



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

**ASPECTOS ECOLÓGICOS DE UNA POBLACIÓN DE LA
CULEBRA *Thamnophis melanogaster* EN ARCOS DEL
SITIO, SIERRA DE TEPOTZOTLÁN, ESTADO DE MÉXICO.**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGO

PRESENTA:

JOSÉ LUIS JARAMILLO ALBA

DIRECTOR DE TESIS:

DR. HIBRAIM ADÁN PÉREZ MENDOZA



Febrero 2015

Ciudad Universitaria, D. F.



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

1. Datos del alumno

Jaramillo

Alba

José Luis

52771938

Universidad Nacional Autónoma de México

Facultad de Ciencias

Biología

306186646

2. Datos del tutor

Dr

Hibraim Adán

Pérez

Mendoza

3. Datos del sinodal 1

Dr

Carlos

Martorell

Delgado

4. Datos del sinodal 2

Dr

José Jaime

Zúñiga

Vega

5. Datos del sinodal 3

Dr

Fausto

Méndez

De la Cruz

6. Datos del sinodal 4

Bióloga

Mónica

Salmerón

Estrada

7. Datos del trabajo escrito

Aspectos ecológicos de una población de *Thamnophis melanogaster* en Arcos del Sitio, Sierra de Tepetzotlán, Estado de México.

37 p.

2015

DEDICATORIA

Con cariño para mis papás y hermana.

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer con profunda sinceridad y admiración a mi director de tesis, el **Dr. Hibrain Adán Pérez Mendoza**, por toda la paciencia que me tuvo, por sus enseñanzas, algunas de ellas no sólo académicas, por su apoyo y confianza en la realización de este trabajo.

Al Delegado regional de la Secretaria del Medio Ambiente del Estado de México, **Biol. José Antonio Barbero Ibañez**, a **Néctar Cruz Liévano** y a todos los guardaparques de Tepotzotlán por su apoyo con el transporte al sitio de estudio.

A mi amigo el **Hoper**, por su apoyo con el trabajo de campo.

A los miembros del sínodo: **Dr. Carlos Martorell Delgado**, **Dr. José Jaime Zúñiga Vega**, **Biol. Mónica Salmerón Estrada** y el **Dr. Fausto Roberto Méndez de la Cruz**; por sus valiosos comentarios.

A **Gaby**, por el amor y cariño que me has demostrado y por ser parte de mi motivación para realizar este trabajo.

A mis profesores de la Facultad por sus enseñanzas.

A todos mis amigos y compañeros que han sido parte importante de este proceso.

Y a todos aquellos que escapan de mi memoria, pero que de alguna manera han contribuido con esta tesis.

ÍNDICE

I. **Resumen**

II. **Abstract**

III. **Introducción**

IV. **Objetivos**

V. **Métodos**

Sitio de estudio

Especie de estudio

Métodos de campo

Experimento de crecimiento en condiciones de cautiverio

Análisis de datos

VI. **Resultados**

Estimado del tamaño y densidad poblacional

Hábitos alimenticios

Esfuerzo reproductor

Datos de camada y análisis de crecimiento

VII. **Discusión**

I. Resumen

Comparados con otros grupos animales, las serpientes son un grupo poco conocido, y principalmente, el conocimiento ecológico es limitado. Los estudios de la ecología poblacional de serpientes son aún más escasos y esta carencia de información nos impide entender la evolución en ciertos rasgos de este grupo para la aplicación de estrategias de conservación. *Thamnophis melanogaster* es una especie con distribución amplia en México, tiene preferencias acuáticas y pasa la mayor parte de su tiempo moviéndose dentro de los cuerpos de agua. Son serpientes de hábitos diurnos y se alimentan exclusivamente de presas acuáticas. Entre las principales características ecológicas de las especies están los atributos de historia de vida, y dentro de estos, los asociados a la reproducción y al crecimiento son los más importantes para el mantenimiento y evolución de las poblaciones. Por ello, en este estudio caracterizó una población de *Thamnophis melanogaster* y registramos algunas características de su historia de vida en el río Arcos del Sitio, Sierra de Tepetzotlán, Estado de México, México. Se encontró un pico en la abundancia a finales de la primavera y durante el verano, lo que coincide con la última etapa de la gestación y los nacimientos (en los meses de julio, agosto y septiembre). Se ha observado que las hembras preñadas termorregulan más activamente durante esta temporada y su condición corporal está disminuida después del parto, lo que las lleva a buscar su alimento con mayor avidez. Se calculó un tamaño poblacional de 78.2 individuos y una densidad de 8 individuos por hectárea. Se debe considerar que el estimador utilizado tiene como supuesto que la población sea cerrada. Sin embargo en el sitio de estudio no se pueden descartar eventos de migración, por lo que el estimado es poco preciso. La proporción de sexos observada en el campo (1.44:1), no varió significativamente de la proporción 1:1. La masa relativa de camada fue menor a la observada en otras especies del género, esto podría estar relacionado al tipo de forrajeo y a otros aspectos de la vida acuática. Con respecto al análisis de crecimiento, no se encontraron diferencias significativas en las tasas de crecimiento entre los individuos de estudio independientemente de su camada o sexo, sin embargo, se observaron dos posibles estrategias de historia de vida durante el experimento. Se observaron individuos propensos a ser más voraces y menos temerosos que otros (cazaban inmediatamente después de percatarse de las presas), mientras que otros fueron mucho más tímidos en comparación y generalmente se alimentaban de una o dos presas para después retirarse al refugio pese a que aún había más presas en su encierro. Esta característica conductual fue evidente una vez comenzado el experimento y por lo tanto no formó parte de los factores a analizar. Sin embargo, probablemente esté influyendo en el funcionamiento de la población y existan dos distintas estrategias de historia de vida para esta especie en la zona.

II. Abstract

Compared to other animal groups, snakes are poorly understood; particularly, ecological knowledge is limited. Population ecology studies of snakes are even scarcer and this lack of information prevents our understanding of many evolutionary traits, constraining the implementation of adequate conservation strategies. *Thamnophis melanogaster* is a widely distributed species in central Mexico, has aquatic preferences and spends most of its time moving in water bodies. These snakes are diurnal and feed exclusively on aquatic prey. Although their wide distribution and its apparent abundance, this species have received little attention for ecological studies. Life history traits like growth and reproductive effort are key components of any organism fitness; however, these traits have not been studied previously. Therefore, in this study I characterized a population of *Thamnophis melanogaster* and recorded some features of their life history in Arcos del Sitio river, Sierra de Tepotzotlán, State of Mexico, Mexico. A peak in capture was found in late spring and summer, during the birthing season (in the months of July, August and September). It has been observed that pregnant females thermoregulate more actively this season and body condition is decreased after parturition, leading to an increase in food search, becoming slightly easier to observe. Population size was estimated on 78.2 individuals and estimated density was 8 individuals per hectare. The used model assumes a closed population; however, in the study site migration events cannot be ruled out, therefore our estimate may be imprecise. Observed sex ratio in our sample (1.44: 1), did not differ significantly to a 1: 1 proportion. The relative litter mass was lower than litter masses observed in other species of the genus, this could be related to the aquatic habits of *T. melanogaster*. No significant differences in growth rates among individuals were found regardless of the gender or sex, however, two possible life history strategies were observed during the experiment. Some individuals were likely to be more voracious and less fearful than others (hunted immediately after food provision), while others were shyer and usually ate one or two prey and then retreat to the shelter despite the fact of food availability. This behavioral characteristic was evident once the experiment started and therefore was not analyzed. However, this behavior may influence population trends and may lead to two distinctive life history strategies for this species in the area.

III. Introducción

Los reptiles son uno de los grandes grupos que integran a los vertebrados, tienen su origen evolutivo en los anfibios y fueron el primer grupo de vertebrados que llegó a conquistar el ambiente terrestre sin la necesidad de habitar cerca de cuerpos de agua o depender de estos para su reproducción. Este grupo, incluye tortugas, cocodrilos, escamados y esfenodontes. Los escamados, son el grupo más numeroso de los reptiles y está compuesto por lagartijas y serpientes, es muy diverso e incluye especies cuyo hábitat se extiende desde madrigueras subterráneas hasta las copas de los árboles, distribuyéndose por desiertos, el océano, y alcanzando incluso el círculo Polar Ártico (Bauer, 1992). Las serpientes están evolutivamente emparentadas con las lagartijas y la clasificación tradicional considera a estos dos grupos como subórdenes de Squamata (Lacertilia y Serpentes), aunque esta clasificación no refleja exactamente sus interrelaciones, es decir, Lacertilia es parafilético con respecto a Serpentes (Wiens *et al.*, 2012). Debido a grandes diferencias en la fisiología, desarrollo y morfología funcional, se consideran lagartijas y serpientes como distintos grupos (Pough *et al.*, 2001). Las serpientes se han adaptado a una gran variedad de formas de vida sin apartarse de un modelo corporal simple, caracterizado sobre todo por la pérdida de los miembros y la elongación y flexibilidad del cuerpo.

Como resultado de sus características, las serpientes son generalmente una parte de la fauna menos visible que las lagartijas. Sin embargo, las serpientes son parte muy importante de los ecosistemas que habitan en muchas partes del mundo y exhiben un amplio rango de especializaciones (Seigel *et al.*, 1987; Shine, 1991; Seigel y Collins, 1993). Como grupo se alimentan de una amplia variedad de presas, pero la dieta de muchas especies es altamente especializada (Vitt y Caldwell, 2009). En todos los casos, las serpientes son depredadores que regulan las poblaciones de las presas que consumen, por lo que su presencia en los ecosistemas es esencial para regular las interacciones entre diferentes especies.

La familia Colubridae incluye aproximadamente el 60% de todas las especies de serpientes, lo cual representa alrededor de 1700 especies (Vitt y Caldwell, 2009). Las especies de esta familia no poseen rastro de pelvis o de miembros traseros, todos tienen pulmón izquierdo muy reducido o ausente, la cola es raramente diferenciable del resto del cuerpo; el cráneo es simple altamente cinético con una mandíbula inferior flexible (Parker, 1977; Vitt y Caldwell, 2009). Las culebras tienen diferentes grados de adaptación a los diferentes ambientes y condiciones climáticas en que ellas viven, y entre ellas se encuentran etapas transitorias entre una especialización y otra, por lo que es difícil el reconocimiento de grupos taxonómicos bien definidos en esta familia. Los colúbridos típicos son cazadores activos que pasan la mayoría de su tiempo en el suelo. Tienen una cabeza relativamente larga con un cuello ligeramente

distinguible, y una cola afilada y moderadamente larga que generalmente representa entre el 20 y 30 por ciento de la longitud total (Zug *et al.*, 2001).

Las serpientes son un grupo poco conocido. Por ejemplo, existen especies de las que no se conoce ni siquiera el modo de reproducción (vivíparas u ovíparas). Dada esta situación, es evidente que los conocimientos que tenemos sobre su ecología son limitados. Los estudios de la ecología poblacional de serpientes son aún más escasos, esta carencia de información nos impide entender la evolución en ciertos rasgos de este grupo para la aplicación de estrategias de conservación (Dorcas y Wilson, 2009). En términos generales la falta de información se debe a sus comportamientos sigilosos y a las abundancias relativamente bajas de muchas especies (Seigel *et al.*, 1987), que las hace difíciles de estudiar en comparación con algunos otros grupos animales.

Sin embargo, existen géneros de los que se conoce relativamente bien su ecología, como es el caso de las culebras listadas (género *Thamnophis*), aunque la mayor parte del conocimiento que se tiene de ellas ha sido obtenido a partir de poblaciones ubicadas en el norte del continente (Carpenter, C., 1952; Clark, D., 1974; Larsen, 1986; Rossman *et al.*, 1996; Bronikowski, A., 2000; Standford *et al.*, 2004). Por lo tanto, la información de las poblaciones del sur de EUA y México es relativamente limitada (Rossman *et al.*, 1996). Las culebras del género *Thamnophis* son frecuentemente las especies más abundantes en bosques y las zonas adyacentes a cuerpos de agua en el norte del continente americano (Dalrymple *et al.*, 1991; Rossman *et al.*, 1996). Las culebras de este género muestran distintas preferencias por hábitats particulares, involucrando aspectos tales como la cobertura arbórea, disponibilidad de sitios térmicos y disponibilidad de presas (Dalrymple y Reichenbach, 1984), por lo que son consideradas un grupo ecológicamente variado en cuanto a su estilo de vida (Rossman *et al.*, 1996; Alfaro y Arnold, 2001).

Este género es un excelente modelo para estudios que permiten observar las relaciones entre procesos ecológicos, al ser uno de los géneros más diversos entre los colúbridos de México, con casi 30 especies (Rossman *et al.*, 1996) y son un componente ecológico importante dentro de la herpetofauna (Alfaro y Arnold, 2001). Este género incluye formas tanto acuáticas como terrestres. Su alimentación muestra una gran diversidad; sus presas varían desde organismos acuáticos como peces y acociles, hasta reptiles, anfibios y en algunos casos pequeños mamíferos (Drummond, 1983; Rossman *et al.*, 1996).

El conocimiento sobre la ecología de las especies y sus poblaciones tiene una importancia creciente en biología. Gracias a éste, se pueden explicar muchos aspectos evolutivos y plantear mejores estrategias de manejo y conservación (Sodhi y Erhlich, 2010). Dentro de los principales rasgos ecológicos de las especies se encuentran: el tamaño de sus poblaciones, sus densidades, sus patrones de distribución y sus historias

de vida. Estos rasgos están determinados por las interacciones intra e interespecíficas y por la retroalimentación que ocurre entre éstas y el ambiente.

Dentro de los atributos de historia de vida, los asociados con la reproducción se consideran entre los más importantes para el mantenimiento de la población y su evolución (Stearns, 1992). Estos atributos, se pueden ver limitados por diversos factores extrínsecos e intrínsecos al individuo, por lo que su estudio cobra importancia desde el punto de vista evolutivo. Nuevamente, para el caso de las serpientes, los atributos de historia de vida han sido poco estudiados, y en general se requiere mayor información para conocer los patrones y procesos que los determinan (Shine, 2005).

Una historia de vida está compuesta por el tiempo que dura cada una de las etapas de la vida de los individuos de una especie y por los elementos que determinan su reproducción (Stearns, 1992; Roff, 1992). El cociente entre la masa de la camada y la masa de la hembra (masa relativa de la camada, *MRC*) se ha reconocido como un carácter de historia de vida representativo de lagartijas y serpientes, y como un indicador importante de esfuerzo reproductor en estos grupos (Vitt y Price, 1982; Seigel y Fitch, 1984; Seigel *et al*, 1986; Shine, 1992). El esfuerzo reproductor se traduce como la asignación relativa de recursos a la reproducción, y es una característica fundamental de la historia de vida de un organismo. La teoría de historias de vida sugiere que un determinante evolutivo importante del esfuerzo reproductor son los “costos” (*trade-offs*) asociados, es decir, qué tanto una inversión extra en un evento reproductor reduce la probabilidad de supervivencia o reproducción futura (Stearns, 1992). Las relaciones entre la masa relativa de la camada con características ecológicas se basan en el hecho de que llevar descendencia tiene un impacto en la movilidad de la hembra y por lo tanto en su supervivencia (Seigel *et al*, 1987). Vitt y Price (1982) sugieren que la selección actúa por medio de la mortalidad diferencial de hembras preñadas para producir una masa relativa de camada que sea óptima para las características ecológicas y caracteres morfológicos particulares. Por ejemplo, altas *MRC* están asociadas a conductas crípticas de escape y estrategias de forrajeo *sit and wait*, mientras que especies con estrategias de escape y forrajeo activas tienen bajas *MRC* (Seigel y Fitch, 1984).

Distintas poblaciones dentro de una misma especie pueden diferir en la estrategia de historia de vida que emplean como consecuencia de habitar ambientes con características distintas (Stearns, 1992; Bronikowski, 2000). Sin embargo, existen algunos caracteres que pueden variar dentro de una misma población, como es el caso de la tasa a la que crecen los individuos, y en este contexto, una pregunta que ha sido ampliamente debatida es cómo la tasa de crecimiento de los individuos afecta a las historias de vida de organismos con vidas largas (Case 1978, Arendt 1997). Los beneficios de crecer rápido son claros, así que el problema es explicar los costos y las disyuntivas de historia de vida (*trade-offs*) que causan que

los organismos crezcan por debajo de su máximo fisiológico (Arendt, 1997). Entender esta relación es particularmente importante en organismos con crecimiento continuo a lo largo de su vida como es el caso de las serpientes (Roff, 1992; Stearns, 1992).

En los reptiles, el crecimiento corporal es muy variable probablemente porque el crecimiento en este taxón está influenciado por muchos factores. En serpientes se ha registrado que el tamaño corporal está asociado con su supervivencia y éxito reproductor (en machos con el número de cópulas y en hembras con el tamaño de la camada; Gregory & Prelypchan, 1994). Debido a lo anterior el estudio del crecimiento corporal y sus consecuencias es fundamental para entender la historia de vida de esta especie. Por otro lado, las tasas de crecimiento corporal son un factor determinante de las interacciones entre individuos de la misma especie (Gregory & Prelypchan, 1994).

Aunque el crecimiento tiene determinantes genéticos muy importantes (incluyendo dimorfismo sexual; Crews, 1985; Gregory & Prelypchan, 1994), en organismos con crecimiento indeterminado está fuertemente influenciado por factores ambientales como la temperatura (Andrews, 1982) el tipo de presas y su abundancia. Así que muchas especies de serpientes muestran una variación considerable en sus tasas de crecimiento y en su tamaño corporal entre poblaciones y dentro de poblaciones dependiendo de las características del sitio que habitan y sus hábitos alimenticios (Gregory, 1977; Larsen, 1986; Bronikowski, 2000). En los reptiles, la tasa de crecimiento, edad a la madurez y fecundidad son muy sensibles a la cantidad y tipo de alimento y a la temperatura ambiental. Esto hace difícil la interpretación de los datos de campo, y el estudio en el laboratorio necesario (Stearns, 1977). Para poder entender la base adaptativa de la variación en el crecimiento y tamaño corporal se necesita saber en qué grado afectan los factores potencialmente más determinantes (tipo de presa, sexo y camada) a estas variables.

Por lo anterior, en este trabajo se analizan diferentes aspectos de la ecología de *Thamnophis melanogaster* en un sitio en el centro de México, como el tamaño poblacional y el esfuerzo reproductor. También se analiza el crecimiento corporal en esta especie en condiciones de laboratorio. De esta forma contribuyo al conocimiento básico sobre aspectos ecológicos en serpientes en México y complementamos parte de la información existente para la especie de estudio.

IV. Objetivos

- Caracterizar ecológicamente a una población de *Thamnophis melanogaster* en el río Arcos del Sitio, Sierra de Tepotzotlán, Estado de México, México.
 - Estimar el tamaño de la población y su densidad.
 - Registrar hábitos alimenticios.
 - Obtener un estimado del esfuerzo reproductor por medio de la masa relativa de la camada.
 - Analizar el efecto que tienen dos distintos alimentos (peces y lombrices) sobre las tasas de crecimiento corporal en neonatos de *T. melanogaster* y los posibles efectos de la camada y el sexo sobre este atributo.

V. Métodos

Sitio de estudio

La Sierra de Tepetzotlán o Sierra de Santa Rita es un conjunto de montañas que se encuentran dentro del Valle de México y poseen una enorme riqueza biológica a pesar de su cercanía con grandes concentraciones urbanas. También tiene un valor importante como proveedora de servicios ambientales y cultura ambiental (Castillo-Ibarra y Reyes-Armella, 2006).

En el área se pueden identificar cuatro tipos de vegetación, dos de vegetación nativa y dos inducidos por el hombre. La vegetación nativa se compone por el Bosque esclerófilo caducifolio y el Matorral crasicaule; mientras los inducidos por el hombre son, el Pastizal inducido y el Matorral bajo esclerófilo caducifolio.

La Sierra de Tepetzotlán se ubica en la zona de transición entre las regiones biogeográficas Neártico y Neotropical (Rzedowski, 1971), por lo que su composición faunística es muy compleja. Dentro del Parque Estatal, el disturbio antropogénico probablemente ha favorecido la disminución de las poblaciones nativas y el incremento de las especies con mayor capacidad de adaptación. Los agentes generadores de disturbio observados en la zona están asociados la ganadería, la construcción de caminos y asentamientos cercanos.

Geográficamente, esta sierra se encuentra ubicada dentro del territorio de los municipios de Tepetzotlán y Huehuetoca en el estado de México (Fig. 1), entre las siguientes coordenadas:

19° 42' 00'' Lat. N. 99° 13' 30'' Long. W.

19° 50' 00'' Lat. N. 99° 22' 00'' Long. W.

La Sierra de Tepetzotlán posee características que permiten el desarrollo de una gran variedad de flora y fauna, adaptadas a las condiciones ecológicas prevalecientes, condiciones que debido a la actividad humana han tenido fuertes cambios microclimáticos y bióticos. Fisiográficamente se localiza en la provincia “Eje Neovolcánico Transversal” dentro de la Subprovincia “Lagos y Volcanes de Anahuac” (Rzedowski, 1971).

El clima de esta sierra es templado subhúmedo con lluvias en verano (Köppen, 1900), pero al estar en una zona de transición climática posee dos subtipos climáticos: al norte, donde inicia la zona semiárida del país con una precipitación media anual de 600 a 700 mm y hacia el sur, donde se mantiene el clima templado del Valle de México, con una precipitación media anual de 700 a 800 mm.

La “Sierra de Tepetzotlán”, como su nombre lo indica posee la topoforma de “sierra”. Pertenece al segundo sistema orográfico de la Sierra Madre Occidental y se encuentra constituida por un complejo de elevaciones, barrancas, lomeríos y laderas, presentando pendientes moderadamente pronunciadas.

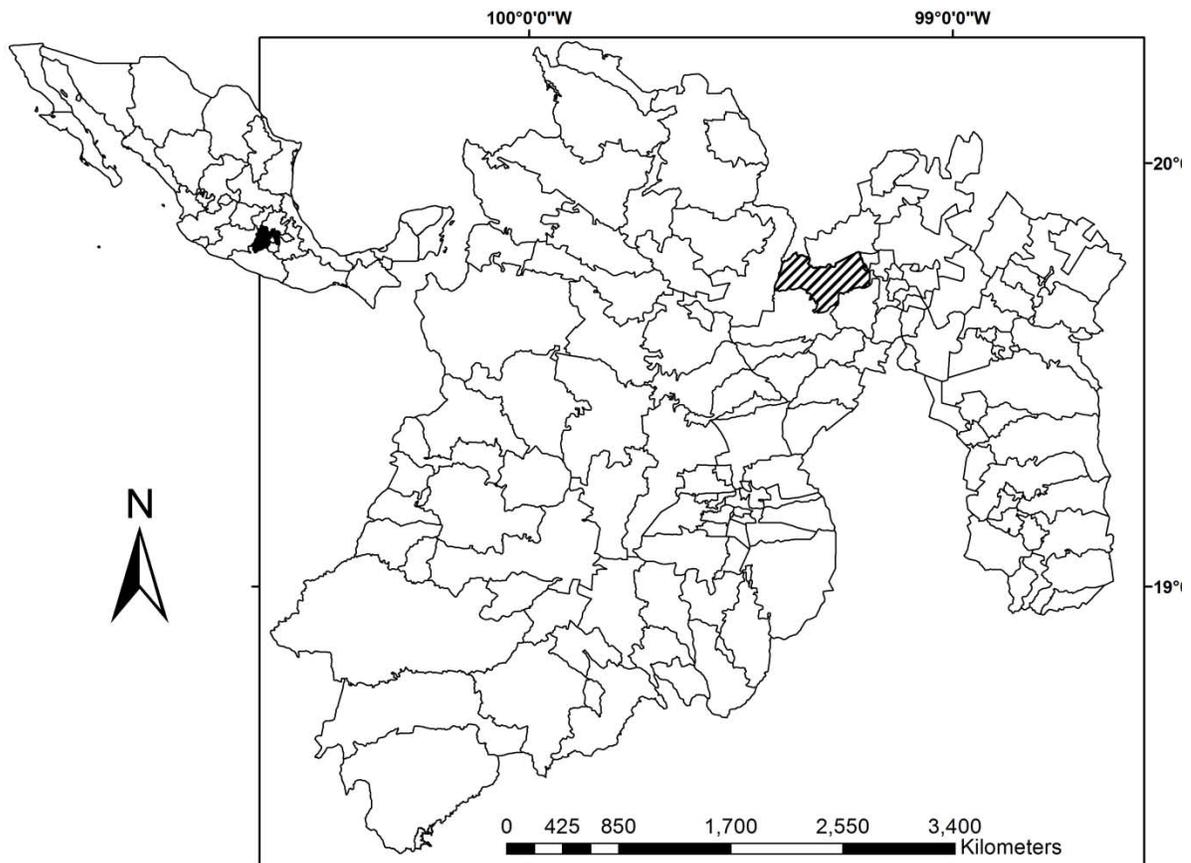


Figura 1. Localización geográfica del municipio de Tepetzotlán en el Estado de México, donde se ubica el sitio de estudio.

Particularmente, Arcos del Sitio es un Centro Ecoturístico y de Educación Ambiental construido por el Gobierno del Estado de México a través de la Coordinación General de Conservación Ecológica para el aprovechamiento, protección y conservación de los recursos naturales, sociales y económicos de la región. Se encuentra a una altitud de 2352 m s.n.m. en la parte norponiente de la cuenca del Valle de México y sur de la cuenca del río Tula, precisamente en el límite de ambas cuencas, donde se originan corrientes que drenan hacia las presas “La Concepción” y “Requena”.

En el sitio de estudio se encuentra una presa pequeña y pasa una vertiente del río Arcos del Sitio (Figs. 2 y 4).



Figura 2. Arcos del Sitio. El sitio de estudio es un centro ecoturístico y forma parte del área natural protegida “Sierra de Tepotzotlán”, bajo la categoría de Parque Estatal.

Especie de estudio

Thamnophis melanogaster (Peters, 1864).

Es una serpiente vivípara de tamaño mediano, que puede alcanzar una longitud total de 864 mm (Fig. 3). En la mayoría de poblaciones el dorso es café oscuro, no marcado o con dos líneas de pequeños puntos más oscuros a cada lado del cuerpo. Por lo general carecen de una línea vertebral y usualmente las líneas laterales no contrastan con el color de fondo del dorso. Hileras de escamas dorsales en 19-19-17; las escamas ventrales van de 142 a 156 en machos, 136 a 150 en hembras; los machos promedian de 4.2 a 7.5 más ventrales que las hembras. El tamaño relativo de la cola promedia de 23.1 a 25.3% en machos, y de 20.5 a 23.3% en hembras. Comúnmente 2 preoculares en cada lado, postoculares 3 ó 2 (rara vez 4). Por lo general 8 supralabiales y 10 infralabiales. Dientes maxilares de 24 a 32, promediando 28.7 en machos y 26.6 en hembras. La cabeza de *Thamnophis melanogaster* constituye el 5 % de LHC, un porcentaje grande para una serpiente de este género. La punta del hocico es estrecha.

Es una especie con preferencias acuáticas y pasa la mayor parte de su tiempo moviéndose dentro de los cuerpos de agua, donde los métodos de locomoción terrestres también son muy eficaces en este medio. Esta especie es más abundante en los riachuelos y orillas de lagos y presas (Rossman *et al.*, 1996). Son de hábitos diurnos, aunque es posible observarla activa durante la noche siempre y cuando la temperatura ambiental sea mayor a 19°. Esta especie se alimenta exclusivamente de presas acuáticas, como peces renacuajos e invertebrados (Drummond y Macías-García, 1989; Lozoya, 1988; Manjarrez *et al.*, 2013) teniendo más habilidad capturando estas presas que otras especies del mismo género con las que comparte área de distribución. (Halloy y Burghardt, 1990).

Con una distribución amplia en el país, esta especie habita la Sierra Madre Occidental y el altiplano central, desde algunas partes de Sonora y Chihuahua (*T. melanogaster chihuahuensis*), el sur de Durango, suroeste de Coahuila, suroeste de San Luis Potosí, Zacatecas, Aguascalientes, Nayarit, Jalisco (*T. melanogaster canescens*), Michoacán, Guanajuato, Querétaro, Edo. de México y el D.F. (*T. melanogaster melanogaster* y *T. m. linearis* (Ramírez-Bautista *et al.*, 2009).



Figura 3. Ejemplar de *Thamnophis melanogaster*, individuo adulto encontrado a la orilla del río.

Métodos de campo

Se realizaron un total de 17 visitas mensuales al sitio de estudio cada una con duración aproximada de 7 horas, desde el mes de febrero de 2012 a diciembre de 2012 y en los meses de marzo, abril, mayo y junio de 2013, se realizaron estas visitas una vez al mes excepto los meses de abril y mayo de 2013 en los que se realizaron 2 visitas, estas últimas visitas fueron planeadas debido a que se esperaba mayor encuentro de individuos debido a las lluvias. Para el muestreo se recorrieron aproximadamente 1500 m a lo largo del río Arcos del Sitio (Fig. 4) varias veces durante el día, recorriendo caminos, senderos y cuerpos de agua estacionales cercanos al río.



Figura 4. Fotografía satelital del sitio de estudio. En rojo se señala el cauce del río Arcos del Sitio, los polígonos blancos muestran las dos zonas con mayor incidencia de *Thamnophis melanogaster*.

Se revisó debajo de troncos y piedras, hojarasca, pastos y algunas construcciones, se revisaron también dos zonas con alta probabilidad de incidencia de estas culebras (zonas con los cuerpos de agua de mayor tamaño, Fig. 5). El muestreo se realizó al azar de manera intensiva aproximadamente de 11:00 a 18:00 h, la captura de los organismos se realizó con la mano. Después de la captura a cada organismo se le tomaron las siguientes medidas: masa, longitud hocico-cloaca (*LHC*) y longitud total (*LT*), y para el marcaje se cortaron escamas subcaudales (Blanchard y Finster, 1933).

Para la obtención del contenido estomacal se forzó a los individuos a regurgitar por medio de un masajeo postero-anterior, esto sólo se realizó con las serpientes en las que se observó un abultamiento en la región media-anterior del cuerpo.



Figura 5. Fotografía de una de las zonas con mayor abundancia de *Thamnophis melanogaster* dentro del sitio de estudio, señalada como “zona A” en la Figura 3.

Experimento de crecimiento en condiciones de cautiverio

Durante una salida al campo, los días 9 y 10 de julio de 2012, se capturaron 3 hembras preñadas con longitudes hocico-cloaca (*LHC*) de 610, 690 y 720 mm. Estas hembras fueron mantenidas en cautiverio hasta la fecha de alumbramiento. Los 31 neonatos vivos fueron medidos (*LHC*, *LT*) y pesados 2 días después del nacimiento, mantenidos en grupos y alimentados con charales (*Poeciliidae*) hasta que el experimento comenzó formalmente a mediados de agosto de 2012. La última medición del experimento se realizó en mayo de 2013.

Los neonatos fueron alimentados una vez a la semana durante la tarde con dos distintos tratamientos, peces o lombrices que fueron introducidos vivos para estimular las habilidades de los individuos. En un inicio se ofrecieron tres gramos de alimento (lombrices o peces). Posteriormente la cantidad de alimento aumentó, proporcionando alimento *ad libitum*. Una vez transcurridas 24 h el alimento no consumido era retirado de los encierros. La asignación de los individuos a cada tratamiento se realizó al azar.

Las serpientes fueron alojadas individualmente en acuarios plásticos de 40 * 20 * 20 cm. Cada encierro fue provisto con una roca que les permitió posarse sobre ella o esconderse. El agua del acuario fue cambiada semanalmente durante el retiro del alimento sobrante. La temperatura del aire en el cautiverio varió entre 26-28 ° durante el curso del estudio (extremos registrados 20-28 °C) y el ciclo de luz fue de 12 h luz :12 h oscuridad.

Mensualmente se tomaron las siguientes medidas: longitud total (*LT*), longitud hocico-cloaca (*LHC*) y masa.

Análisis de datos.

Para el cálculo del tamaño poblacional se utilizó el estimado de Petersen modificado por Bailey (1951). Este estimado supone que cuando se captura y marca un número M de animales de una población de tamaño N , al realizar una segunda ocasión de captura con tamaño n y dentro de esta captura hay m animales previamente marcados (recapturados), la relación M/N debe ser proporcional a la relación de los animales recapturados en la segunda ocasión de captura (m/n). Por lo tanto:

$$N = \frac{M(n+1)}{m+1}$$

con el siguiente error estándar:

$$EE_N = \sqrt{\frac{M^2(n+1)(n-m)}{(m+1)^2(m+2)}}$$

La densidad poblacional se calculó tomando el estimado de tamaño poblacional dividido entre el área total del sitio de estudio. El área total del sitio de estudio se calculó con el software Google Earth.

El cálculo de la masa relativa de camada (MRC) se realizó según Seigel y Fitch₁ (1984) y Shine₂ (1992), ambos métodos son una representación de la proporción de la masa de la camada con respecto a la masa de la hembra. Sin embargo, el primero resulta en la inclusión de la masa de la camada en el numerador como en el denominador:

$$MRC_1 = \frac{\text{masa camada}}{\text{masa madre} + \text{masa de la camada}} \quad MRC_2 = \frac{\text{masa camada}}{\text{masa madre después del parto}}$$

Tasa de crecimiento

Para identificar diferencias en LHC y $masa$ entre camadas y sexos se realizaron ANOVA y pruebas t al inicio del experimento. De igual manera al término del experimento se realizaron ANOVA de efectos principales para identificar diferencias en estas variables (LHC , LT , $masa$) para los factores camada, sexo y dieta.

Para analizar si existen diferencias en el patrón de crecimiento entre tratamientos se utilizó un método llamado “summary statistic analysis” (Davis, 2003), también conocido como “response variable analysis” o “derived variable statistics” por Crowder y Hand (1990), y Diggle *et al.* (1994), respectivamente. El objetivo de este análisis es reducir los datos de cada individuo a una sola medida representativa que asocie

la variable de respuesta (*masa* o *LHC*) y el tiempo. En consecuencia, una respuesta multivariada es reducida a una respuesta univariada. Este tipo de análisis es útil cuando el tamaño de la muestra es pequeño. En este caso se realizaron regresiones lineales para cada individuo, se utilizó la *LHC* como variable dependiente y el tiempo como variable independiente, las pendientes (β) obtenidas se agruparon en camada, sexo y dieta. Para observar si existen diferencias en las pendientes de cada grupo se realizó ANOVA. Estos análisis se efectuaron en los software estadísticos R y STATISTICA 12.

VI. Resultados

Estimados del tamaño y la densidad poblacional.

Se realizaron un total de 17 visitas al sitio de estudio, se marcaron 39 individuos adultos, en individuos neonatos o muy jóvenes no fue posible realizar las marcas, pero se tomaron datos de dieta en 9 individuos en estas categorías. Se obtuvo un mayor número de capturas a finales de la primavera y durante el verano (en los meses de julio, agosto y septiembre).

Se calculó un tamaño poblacional de 78.2 individuos adultos con un error estándar de aproximadamente 28 individuos y una densidad de 8 individuos por hectárea (Tabla 1).

Tabla 1. Resumen del trabajo de campo y estimados del tamaño, densidad y proporción de sexos en una población de *Thamnophis melanogaster* en Arcos del Sitio, Estado de México.

No. de visitas	No. de Individuos adultos marcados	No. promedio de individuos capturados por salida	No. de recapturas	Tamaño poblacional estimado	Densidad (ind/ha)	Proporción de sexos H:M
17	39	2.2	4	78.2 ind EE _N = 28.2	8.1	1.44:1

Con respecto a la proporción de sexos observada en el campo (1.44:1 ; hembras:machos), la diferencia no varió significativamente de la proporción 1:1 esperada después de realizar una χ^2 de bondad de ajuste ($\chi^2_{Calculada} = 1.32 < \chi^2_{Tabla} = 3.84$, g.l.=1, $P=0.05$).

Hábitos alimenticios.

23 ítems alimenticios fueron obtenidos de los tractos digestivos de 20 serpientes, los más frecuentes fueron anfibios con diez ejemplares (cinco *Rana (Lithobates) montezumae*, una *Hyla sp.* y cuatro renacuajos sin identificar), peces (no se realizó identificación) con ocho y anélidos (*Eisenia sp.*) con cinco (Figura 6a). Aunque los anfibios tuvieron una mayor frecuencia, los peces representaron un porcentaje mayor en masa con un 45% de la masa total de las muestras, mientras los anfibios 40% y anélidos un 15% (Figura 6b).

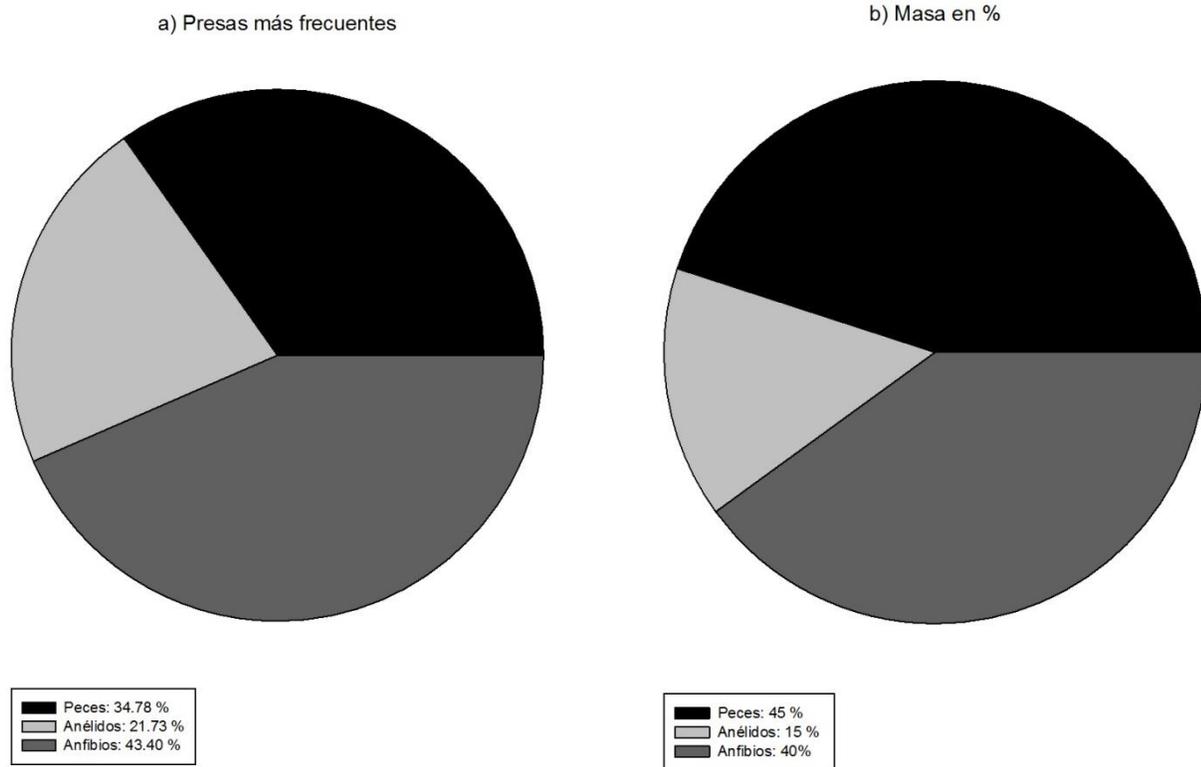


Fig. 6. Proporción de los ítems alimentarios presentes en los estómagos de 20 individuos de *Thamnophis melanogaster* en Arcos del Sitio, Estado de México. a) Proporción de las presas más frecuentes. b) Masa de las presas en proporción.

Esfuerzo reproductor

Se registró una amplia variación con respecto a la masa bruta (la diferencia entre la masa de la hembra antes de parir y después del parto) de las tres camadas, la menor con 26.14 gramos y la mayor con 50 g (incluye la masa de la placenta y de los individuos que nacieron muertos).

Tabla 2. Datos y análisis del esfuerzo reproductor medido mediante dos estimadores de la masa relativa de camada (*MRC*)

Madre	Masa antes del parto g	Masa después del parto g	Masa total de la camada g	* <i>MRC</i> (Seigel y Fitch, 1984)	<i>MRC</i> (Shine, 1992)	<i>LHC</i> mm
1	176.14	150.23	26.14	0.14	0.17	610
2	220.31	170.00	50	0.22	0.29	720
3	185.56	150.00	35.56	0.19	0.23	690

*Este método incluye la masa de la camada en el numerador como en el denominador, calculado para su comparación con resultados previamente publicados.

La masa relativa de camada se calculó con los dos índices más comúnmente utilizados, y ésta osciló entre 0.17 y 0.29 ($\bar{x} = 0.23, s = 0.24$) según Shine (1992), mientras el segundo índice (Seigel & Fitch, 1984) osciló entre 0.14 y 0.19 ($\bar{x} = 0.18, s = 0.20$; Tabla 2).

Datos iniciales de camada.

En las tres camadas un individuo nació muerto, en los tres casos se encontraban completamente desarrollados. Al nacer el neonato que tuvo la mayor masa registró 4.34 g, el menor 1.91 g y la media general fue de 3.11 g. Las longitudes hocico-cloaca máxima y mínima fueron 190 y 160 mm respectivamente, la media fue de 170 mm (Tabla 3). Se identificaron diferencias entre camadas en *LHC* ($F = 18.3, P < 0.001$), *LT* ($F = 5.6, P = 0.009$) y masa ($F = 11.5, P = 0.002$) pero entre sexos no se encontraron diferencias en ninguna de estas variables: *LHC* ($t = 1.36, P = 0.180$); *LT* ($t = 1.7, P = 0.09$); masa ($t = 1.7, P = 0.090$).

Tabla 3. Tamaños, pesos y longitudes de camada iniciales.

Camada	n	(machos:hembras)	Masa inicial (g)		LHC inicial(mm)	
			Media	s	Media	s
1	10	(8:2)	3.31	1.83	170.80	4.02
2	10	(1:9)	2.78	4.43	161.50	5.29
3	11	(6:5)	3.23	1.55	176.60	6.12
			$\bar{x} = 3.11$	$s_{Total} = 0.36$	$\bar{x} = 169.63$	$s_{Total} = 0.86$

La proporción de sexos de los neonatos fue de 15 machos y 16 hembras y no varió de la proporción 1:1. ($\chi^2_{Calculada} = 0.01 < \chi^2_{Tabla} = 3.84, g.l.=1, P = 0.05$). Sin embargo, en dos camadas se puede observar un sesgo (Tabla 3).

Al término del experimento la masa promedio fue de 9.02, 7.81 y 7.84 g para cada una de las camadas ($F = 0.83, P = 0.45$), mientras que el promedio de tratamientos fue de 8.33 g en peces y 8.06 g en lombrices ($F = 0.48, P = 0.49$), y sexos 7.68 g para hembras y 8.56 g en machos ($t = -1.34, P = 0.19$). Esto indica que la dieta y el sexo no tuvieron un efecto significativo en el peso.

Análisis de crecimiento.

Las *LHC* promedio al final del experimento fueron de 234, 214 y 221 mm para cada camada, sin diferencias significativas ($F = 0.01, P = 0.98$), entre sexos tampoco hubo diferencias significativas y los promedios fueron 218 mm en hembras y 228 mm en machos ($F = 0.43, P = 0.51$), en las distintas dietas 210 mm para las serpientes alimentadas con peces y 228 mm para las alimentadas con lombrices.

El ANOVA indicó que no hubo diferencias en las tasas de crecimiento entre camadas, dietas o tratamientos en la LHC (Tabla 4.). En la Fig. 7 se observa la distribución de las tasas de crecimiento para los distintos tratamientos, no se observaron diferencias significativas.

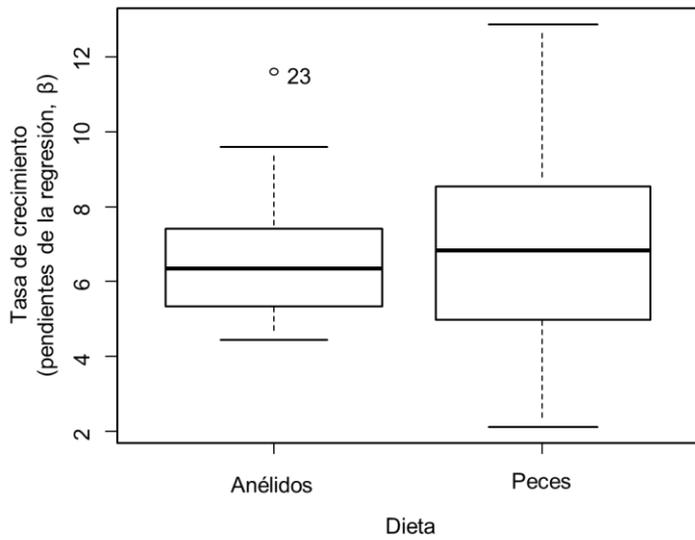


Figura 7. Distribuciones de las tasas de crecimiento individuales para cada tratamiento.

Tabla 4. Comparación estadística de las tasas de crecimiento. Valores F y significancias de los análisis de varianza.

	F value	P
Camada	0.0148	0.9853
Dieta	0.0640	0.8030
Sexo	0.4370	0.5150
Camada:Dieta	1.6108	0.2258

VII. Discusión

Tamaño de la población y densidad.

El pico en la frecuencia de captura de *T. melanogaster* ocurrió durante el verano. Esto es similar al registrado en la culebra simpátrida *T. eques* (Manjarrez, 1998), y este patrón es común en otras culebras de la subfamilia natricinae (Parker and Plummer, 1987). La abundancia estacional de las serpientes se ve afectada por la mortalidad, la migración, los eventos reproductores, la disponibilidad de presas, la vulnerabilidad ante depredadores y diversos factores abióticos. Sin embargo, un factor que debe ser considerado en la observación de picos estacionales es su comportamiento, son organismos con bajo consumo de energía cuyos presupuestos energéticos les permiten tener largos periodos de inactividad (Pough, 1983). Por ello, las aparentes fluctuaciones numéricas en periodos de tiempo cortos pueden deberse a cambios en la disponibilidad de las serpientes al investigador debido a su comportamiento (Seigel, 1987), lo que afecta en gran medida los índices de recaptura. Para el caso particular de la especie de estudio, los picos de abundancia registrados coinciden con la última etapa de gestación y los nacimientos. Esto puede explicarse debido a que se ha observado que las hembras grávidas de *Thamnophis* termoregulan de forma más activa durante esta temporada y su condición corporal está disminuida después del parto, lo que las lleva a buscar activamente su alimento, volviéndolas más fáciles de observar (Seigel, 1987).

No existen antecedentes para el tamaño poblacional de *T. melanogaster*. En este estudio, el estimado de Petersen resultó en un tamaño poblacional de 78.2 individuos en un periodo anual, aunque por la naturaleza del método el error estándar fue relativamente grande (+/- 28.2 ind.) y por tanto el estimado no es muy preciso. Se debe considerar que este estimador tiene como supuesto que la población sea cerrada. Sin embargo en el sitio de estudio no se pueden descartar eventos de migración. El estimado de Petersen es comúnmente utilizado para calcular el tamaño poblacional en serpientes (Seigel, 1987). Aunque es un estimador relativamente sencillo, es útil cuando se tienen índices bajos de recapturas.

La proporción de sexos observada en el campo no varió significativamente de la proporción 1:1, lo cual puede indicar que las presiones selectivas son similares para machos y hembras, ya que esta proporción tampoco difiere de una 1:1 al nacer. Esta proporción es similar a la observada en otras especies de *Thamnophis* (Rossman *et al.*, 1996).

Hábitos alimenticios

En el sitio de estudio *T. melanogaster* consumió principalmente anfibios (ranas y renacuajos), peces y lombrices, estos datos se obtuvieron a partir de una muestra de 20 serpientes de las que obtuve 23 ítems alimenticios. Cinco de los anfibios fueron identificados como *Rana montezumae*, una *Hyla sp.* y cuatro renacuajos que debido a que se encontraban altamente digeridos no fue posible su determinación. Los cinco registros de anélidos fueron identificados como *Eisenia sp.* Hubo 8 registros de peces, los cuales tampoco pudieron ser correctamente identificados debido a que se encontraban altamente digeridos.

Manjarrez *et al.* (2013) realizaron un estudio en el que compararon las dietas de distintas poblaciones de *T. melanogaster* en las cuencas de los ríos Lerma y Tula. Encontraron que en ambas cuencas las presas más comunes fueron peces, sanguijuelas, acociles, renacuajos, lombrices y ranas (por orden de importancia). Sin embargo se encontró una variación en la dieta entre cuencas (Manjarrez, *et al.* 2013). Estos resultados variaron a los encontrados en este estudio. En Arcos del Sitio no se registró ingestión de sanguijuelas ni acociles por parte de *T. melanogaster*. Esta variación podría deberse a diferencias en la abundancia o disponibilidad de ciertas presas o a diferencias físicas de los cuerpos de agua, ya que esta serpiente es una especie generalista y consume las presas que sean más abundantes en cada sitio. En 2005, Manjarrez propuso la acocilofagia como posible invasión de un nuevo nicho alimentario por parte de esta serpiente. Sólo en algunas localidades donde se distribuye esta serpiente se ha registrado ingestión de acociles (Manjarrez, *et al.* 2013).

Registros en la dieta de la serpiente *T. eques* en los estados de México e Hidalgo (Macías-García & Drummond, 1988; Manjarrez, 1998) mostraron que se alimenta principalmente de lombrices, peces, sanguijuelas, ranas y salamandras, lo que podría indicarnos un traslape de nicho alimentario con *T. melanogaster* en Arcos del Sitio, donde estas serpientes son simpátridas. Sin embargo, *T. eques* es una forrajera activa en tierra mientras que *T. melanogaster* es especialista acuática, por lo que, para confirmar si existe una interacción competitiva entre estas especies es necesario un estudio comparativo con rangos temporales y espaciales más amplios.

Esfuerzo reproductor

Las masas relativas de camada (*MRC*) en las tres hembras de *T. melanogaster* fueron de 0.14, 0.19 y 0.22. La información disponible de otras especies muestra que este índice puede llegar a ser variable dentro y entre especies en el género *Thamnophis* y que, en serpientes, este índice puede variar independientemente de la *LHC* de la madre (Seigel *et al.*, 1986), por lo que la variación en la *MRC* podría estar más relacionada con otros aspectos ecológicos como la estrategia de forrajeo.

La masa relativa de camada se utiliza ampliamente como indicador de esfuerzo reproductor en reptiles. Existen registros de este índice para muchas especies de serpientes y se han encontrado algunos patrones (Seigel & Fitch, 1984; Seigel *et al.*, 1986; Shine, 1988). Seigel y Fitch (1984) encontraron que las serpientes vivíparas tienen menores *MRC* que las especies ovíparas, lo que probablemente se debe a que las altas *MRC* en especies vivíparas reducirían su supervivencia por el mayor tiempo de retención de los embriones. Sin embargo, no encontraron diferencia estadística con respecto al tipo de forrajeo (*sit and wait* o forrajeo activo) y *MRC*. Shine (1988) notó que serpientes acuáticas tienen una *MRC* menor que especies terrestres e interpretó esto como una adaptación para reducir los costos de la locomoción acuática, sin embargo también podría estar relacionado a otros aspectos de la vida acuática, como una mayor intensidad en la depredación o una menor disponibilidad de alimento con respecto a sistemas terrestres.

La masa relativa de camada promedio fue de 0.18 ± 0.04 (por el método de Seigel). Los reportes en otras especies de este género se muestran en la Tabla 5. Los tamaños de camada en estas especies son mayores a los registrados en este trabajo para *Thamnophis melanogaster*.

Tabla 5. Masas relativas de camada registradas en otras *Thamnophis* (Seigel & Fitch, 1984)

Especie	<i>RCM</i>
<i>Thamnophis cyrtopsis</i>	0.614
<i>T. proximus</i>	0.277
<i>T. proximus</i>	0.204
<i>T. radix</i>	0.209
<i>T. sirtalis parietalis</i>	0.264
<i>T. sirtalis parietalis</i>	0.244
<i>T. sirtalis sirtalis</i>	0.272

Datos de camada y análisis de crecimiento.

El tamaño de camada promedio fue de 10 serpientes por hembra ($n = 3$). Fitch (1970) reportó que el tamaño de camada promedio en serpientes es de 7 neonatos, y el rango más común de 2 a 16 serpientes por hembra. En el género *Thamnophis* el tamaño de camada puede llegar a ser muy variable pero generalmente va de 8 a 18 culebras. En serpientes aún no se conoce la existencia de tamaños fijos de camada como en muchas especies de lagartijas.

Las diferencias observadas entre camadas en *LHC* estuvieron relacionadas al tamaño y la condición de la hembra, las hembras más grandes y pesadas dieron a luz a neonatos con mayor *LHC* y masa, pero no a un mayor número de estos, por lo que se puede decir que el tamaño de camada en *T. melanogaster* es poco variable y las diferencias entre madres en esfuerzo reproductivo observadas en el índice repercuten en las características de los neonatos y no en su número, aunque debemos tomar estos datos con cautela, dado que sólo se obtuvieron datos de camada de tres hembras, por lo que consideramos que es necesario obtener más datos para poder corroborar esta observación. Se esperaría que los neonatos con una mayor masa y *LHC* tengan una mayor supervivencia, por lo que se esperaría que madres más grandes procrearan individuos con mayor adecuación, para esto se tendría que analizar la supervivencia de individuos con distintas masas y longitudes al nacer.

Durante el análisis de crecimiento noté individuos propensos a ser más voraces y menos temerosos que otros (cazaban inmediatamente después de percatarse de las presas), mientras que otros fueron mucho más tímidos en comparación y generalmente se alimentaban de una o dos presas para después retirarse al refugio pese a que aún había más presas en su encierro. Esta característica conductual fue evidente una vez comenzado el experimento y por lo tanto no formó parte de los factores a analizar. Sin embargo, la conducta es una característica del fenotipo muy variable (Miner *et al.*, 2005) y probablemente esté influyendo en el funcionamiento de la población y existan dos distintas estrategias de historia de vida para esta especie en la zona, con individuos más propensos a alimentarse más y por lo tanto a crecer más rápido e individuos con conductas más discretas, menor actividad de forrajeo y crecimiento más lento. La teoría del continuo rápido-lento de evolución de historias de vida (Promislow & Harvey, 1990) podría explicar estas estrategias, y si es así, también existirían diferencias en la supervivencia y reproducción como probablemente existieron en el crecimiento.

En las tres camadas nació un individuo muerto. Este fenómeno podría estar relacionado al tiempo y las condiciones del cautiverio que tuvieron las madres antes del parto (Farr & Gregory, 1991). Sin embargo, para afirmar esto se tendrían que observar partos en el campo, lo que es muy complicado. Es posible también, que este fenómeno sea común en esta especie y uno o más individuos nazcan muertos por parto, esto podría indicarnos que para las madres el evento reproductivo no sea tan costoso y se apueste por producir el mayor número posible de descendencia aunque se vea reducida la supervivencia de ésta. En algunas especies de serpientes existen registros de canibalismo, en los que las madres se alimentan de los neonatos que nacen muertos (Mociño-Deloya *et al.*, 2009), por lo que el gasto energético asociado con la producción de los neonatos no viables puede ser compensado directamente.

No se identificaron diferencias en *LHC* entre hembras y machos en neonatos de *T. melanogaster* ($t = 1.36$, $P = 0.18$). Este resultado es similar a los encontrados por Manjarrez en 1998 y 2007 con *T. eques* y *T.*

scalaris en zonas del Valle de México, donde no encontró diferencias en *LHC* entre sexos al momento del nacimiento.

Los datos observados señalan que estas serpientes dan a luz en los meses de junio a agosto, aunque esto podría variar con respecto a otras poblaciones como sucede en *T. eques* (Manjarrez, 1998).

La proporción de sexos de las serpientes al nacer no varió de la proporción esperada 1:1. La teoría de la proporción de sexos de Fisher (1930) predice una proporción de sexos al nacer (cuando no hay cuidado parental) de 1:1 cuando ambos sexos son igualmente costosos de producir, lo que parece confirmarse por el hecho de que tienen el mismo tamaño. Este resultado podría ser evidencia de un costo equivalente para producir machos y hembras. Proporciones de sexos similares han sido reportados para otros natricinos (Seigel *et al* 1987). En general, la proporción de sexos al nacer en serpientes no difiere estadísticamente de la proporción 1:1 (Seigel *et al*, 1987). Sin embargo, existen especies en las que no se tiene esta información.

Literatura citada.

Aarssen, L. W., & Clauss, M. J. 1992. Genotypic variation in fecundity allocation in *Arabidopsis thaliana*. *Journal of Ecology*, 109-114.

Alfaro M. E. & Arnold, S. T. 2001. Molecular systematics and evolution of Regina and the Thamnophiine snakes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 21(3): 408-423.

Andrews, R. M. 1982. Patterns of growth in reptiles. *Biology of the Reptilia*, 13, 273-320.

Arendt, J. D. 1997. Adaptive intrinsic growth rates: an integration across taxa. *Quarterly Review of Biology* 72:149-177.

Arnold, S. J. & Wassersug, R. J. 1978. Differential predation on metamorphic anurans by garter snakes: social behavior as a possible defense. *Ecology* 59(5);1014-1022.

Arnold, J. 1977. Polymorphism and geographic variation in the feeding behavior of the garter snake *Thamnophis elegans*. *Science* 197:676-678.

Bauer, A.M. 1992. Lizards. Pp. 126-173 in *Reptiles and Amphibians*, H.G. Cogger and R.G. Zweifel, eds. New York: Smithmark Publishers.

Begon, M. & Mortimer, M. 1986. *Population Ecology*. EUA. Segunda edición. Blackwell Scientific Publications.

Blanchard, F & Finster, E. 1933. A Method of Marking Living Snakes for Future Recognition, with a Discussion of Some Problems and Results. *Ecology*, Vol. 14, No. 4, pp. 334-347

- Bronikowski, A. M. 2000. Experimental evidence for the adaptive evolution of growth rate in the garter snake *Thamnophis elegans*. *Evolution*, 54(5), pp. 1760-1767.
- Carpenter, C. C. 1952. Comparative ecology of the common garter snake (*T. s. sirtalis*), the ribbon snake (*T. s. sauritus*) and butler's garter snake (*T. butleri*) in mixed populations. *Ecology Monographs* 22: 235-258.
- Case, T. J. 1978. On the evolution and adaptive significance of postnatal growth rates in the terrestrial vertebrates. *Quarterly Review of Biology*. 53:243-282.
- Castillo-Ibarra, A. & Reyes-Armella, D. 2006. Listado y algunos aspectos ecológicos de la herpetofauna del Parque Estatal "Sierra de Tepetzotlán", Estado de México. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México, FES Iztacala.
- Clark, D. 1974. The Western Ribbon Snake (*Thamnophis proximus*): Ecology of a Texas Population. *Herpetologica*. Vol. 30, No. 4, pp. 372-379
- Crews, D. Diamond, M. A., Whittier, J. & Mason, R. 1985. Small male body size in garter snakes depends on testes. *Am. J. Physiol*, 249, R62-R66.
- Crowder, M. J. and Hand, D. J. 1990. *Analysis of Repeated Measures*. Chapman and Hall, London.
- Davis, Charles S. 2003. *Statistical methods for the analysis of repeated measurements*. Springer. 416pp.
- Dalrymple, G. H. & Reichenbach, N. G. 1984. Management of an endangered species of snake in Ohio, U.S.A. *Biology Conservation*., 30:195-200.
- Dalrymple, G. H., Steiner, R. J., Nodell, R. J., & Bernardino, F. S. 1991. Seasonal activity of the snakes of Long Pine Key, Everglades National Park. *Copeia*, 1991:294-302.
- Diggle, P. J., Liang, K. Y., & Zeger, S. L. 1994. *Analysis of Longitudinal Data*. Oxford University Press, Oxford.
- Dorcas, M. E. & Wilson J. 2009. Innovative Methods for Studies of Snake Ecology and Conservation. Chapter 1. Pp 5-37. In *Snakes: Ecology and Conservation*, S.J. Mullin and R. A Seigel (eds). Cornell University Press, Ithaca, NY.
- Drummond, H. 1983. Aquatic foraging in garter snakes: a comparison of specialists and generalists. *Behavior*, 86: 1-30.
- Drummond, H. & Macías García, C. 1989. Limitations of a Generalist: A Field Comparison of Foraging Snakes. *Behaviour* , Vol. 108, No. 1/2, pp. 23-43.
- Farr, D & Gregory, P. 1991. Sources of variation in estimating litter characteristics of the garter snake, *Thamnophis elegans*. *Journal of Herpetology*. Vol. 25, No. 3.
- Fleharty, E. D. 1967. Comparative ecology of *T. elegans*, *T. cyrtopsis* and *T. rufipunctatus* in New Mexico. *South west. Nature* 12:07-230.
- Futuyma, D. J. & Moreno. 1988. The evolution of ecological speciation. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 19: 207-233.

- García, E. 1991. Modificaciones del sistema de clasificación climática de Köppen. Inst. de Geología. UNAM. 3ra. Edición. 253pp.
- Gobierno del Estado de México. 2004. Programa de Manejo del Parque Estatal “Sierra de Tepetzotlán. Resumen ejecutivo del parque estatal en Gaceta del Estado. Toluca. Estado de México.
- Gotthard, K., Nylin, S., & Wiklund, C. 1994. Adaptive variation in growth rate: life history costs and consequences in the speckled wood butterfly, *Pararge aegeria*. *Oecologia*, 99(3-4), 281-289.
- Gregory, P. T. 1977. Life-history parameters of the red-sided garter snake (*Thamnophis sirtalis parietalis*) in an extreme environment, the Interlake region of Manitoba (No. 13). Ottawa, Ontario: National Museums of Canada.
- Gregory P. T. 1978. Feeding habits and diet overlap of tree species of garter snake (*Thamnophis*) on Vancouver Island. Canada. *J. Zool.* 56:1967-1974.
- Gregory, P. & Prelypchan, C. 1994. Analysis of variance of first year growth in captive garter snakes (*Thamnophis elegans*) by family and sex. *J. Zool.* 232: 313-322.
- Halloy, M. & Burghardt, G. 1990. Ontogeny of fish capture and ingestion in four species of garter snakes (*Thamnophis*). *Behaviour* 112 (3-4).
- Kenneth P. R. 1972. Herpetology. EUA. Department of Biological Sciences. U. of Denver. Primera edición. 524pp.
- Kephart D. G. 1982. Microgeographic variation in diets of garter snakes. *Oecologia* 52, 287-291.
- Kephart, D. G. & Arnold, S. J. 1982. Garter snake diets in a fluctuating environment: a seven-year study. *Ecology* 63:1232–1236.
- Köppen, W. (1900). Attempted climate classification in relation to plant distributions. *Geogr Z*, 6, 657-679.
- Larsen, K. W. 1986. Ecology of the common garter snake, *Thamnophis sirtalis*, at the northern limit of its range. Unpubl MSc thesis, University of Victoria, Victoria. British Columbia, Canada.
- Lemos-Espinal, J., Rojas-González, R., Zúñiga-Vega, J. Técnicas para el estudio de poblaciones de fauna silvestre. 2005. UNAM, CONABIO, México, D.F. 157 p.
- Lizarrá Valencia A. 2006. Tendencias evolutivas de algunos aspectos reproductores y tipo de alimentación en las serpientes del género *Thamnophis*. Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas. Universidad nacional Autónoma de México. Instituto de Biología.
- Losos, J. B. 1992. The evolution of convergent structure in Caribbean *Anolis* communities. *Systematic Biology*, 41: 403-420.
- Lozoya, H. 1988. Variación Geográfica en la Dieta de la Culebra Jarretera del Eje Neovolcanico (*Thamnophis melanogaster*). B. Sc. thesis, Universidad Nacional Autónoma de México, México.

- MacArthur, R. H. & Pianka E. R. 1966. On optimal use of a patchy environment. *Evolution*, 100: 602-609.
- Macías-García, C. & Drummond, H. 1988. Seasonal variation in the diet of the Mexican garter snake, *Thamnophis eques*, in lake Tecocomulco, Hidalgo. *Journal of Herpetology*. Vol. 22, No. 2, pp 129-134.
- Macías Garcia, C. & Drummond, H. 1990. Population Differences in Fish-Capturing Ability of the Mexican Aquatic Garter Snake (*Thamnophis melanogaster*). *Journal of Herpetology* , Vol. 24, No. 4, pp. 412-416
- Manjarrez, J., & H. Drummond. 1996. Temperature-limited activity in the garter snake *Thamnophis melanogaster*. *Ethology* 102:146–156.
- Manjarrez, J. 1998. Ecology of the Mexican garter snake *Thamnophis eques* at Toluca, México. *Journal of Herpetology*, 32:464-468.
- Manjarrez, J. 2005. Posible invasión de un nicho alimentario nuevo y microevolución en una especie mexicana de serpiente. *Ciencia Ergo Sum*, vol. 12, número 003. Universidad Autónoma del Estado de México, Toluca, México. pp. 275-281.
- Manjarrez, J., Venegas-Barrera C.S., & García-Guadarrama, T. 2007. Ecology of the Mexican Alpine Blotched Garter Snake (*Thamnophis scalaris*). *Southwestern Naturalist* 52:258–262.
- Manjarrez, J., Macías García, C. & Drummond H. 2013. Variation in the Diet of the Mexican Black-bellied Gartersnake *Thamnophis melanogaster*: Importance of Prey Availability and Snake Body Size. *Journal of Herpetology* 47(3):413-420.
- Miner, B.G., Sultan, S.E., Morgan, S.G., Padilla, D.K. & Relyea, R.A. 2005. Ecological consequences of phenotypic plasticity. *Trends in Ecology and Evolution* 20(12): 685-692.
- Mociño-Deloya, E., Setser, K., Pleguezuelos, J.M., Kardon, A. & Lazcano, D. Cannibalism of nonviable offspring by postparturient Mexican lance-headed rattlesnakes, *Crotalus polystictus*. *Animal Behaviour* 77(2009): 145-150.
- McGraw, J. B., & Wulff, R. D. 1983. The study of plant growth: a link between the physiological ecology and population biology of plants. *Journal of Theoretical Biology*, 103(1), 21-28.
- Nosil, P. 2002. Transition rates between specialization and generalization in phytophagous insects. *Evolution*, 56: 1701-1706.
- Parker, H. W. 1977. *Snakes: a natural history*. British Museum (Natural History). London. 108pp.
- Parker, W. S. & Plummer, M. V. 1987. Population ecology. In: R. A. Seigel, J. T. Collins, and S. S. Novak, editors. *Snakes: ecology and evolutionary biology*. McGraw-Hill, New York. Pages 253–301.
- Pérez-Mendoza, H. A., & Zúñiga-Vega, J. J. 2010. Las historias de vida y la teoría del continuo rápido-lento. *Ciencias*, 99(099).
- Pough, F. H. 1983. Amphibians and reptiles as low-energy systems, in: *Behavioral energetic: The costs of survival in vertebrates* (Aspey, W. & Lustick, S, eds) pp. 141-188, Ohio State University Press, Columbus.

- Pough, H. Andrews, R. Cadle, J. Crump, M. Savitzky, A. & Wells, K. Herpetology. 2001. EUA. Prentice Hall. Segunda edición. New Jersey. 612 pp.
- Promislow, D.E.L. & Harvey, P.H. 1990. Living fast and dying young: a comparative analysis of life history variation among mammals. *Journal of Zoology* 220(3):417-437.
- R Development Core Team. 2008. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Ramírez-Bautista A., U. Hernández-Salinas, U. O. García-Vázquez, A. Leyte y L. Canseco-Márquez. 2009. Herpetofauna del Valle de México, diversidad y conservación. Comisión Nacional para el Uso de la Biodiversidad. Universidad Autónoma de Hidalgo. 210 pp.
- Reinert K. Howart. 1984. Habitat separation between sympatric snake populations. *Ecology* (65(2)) Apr. Pp 478-486.
- Roff, D. A. 1992. The evolution of life histories. Chapman and Hall, New York, New York, USA.
- Rossman D. A. Ford B. N. & Seigel R. A. 1996. The garter snakes, evolution and ecology. University of Oklahoma Press, Norman, Oklahoma.
- Rzedowski, J. Huerta, M. L. 1981. The vegetation of Mexico. Inst. Politecnico Nacional, Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Mexico, D. F., Mexico. pp. 432 pp.
- Schluter, D. 2000. The ecology of adaptative radiation. Oxford, N. Y. Oxford University Press.
- Seigel, R. A. & Fitch, H. S. 1984. Ecological patterns of relative clutch mass in snakes. *Oecologia* 6r;293-30.
- Seigel, R. A., Fitch, H. S., & Ford, N. B. 1986. Variation in relative clutch mass in snakes among and within species. *Herpetologica*, 179-185.
- Seigel, R. Collins, J. & Novak, S. 1987. Snakes; Ecology and evolutionary biology. Reprint of the first edition. The Blackburn press. New Jersey.
- Seigel, R. A., & Collins, J. T. 1993. Snakes: ecology and behavior. R. A. Seigel, & J. T. Collins (Eds.). New York.
- Shine, R. 1980. "Costs" of reproduction in reptiles. *Oecologia* 46:92-100.
- Shine, R. 1988. Constraints on reproductive investment: a comparison between aquatic and terrestrial Snakes. *Evolution*, Vol. 42, No. 1, pp. 17-27.
- Shine, R. 1988. The evolution of large body size in females: a critique of Darwin's" fecundity advantage" model. *American Naturalist*, 124-131.
- Shine, R. 1991. Australian Snakes. A Natural History. A. H. & A. W. Reed, Sydney. 223 pages.
- Shine, R. 1992. Relative clutch mass and body shape in lizards and snakes: is reproductive investment constrained or optimized? *Evolution* 46:828-833.

- Shine, R. 1994. Sexual size dimorphism in snakes revisited. *Copeia* 1994:326–346.
- Shine, R. 2005. Life-history evolution in reptiles. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 23-46.
- Sodhi, N. & Erhlich, P. 2010. *Conservation biology for all*. Oxford University Press Inc, New York.
- Sosa-Nishizaki, O. 1982. Estudio preliminar de la ecología alimenticia de tres especies de culebras semiacuáticas del genero *Thamnophis* en los Edos. de Zacatecas y Durango, México.. Tesis Licenciatura , Escuela Nacional de Estudios Profesionales Iztacala. Universidad Nacional Autónoma de Mexico.
- Hill, T. & Lewicki, P. 2007. *STATISTICS: Methods and Applications*. StatSoft, Tulsa, OK.
- Stanford, K., King, R. & Reeder, T. 2004. Growth, Survival, and Reproduction in a Northern Illinois Population of the Plains Gartersnake, *Thamnophis radix*. *Copeia*: No. 3, pp. 465-478.
- Stearns, S. C. 1977. The evolution of life history traits: a critique of the theory and a review of the data. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 145-171.
- Stearns, S. C. 1984. The effects of size and phylogeny on patterns of covariation in the life history traits of lizards and snakes. *American Naturalist*, 56-72.
- Stearns, S. 1992. *The evolution of life histories*. OUP Oxford. 249 pp.
- Tanner, W. W. 1959. A new *Thamnophis* from western Chihuahua with notes on four other species. *Herpetologica*, 165-172.
- Tuttle, K & Gregory, P. 2009. Food Habits of the Plains Garter Snake (*Thamnophis radix*) at the Northern Limit of Its Range. *Journal of Herpetology*, 43(1):65-73.
- Vitt LJ, Price HJ. 1982. Ecological and evolutionary determinants of relative clutch mass in lizards. *Herpetologica* 38:237-55
- Vitt, L. & Caldwell, J. 2009. *Herpetology: An introductory Biology of Amphibians and Reptiles*. 3rd. Ed. Elsevier Inc.697pp.
- Werner, E. E. 1988. Size, scaling, and the evolution of complex life cycles in size-structured populations (pp. 60-81). Springer Berlin Heidelberg.
- Wiens, J. J., Hutter, C. R., Mulcahy, D. G., Noonan, B. P., Townsend, T. M., Sites, J. W., & Reeder, T. W. 2012. Resolving the phylogeny of lizards and snakes (Squamata) with extensive sampling of genes and species. *Biology Letters*, 8(6), 1043-1046.
- Williams, E. E. 1972. The origin of faunas: evolution of lizards congeners in a complex island fauna. A trial analysis. *Evolutionary Biology*, 6:47-89.
- Whittier, J. M. Manson, R. T. Crews, D. 1985. Mating in the red-sided garter snake, *Thamnophis sirtalis parietalis*: differential effects on male and female sexual behavior. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. Volume 16, Issue 3, pp 257-261.

Woodbury, a. Ricker, W. & Cottam, C. 1956 Uses of marking animals in ecological studies. Ecology, Vol 37. No. 4. Pp 665-689.

Zug, G. R., Vitt, L. J. & Caldwell, J. P. 2001. Herpetology: An introductory Biology of Amphibians and Reptiles. 2da. Ed. San Diego. 630pp.