lo tendrán también diferente a los que no comen acocil.

En esta variable la predicción si se cumplió al comparar las medias del IAH. La media del IAH de *T. melanogaster* no come acocil ( $76.11 \pm 15.60$  mm) fue significativamente mayor que las dos especies de *Regina* (Comparación planeada  $F_{1,216} = 60.77$ ,  $p = 0.0001$ , Fig. 4 d). La media del IAH de *T. melanogaster* come acocil ( $71.06 \pm 15.23$  mm) fue significativamente menor al de *T. melanogaster* no come acocil ( $t\text{-Student} = 2.29$ , g.l.=195,  $p = 0.011$ ). Al comparar las pendientes de la relación IAH-LHC, usando las LHC como covariable, se encontró que las culebras de *T. melanogaster* que no comen acocil presentaron un IAH mayor a *R. septemvittata* y *R. grahamii* (ANCOVA  $F_{2,205} = 8.23$ ,  $p = 0.0004$ ). El IAH de *T. melanogaster* come acocil fue similar a *T. melanogaster* no come acocil (ANCOVA  $F_{1,171} = 1.58$ ,  $p = 0.21$ ).



### Cociente mandíbula

Se predice que los individuos *T. melanogaster* que no comen acocil, tendrán un cociente de mandíbula diferente a las dos especies de *Regina*, y por lo tanto los individuos de *T. melanogaster* que comen acocil lo tendrán también diferente a los que no comen acocil.

La muestra de las culebras de *T. melanogaster* no come acocil tuvo una media del cociente de mandíbula ( $0.70 \pm 0.12$  mm) significativamente mayor a *Regina septemvittata* ( $0.58 \pm 0.05$  mm) y *R. grahamii* ( $0.57 \pm 0.08$  mm; Comparación planeada  $F_{1,216} = 92.15$ ,  $p = 0.0001$ ). Consistente con la predicción, la media del cociente de mandíbula de *T. melanogaster* come acocil ( $0.69 \pm 0.12$  mm) fue ligeramente menor a la de *T. melanogaster* no come acocil en las muestras, pero no difirió significativamente ( $t\text{-Student} = 0.22$ ,  $g.l. = 193$ ,  $p = 0.41$ , poder de la prueba = 0.60). Al comparar las pendientes de la relación cociente mandíbula-LHC, *T. melanogaster* no come acocil presentó mandíbulas relativamente más anchas que las dos especies de *Regina* (ANCOVA  $F_{2,205} = 26.6$ ,  $P = 0.001$ ). *Thamnophis melanogaster* come acocil fue similar a la muestra no come acocil (ANCOVA  $F_{1,170} = 0.06$ ,  $p = 0.80$ ).

### Índice de amplitud del hocico (IAH)

Se predice que los individuos *T. melanogaster* que no comen acocil, tendrán un IAH diferente a las dos especies de *Regina*, y por lo tanto los individuos de *T. melanogaster* que comen acocil lo tendrán también diferente a los que no comen acocil.

En esta variable la predicción si se cumplió al comparar las medias del IAH. La media del IAH de *T. melanogaster* no come acocil ( $76.11 \pm 15.60$  mm) fue significativamente mayor que las dos especies de *Regina* (Comparación planeada  $F_{1,216} = 60.77$ ,  $p = 0.0001$ , Fig. 4 d). La media del IAH de *T. melanogaster* come acocil ( $71.06 \pm 15.23$  mm) fue significativamente menor al de *T. melanogaster* no come acocil ( $t\text{-Student} = 2.29$ ,  $g.l. = 195$ ,  $p = 0.011$ ). Al comparar las pendientes de la relación IAH-LHC, usando las LHC como covariable, se encontró que las culebras de *T. melanogaster* que no comen acocil presentaron un IAH mayor a *R. septemvittata* y *R. grahamii* (ANCOVA  $F_{2,205} = 8.23$ ,  $p = 0.0004$ ). El IAH de *T. melanogaster* come acocil fue similar a *T. melanogaster* no come acocil (ANCOVA  $F_{1,171} = 1.58$ ,  $p = 0.21$ ).

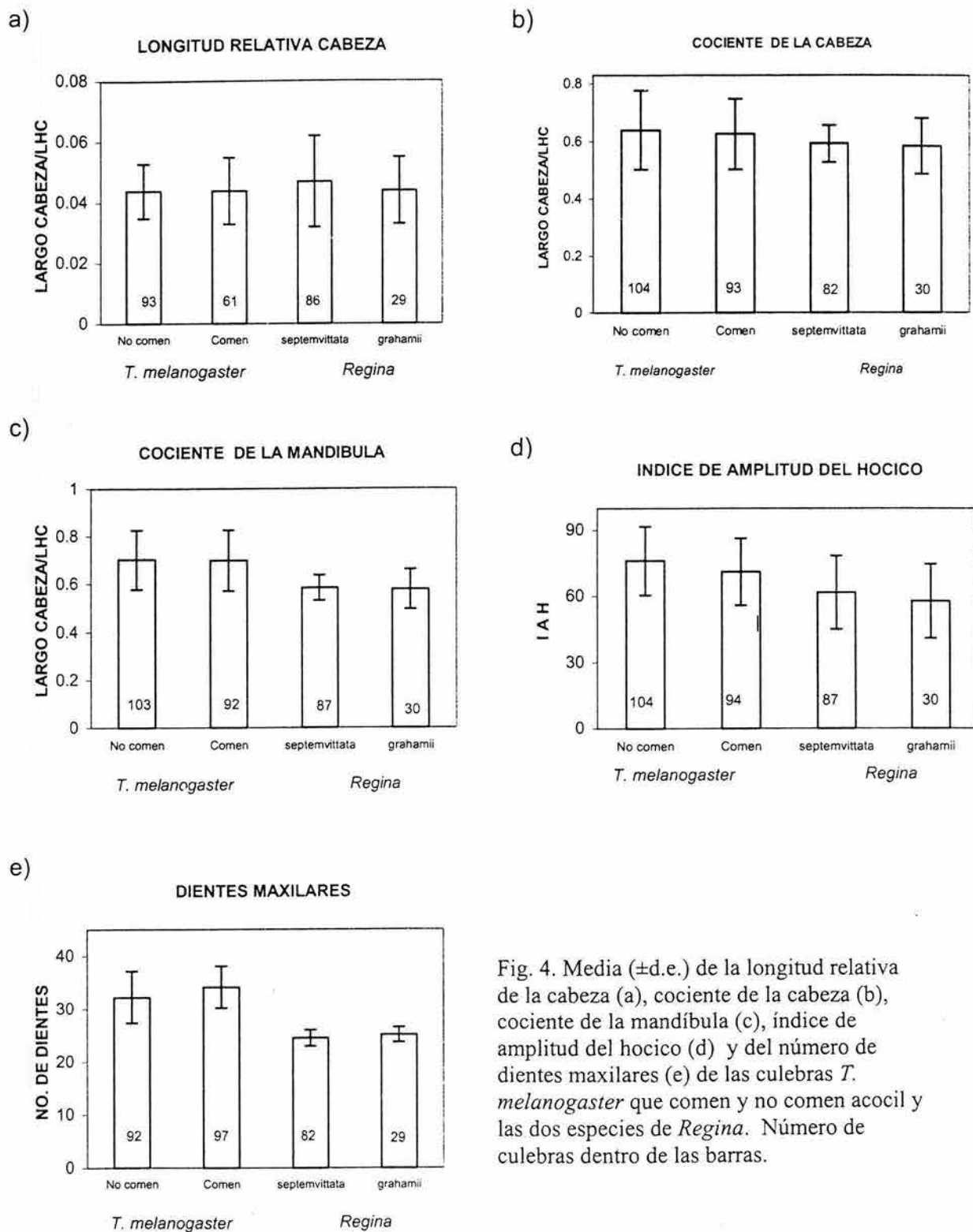


Fig. 4. Media ( $\pm$ d.e.) de la longitud relativa de la cabeza (a), cociente de la cabeza (b), cociente de la mandíbula (c), índice de amplitud del hocico (d) y del número de dientes maxilares (e) de las culebras *T. melanogaster* que comen y no comen acocil y las dos especies de *Regina*. Número de culebras dentro de las barras.



### Número de dientes

Aunque no existía una predicción para el número de dientes maxilares, estos presentaron un patrón interesante. Las culebras de *T. melanogaster* que come acocil ( $32.2 \pm 4.9$  dientes) presentaron en promedio 7 dientes maxilares más que *Regina grahamii* ( $25 \pm 0.05$  dientes), y 8 más que *R. septemvittata* ( $24.4 \pm 1.5$  dientes; Comparación planeada,  $F_{1,190} = 227.6$ ,  $p = 0.0001$ ; Fig. 4 e). La muestra de *T. melanogaster* que come acocil tuvo 2 dientes maxilares más ( $34.1 \pm 3.9$ ) que las que no comen acocil ( $t\text{-Student} = 2.92$ ,  $g.l. = 187$ ,  $p = 0.001$ ). Esta diferencia entre las muestras de *T. melanogaster* que comen y que no comen acocil, no es atribuible a la influencia del tamaño de las culebras de las que no comen acocil (en las que se encontró una relación positiva y significativa entre el número de dientes maxilares y la LHC, apéndice 6), porque la LHC fue similar entre ambos grupos de culebras ( $t\text{-Student} = 1.01$ ,  $g.l. = 172$ ,  $p = 0.31$ ).

### Análisis multivariado

El análisis discriminante con las 6 variables de dentición, dimensiones de la cabeza y cuerpo, clasificó correctamente al 64.3% de las 311 culebras utilizadas. De las culebras de *T. melanogaster* que come acocil (81 culebras), el 11% fue clasificada como alguna de las dos especies de *Regina*, y solo el 3.7% fue confundido como *T. eques* (Tabla 1). De los individuos de *T. melanogaster* que no come acocil (88 culebras), el 19% fue confundido con alguna de las dos especies de *Regina*, y solo el 7% con *T. eques* (Tabla 1). De los individuos de *T. eques* (42 culebras) solo el 9.5% fueron confundidos con *T. melanogaster* que come acocil y ninguno con *T. melanogaster* que no come acocil. Tampoco hubo individuos de *T. eques* confundidos con *Regina* (Tabla 1). Estos resultados sugieren que *T. melanogaster* (que come y que no come acocil) tiene dimensiones de la cabeza, cuerpo y número de dientes más similares a las dos especies de *Regina*, que a su congénere *T. eques*.

En el análisis de componentes principales, los dos primeros componentes explicaron el 89.7% de la varianza (Tabla 2) y mostraron que *T. melanogaster* que come acocil y que no come acocil se encuentran muy solapadas en sus valores de los dos componentes (Fig. 5), siendo difícil separar a ambos grupos de culebras. Ambos grupos se solapan también con las dos especies de *Regina* y con *T. eques*, pero ésta última especie nunca llegó a solaparse con las dos especies de *Regina* (Fig. 5). Este resultado también sugiere que *T.*



*melanogaster* (come y no come acocil) tiene dimensiones de la cabeza, cuerpo y número de dientes más similares a las dos especies de *Regina*, que a su congénere *T. eques*.

Tabla 1. Número de culebras clasificadas dentro de cada especie en el análisis discriminante considerando las 6 variables de dentición, dimensiones de la cabeza y cuerpo.

Especie verdadera	n	Especie de Clasificación				
		<i>Regina grahamii</i>	<i>Regina septemvittata</i>	<i>Thamnophis melanogaster</i> come acocil	<i>Thamnophis melanogaster</i> no come acocil	<i>Thamnophis eques</i>
<i>R. grahamii</i>	29	12	17	0	0	0
<i>R. septemvittata</i>	81	22	59	0	0	0
<i>T. melanogaster</i>						
come acocil	81	7	2	51	18	3
no come acocil	88	7	10	21	44	6
<i>T. eques</i>	42	0	0	4	0	38

Tabla 2. Coeficientes que los dos componentes principales aportan a cada una de las 6 variables de dentición, dimensiones de la cabeza y cuerpo.

	Componente Principal 1	Componente Principal 2
LHC	-0.43	0.22
Número de dientes	-0.27	-0.92
Ancho cabeza	-0.44	0.001
Largo cabeza	-0.38	-0.04
Largo Mandíbula	-0.43	0.23
IAH	-0.44	0.17
Eigenvalor	4.659	0.722
Proporción	0.777	0.120
Acumulativa	0.777	0.897

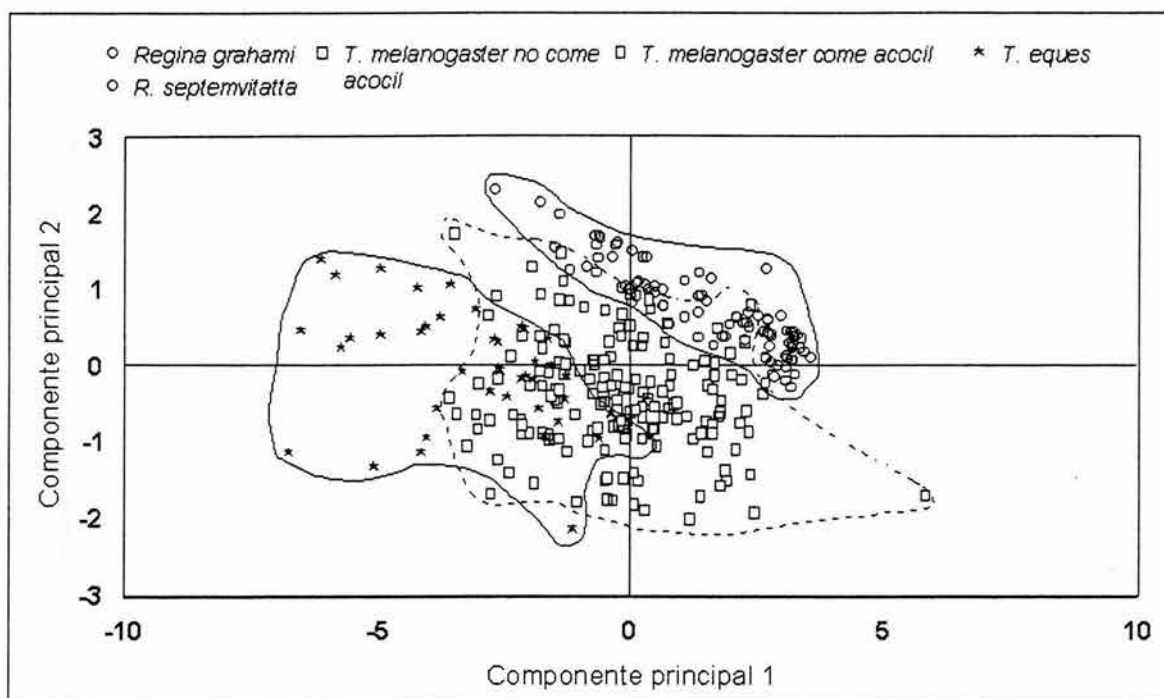


Fig. 5. Análisis de componentes principales del número de dientes maxilares, largo y ancho de la cabeza, longitud de la mandíbula, longitud hocico-cloaca y el índice de amplitud del hocico de las culebras *T. melanogaster* come y no come acocil, *T. eques* y las dos especies de *Regina*.

## DISCUSIÓN

La muestra de *T. melanogaster* come acocil, presentó una longitud relativa de cabeza similar a *T. melanogaster* no come acocil. La predicción se cumplió para el IAH, el cociente de la cabeza y el de la mandíbula, que fueron intermedios por una parte entre *T. melanogaster* no come acocil y por la otra *R. grahamii*, *R. septemvittata*, aunque para los dos últimos no se detectó diferencia estadística significativa. Las culebras de *T. melanogaster* come acocil presentaron en promedio 2 dientes más que *T. melanogaster* no come acocil y hasta 8 dientes más que ambas especies de *Regina*. El análisis multivariado sugiere que *T. melanogaster* (come y no come acocil) tiene dimensiones de la cabeza, cuerpo y número de dientes más similares a las dos especies de *Regina*, que a su congénere *T. eques*. Este es consistente con la hipótesis de un posible caso de convergencia morfológica entre las poblaciones de *T. melanogaster* que comen acocil recién mudado blando y las dos especies de *Regina* (*R. grahamii* y *R. septemvittata*) que también lo comen.

Como posible consecuencia de la invasión de un posible nuevo nicho alimentario por *T. melanogaster*, al incluir en su dieta a los acociles *C. montezumae* recién mudados.

La convergencia morfológica sutil entre *T. melanogaster* come acocil y las dos especies de *Regina*, puede ser resultado de: (1) una baja presión selectiva sobre la ingestión de los acociles en *T. melanogaster*, por no ser una presa especialmente redituable. De ocurrir esto, la actividad depredadora sobre el acocil no tendría repercusiones adecuacionales significativas. (2) Un efecto adaptativo disminuido por las múltiples funciones que una estructura puede tener (Rossman y Myer 1990). Las funciones alternativas de la morfología de la cabeza de *T. melanogaster* podrían estar más relacionadas al tamaño o forma de sus principales presas, como los vertebrados acuáticos (Forsman y Shine 1997), más que a la función relacionada con la ingestión de acociles, una presa secundaria (35% de los estómagos obtenidos con alguna presa, Lozoya 1988). (3) Existe convergencia morfológica pero no fue plenamente apoyada en este estudio. Para apoyar la existencia de adaptación local sería necesaria una comparación geográfica más amplia y con tamaños de muestras grandes de las variaciones interpoblacionales de las dimensiones de la cabeza, la dentición de la culebra y sobre todo de la determinación genética de estas diferencias (Arnold 1981 b, c). También un estudio experimental donde se intercambien individuos de ambas localidades de *T. melanogaster* (comen y no comen acocil) ayudaría a definir la existencia de adaptación local.

La falta de apoyo a la hipótesis también puede ser consecuencia de la reciente aparición de la acocilofagia en *T. melanogaster* (Arnold 1981a). Sólo un criterio sugiere que la acocilofagia es reciente: La restringida expansión geográfica del fenómeno. La acocilofagia de *T. melanogaster* se presenta solo en un área de 6000 km<sup>2</sup> en el norte del Eje Neovolcánico Transversal (Lozoya 1988), 3% del total del área de simpatria del acocil y *T. melanogaster*. Se restringe al sistema del Alto Lerma y a una subcuenca del sistema del Pánuco, pero no ha avanzado hacia el Bajo Lerma. Es posible que la acocilofagia se originó en ambos sistemas y posteriormente el parteaguas actuó como barrera física para separar por lo menos parcialmente, las poblaciones que comen y no comen acocil (Fig. 1 del capítulo II). O alternativamente, se originó en el sistema del Tula y solo se ha expandido al sistema del Lerma a través de la zona de baja altitud que existe entre ambos sistemas (Fig. 1 del capítulo II). El origen y la evolución del fenómeno de la acocilofagia

podrán evaluarse con un estudio filogeográfico (Foster y Cameron 1996), que evalúe la proximidad genética entre las poblaciones de *T. melanogaster* que comen y no comen acocil en ambos sistemas.

El cráneo es el sistema más complejo de huesos del cuerpo de las serpientes y junto con la dentición están directamente involucrados en sus capacidades alimentarias, siendo indicadores importantes de especializaciones tróficas (Cundall y Rossman 1984). De esta forma, se ha propuesto que la morfología de la dentición de las culebras está asociada con su tipo de presa, aunque con muy pocos ejemplos, como el de Rasmussen (1996), quien relacionó el número de dientes maxilares con el tipo de presa de las especies de *Dipsadoboa*, un género africano arborícola. Además de encontrar una variación geográfica y sexual en el número de dientes, encontró que las especies que se alimentan exclusivamente de anuros presentan un mayor número de dientes que las que se alimentan de anuros y lagartijas.

*Thamnophis melanogaster* tiene dientes maxilares curvos, puntiagudos y orientados posteriormente para atravesar presas blandas, por lo que la acocilofagia parece ser sólo posible durante la fase blanda y vulnerable en la muda de los acociles. Solo pocas especies de culebras incluyen algún tipo de presa dura en su dieta, con sus respectivas adaptaciones morfológicas, en particular de la dentición, para lograr ingerirlas. Por ejemplo, los dientes maxilares largos de *Storeria* permiten la extracción de los caracoles terrestres (Rossman y Myer 1990) o los dientes maxilares con punta redondeada de *Regina alleni* y *R. rigida* para la manipulación e ingestión de los acociles duros, no mudados (Dwyer y Kaiser 1997). El mayor número de dientes maxilares de la muestra de *T. melanogaster* come acocil ( $34.1 \pm 3.9$  dientes) en comparación a la muestra que no come acocil ( $32.2 \pm 4.9$  dientes), no puede interpretarse como una adaptación morfológica para la ingestión de los acociles blandos. Porque esto sería una adaptación en contra de la predicción de una reducción del número de dientes maxilares, ya que las dos especies de *Regina* que también ingieren los acociles blandos, tienen 7-8 dientes maxilares menos que *T. melanogaster* no come acocil. Esta diferencia intergenérica del número de dientes maxilares sugiere una diferencia filogenética relacionada a la ingestión de acociles de *Regina*, no presente en los individuos de *T. melanogaster* que los comen. Estas diferencias pueden también ser el efecto de las diferencias de tamaño de una muestra grande de *T. melanogaster* en este estudio y de las

muestras más pequeñas de las dos especies de *Regina* (16-19 culebras) de los estudios en los que se basaron las predicciones.

Se ha sugerido que las adaptaciones alimentarias de la forma y dimensiones de la cabeza de las serpientes evolucionan previamente a las adaptaciones de la dentición (Lee et al. 1999). De haber ocurrido así, la tasa de cambio evolutivo sobre la manipulación de las presas con el hocico de las serpientes y su capacidad para tragar presas grandes (Arnold 1993), es mayor que la de los dientes maxilares y su capacidad para tragar y sujetar a la presa, lo que explicaría porque *T. melanogaster* presenta poca similitud morfológica con sus conespecíficos del género *Regina*.

Las diferencias pequeñas y en su mayoría no significativas entre las dimensiones de la cabeza de las poblaciones de *T. melanogaster* que comen acocil y las que no comen, también podrían ser explicadas por la posibilidad de una preadaptación morfológica a la acocilofagia de *T. melanogaster*. Este escenario sería apoyado por una posible cercanía morfológica entre *T. melanogaster* y *Regina*. El análisis multivariado apoya esta hipótesis porque ambos grupos de *T. melanogaster* mostraron dimensiones de la cabeza, cuerpo y número de dientes similares entre sí y también con mayor similitud con las dos especies de *Regina*, que con su congénere *T. eques*. Se ha propuesto que el género *Thamnophis* es un grupo monofilético (de Queiroz et al. 2002) que existe en el Altiplano Mexicano desde hace aproximadamente cuatro a cinco millones de años (Mao y Dessauer 1971, Smith y Huheey 1960, de Queiroz et al. 2002), mientras que el género *Regina* es considerado un grupo polifilético (Alfaro y Arnold 2001), más reciente que *Thamnophis*, presente en Norteamérica desde hace aproximadamente 2 millones de años (Mao y Dessauer 1971). Se sugiere que las dos especies que comen acocil blando (*R. grahamii* y *R. septemvittata*) forman un linaje evolutivo independiente de las dos especies que comen acocil duro (*R. alleni* y *R. rigida*; Alfaro y Arnold 2001). En consecuencia, la acocilofagia en *Regina* puede considerarse un fenómeno de convergencia alimentaria reciente (analogía), tanto entre sus dos pares de especies, como con *T. melanogaster*, y no como una homología resultado de un ancestro común de *Regina* y *T. melanogaster* y compartido más primitivamente con *T. eques*. Filogenéticamente, *T. eques* y *T. melanogaster* se encuentran ubicadas en diferentes clados (de Queiroz et al. 2002). Sin embargo no es posible determinar si la ingestión de acocil es realmente una analogía o es una homología. Para

aclarar este problema sería necesario hacer un estudio de la filogenia de la tribu Thamnophiini con muchas especies más. La rareza de éste fenómeno de acocilofagia dentro de las poblaciones de *T. melanogaster* y en las especies de la familia colubridae, apoya la hipótesis de una conducta análoga más que homóloga.

Por lo tanto, la ingestión de acocil mudado blando por algunas poblaciones de *T. melanogaster* es más probable como un fenómeno de invasión de un nuevo nicho alimentario, probablemente desarrollado en especies de hábitos acuáticos diurnos donde la visión es un factor importante en la integración del reconocimiento de la presa.

La posible relevancia de las diferencias pequeñas y en su mayoría no significativas entre las dimensiones de la cabeza de las poblaciones de *T. melanogaster* que comen acocil y las que no comen puede ser determinada a partir de estudios que involucren tanto la cinemática del cráneo como la dentición, evaluando la manipulación por las culebras y considerando el aspecto físico del acocil, como su dureza. Por su parte la dentición podría tener otras funciones más importantes que las relacionadas con la captura, manipulación e ingestión de los acociles y que plantea la posibilidad de definir cuáles pueden ser las otras funciones de la dentición maxilar.



## REFERENCIAS

- Alfaro, M. E. y S. J. Arnold. 2001. Molecular systematics and evolution of *Regina* and the *Thamnophiine* snakes. *Mol. Phylogenet. Evol.* 21:408-423.
- Arnold, J. 1981 a. The microevolution of feeding behavior. En: Foraging behavior: ecological, ethological and psychological approaches. A. Kamil y T. Sargent (eds.), Garland Press, New York. pp. 409-453.
- Arnold, J. 1981 b. Behavioral variation in natural populations. I. Phenotypic, genetic and environmental correlations between chemoreceptive responses to prey in the garter snake, *Thamnophis elegans*. *Evolution* 35(3): 489-509.
- Arnold, J. 1981 c. Behavioral variation in natural populations. II. The inheritance of feeding response in crosses between geographic races of the garter snake *Thamnophis elegans*. *Evolution* 35(3):510-515.
- Arnold, S. J. 1993. Foraging theory and prey size-predator-size relations in snakes. En: Snakes. Ecology and Behaviour. Siegel, R. A. y J. T. Collins (eds). McGraw-Hill, Inc. USA.
- Burghardt, G. M. 1968. Chemical preference studies on newborn snakes of three sympatric species of *Natrix*. *Copeia* 1968: 727-737.
- Cundall, D. 1983. Activity of head muscles during feeding by snakes: a comparative study. *Amer. Zool.* 23:383-396.
- Cundall, D. y C. Gans. 1979. Feeding in water snakes: an electromyographic study. *Exp. Zool.* 209: 189-208.
- Cundall, D. y D. A. Rossman. 1984. Quantitative comparisons of skull form in the colubrid snake genera *Farancia* and *Pseudoeryx*. *Herpetologica* 40:388-405.
- de Quiroz, A., R. Lawson y J. A. Lemos-Espinal. 2002. Phylogenetic relationships of North American Garter snakes (*Thamnophis*) based on four mitochondrial genes: How much DNA sequence is enough?. *Mol. Phylogenet. Evol.* 22:315-329.
- Drummond, H. 1983. Aquatic foraging in garter snakes: a comparison specialist and generalist. *Behaviour* 86:1-30.
- Drummond, H. y C. Macías-García. 1989. Limitations of a generalist: a field comparison of foraging snakes. *Behaviour* 108(2):23-43.
- Dwyer, C. M. y H. Kaiser. 1997. Relationship between skull form and prey selection in



- the *Thamnophiine* snake genera *Nerodia* and *Regina*. *J. Herpetol.* 31:463-475.
- Fontenot, L., S. G. Platt y C. M. Dwyer. 1993. Observations on crayfish predation by water snakes, *Nerodia* (reptilia: Colubridae). *Brimeleya* 19: 95-99.
- Forsman, A. Y R. Shine. 1997. Rejection of non-adaptive hypotheses for intraspecific variation in trophic morphology in gape-limited predators. *Biol. J. Linnean Soc.* 62:209-223.
- Foster, S. A. y S. A. Cameron. 1996. Geographic variation in behavior: A phylogenetic framework for comparative studies. En: *Phylogenies and the comparative method in animal behavior*. Martins, E. P. (ed). Oxford University Press. USA.
- Franz, R. 1977. Observations on the food, feeding behavior and parasites of the striped swamp snake *Regina alleni*. *Herpetologica* 33:91-94.
- Gans, C. 1961. The feeding mechanism of snakes and its possible evolution. *Amer. Zool.* 1:217-227.
- Godley, J. S. 1980. Foraging ecology of the striped swamp snake *Regina alleni* in Southern Florida. *Ecol. Monog.* 50:411-436.
- Godley, J. S., R. W. McDiarmid y N. N. Rojas. 1984. Estimating prey size and number in crayfish-eating snakes, genus *Regina*. *Herpetologica*. 40:82-88.
- Hall, R. J. 1969. Ecological observations on Graham's watersnake (*Regina grahamii*). *Amer. Midl. Nat.* 81: 156-163.
- Lee, M. S., Gorden, L. B. y M. W. Caldwell. 1999. The origen of snake feeding. *Nature* 400:655-659.
- Lozoya, H. 1988. Variación geografica en la dieta de la culebra jarretera del eje neovolcanico (*Thamnophis melanogaster*). Tesis Licenciatura. Fac. de Ciencias, UNAM.
- Mao, S. H. y H. C. Dessauer. 1971. Selective neutral mutations, transferrins and the evolution of *Natricinae* snakes. *Comp. Biochem. Physiol.* 40A: 669-680.
- Macías-García, C. y H. Drummond. 1988. Seasonal and ontogenetic variation in the diet of the Mexican garter snake, *Thamnophis eques*, in Lake Tecocomulco, Hidalgo. *J. Herpetol.* 22(2):129-134.
- Miller, D. E. y H. R. Mushinsky. 1990. Foraging ecology and prey size in the Mangrove water snake, *Nerodia fasciata compressicauda*. *Copeia* 1990:1099-1106.

- Mushinsky, H. R. y J. J. Hebrard. 1977. Food partitioning by five species of water snakes in Louisiana. *Herpetologica* 33:162-166.
- Mushinsky, H. R., J. J. Hebrard y D. S. Vodopich. 1982. Ontogeny of water snake foraging ecology. *Ecology* 63:11624-1629.
- Mushinsky, H. R. y H. Lotz. 1980. Chemoreceptive responses of two sympatric water snakes to extracts of commonly ingested prey species: ontogenetic and ecological considerations. *J. Chem. Ecol.* 6: 523-535.
- Mushinsky, H. R. y D. E. Miller. 1993. Predation on water snakes: ontogenetic and interspecific considerations. *Copeia* 1993(3):660-665.
- Myer, P. A. 1987. Feeding behavior of the glossy crayfish snake, *Regina rigida*. *Bull. Maryland Herpetol. Soc.* 23:168-170.
- Nakamura, E. J. y H. M. Smith. 1960. A comparative study of selected characters in certain American species of watersnakes. *Trans. Kansas Acad. Sci.* 63:102-113.
- Rasmussen, J. B. 1996. Maxillary tooth number in the African tree-snakes genus *Dipsadoboa*. *J. Herpetol.* 30(2):297-300.
- Rossman, D. A. 1963. Relationships and taxonomic status of the North American natricine snake genera *Liodites*, *Regina* and *Clonophis*. *Occ. Pap. Mus. Zool. Louisiana State Univ.* 29:1-29.
- Rossman, D. A. 1996. The garter snakes. *Ecology and Evolution*. Univ. Oklahoma Press. 332 pp.
- Rossman, D. A. y P. A. Myer. 1990. Behavioral and morphological adaptations for snail extraction in the North American Brown snakes (Genus *Storeria*). *J. Herpetol.* 24(4):434-438.
- Shine, R. 1993. Sexual dimorphism in snakes. En: *Snakes. Ecology and Behaviour*. Siegel, R. A. y J. T. Collins (eds). McGraw-Hill, Inc. USA.
- Smith, H. M. y J. E. Huhhey. 1960. The watersnake genus *Regina*. *Trans. Kansas Acad. Sci.* 63(3):156-164.
- Zar, J. H. 1974. *Biostatistical análisis*. Prentice Hall, Inc. New Jersey.

Apéndice 1. Tamaños ( $\bar{X} \pm d.e.$  y rango) de los ejemplares utilizados y su dieta reportada. Las descripciones de la dieta de *T. melanogaster* son reportadas por Manjarrez y Drummond (no publicados), las de *Regina* por Burghardt (1968), Hall (1969), Mushinsky y Hebrard (1977) y Godley et al. (1984) y las de *T. eques* por Drummond y Macías-García (1989) y Macías-García y Drummond (1988).

	n	LHC (cm)	Dieta
<i>T. melanogaster</i>			
no come acocil	103	39.75±9.7 (19.5-59.5)	Sanguijuelas, lombrices, peces, renacuajos.
come acocil	93	37.54±11.3 (15.0-56.6)	Sanguijuelas, lombrices, peces, renacuajos, acociles.
<i>R. septemvittata</i>	87	29.53±14.9 (11.5-65.0)	Acocil recién mudado
<i>R. grahamii</i>	19	29.34±17.7 (18.0-77.0)	Acocil recién mudado
<i>T. eques</i>	42	55.78±11.51 (31.5-79.0)	Sanguijuelas, ranas, peces y salamandras.

Apéndice 2. Localidad de colecta de las culebras *T. melanogaster* que comen y no comen acocil, utilizadas en las mediciones morfológicas de la cabeza.

**No comen acocil**

LOCALIDAD	Número de Culebras
<b>Estado de México</b>	
Canales de Riego en Temascalcingo	11
Km 107 Mex-Qro	10
Presa Hacienda Pastaje	2
Presa I. Ramirez	4
Presa entre Calpulalpan y Mex-Qro	7
Rancho La Fe, km 116.5 Car. Mex-Qro	2
Rio Lerma en Atlacomulco	2
San Antonio Los Remedios	3
San Miguel Almaya	4
San Andres Timilpan	3
Santa Rosa entre Rio Lerma	2
Tuxtepec y Amealco	2
1 km antes Presa I. Ramirez	3
<b>Jalisco</b>	
Lago de Chapala, San. Pedro Testitán	5
<b>Hidalgo</b>	
Laguna Nopala	2
Presa Lim. Mex-Hgo	1
Presa Sta. Teresa	3
Santiago Mexquitlan	2
<b>Michoacán</b>	
Desviación Maravatio, (entre Tepux y Agua)	5
Lago Patzcuaro	2
Lago Cuitzeo	3
Lago de Chapala, Petatan	2
Pozas en la desviación a Maravatio	8
Presa Zaragoza	3
km3 entre Tepuxtepec y la Paz	2
<b>Queretaro</b>	
Amealco (la curva)	2
Km 47 entre Amealco-La Paz	2
Poza C, Amealco	2
<b>Zacatecas</b>	
Parte W Rancheria Sta. Cruz	1
Zacatecas	1

## Apendice 2. Continuación.

**Comen acocil**

Localidad	Numero de Culebras
<b>Estado de México</b>	
Acambay	34
Canales Riego, Solis	4
Poza carretera a Aculco	1
Poza carretera a Aculco	1
Poza en Aculco	2
Poza Acambay-Temascalzingo	5
Km 123 Mex-Qro	1
Pathe	6
Poza Doble No. 2 Pathe	2
Río Lerma, entre Solis y Amealco	2
Rio entre Solis y Amealco	2
San Francisco, Jilotepec	1
Solis	3
Jilotepec	9
<b>Hidalgo</b>	
Río Tula en Tula	2
Rio Tula, Tezontepec	2
Tezontepec de Aldama	15
<b>Michoacán</b>	
Km 16 Acambaro-Salvatierra	1

Apendice 3. Localidad de colecta de las culebras *Regina grahamii*, *R. septemvittata* y *Thamnophis eques* utilizadas en las mediciones morfológicas de la cabeza.

***Regina grahamii***

Localidad	Numero de Culebras
<b>Arkansas</b>	
Monroe Co., White River Nat. wildlife refuge, 1 mi NW White River	1
Arkansas Co., Stinking Bay	1
<b>Louisiana</b>	
Jefferson Parish, east levee, Mississippi River vecinity, Huey long Bridge	1
Cameron Parish, 2 mi W La 27 on La 384	1
<b>Missouri</b>	
Lincoln Co. Elsberry	21
<b>Texas</b>	
Montgomery Co. 4.2 mi NNE Tombail.	1
Matagordo Co. Rt 35, 4 mi S Blassing	1
Trib. of San Antonio River, San Antonio	2

***Regina septemvittata***

Localidad	Numero de Culebras
<b>Alabama</b>	
Cullman Co. W Mulberry Fork	1
Madison Co. Flint River	3
Randolph Co. Roanoke	1
<b>Florida</b>	
Santa Rosa Co., Wolf Creek, S of Range Road	2
Okalosa CO., Eglin AFB, Pearl Creek S Range Road 211	1
Okalosa CO., Pearl Creek at RR211, Eglin Air Force Base	4
Calhoum Co. 3 mi SE Chason, Chipola River	1
Liberty Co., Stream 4 mi E. Bristol Rd 20	3
Gadsden Co., Head of Bear Creek, E Rd 65	1
Santa Rosa Co., Small Creek, at Rd 184	1
Jackson Co. Chipola River W Sink Creek	2
Washington Co. Econfina Creek, 1 mi N Blue Spring	1
Holmes Co. Holmes Creek, 1 mi W Graceville	1
<b>Georgia</b>	
Harris Co. Franklin Roosevelt State Park, 3 mi S	2

Chiplay	
Dakota Co.	1
Dekalb Co. Nancy Creek	2
<b>Indiana</b>	
Randolph Co. Cabin Creek, 3v mi S Farmaland	2
Randolph Co. Cabin Creek, Campground, S Farmaland	1
<b>Kentucky</b>	
Scott Co., N Elkhorn Creek	2
<b>Maryland</b>	
Frederik Co. Cunningham State Forest, near route 77	2
<b>North Carolina</b>	
Orange Co. 1 mi S Chapel Hill at Wilson Creek	2
Macon Co., Buck Creek, 7 mi N Highlands	2
<b>Ohio</b>	
Delawere Co. Berlin Township	1
Franklin Co. Columbus	3
Montgomery Co. Dayton	2
<b>Pennsylvania</b>	
Somerset Co. 1 mi N New Lexington	2
<b>Tennessee</b>	
Cocke Co.	1
McMinn Co. 3 mi E Etowan	10
Monroe Co. Cherokee Nat. Forest, Conasauga Creek	2
Monroe Co. 1 mi NE Sweetwater	4
Monroe Co. Fork Creek near vonore	1
Monroe Co. 11.8 mi, 22.5 S Etellico Plains, Bald River	3
Polk Co. Cheroke Nat. Forest 11.8 mi W Benton, Minnewaga Creek	1
Carter Co., Sinking Creek	14
Davidson Co. Nashville, litte Harpeth River	2
Rhea Co. 1 mi W Dayton-Pyneey crk.	1
Rhea Co. Kincard Spring, 5.8 mi N Decatur.	2

---



## Apendice 3. Continuación.

*Thamnophis eques*

Localidad	Numero de Culebras
<b>Estado de México</b>	
Acambay	5
Ixtlahuaca	1
El Cerrillo	2
San Pedro Tlatizapan	6
San Miguel Almaya	2
Jilotepec	7
San Andres Timilpan	1
Km 107 Mex-Qro.	1
Km 123 Mex-Qro.	1
Temascalcingo	1
Presa El Mortero	1
Presa Ignacio Ramírez	1
San Antonio Los Remedios	1
Solis	2
<b>Michoacán</b>	
Acambaro	1
<b>Hidalgo</b>	
Laguna Nopala	1
Tezontepec de Aldama	2
Tecocomulco	6

Apendice 4. Comparación entre machos y hembras de las pendientes de la relación longitud relativa de la cabeza, cociente de la cabeza, cociente de la mandíbula e IAH como variables dependientes y la LHC como covariable independiente, en las tres especies de culebras.

	n	Machos	n	Hembras	F-ANCOVA	p
a) <u>Longitud relativa de la cabeza</u>						
<i>T. melanogaster</i>						
come acocil	54	-0.00005	40	-0.00028	1.160	0.28
no come acocil	52	-0.00040	46	-0.00019	0.122	0.72
<i>R. septemvittata</i>	28	-0.00084	33	-0.00071	1.147	0.28
<i>R. grahamii</i>	6	-0.00048	5	-0.00043	1.007	0.34
b) <u>Cociente de la cabeza</u>						
<i>T. melanogaster</i>						
come acocil	54	-0.003	41	-0.001	0.03	0.86
no come acocil	57	-0.001	46	0.000	1.39	0.24
<i>R. septemvittata</i>	27	0.001	33	0.002	1.39	0.24
<i>R. grahamii</i>	6	0.005	5	0.004	0.37	0.55
c) <u>Cociente de la mandíbula</u>						
<i>T. melanogaster</i>						
come acocil	46	0.003	34	0.002	0.64	0.42
no come acocil	52	0.001	41	0.000	0.99	0.32
<i>R. septemvittata</i>	28	0.001	33	0.000	0.03	0.85
<i>R. grahamii</i>	6	0.004	5	0.001	0.36	0.56
d) <u>IAH</u>						
<i>T. melanogaster</i>						
come acocil	46	0.92	34	0.23	1.14	0.28
no come acocil	52	1.25	41	1.17	<b>4.58</b>	<b>0.03</b>
<i>R. septemvittata</i>	28	1.03	33	1.09	1.08	0.30
<i>R. grahamii</i>	4	0.832	5	0.055	0.01	0.90

Apendice 5. Comparación del número de dientes maxilares ( $\bar{X}\pm d.e.$ ) entre machos y hembras de las tres especies de culebras.

	n	Machos	n	Hembras	t-Student	p
<i>T. melanogaster</i>						
come acocil	54	34.3±4.1	40	33.9±3.6	0.52	0.60
no come acocil	52	31.6±4.7	40	33.0±5.0	1.38	0.17
<i>R. septemvittata</i>	28	24.6±1.3	30	24.2±1.8	0.87	0.42
<i>R. grahamii</i>	8	24.5±1.0	11	24.5±1.0	0.00	1.00

Apendice 6. Coeficientes de relación entre el número de dientes maxilares y (1) el tamaño (LHC) de las culebras y (2) la longitud de su mandíbula.

	LHC			Mandíbula		
	n	r	(p)	n	r	(p)
<i>T. melanogaster</i>						
come acocil	81	0.094	(0.30)	93	0.063	(0.50)
no come acocil	88	<b>0.228</b>	<b>(0.03)</b>	92	0.144	(0.10)
<i>R. septemvittata</i>	82	0.070	(0.50)	82	0.100	(0.20)
<i>R. grahamii</i>	19	0.109	(0.60)	19	0.173	(0.40)

## DISCUSIÓN GENERAL

Primeramente, este estudio exploró la posible variación de la dieta de la culebra de agua *Thamnophis melanogaster*, buscando una posible variación temporal (anual y estacional), espacial (entre tres sistemas hidrológicos), e intraespecífica (por sexos y tamaños) en la dieta de la culebra. Se encontró que la principal fuente de variación de la dieta de la culebra es el tamaño de los individuos muestreados, aunque se encontró una diferencia sexual en la dieta no atribuible a diferencias sexuales de tamaño. Las variaciones anuales, estacionales y geográficas de la dieta de *T. melanogaster*, parecen ser artefacto del muestreo diferencial de culebras chicas y grandes.

Después al detectarse una posible microevolución en la dieta de la culebra, se analizó un caso único dentro de todo el género *Thamnophis*: el fenómeno de ingestión del acocil (*Cambarellus montezumae*), por algunas poblaciones de la culebra *T. melanogaster*. Se realizaron dos aproximaciones: (1) conductual, bajo la hipótesis de que las poblaciones de la culebra han modificado su respuesta congénita quimiorreceptiva, de ingestión y repertorio conductual hacía el acocil al entrar a éste nicho. En general, estos resultados no apoyaron la predicción de una mayor respuesta innata conductual al acocil por las culebras de las poblaciones acocilívoras. (2) La aproximación morfológica pretendió detectar en las culebras acocilívoras, una posible microevolución morfológica de la cabeza y dentición en la dirección de las culebras *Regina*. Se encontraron diferencias pequeñas y en su mayoría no significativas entre las dimensiones de la cabeza de las poblaciones de *T. melanogaster* acocilívoras y no acocilívoras.

El primer paso en el estudio de la evolución de la dieta es detectar su variación dentro de la misma especie, para después identificar las presiones selectivas causantes de ésta variación y sus posibles diferencias geográficas. Las diferencias geográficas en las presiones selectivas dependerán de las condiciones ecológicas locales. Para el caso de la dieta de la culebra *T. melanogaster*, este estudio identifica para los tipos y tamaños de sus presas, que la fuente de variación son los diferentes tamaños de las culebras. Estudios clásicos en otras especies de *Thamnophis* identifican patrones de variación anual (Kephart y Arnold 1982) y microgeográfica de la dieta (Kephart 1982), sin embargo ambos estudios no exploran la posibilidad de que estas variaciones de la dieta sean consecuencia de sesgos del

muestreo que enmascaren la posibilidad de que la verdadera fuente de variación de la dieta sean diferencias de dieta entre culebras chicas y grandes.

La variación ontogénica de la dieta de la culebra, pueden explicarse por diferentes mecanismos próximos y no excluyentes como las preferencias genéticamente programadas, la habituación y el aprendizaje, el uso diferencial del hábitat ó las limitantes morfológicas. La posible explicación funcional son los cambios ontogénicos de las necesidades energéticas. El siguiente paso podría ser explorar con manipulaciones experimentales de laboratorio todos estos mecanismos con el fin de identificar si los procesos de adaptación ocurren diferencialmente entre los distintos tamaños de las culebras o emergen otros procesos aun no identificados.

Lozoya (1988) planteó la posibilidad de que el acocil sea una presa alternativa para las serpientes pequeñas, en particular para las culebras pequeñas del sistema hidrológico del Tula. En este estudio no hay evidencia de esta posibilidad porque no se detectó que la proporción de acocil en la dieta de *T. melanogaster* fuera mayor en las culebras chicas que en las grandes.

En este estudio también se tiene lo que podría ser el primer reporte de una diferencia sexual real en el peso de una presa ingerida por alguna especie de culebra, una diferencia no atribuible a las explicaciones más comunes: una diferencia sexual del tamaño de la culebra o al estado reproductivo de las hembras (Shine 1993); más bien consecuencia de posibles diferencias sexuales ecológicas o de diferencias sexuales de los requerimientos energéticos. La importancia de la identificación de esta diferencia sexual de la dieta de la culebra tiene varias implicaciones. La primera es determinar si esta diferencia es lo suficientemente relevante para promover una ocupación diferencial del nicho alimenticio de *T. melanogaster*, y de ser así, el siguiente paso sería definir si es resultado directo de selección natural, o si pudiese ser un resultado indirecto de selección sexual. Ambos mecanismos están mutuamente involucrados y pueden promover adaptaciones independientes en cada sexo, dando lugar a un dimorfismo sexual. Un último paso sería determinar si esta diferencia sexual de la dieta es consistente geográficamente, o es un fenómeno presente solo en los sistemas del Lerma y Tula.

La ingestión de acocil mudado por algunas poblaciones de *T. melanogaster* como un fenómeno de invasión de un nuevo nicho alimenticio, requiere entender los posibles pasos

evolutivos por los que tuvo que pasar la culebra para iniciar este fenómeno. La ingestión de acocil mudado y no mudado por las especies del género *Regina* puede ayudarnos al entendimiento de estos pasos. En *Regina*, el primer paso pudo ser la ingestión del acocil mudado y blando como ocurre con *T. melanogaster*, *R. septemvittata* y *R. grahamii*. El segundo paso debió ser la ingestión del acocil duro porque requiere de una mayor especialización de la dentición como la de *R. alleni* y *R. rigida*. *Thamnophis melanogaster* parece incapaz de reconocer entre los acociles mudados y no mudados posiblemente porque el origen del fenómeno es reciente y carente de aislamiento geográfico entre la zona de acocilofagia y no acocilofagia, lo que explica la ausencia de reconocimiento químico y conductual por la culebra sobre el acocil mudado y no mudado. La mayor heredabilidad al acocil mudado por parte de las culebras acocilívoras sugiere que el fenómeno puede estar sujeto a microevolución, iniciando su expansión pero posiblemente la ingestión del acocil no es redituable y con poca repercusión adecuacional, lo que limita la expansión del fenómeno.

Si la variación microgeográfica en la ingestión del acocil en la dieta de la culebra es consecuencia de diferencias microgeográficas ecológicas, en este estudio no se tiene suficiente evidencia para rechazar esta hipótesis. El muestreo de la abundancia de acociles no fué sistemático y demostró una abundancia posiblemente mayor en las localidades no acocilívoras que en las acocilívoras, sin embargo es necesario explorar más detalladamente las posibles diferencias ecológicas entre las localidades acocilívoras y no acocilívoras como por ejemplo la disponibilidad espacial y temporal de los acociles, o sus características morfológicas y conductuales. Así también, el asumir una preadaptación morfológica en *T. melanogaster* para la ingestión de acociles, como se discutió en el análisis de la morfología de cabeza y dentición (Cap. III), estaría a favor de una hipótesis ecológica en la explicación de las diferencias microgeográficas de la dieta. Esta preadaptación a la ingestión del acocil por solo algunas poblaciones de *T. melanogaster* también puede ser el reflejo de una conducta ancestral en el origen filogenético de las *Thamnophiini*, sin embargo la rareza de la acocilofagia en las diferentes poblaciones de *T. melanogaster* y en las especies del género, sugiere poco probable asumir una conducta ancestral.

Una vía alternativa para la incorporación del acocil como nueva presa involucra la función de la visión. Dentro de las *Thamnophiini* existen dos estrategias de forrajeo bajo el

agua. Las culebras del género *Nerodia* son de hábitos acuáticos nocturnos (Mushinsky et al 1982) y la búsqueda de sus presas bajo el agua la realizan con el hocico abierto (Drummond 1983, Mushinsky y Hebrard 1977). Ambas condiciones sugieren que en estas especies el reconocimiento químico es primordial al reconocimiento visual. Además, sus cabezas son anchas, con la orbital y oculares relativamente más separadas en comparación a las *Thamnophiini* acuáticas diurnas, lo que explica porque sus ataques bajo el agua son a distancias menores que las especialistas acuáticas (Drummond 1983). Por su parte, las especialistas acuáticas como *T. melanogaster* y las cuatro especies come acocil de *Regina*, tienen una cabeza más angosta, y su forrajeo acuático implica primordialmente un reconocimiento visual de la presa (Drummond 1979, 1985). Sus ataques son más especializados y efectivos bajo el agua que sus congéneres generalistas de la misma Tribu (Schaeffel y De Quiroz 1990, Macías-García y Drummond 1995). Considerando la importancia del reconocimiento visual en las especies especialistas acuáticas como *T. melanogaster* y las cuatro especies de *Regina*, es probable que la evolución de un reconocimiento del acocil como presa se desarrolló en función de una percepción primordialmente visual. Esta idea sería apoyada por los resultados de la similitud conductual (quimiorreceptiva, ingestiva y de captura) entre acocil mudado y no mudado de *T. melanogaster* (Cap. II) y por el apoyo parcial del posible caso de convergencia morfológica entre las poblaciones de *T. melanogaster* come acocil y las dos especies de *Regina* (Cap. III).

Finalmente, con el tipo de interacción depredatoria entre la culebra *T. melanogaster* y el acocil *C. montezumae*, apoyada en este estudio, es difícil pensar en un escenario donde las presiones selectivas de las culebras repercutan directamente en las presiones selectivas del acocil o viceversa, como una interacción coevolutiva estricta que desemboque en una ruta evolutiva común para ambas especies (Begon et al. 1990), en todo caso, sería más posible un fenómeno de coevolución difusa, si se quiere visualizar esta interacción biológica como un proceso coevolutivo.

En general este estudio apoya la idea de una entrada reciente al nicho alimenticio acocilívoro, aunque posiblemente el fenómeno es de magnitud pequeña y difícilmente detectable. Por otra parte, en este estudio no se tiene evidencia suficiente para descartar la



posibilidad de diferencias ecológicas microgeográficas que repercuten en la variación microgeográfica de la ingestión del acócil.

#### REFERENCIAS

- Begon, M., J. L. Harper y C. R. Townsend. 1990. Ecology. Individuals, populations and communities. Blackwell Scientific Publications. Cambridge, USA.
- Drummond, H. 1979. Stimulus control of amphibious predation in the northern water snakes (*Nerodia s. sipedon*). Z. Tierpsychol. 50:18-44.
- Drummond, H. 1983. Aquatic foraging in garter snakes: a comparison specialist and generalist. Behaviour 86:1-30.
- Drummond, H. 1985. The role of vision in the predatory behaviour on natricinae snakes. Anim. Behav. 33:206-215.
- Kephart, D. G. 1982. Microgeographic variation in the diets of garter snakes. Oecologia 52: 287-291.
- Kephart, D. G. y S. J. Arnold. 1982. Garter snake diets in a fluctuating environment: a seven-year study. Ecology 63(5): 1232-1236.
- Macías-García, C. y H. Drummond. 1995. Components of visual prey recognition by the Mexican aquatic garter snake *Thamnophis melanogaster*. Ethology 101: 101-111.
- Mushinsky, H. R. y D. S. Hebrard. 1977. The use of time by sympatric water snakes. Can J. Zool. 55:1545-1550.
- Mushinsky, H. R., J. J. Hebrard y D. S. Vodopich. 1982. Ontogeny of water snake foraging ecology. Ecology 63:1624-1629.
- Schaeffel, F. y A. De Quiroz. 1990. Alternative mechanisms of enhanced underwater vision in the garter snakes *Thamnophis melanogaster* and *T. couchii*. Copeia 1990:50-58.
- Shine, R. 1993. Sexual dimorphism in snakes. In. Snakes. Ecology and behavior. pp. 49-86. McGraw-Hill, New York.