



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

**POSGRADO EN CIENCIAS
BIOLÓGICAS**

Instituto de Biología

TENDENCIAS EVOLUTIVAS DE ALGUNOS ASPECTOS
REPRODUCTORES Y TIPO DE ALIMENTACIÓN EN LAS
SERPIENTES DEL GÉNERO *Thamnophis*

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGÍA AMBIENTAL)

P R E S E N T A:

ANGELICA LIZARRAGA VALENCIA

DIRECTOR DE TESIS: Dr. GUSTAVO CASAS ANDREU

MÉXICO, D. F.

OCTUBRE 2006



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.


Ing. Leopoldo Silva Gutiérrez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Por medio de la presente me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 28 de agosto del 2006, se acordó poner a su consideración el siguiente jurado para el examen de grado de Maestría en Ciencias Biológicas (Biología Ambiental) de la alumna **Lizarraga Valencia Angélica** con número de cuenta **505017466** con la tesis titulada: "**Tendencias evolutivas de algunos aspectos reproductores y tipo de alimentación en las serpientes del género *Thamnophis***" bajo la dirección del **Dr. Gustavo Casas Andreu**.

Presidente:	Dr. Adrián Nieto Montes de Oca
Vocal:	Dr. Carlos Rafael Cordero Macedo
Secretario:	Dr. Gustavo Casas Andreu
Suplente:	Dr. Fausto Roberto Méndez de la Cruz
Suplente:	Dr. Eduardo Morales Guillaumin

Sin otro particular, quedo de usted.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F. a, 28 de septiembre del 2006



Dr. Juan Núñez Farfán
Coordinador del Programa

c.c.p. Expediente del interesado

AGRADECIMIENTOS

Gracias al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, por el apoyo económico brindado para la realización de esta tesis.

Gracias a los miembros del Jurado:

Dr. Gustavo Casas Andreu

Dr. Fausto Roberto Méndez de la Cruz

Dr. Adrián Nieto Montes de Oca

Dr. Eduardo Morales Guillaumin

Dr. Carlos Rafael Cordero Macedo

DEDICADO A . . .

Mis padres, Lourdes Valencia Jiménez y Armando Lizarraga Ledezma, por toda la protección dentro del nido, por la paciencia y tolerancia, que sé, que en más de un respiro se tuvo que tomar. Por todos los momentos, los cuales en su mayoría han sido muy agradables y no dudo, así seguirán. Por su apoyo, que desde el inicio de todo esto, siempre ha sido el primero en hacerse presente.

A mi Hermana Verónica Lizarraga Valencia y a mi cuñado Ernesto Jiménez, por que indirectamente, pero de alguna manera, me han hecho aprender a tolerar, que si bien no es la mayor de mis cualidades, estoy en el proceso de saber hacer presente la tolerancia, misma que me ha ayudado a sacar adelante mi trabajo. También por darme una personita más a quién poderle dedicar esto.

A mi sobrina Zaraí, esa personita, por el nuevo aire que trajo a mi vida, por la sonrisa que pintó en mi cara cada vez que la desesperación amenazaba con llegar, en el transcurso de esta odisea. Y además por su increíble gusto por los bichos más cercanos a mi corazoncito, las serpientes.

Si vez que estoy perdiendo los detalles
Y que avanzo sin mirar cuando camino por la calle
Porque estoy muy preocupada para que
nada me falle
Y dejé de hacer las cosas solamente por amarlas.
No me dejes continuar, hazme regresar.

Tócame para unirme con el mundo,

Para respirar profundo, solamente tócame.
Tócame para estar de nuevo en casa
Con tu mano se me pasa todo el miedo.
Tócame

AGRADECIMIENTOS

Quiero dar las gracias a todos los que de alguna u otra manera, pusieron su granito, en este mi reloj de arena (el orden de los factores no altera el producto).

A la casa: Gracias al Instituto de Biología por la adopción y por lo tanto a la Universidad Nacional Autónoma de México. Al CONACYT por el apoyo económico brindado durante mi estancia en la maestría.

A mi jurado: Muy en especial al Dr. Gustavo Casas, que desde un principio confió en mí, por brindarme un espacio y por sus acertados comentarios, además de su valiosísimo apoyo y respaldo, tanto en lo académico como en lo personal. Al Dr. Fausto Méndez y al Dr. Adrián Nieto, por sus enigmáticas observaciones para este trabajo. Al Dr. Eduardo Morales y el Dr. Carlos Cordero, por aceptar con gusto y objetividad, formar parte de este trabajo, por sus acertados comentarios y propuestas, que hicieron que esto creciera.

A mis compañeros del labo: A Gabriel Barrios por la agradable compañía, por su ayuda en las salidas a campo (no fueron virtuales), por las charlas y comentarios de ánimo. A Víctor Sustaita, el colector estrella de las salidas a campo, Rafael Martínez, Anahí Güizado y Rodrigo Macip, por la compañía, la música (por qué no compartir), el chisme, perdón, las charlas tan constructivas y de gran aprendizaje.

A las personas que me ayudaron en el basto mundo de la tecnología: Rubi Meza (MacClade), Saúl López (Statistica), Víctor Sánchez (Pagel), fueron de valiosísima ayuda. A la Biblio: Georgina, Miguel y Andrés, por toda la ayuda tanto en lo académico como en lo personal, por las charlas tan agradables y por su confianza. A los chicos de Fé: Mario y Ernesto, por acompañarme en las salidas extraoficiales a campo, por su apoyo y muestras de cariño. A Crocomatacutus: Matías Domínguez, por las palabras de ánimo, gentiliza y por todo el cariño. A Felipe Rodríguez, por aquel jalón de “chongo” que en un principio prometió darme si no salía adelante con esto, por sus palabras de aliento, por su ayuda ofrecida y por su confianza.

A Jorge Esquivel, por que en los momentos más difíciles que se presentaron durante este trayecto, estuvo ahí para escuchar, opinar y darme el mejor de los abrazos. Por el amor que siempre me ha dado. Por lo que fue, es y seguirá siendo.

A mi mejor amiga: Evelyn Enriquez, por estar todos y cada uno de los momentos a mi lado, por cada vez que me hizo regresar a la realidad, por que después de momentos de desesperación, ha estado ahí para encontrarle el lado cómico a los contratiempos y todo lo que se atreviese, por sus opiniones, su confianza e incondicional apoyo.

Al Abuelo, que cuando el subconsciente me traicionaba, terminaba dándole lata con mis cosas, y lo mejor, siempre obteniendo respuesta.

A esa señal que encontré en el camino de la manera más increíble, sabiendo que en verdad, en algún lado estaba.

Y muy, muy especial a Mi Familia, por el incondicional apoyo, por su compañía, por todo lo que nunca me negaron y lo poco que sí (si es que lo hubo). Por ser mis más fuertes columnas en donde apoyarme y sacar la fortaleza cada vez que la necesité; por su amor, el cual es infinitamente correspondido. Gracias, además, por todo lo que no se puede plasmar en un papel, pero si en el alma.

Lo que no me mató, sin duda, me hizo más fuerte...

INDICE

Dedicatorias	i
Agradecimientos	ii
Resumen	iv
Abstract	v
I. INTRODUCCION	1
II. ANTECEDENTES	
2.1. Generalidades de las serpientes	3
2.2. Ecología de serpientes	3
2.3. Descripción de la familia <i>Colubridae</i>	5
2.4. <i>Nerodia erythrogaster</i>	6
2.5. Género <i>Thamnophis</i>	6
2.6. Antecedentes filogenéticos	8
III. HIPÓTESIS	10
IV. OBJETIVOS	
4.1. Objetivo General	10
4.2. Objetivos Particulares	10
V. MÉTODOS	11
VI. RESULTADOS	
6.1. Explotación del hábitat con respecto a la relación filogenética	13
6.2. Tipo de alimentación condicionado por el hábitat	13
6.3. Diversificación de hábitat y alimentaria	16
6.7. Longitud de la hembra vs tamaño de la camada	17
VII. DISCUSION	18
VIII. CONCLUSIONES	23
IV. LITERATURA	25
Anexo 1	40
Anexo 2 ^a	42
Anexo 2b	43

Palabras clave: *Thamnophis*, Reproducción, Alimentación, Hábitat, Filogenia, Diversificación Ecológica

I. INTRODUCCION

La diversificación ecológica, es decir, la evolución de características ecológicas divergentes dentro de un linaje, es el tema central del estudio de adaptación y ecología de las especies y géneros. Algunos autores han propuesto hipótesis de diversificación ecológica que pretenden explicar los modelos ecológicos y evolutivos para los diversos grupos de organismos (Schluter, 2000). Por ejemplo que la dirección de cambio en características ecológicas, generalmente será de generalista a especialista y no viceversa (MacArthur and Pianka, 1966; Futuyma and Moreno, 1988; Schluter, 2000; Nosil, 2002). Aunque los métodos filogenéticos han empezado a ser indispensables en los últimos tiempos para probar hipótesis evolutivas, la magnitud en que las hipótesis sobre diversificación ecológica han sido probadas en un contexto filogenético varía ampliamente.

Existen dos hipótesis fundamentales y opuestas, acerca de la secuencia de la diversificación ecológica dentro de los linajes. La hipótesis del desplazamiento de carácter (Williams, 1972; Losos, 1992) la cual dice que la diversificación ocurrirá primero en la dieta y posteriormente evolucionará para ocupar nuevos hábitats. Recíprocamente, la hipótesis de condensación de nicho (MacArthur and Wilson, 1967; Schoener, 1974), esta dice que especies en un linaje primero cambiarán de hábitat. Una tercera hipótesis es la de diversificación limitada (Stephens y Wiens, 2003): No se darán ambos cambios en la misma rama dentro de la filogenia.

Estas hipótesis, han sido vistas, incluso como una “regla” general de diversificación ecológica. Sin embargo, a pesar de su aceptación y su base teórica, algunas excepciones a estas hipótesis han sido encontradas.

En este caso, se encontró que el género *Thamnophis* es un excelente modelo para estudios que permiten visualizar las relaciones entre procesos ecológicos y evolutivos, ya que es uno de los géneros más diversos entre los reptiles colúbridos de México, con aproximadamente 30 especies (Rossman *et al.*, 1996) y representan un componente ecológico importante dentro de la herpetofauna (Alfaro y Arnold, 2001). Incluye tanto formas altamente acuáticas como altamente terrestres, es decir, que pasan la mayor parte del tiempo ya sea en cuerpos de agua o en ambientes secos; con longitudes que son muy

variables entre las diferentes especies. En cuanto a su alimentación, ésta ha sido muy bien estudiada y muestra una gran diversidad; sus presas varían desde organismos acuáticos tales como peces, acociles, y renacuajos, hasta reptiles y anfibios, y en algunos casos, pequeños mamíferos (Drummond, 1983; Rossman *et al.*, 1996).

A pesar de su clara e importante diversificación, y de que se le han reconocido relaciones con serpientes de hábitos acuáticos, como el género *Nerodia*, las culebras “jarreteras” han sido pobremente estudiadas desde una perspectiva filogenética. Es por ello que en este trabajo se utilizó la hipótesis filogenética molecular más aceptada hasta el momento para el género *Thamnophis*, propuesta por De Queiroz *et al.*, (2002), en donde dividen al género en dos clados, el clado mexicano, con especies restringidas a México, y el clado de amplia distribución, de especies que tienen un intervalo de distribución de América Central al Sur de Canadá, como base para analizar la evolución de ciertos caracteres ecológicos e inferir la historia ecológica del grupo.

RESUMEN

La diversificación ecológica es un tema central en ecología y biología evolutiva. El presente trabajo, es el primero en analizar los aspectos ecológicos de todo el género *Thamnophis*, un grupo ecológicamente diverso, con una gran variedad tanto en los hábitats en los que se desarrolla como en su alimentación, la cual va desde peces hasta pequeños reptiles, para analizar lo anterior se usó la filogenia más aceptada para dicho grupo hasta la fecha, propuesta por De Queiroz *et al.*, (2002) para probar hipótesis acerca de sus relaciones y diversificación filogenética. Se realizó una revisión bibliográfica sobre la historia natural del género, la ecología y biología reproductora de las diferentes especies. Los datos de hábitat y alimentación fueron mapeados en un árbol filogenético para probar hipótesis ecológicas. Se identificaron siete cambios independientes para 11 de 30 especies, con invasión al ambiente terrestre, lo cual representa el 36 % del género. Las especies altamente acuáticas presentan una tendencia generalista, ya que incluye en su alimentación más grupos de presas que las especies altamente terrestres. El tipo de alimentación está muy relacionado con el hábitat en el que se encuentran las culebras el mayor tiempo de su vida, ya que 22 de las 30 especies (73 %) se alimentan de organismos que se encuentran en los mismos hábitat a los de ellas. Diez especies cambiaron ampliamente, es decir, presentan variación tanto en su hábitat como su alimentación, colonizando ambientes terrestres e incluyendo en su dieta otro tipo de organismos, además de peces. Ocho de las especies presentan cambio sólo en uno de los dos aspectos, de las cuales, siete cambiaron en el aspecto alimenticio y sólo una en el de hábitat. El índice de homoplasia nos indico que las similitudes encontradas podían atribuirse a la presión del ambiente más que a un ancestro común. El en aspecto reproductivo, y de acuerdo a la correlación de programa Pagel, el tamaño de la camada no se encuentra correlacionado con la longitud de la hembra, hablando en el contexto evolutivo.

ABSTRACT

The ecological diversification is a central subject in ecology and evolutionary Biology. For the first time it is intended to analyze the ecological aspects of all the species in the genus *Thamnophis*, an ecologically diverse group of snakes, with a great variety of habitat and feeding habits, including from fish to small reptiles. The first step was to get the more accepted phylogeny for this group to the date, and the De Queiroz *et al.*, (2002) was selected in order to test hypothesis about its relations and phylogenetic diversification. A second step was complete bibliographical revision on the natural history of the species in the genus, for instance its habitat, feeding ecology and reproductive biology. The data on habitat and feeding habits were mapped in the phylogenetic tree to test ecological hypotheses. There were identified seven independent changes for 11 of 30 species, with invasion to the terrestrial environment, representing 36% of species in the genus. Highly aquatic species show a generalist tendency, because they include in its feeding habits more groups of prey than the highly terrestrial species. The feeding habits are very related to the habitat in which the snakes spend most of time of its life, since 22 of the 30 species (73%) feed upon organisms that are living in the same habitat. Ten species changed widely, they show variation in its habitat as well as in its feeding, colonizing the terrestrial environment and including in its diet, in addition to fish, other kind of organisms. Eight of the species show a single change, of which, seven changed in nutritional aspects and just one in its habitat. On the reproductive aspect, the size of the litter was correlated to the length of the female, mainly in the Mexican clade. Finally, it is considered that this work demonstrates the importance of examining ecological parameters like habitat, feeding and reproduction as much within species as of sorts.

II. ANTECEDENTES

2.1. Generalidades

Las lagartijas y serpientes, componen al grupo de los escamados. Las serpientes son cladísticamente relacionadas con las lagartijas, y la tradicional clasificación de estos dos grupos como suborden de Squamata (Lacertilia y Serpentes), no refleja exactamente sus interrelaciones. En otras palabras, Lacertilia es parafilético con respecto a Serpentes. Sin embargo, debido a grandes diferencias en fisiología, desarrollo y morfología funcional, se consideran lagartijas y serpientes por separado (Pough *et al.*, 2001), sin olvidar que también poseen considerables características en común que no son encontradas en algún otro reptil (Parker, 1977).

Las serpientes se han adaptado a casi tantos modos de vida como los lagartos, de hecho, es notable que las serpientes se hayan adaptado a formas de vida tan dispares sin apartarse de un modelo corporal simple, caracterizado sobre todo por la pérdida de los miembros y la elongación y flexibilidad del cuerpo. Las serpientes han tenido una radiación con un éxito indudable, han invadido tanto los árboles como el agua.

Las serpientes son el segundo grupo más diverso de reptiles vivos, con más de 2900 especies (Uetz, 1999). Como las lagartijas, ocurren en todos los continentes excepto en la Antártica, tienen una radiación adaptativa a los ambientes más efectiva que las lagartijas; con todo y eso, han sido menos efectivas que ellas en su dispersión sobre el mundo. Su diversidad refleja adaptaciones de comportamiento, ecológicas y fisiológicas, diversas, aunque todas son de alimentación carnívora. Como grupo, las serpientes se alimentan de una amplia variedad de presas, pero la dieta de muchas especies es sumamente especializada (Zug *et al.*, 2001).

2.2. Ecología de serpientes

En serpientes acuáticas los nostrilos son comúnmente encontrados con una orientación vertical para permitirles respirar en la superficie y para expulsar el agua cuando se encuentran bajo el agua; varios grupos que han adoptado este modo de vida han tenido que adquirir diversos dispositivos para cerrar los pasos nasales. Las especies

completamente acuáticas no pueden mantener su temperatura corporal asoleándose, es por ello que se restringen a las aguas tropicales; los huevos de reptiles no pueden desarrollarse en agua así que su reproducción debe ser vivípara (Parker, 1977).

La mayoría de las serpientes acuáticas viven bajo el agua y gastan mucho de su tiempo moviéndose en el fondo en donde los métodos de locomoción terrestres también son muy eficientes en este medio. Ninguna de las serpientes se alimentan de materia vegetal y son pocas las que llegan a consumir carroña. La mayoría puede localizar presas inactivas usando su sentido del olfato, y pocas dependen más fuertemente de su poder visual, solo se esforzaran por comer presas que han visto moverse y que son de tamaño apropiado. Muchas serpientes pueden tener una dieta variada y otras la cambian de acuerdo a su edad y/o tamaño, ya que al crecer pueden consumir presas de mayor tamaño, la mayoría tiene preferencias limitadas por el alimento. Para atrapar a sus presas, las especies nocturnas, rondan lugares convenientes; sin embargo, las especies diurnas, especialmente las crípticas, hacen uso de su color y/o postura para pasar desapercibidas por su presa, y así tener mayor éxito y poder alimentarse de ella (Parker, 1977).

La piel de los reptiles juega un papel importante en la conservación del agua. La velocidad en la cual el agua se pierde a través de ella se encuentra muy relacionada al medioambiente en el que las serpientes viven, la pérdida de agua es mayor para las especies acuáticas y menor para las que habitan en zonas áridas. Otro factor que hace adaptables a las serpientes a vivir en ambientes secos, es su capacidad de eliminar desechos nitrogenados en un estado semisólido (Parker, 1977).

El ciclo reproductivo puede durar hasta dos años en latitudes en donde el verano es corto, pero en otras partes es normalmente un evento anual. El patrón usual en las zonas templadas es que las células sexuales completen su desarrollo durante los meses de invierno y que el apareamiento ocurra en la primavera, tan pronto como su hibernación termina. Sin embargo, hay excepciones a esta regla y algunas especies se aparean normalmente en el verano (Parker, 1977).

Existen pocos casos en donde transcurre un tiempo considerable antes de que los huevos sean fertilizados después del apareamiento, en la mayoría de los casos, esto ocurre

inmediatamente. El tiempo que transcurre antes de que los huevos sean puestos, varía de una especie a otra, al igual que el intervalo entre los dos acontecimientos, y alcanza su máximo en formas vivíparas. Aunque la viviparidad tiene claras ventajas para especies terrestres y especialmente arbóreas, también tiene sus desventajas. La hembra preñada disminuye sus actividad y agilidad, lo cual la hace más vulnerable ante sus depredadores (Parker, 1977).

2.3. Descripción de la familia *Colubridae*

La familia *Colubridae* incluye aproximadamente el 70 % de todas las especies de serpientes, lo cual representa más de 1700 especies (Pough, 2001). Naturalmente, dentro de un grupo tan grande existe un amplio rango de diversidad, adaptación y especialización.

Ninguna de las especies de esta familia posee cualquier rastro de una pelvis o de miembros traseros, todos tienen el pulmón izquierdo muy reducido o ausente, la cola es raramente diferenciable del resto del cuerpo; el cráneo es siempre altamente cinético con una mandíbula inferior flexible y en la mayoría, hay alargamiento de los huesos del cuadrante y generalmente también del supratemporal; no hay colmillos frontales perforados para el veneno, pero los dientes sólidos están presentes en ambas mandíbulas y en el paladar, aunque no en el premaxilar (Parker, 1977).

Las culebras presentan varios grados de adaptación a los diferentes medios ambientes y condiciones climáticas en que ellas viven. Pero entre ellas se dan etapas transitorias entre una especialización y otra, y ha habido tanto evolución paralela, con las modificaciones similares presentándose en diversos tiempos y lugares en conexión con necesidades similares, que es difícil encontrarlas en otras subfamilias. Algunos grupos de géneros parecen presentar ensamblajes naturales, pero sus límites son mal definidos y diferenciados según los criterios empleados. Por ejemplo, algunos científicos reconocen solamente dos grupos importantes: el *Natricinae* y el *Colubridae* por las proyecciones en las vértebras lumbares y la carencia de éstas, respectivamente (Parker, 1977).

Los colúbridos típicos miden entre uno y dos metros, y 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 comprende entre el 20 y 30 por ciento de la longitud total. En las especies que no tienen ninguna asociación clara con el agua y/o madrigueras, los ojos son relativamente grandes y las fosetas de la nariz están dirigidos lateralmente; en organismos de hábitos diurnos la pupila es circular, pero en las de hábitos nocturnos o crepusculares es a menudo una elipse vertical contráctil (Fig. 1).

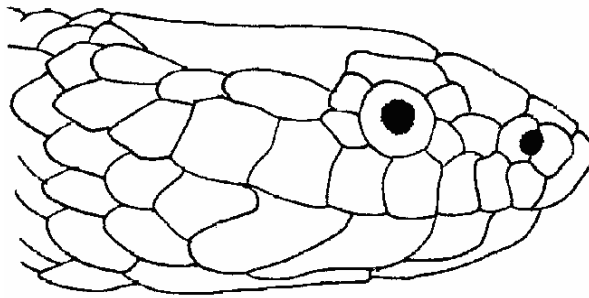


Figura 1. Forma de la cabeza de un colúbrido típico.

2.4. *Nerodia erythrogaster* (grupo externo)

Las serpientes de la especie *Nerodia erythrogaster* son de tamaño mediano, entre los 50 a 135 cm. de longitud total, y tienen una longevidad de alrededor de ocho años (Wright and Wright, 1957). Es una especie altamente acuática, pasa la mayor parte del tiempo dentro de arroyos, lagos, lagunas, bordos, etc., y tiene una alimentación a base de acociles y peces, estos últimos constituyen la principal fuente alimentaria. Son serpientes de reproducción vivípara (Conant, 1949; 1961).

2.5. Género *Thamnophis*

Las serpientes del género *Thamnophis* son frecuentemente las especies más abundantes en ciertos lugares como bosques y/o cuerpos de agua (Dalrymple, 1991b), también es uno de los géneros más diversos entre los reptiles colúbridos de México, con aproximadamente 30 especies (Rossman *et al.*, 1996) y representan un componente ecológico importante de la herpetofauna (Alfaro y Arnold, 2001). Miden entre 46.3 y 162.6 cm, son vivíparas, maduran más tempranamente que otras especies, ya que lo

hacen durante la segunda o tercer estación (Dunham *et al.*, 1988), en su mayoría alcanzan la madurez sexual en los primeros doce meses (Rossman, *et al.*, 1996).

Incluyen tanto formas altamente acuáticas como terrestres, ocupando hábitats como cuerpos de agua tales como arroyos, lagunas, bordos, además de bosques de coníferas, de encino, de roble y su tipo de alimentación es muy diverso: peces, acociles, invertebrados, anfibios y otros reptiles, (Rossman *et al.*, 1996). También se ha observado que cambia de pocos tipos de presas a un número mayor (Gregory y Nelson, 1991). Se sugiere que las serpientes pueden cambiar sus sitios de forrajeo como un resultado de la declinación de presas (Rossman *et al.*, 1996) y aunque los ectotermos se adaptan a episodios periódicos de baja disponibilidad de presas (Pough, 1980), largos periodos sin alimento puede causar efectos en las serpientes, principalmente en las crías (Rossman *et al.*, 1996). Este género muestra distintas preferencias por hábitats particulares, involucrando aspectos tales como la cobertura de arbórea (espesura del bosque), disponibilidad de sitios térmicos (o termales) (puntos soleados) y disponibilidad de presas (Dalrymple and Reichenbach, 1984). Por todo lo anterior, son consideradas un grupo ecológicamente variado en cuanto a su estilo de vida (Alfaro y Arnold, 2001).

Con respecto a su reproducción, la máxima actividad espermatogénica ocurre al final del verano y a principios del otoño. Los machos emergen de su hibernación con abundante esperma en los conductos deferentes (Crews y Garstka, 1982), antes que las hembras y esto lleva a la formación de “bolas” de varios machos con una sola hembra. Aunque se piensa que los machos están listos para el apareamiento inmediatamente después de que emergen, no siempre es así, ya que existen variaciones que se sugiere que puede ser una respuesta adaptativa a las condiciones medio ambientales locales, como la temperatura (Ford y Cobb, 1992).

Las hembras inician su hibernación con pequeños folículos vitelogénicos, posteriormente experimentan su vitelogénesis secundaria y la ovulación, seguida del apareamiento en la primavera. La receptividad de la hembra es regulada principalmente por el incremento de temperatura seguida de la hibernación. La variación en el tiempo de reproducción, puede parecer una elección que favorezca a la hembra, quien puede

dar nacimiento en el tiempo en que las condiciones son favorables (Seigel y Ford, 1987).

Ambos géneros comparten muchas características, pero normalmente son separados principalmente por la placa anal, que esta dividida en *Nerodia* y es simple en *Thamnophis*. Los diagnósticos más tempranos sugieren la presencia de huesos apicales separados en *Natrix* y la ausencia de éstos en *Thamnophis* (Wright and Wright, 1957).

2.6. Antecedentes filogenéticos

Son pocos los estudios sobre la filogenia de este grupo, entre los cuales se puede mencionar el realizado por Cope (1892b), donde utiliza la morfología externa. Posteriormente, Brown (1904) obtiene un árbol filogenético más complejo tomando a *T. sirtalis* como la especie ancestral. Lawson y Dessauer (1979) realizaron un estudio filogenético basado en datos bioquímicos (aloenzimas) dirigido hacia las distintas especies como *T. elegans*, *T. hammondi*, *T. gigas* y *T. atratus*. Por su parte, Lawson (1987) realizó un estudio molecular, en donde determinó que *Nerodia valida* y *T. couchii* son especies hermanas. En 1994, el estudio de De Queiroz y Lawson se basa en un análisis de secuencias mitocondriales y aloenzimas. Boundy (1999), llevó a cabo un estudio sistemático de *T. atratus* por medio de un análisis multivariado de poblaciones en el que empleó 24 caracteres y encontró diferencias en cuanto al uso del hábitat y actividad estacional entre poblaciones costeras y terrestres. En el 2001, Alfaro y Arnold analizaron la sistemática molecular y evolución del género por medio de su ADN en donde *Thamnophis* fue el grupo monofilético y el grupo *Nerodia* resultó ser parafilético con respecto a *Thamnophis*. Un año más tarde (2002), De Queiroz *et al.*, propusieron una filogenia basada en secuencias de cuatro genes mitocondriales, en donde encontraron que *Thamnophis sauritus* y *T. proximus* son especies hermanas y que *T. sirtalis* es especie hermana del resto del grupo, además de considerar a *Nerodia erythrogaster* como la especie ancestral. Dicha filogenia se considera como la hipótesis evolutiva más aceptable para el género (Fig. 2).

La biología evolutiva tiene la tarea de interpretar fenómenos que no pueden ser entendidos sin entender primeramente su pasado. Desde los tiempos de Darwin hasta los nuestros, los métodos comparativos han sido la técnica general para responder preguntas

acerca de patrones comunes de cambios evolutivos (Harvey and Pagel, 1992). A partir del desarrollo de estos métodos para estudiar adaptación, se han utilizado las filogénias moleculares, como base para entender la adaptación de los diferentes caracteres entre especies, debidos a la selección natural (Morales 2000). Estos métodos permiten determinar patrones e inferir la adaptación de los caracteres a partir de la información de las especies actuales. El uso de estos métodos y cómo se desarrollarán, depende en gran medida de diferentes bases teóricas, supuestos biológicos, propiedades estadísticas, tipos de variables, requerimientos en cuanto a la información filogenética y disponibilidad de programas de computación para llevarlos a cabo. No obstante, la mayoría busca analizar la existencia de correlaciones evolutivas entre dos o más caracteres y así probar hipótesis adaptativas y otros fenómenos evolutivos (Futuyma, 1998).

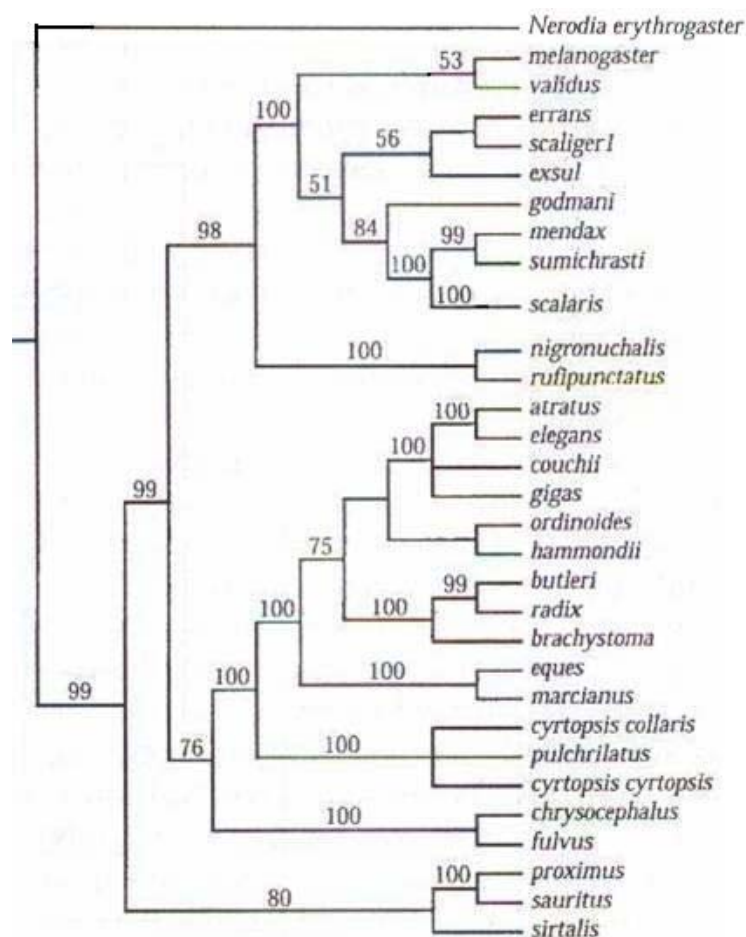


Figura 2. Filogenia del género *Thamnophis* propuesta por De Queiroz *et al.*, (2002), basada en secuencias de cuatro genes mitocondriales. Los números sobre las ramas son los porcentajes del bootstrap (1000 replicas).

III. HIPOTESIS

- Especies estrechamente relacionadas filogenéticamente dentro del género *Thamnophis* se encuentran explotando el mismo tipo de hábitat.
- El alimento está condicionado por el tipo de hábitat en el que se desarrollan estas serpientes.
- Las especies presentan cambios tanto en su alimentación como en el hábitat, dentro de una misma rama filogenética, poniendo a prueba la hipótesis propuesta por Stephens and Wiens (2003).
- Las hembras con una longitud pequeña tienen un menor número de crías que las que maduran sexualmente a mayor talla (restricción morfométrica), independientemente del componente filogenético.

IV. OBJETIVOS

4.1. Objetivo general

Determinar si existe diversificación ecológica entre las 30 especies del género *Thamnophis* y la evolución que se ha presentado en algunas variables de alimentación, hábitat y reproducción de las serpientes, utilizando como base la hipótesis filogenética más reciente para el género.

4.2. Objetivos particulares

- Inferir si la explotación de los mismos tipos de hábitat entre las especies se debe a la inercia filogenética de éstas o a la selección natural.
- Analizar si el tipo de presas que consumen depende del hábitat en el que se desarrollan.
- Determinar si se presentan cambios tanto en el aspecto alimenticio como en el de hábitat dentro de la misma especie.
- Determinar si el número de crías depende del tamaño corporal de la hembra.

V. MÉTODOS

Se realizó a una revisión bibliográfica de la literatura (Anexo 1) sobre la historia natural del grupo, su ecología, distribución y biología reproductora de las diferentes especies (Anexo 2a y 2b). Además de una revisión del material de colecciones científicas. Para localidades poco representadas se colectaron ejemplares durante los meses de junio, julio agosto, septiembre, octubre y noviembre del año 2005 en diferentes localidades como los municipios de San Felipe del Progreso, Atlacomulco, El Oro, Aculco, Polotitlán, Acámbaro, Salva Tierra, Yuriria. Las colectas y revisiones se realizaron con la finalidad de obtener datos de especies, principalmente en territorio mexicano, donde es limitado el conocimiento de diferentes aspectos de su biología en general (Rossman *et al.*, 1996).

Los parámetros a estudiar, y con los cuales se elaboró una base de datos en el programa Excel son: a) Hábitat en el que se desarrollan cada una de las especies del género, categorizándolas como: Altamente acuática, las especies que pasan la mayor parte de su vida en cuerpos de agua (lagos, arroyos, bordos, ríos) y Altamente terrestre, especies que se encuentran la mayor parte de su vida en ambientes secos (bosques de pino, encino, roble, prados); b) Alimentación: principales grupos de presas, en este aspecto y para simplicidad de discusión, se agruparon los tipos de presas de acuerdo con Kephart (1982) en las siguientes categorías: Peces (géneros *Poecilia*, *Xenophus*, *Cyprinus*), Invertebrados (acociles, lombrices de tierra, sanguijuelas), Anfibios (géneros *Hyla*, *Rana*, *Bufo*, *Pseudoeuricea*), Reptiles (géneros *Barisia* y *Sceloporus*), mamíferos (pequeños roedores), y por ultimo, c) Reproducción: longitud mínima y máxima y el promedio, a la cual las hembras se reproducen, y tamaño de la camada y su promedio. Las medidas fueron registradas en centímetros.

La información obtenida se analizó empleando matrices de presencia-ausencia en el programa MacClade con los datos de hábitat y alimentarios, mismos que posteriormente fueron mapeados sobre la sobre la filogenia propuesta por De Queiroz *et al.* (2002) para así poder conocer las posibles tendencias evolutivas entre las especies del género *Thamnophis*. Con el mismo programa se determinaron los estados ancestrales para identificar en donde ocurrieron cambios independientes dentro de la filogénia y cuantos de éstos se presentaron. Por otro lado, se obtuvo el índice de homoplasia para inferir si

los cambios ocurridos estaban influenciados por el ambiente (valor cercano a 1) o por la inercia filogenética (valor cercano a 0). Por último, se determinaron correlaciones, para el caso de la talla de la hembra *versus* el número de crías, para inferir patrones; de igual manera, para inferir si se presentaba alguna tendencia entre las diferentes especies, en cuanto a esta característica reproductiva, se realizó un análisis comparativo de caracteres en el árbol filogenético en el programa Comparative Methods (Pagel, 2005), el cual realiza pruebas con caracteres y su posible correlación evolutiva.

Para las figuras de los árboles, también se utilizó el programa MacClade para el mapeo de caracteres sobre la filogénia, y para la presentación de los mismos, el programa Paint, para el uso de los colores que distinguen cada carácter dentro del árbol.

VI. RESULTADOS

Se completó en su totalidad la base de datos de los aspectos del tipo de hábitat y de alimentación (Anexo 2a), sin embargo esto no fue posible en el aspecto reproductivo (Anexo 2b), ya que en dos especies (*Thamnophis errans* y *exul*) no se pudieron obtener los datos de las longitudes hocico-cloaca de las hembras, y en cuanto al tamaño de la camada, en una de las especies (*Thamnophis sumichrasti*) no se tiene reportado, por lo anterior, estas tres especies no fueron incluidas en el análisis de correlación entre la longitud de las hembras *versus* el número de crías.

6.1. Explotación del hábitat con respecto a la relación filogenética.

El clado más uniforme, en el que observan tendencias filogenéticas marcadas en este aspecto, es el de “amplia distribución” (C.A.D), en donde especies hermanas sí comparten el mismo tipo de hábitat, de hecho, la mayoría son de hábitos acuáticos, al igual que la especie ancestral, así mismo, dentro de este clado, se encuentra un grupo de especies hermanas de hábitos terrestres, *Thamnophis cyrtopsis collaris*, *pulchrilatus* y *c. cyrtopsis*. Por otro lado, el llamado “clado mexicano” (C.M.) es más diverso, no se notan tendencias marcadas, encontrándose un grupo de cuatro especies en donde dos de ellas son altamente acuáticas, sin embargo, entre ellas no existe una relación estrecha, por el contrario, grupos de especies hermanas, que comparten el mismo hábitat se encuentran ampliamente separados (Fig. 5).

Se identificaron siete cambios independientes para 11 de 30 especies, con invasión al ambiente terrestre, lo cual representa el 36 % del género. Esto nos indica que en estas especies (*Thamnophis errans*, *scaliger*, *exul*, *mendaz*, *scalaris*, *ordinoides*, *butleri*, *cyrtopsis collaris*, *pulchrilatus*, *c. cyrtopsis* y *chrysocephalus*) existe el conservacionismo filogenético del nicho.

El valor de índice de homoplasia, cuando un estado de carácter evoluciona más de una vez en las diferentes ramas de la filogenia, fue de 0.86, lo cual nos indica que las similitudes encontradas pueden atribuirse a la presión del ambiente más que a un ancestro común dentro del género *Thamnophis*.

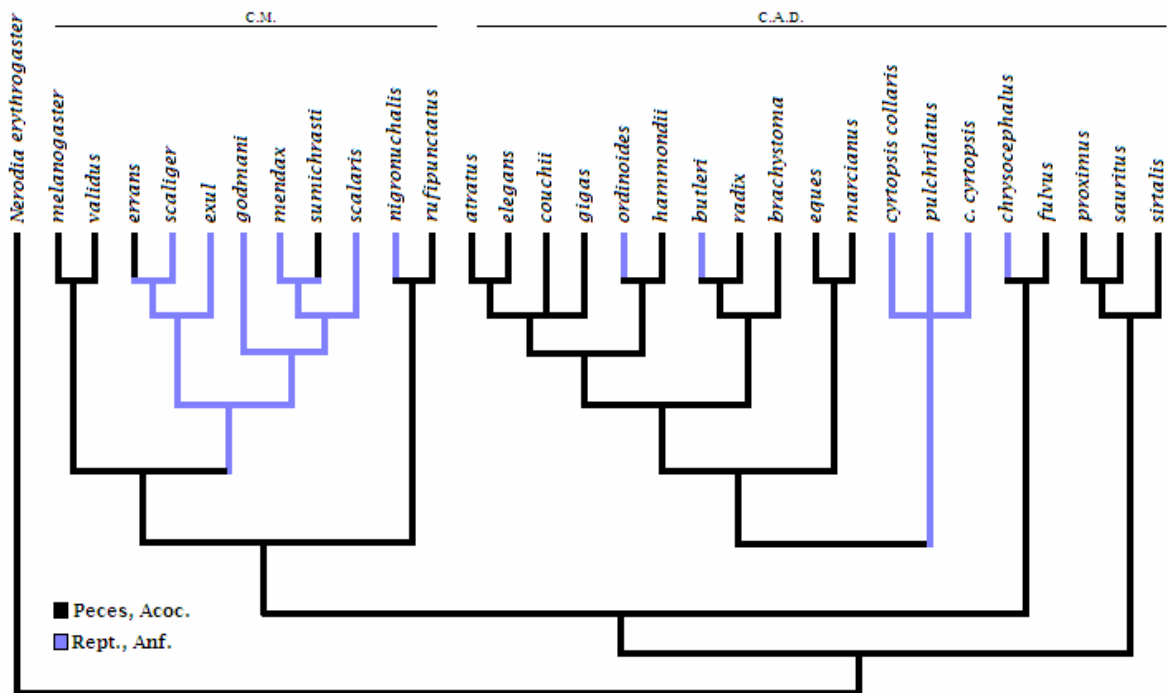


Figura 5. Relaciones en cuanto al hábitat acuático y terrestre que explotan las especies del género *Thamnophis*, mapeado sobre la filogenia propuesta por De Queiroz (2002), identificando siete eventos independientes, que comprenden 11 especies.

6.2. Tipo de alimentación condicionado por el hábitat.

En general, se encontró que el tipo de alimentación está muy relacionado con el hábitat en el que se encuentran las serpientes el mayor tiempo de su vida, ya que 22 de las 30 especies (73 %) se alimenta de organismos que se encuentran en el mismo ambiente en el que ellas se desarrollan la mayor parte del tiempo, 12 mantienen sus hábitos ancestrales, son altamente acuáticas y con una alimentación constituida de peces principalmente, las otras 10, que pasan la mayor parte de su vida en ambientes terrestres, se encuentran consumiendo presas como reptiles y anfibios principalmente .

Sin embargo sí se presentan ligeros cambios, lo cual ocurre en ocho de las 30 especies (26 %), ya que se alimentan de cierto tipo de presas a pesar de que éstas se les encuentra en ambientes diferentes a aquellos en que las serpientes se desarrollan (Fig. 6), es decir, las serpientes están invadiendo otros ambientes en los que regularmente no viven para

alimentarse de las presas que en ellos encuentran, siete de estas especies (del clado mexicano *T. godmani*, *T. nigronuchalis*, y del clado de amplia distribución *T. radix*, *T. brachystoma*, *T. fulvus*, *T. proximus*, *T. sauritus*, estas últimas dos, especies hermanas) que se siguen desarrollando en cuerpos de agua, están incluyendo en su dieta, además de peces, presas terrestres, y solo una especie considerada altamente terrestre, del clado mexicano (*T. errans*), se alimenta de organismos acuáticos (peces y acociles) principalmente.

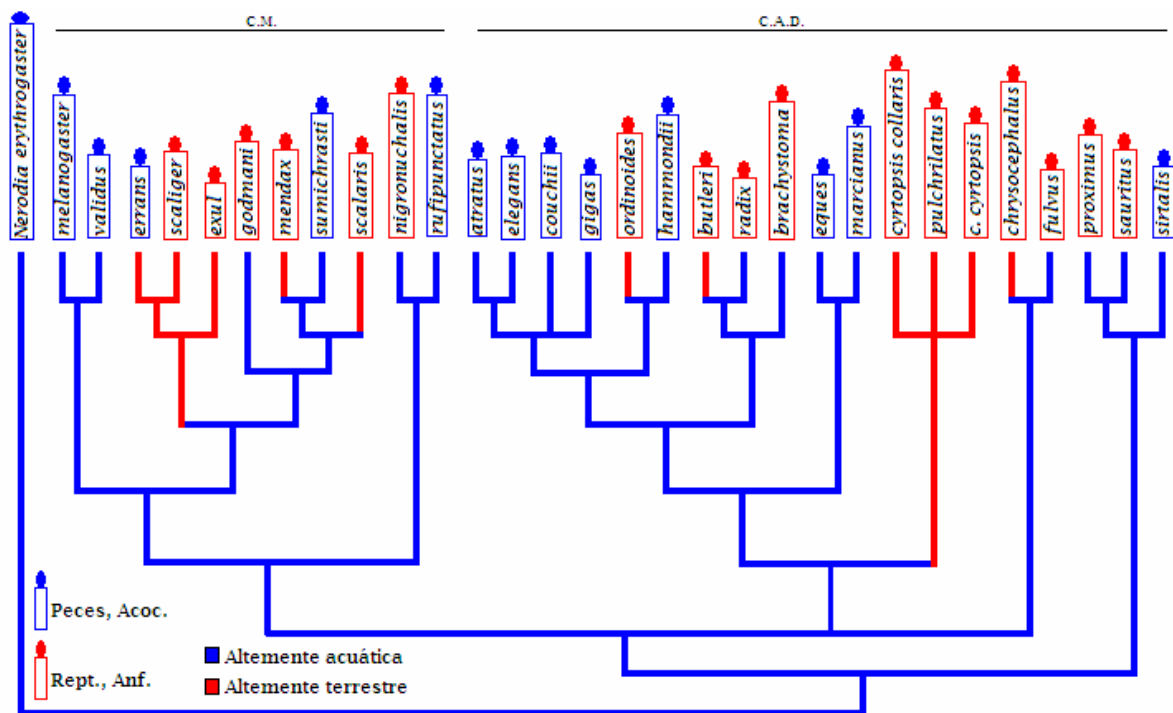


Figura 6. Relación del hábitat y tipo de alimentación que presentan las especies del género *Thamnophis*.

6.3. Diversificación de hábitat y alimentaria.

El análisis de las 30 especies de *Thamnophis* nos indica que doce de éstas (40 %) no presentan cambio tanto en el aspecto alimenticio como en el de hábitat, es decir, siguen manteniendo las características de su especie ancestral (*Nerodia erythrogaster*), las cuales se desarrolla en ambientes acuáticos y por lo tanto se alimenta de organismos tales como peces y acociles principalmente. Por otra parte, diez especies (33 %) cambiaron ampliamente, presentan variación tanto en su hábitat como su alimentación, colonizando ambientes terrestres e incluyendo en su dieta otro tipo de organismos, además de peces. Por último, en ocho de las especies (26 %) se presenta el cambio solo en uno de los dos aspectos, de las cuales, siete cambiaron en el aspecto alimentario y solo una en el de hábitat (*Thamnophis errans*) (Fig. 7).

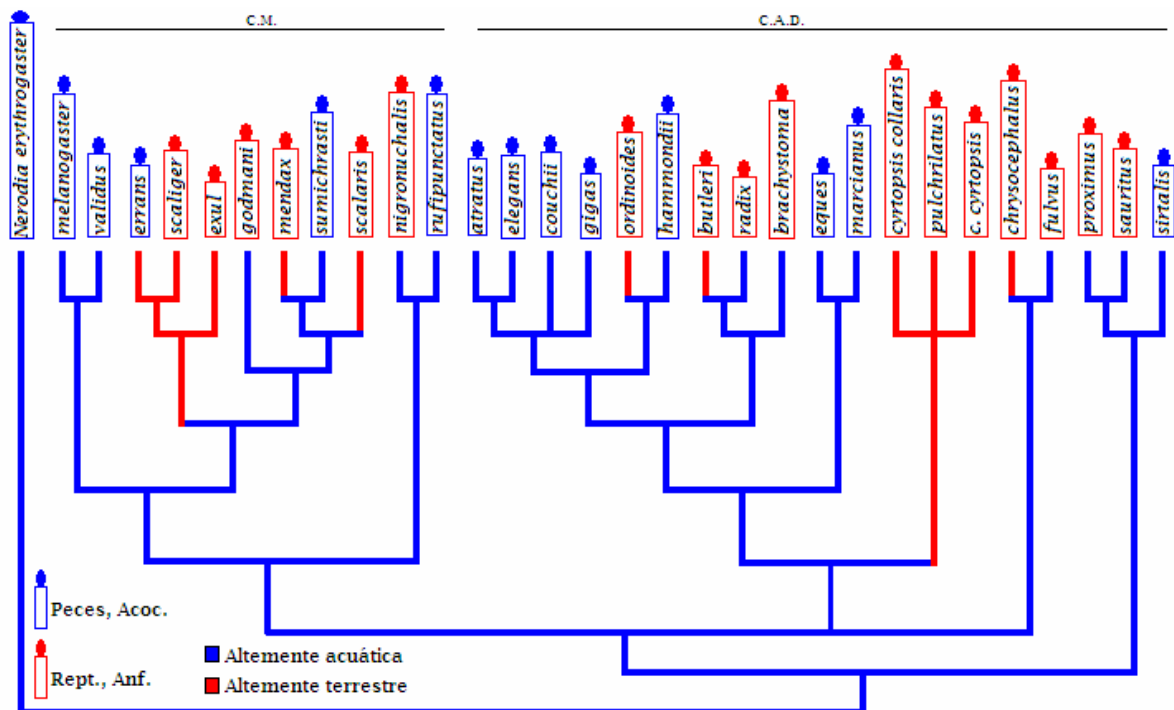


Figura 7.- Diversificación en el aspecto alimentario y tipo de hábitat.

6.4. Longitud de la hembra vs tamaño de la camada

En el aspecto reproductor se encontró que la relación en las serpientes del género *Thamnophis* entre el tamaño de la camada no es muy marcada con la longitud hocico-cloca ($r=0.45$, $p<0.00026$), lo cual nos dice que el tamaño de la camada se incrementa al aumentar el tamaño de la hembra solo en algunas especies (Fig. 8).

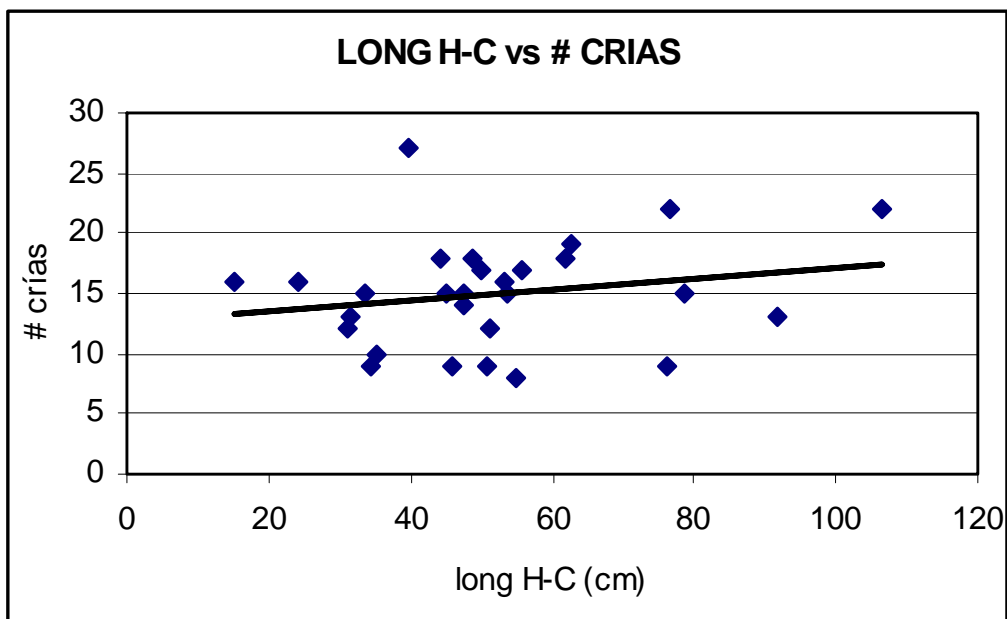


Figura 8. Relación entre tamaño de la camada y longitud H-C de la hembra.

Con el análisis en el programa de Pagel (2005), se encontró un valor bajo de 2.19, ($p<750$ $gl=4$), lo cual nos indica que la correlación entre las especies del género *Thamnophis* no es significativa, es decir, el tamaño de la camada esta determinada por la restricción morfométrica más que por las relaciones filogenéticas de las especies.

VII. DISCUSION

Explotación del hábitat con respecto a la relación filogenética.

En estudios previos con otros grupos de organismos se observa que especies emparentadas comparten el mismo tipo de hábitat, debido a sus características morfológicas similares, lo cual las lleva a desarrollarse en ambientes similares, y en el género *Thamnophis*, se puede apreciar una tendencia marcada en cuanto a los hábitats en los que se encuentran, incluyendo a las especies terrestres, tanto en el clado mexicano como en el de amplia distribución. Sin embargo, de acuerdo con el índice de homoplasia, las similitudes se deben más al ambiente que a la inercia filogenética.

De acuerdo a la determinación de estados ancestrales, se observan 7 cambios independientes, que comprenden 11 especies; en el clado mexicano (C.M.), aparecen tres cambios independientes de hábitat que comprende cinco especies; por su parte, en el clado de amplia distribución (C.A.D.), se identificaron cuatro cambios independientes comprendiendo a seis especies que presentaron diversificación, permitiendo así, determinar que en el género *Thamnophis* especies estrechamente relacionadas sí tienen las mismas preferencias por los mismos ambientes, ya que el 73 % de las especies sigue esta tendencia, dándose la conservación del nicho. De los 11 clados terminales identificados, solo en cuatro de ellos se presentan dos tipos de hábitat, tres pertenecientes al clado de amplia distribución. En este aspecto, ya que las especies hermanas explotan los mismos hábitats, se podría determinar que existe una gran inercia filogenético.

Un caso similar en otro grupo de reptiles (tortugas) se observa en el trabajo de Stephens y Wiens (2003), en donde las especies estrechamente relacionadas también se encuentran en los mismos hábitats, en seis de los diez géneros se les encuentra en ambientes acuáticos a todas sus especies; en el género terrestre (*Terrapene*) solo una de sus especies es acuática. Por el contrario, en un estudio realizado por Glor *et al.*, (2003) con los reptiles más emparentados con las serpientes, lagartijas del género *Anolis* (12 sp), encuentran que en general la explotación del hábitat no está ligado a las relaciones filogenéticas de este grupo, a excepción de dos especies hermanas (*A. strahmi* y *A. longitibialis*), las cuales sí se encuentran en el mismo hábitat (afloramiento de rocas). El

mismo caso se presenta en el trabajo de Kozak *et al.*, (2005), también encuentran que el hábitat de las salamandras del género *Desmognathus* es independiente de la inercia filogenética, aunque no tan evidente como en caso anterior, la mayoría de ellas, se desarrollan en ambientes con muy poca humedad, sin embargo, dentro de éstas se encuentra una especie de ambientes altamente húmedos (*D. welteri*).

Tipo de alimentación condicionado por el hábitat.

En el presente estudio, en general, el alimento que consumen las especies del género *Thamnophis*, sí está relacionado con el hábitat en el que se encuentran, 10 de las 11 especies altamente terrestres se alimentan de organismos tales como reptiles, anfibios, pequeños mamíferos, y en 12 de 19 especies de hábitos altamente acuáticos, su alimentación es a base de peces y/o acociles. Siendo menos de la tercera parte (26 %) las especies que se alimentan de organismos de diferentes hábitats a los que ellas habitan en la mayor parte de su vida. De estas ocho especies que se alimentan de presas que encuentran en otros ambientes distintos a los de ellas, siete pasan la mayor parte de su vida en cuerpos de agua pero su dieta está constituida de organismos terrestres y solo una especie que se desarrolla en ambientes secos se alimenta de organismos acuáticos, lo cual nos deja ver que las especies altamente acuáticas son las que presentan una tendencia generalista, ya que incluye en su alimentación más grupos de presas que las especies altamente terrestres.

Podríamos decir que lo anterior se contrapone con la hipótesis que algunos investigadores proponen (MacArthur and Pianka, 1966; Futuyma and Moreno, 1988; Schluter, 2000; Nosil, 2002): la dirección de cambio en características ecológicas será de generalista a especialista y no viceversa, en este caso, como se puede observar con los resultados obtenidos, sucede lo contrario.

A diferencia del anterior, se observa de manera general, considerando a todas las especies del género, 17 de 30 especies se encuentran consumiendo presas diferentes a las de su grupo externo, como anfibios y reptiles, representando el 56 % y 13 especies (43 %) aún conservan las características de *Nerodia*. Es decir, más de la mitad de las

especies del género han cambiado y son muy pocas las que conservan esta característica ancestral.

Por el contrario, se ha observado que en otro grupo de reptiles estudiado, como lo son las tortugas de la familia *Emydidae*, especies que se encuentran explotando los mismo hábitats, no necesariamente incluyen los mismos grupos alimenticios en su dieta, ya que dentro del grupo de los organismos acuáticos, hay dos géneros carnívoros (*Graptemys* y *Malaclemys*), tres omnívoros (*Trachemys*, *Chrysemis* y *Deirochelys*) y un herbívoro (*Pseudemys*), y en dichas categorías se llegan a presentar especies con diferente alimentación a la del resto de su grupo, como por ejemplo, el género *Terrapene* es carnívoro a excepción de dos especies (Stephens y Wiens, 2003).

Lo anterior nos indica que dentro del género *Thamnophis*, el alimento puede estar, más que por el hábitat, condicionado a la disponibilidad y/o en respuesta a la posible competencia que se presente entre especies que habitan en el mismo lugar por obtener dicho recurso.

Diversificación de hábitat y alimentaria.

Se observa que en el género *Thamnophis*, en algunas de sus especies, principalmente en las de hábitos altamente acuáticos, se puede presentar una tendencia a volverse generalistas al incluir más grupos alimentarios dentro de su dieta y con la posibilidad de extenderse a ambientes terrestres también. Lo cual se contrapone con la hipótesis de algunos investigadores, que no se darán ambos cambios, tanto de hábitat como de alimentación en una misma rama de la filogenia (Stephens and Wiens, 2003), ya que como se observó, en diez de las 30 especies sí sucede, siendo un número de especies mucho mayor a lo que sucede en el trabajo de Sthephens y Wiens (2003) en el caso de las tortugas Emydidae, en donde solo una de las especies presenta ambos cambios.

En este estudio del género *Thamnophis*, una tercera parte de las especies rechaza tal hipótesis. Lo cual parecería ser lógico si se considera que al cambiar de hábitat, también tiendan a cambiar de presas, alimentándose ahora de las que se encuentren disponibles en los nuevos sitios, o viceversa, que al comenzar a alimentarse de otro tipo de

organismos, opten por colonizar ambientes en donde encuentren tales grupos alimentarios.

También existen dos hipótesis contrarias sobre la sucesión general de diversificación ecológica dentro de linajes que sólo raramente han sido probadas (Stephens y Wiens, 2003). La hipótesis de desplazamiento de carácter (Williams, 1972; Losos, 1992), la cual predice que la diversificación ecológica ocurrirá primero en la dieta y que los organismos evolucionarán para ocupar nuevos hábitats, solo después de haberse “saturado” de la dieta especialista. Recíprocamente, la hipótesis de condensación de nicho (MacArthur and Wilson, 1967; Schoener, 1974; Losos, 1992), predice que la especie en un linaje evolucionado cambiará primero en el uso del hábitat para evitar completamente la competencia por los recursos dentro del hábitat.

De las ocho especies en las que se presenta el cambio solo en alguno de los dos aspectos, ya sea en el de hábitat, o bien, en el de alimentación, siete cambiaron en el aspecto alimenticio y solo una en el de hábitat, apoyando así, la hipótesis de desplazamiento de carácter. Haciéndonos suponer que las especies que han cambiado de hábitos en su totalidad, lo hicieron primero en el aspecto alimenticio y posteriormente en el de hábitat.

Longitud de la hembra vs tamaño de la camada.

Nuestros datos indican que el tamaño de la camada varía con el tamaño de la hembra solo en algunas especies. En las serpientes, el tamaño de la hembra es una variable importante que afecta la reproducción. Aunque el tamaño de la hembra y el de la camada están positivamente correlacionados en muchas especies (Seigel y Ford, 1987; Bull and Pease, 1988), para el género *Thamnophis* no existen trabajos documentados en relación a las serpientes, a excepción de algunas poblaciones de *Thamnophis marcianus* (Ford and Karhes, 1987), *T. butleri* (Ford and Killbrew, 1983) y *T. sirtalis* (Gregory 1977; Dunlap 1990).

La relación que existe entre la longitud de la hembra y el número de crías que éstas tienen en cada evento reproductivo, sigue un patrón muy común al de la mayoría de los reptiles en general y muy especialmente en las serpientes, tanto ovíparas como

vivíparas. Sin embargo, en cuanto a la relación filogenética, ésta no es muy clara en el aspecto reproductivo ya que tanto en el clado mexicano como en el de amplia distribución, las longitudes de las hembras y sus respectivas camadas, son muy variables, presentándose las longitudes más altas en las especies del clado de amplia distribución. Por lo cual y con los datos obtenidos en el análisis de Pagel, se considera que no existe ninguna tendencia filogenética en cuanto al aspecto reproductivo, entre las diferentes especies del género *Thamnophis*.

El presente trabajo toma el género completo para tales relaciones y demuestra la importancia de examinar parámetros reproductivos tanto dentro de poblaciones como entre especies relacionadas.

VIII. CONCLUSIONES

Por lo anterior, se observa que en las serpientes del género *Thamnophis* es más frecuente la tendencia a volverse generalistas, al incluir más grupos alimenticios dentro de su dieta y por lo tanto extendiéndose ahora a ambientes terrestres también.

El género *Thamnophis* está ocupando una amplia variedad de sitios ecológicos, especialmente con respecto al grado al cual el alimento se encuentre disponible dentro del hábitat. Otra razón a la cual pueden deberse tales cambios, es a la declinación de peces y/o acociles gracias a la desaparición de los cuerpos de agua tales como lagos, lagunas, arroyos, etc., tanto por actividades antropogénicas como a los cambios climáticos, produciéndose un cambio en la vegetación y otros componentes, viéndose las serpientes, en la necesidad de adaptarse a ambientes más secos. En otras palabras, las fluctuaciones del medio ambiente podrían representar el flujo temporal en la adaptación a otras superficies.

La explotación de diferentes hábitats también puede deberse a que las culebras podrían responder a estímulos de diferentes organismos lo cual las encause a distintos nichos. De cualquiera de las dos maneras, se puede suponer la selección natural con el fin de disminuir la competencia entre especies, desplazándose algunas a otros ambientes y/o cambiando de hábitos alimenticios que se encuentren en mayor disponibilidad y por los cuales no tengan que competir con otras especies. Así mismo, se supone que los hábitos ancestrales van desapareciendo o modificándose en algunos casos y que en las especies en las que permanecen tales conductas se debe a que se encuentran en condiciones similares a las de la especie ancestral, dándose la conservación filogenética del nicho. Así, la evolución a lo largo del desarrollo acuático-terrestre se puede deducir en diversas escalas dentro de las serpientes del género *Thamnophis*.

En cuanto al aspecto reproductivo, se concluye que en las serpientes de este género, el tamaño corporal de la hembra es una variable de gran importancia que afecta la reproducción puesto que las hembras de mayor longitud tienen un mayor número de crías. Sin embargo, considerando al género completo, no se aprecia ninguna inercia filogenética entre las especies en cuanto a la correlación de la longitud de la hembra y el tamaño de la camada, ya que son muy variables ambos aspectos tanto en el clado

Mexicano como en el de Amplia Distribución. La variación en el número de crías es evidente primeramente entre especies más que dentro de la misma población. La divergencia ecológica promueve la coexistencia de linajes, además, la divergencia ecológica puede asociarse con la evolución en el aislamiento reproductor.

Finalmente, se considera que este trabajo demuestra la importancia de examinar parámetros ecológicos como hábitat, alimentación y reproducción tanto dentro de especies como de géneros. Este tipo de estudios se han colocado entre las demandas competentes del muestreo para detectar cualquier patrón e intuir el estado evolutivo de las especies incluidas. Se observa cómo los avances importantes futuros resultarán probablemente, de relacionar escalas filogenéticas que permiten la reconstrucción de las historias y de los procesos de las especies, pero en la perspectiva filogenética es necesaria identificar tendencias generales y considerar por completo procesos que conducen a la diversidad de la especie, incluso dentro de los clados.

X. LITERATURA CONSULTADA

Alfaro, M. E. 2002. Forward attack modes of aquatic feeding garter snakes. *Functional Ecology*, 16: 204-215.

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

Alvarez, T. y O. Polaco. 1983. Herpetofauna de Michilia, Durango, Mexico. *Anales de Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, México*. 28: 73-97

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

Asplund, K. K. 1963. Ecological factors in the distribution of *Thamnophis brachystoma* (Cope). *Herpetologica*, 19(2): 128-132

Behler, J. L. 1997. National Audubon Society Field Guide to North American Reptiles and Amphibians.

Bellais, A. y J. Attridge. 1975. Los reptiles. Edit. H. Blume. Rosario, Madrid. 261 p

Bellemin, J. M. y G. R. Stewart. 1977. Diagnostic characters and color convergence of the garter snakes *Thamnophis elegans terrestris* and *Thamnophis couchii atratus* along the Central California coast. *Bulletin of the Southern California Academy of Sciences*, 76: 73-84

Bishop, L. A. and T. M. Farrel. 1994. *Thmanophis sauritus sackenii* (Peninsula ribbon snake). Behavior. *Herpetological Review*, 25(3): 127

Bowndy, J. 1994. *Thamnophis rufipunctatus* (narrow-headed garter snake). Color and size. *Herpetological Review*, 25: 126-127

Bowndy, J. 1999. Systematics of the garter snake *Thamnophis atratus* at the southern end of its range. *Proceedings of the California Academy of Sciences*, 51(6): 311-336

Bryson, R. and D. Lazcano. 2001. *Thamnophis errans* (Mexican wandering garter snake). Diet. *Herpetological Review*, 35(1): 73-74

Bryson, R. and D. Lazcano. 2004. *Thamnophis godmani* (Goodman's garter snake). Diet. *Herpetological Review*, 32(4): 265

Brown, A. E., 1904. Post-glacial Nearctic centres of dispersal for reptiles. *Proceedings of the Philadelphia Academy Natural Sciences* 56: 464-474

Brown, T. W. 1980. The present status of the garter snake on Santa Catalina Island, California. In: D. M. Power (ed), *The California Islands: Proceedings of a Multidisciplinary Symposium*, pp. 585-595. Santa Barbara Mus. Nat. Hist., Santa Barbara, California.

- Bryson, R. W. Jr. y D. Lazcano. 2004. *Thamnophis godmani* (Goodman's gartersnake): Diet. *Herpetological Review*, 35(1): 2004
- Buckner, S. D. 1998. *Thamnophis sauritus sackenii* (Peninsula ribbon snake). *Herpetological Review*, 29(1): 55
- Buckner, S. D. 1998. *Thamnophis sirtalis sirtalis* (Eastern garter snake). *Herpetological Review*, 29(1): 55
- Bull, J. J. and C. M. Pease. 1988. Estimating relative parental investment in sons versus daughters. *Journal of Evolutionary Biology*, 1: 305-315
- Burghardt, G. M. 1969. Comparative prey-attack studies in newborn snakes of the genus *Thamnophis*. *Behaviour*, 33: 77-113
- Burt, M. D. 1928. The relation of size to maturity in the garter snakes, *Thamnophis sirtalis sirtalis* (L.) and *T. suritus sauritus* (L.). *Copeia*, 1928: 8-12
- Calderon, M. R. R. y M. C. Pozo de la Tijera. 2003. *Thamnophis marcianus*. Fichas especies NOM-059-SEMARNAT-2001. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. 1-7 pp
- Calderon, M. R. R. y M. C. Pozo de la Tijera. 2003. *Thamnophis proximus*. Fichas especies NOM-059-SEMARNAT-2001. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. 1-7 pp
- California Wildlife Habitat Relationships Program. 2000. Complete list of amphibians, reptiles, birds, and mammals in California. *California Natural Diversity Database*.
- Campbell, J. A. 1998. Amphibians and Reptiles of Northern Guatemala, the Yucatan, and Belize. University of Oklahoma Press, 379 p
- Carpenter, C. C. 1952. Comparative ecology of the common garter snake (*Thamnophis s. sirtalis*), the ribbon snake (*Thamnophis s. sauritus*), and butler's garter snake (*Thamnophis butleri*) in mixed populations. *Ecological Monographs*, 22: 235-258
- Carpenter, C. C. 1958. Reproduction, young, eggs, and food of Oklahoma snakes. *Herpetologica*, 14: 113-115
- Casas, A. G. 1989. Los anfibios y reptiles y su estado de conservación en el Valle de México. 117-123. En: Ecología Urbana. *Sociedad Mexicana de Estudios de Historia Natural*, Vol. Especial
- Center for Biological Diversity. 2003. Petition to list the Mexican Garter Snake, *Thamnophis eques megalops*, as an endangered or threatened species under the Endangered Species Act. 41 p
- Clarck, D. R., Jr. 1974. The western ribbon snake (*Thamnophis proximus*): Ecology of a western population. *Herpetologica*, 30(4): 372-379

- Conant, R. 1949. Studies of North American water snakes-II, the subspecies of *Natrix valida*. *The American Midland Naturalist*, 35: 250-275
- Conant, R. 1961. A new water snake from Mexico, with notes on anal plates and apical pits in *Natrix* and *Thamnophis*. *American Museum Novitates*, (2060): 1-22
- Conant, R. 1963. Semiaquatic snakes of the genus *Thamnophis* from the isolated drainage system of the Rio Nazas and adjacent areas in Mexico. *Copeia*, 1963: 473-499
- Conant, R. 1965. Notes on reproduction in two Natricine snake from Mexico. *Herpetologica*, 21(2): 140- 144
- Conant, R. 1969. A review of the water snakes of the genus *Natrix* in Mexico. *Bull. American Museum Natural History*, 142: 1-140
- Conant, R. 2000. A new species of garter snake from western Mexico. *Occasional Papers of the Museum of Natural Science*, (76): 1-9
- Conant, R. 2003. Observations on garter snakes of the *Thamnophis eques* complex in the lakes of México's Transvolcanic Belt, with descriptions of new taxa. *American Museum novitates*, 3406: 1-64
- Conant, J. and T. Collins. 1991. Reptiles and amphibians: Eastern central north America. 303-323 pp.
- Conant, R., E. S. Thomas, and R. L. Rausch. 1945. The plains garter snake, *Thamnophis radix*, in Ohio. *Copeia*, 1945(2): 61-68
- Cope, E. D., 1892b. A critical review of the characters and variations of the snakes of North America. *Proceedings of the Unites States Natural Museum*, 14: 589-694
- COSEWIC. 2002. Assessment and status report on the Eastern Ribbonsnake *Thamnophis sauritus* in Canada. Committee on the status of endangered wildlife in Canada. 24 p
- Crews, D. and W. R. Garstka. 1982. The ecological physiology of a garter snake. *Scientific American*, 247: 158-171
- Crother, B. I., J. Boundy, J. A. Campbell, K. De Queiroz, D. Frost, D. M. Green, R. Highton, J. B. Iverson, R. W. McDiarmid, P. A. Meylan, T. W. Reeder, M. E. Seidel, J. W. Sites Jr., S. G. Tilley y D. B. Wake. 2003. Scientific and standard English names of amphibians and reptiles of North America North of Nexico: Update. *Herpetological Review*, 34(3): 2003
- Cunningham, J. D. 1955. Notes on the ecology of *Thamnophis e. elegans* (Baird and Girard). *Herpetologica*, 11: 152
- Cunningham, J. D. 1959. Reproduction and food in some California snakes. *Herpetologica*, 15: 17-19

- Dalrymple, G. H and N. G. Reichenbach. 1984. Management of an endangered species of snake in Ohio, U.S.A. *Biol, Conserv.*, 30: 195-200
- Dalrymple, G. H., T. M. Steiner, R. J. Nodell, and F. S. Bernardino. 1991b. Seasonal activity of the snakes of Long Pine Key, Everglades National Park. *Copeia*, 1991: 294-302
- De Queiroz, A. and R. Lawson., 1994. Phylogenetic relationships of the garter snakes based on DNA sequense and allozyme variation. *Biological Journal of the Linnean Society*, 53: 209-229
- De Queiroz, A., R. Lawson and J. A. Lemos., 2002. Phylogenetic Relationships of North American Garter Snakes (*Thamnophis*) Based on Four Mitochondrial Genes: How Much DNA Sequence Is Enough? *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 22(2): 315-3229
- Ditmars, R. L. 1907. The reptile book. New York, 472 p
- Dixon, J. R., C. A. Ketchwrsid and C. L. Lieb. 1972. The herpetofauna of Queretaro, Mexico with remarks on taxonomic problems. *The Southwestern Naturalist*, 16(3 y 4): 225-237
- Dixon, J. R. y R. G. Webb. 1965. Variation in a large brood of the Mexican water snake, *Natrix valida valida* (Kennicott), in Sinaloa. *The Southwestern Naturalist*, 10: 140-141
- Drummond, H. 1983. Aquatic foraging in garter snakes: A comparison of specialists and generalists. *Behaviour*, 86: 1-30
- Drummond, H and G. M. Burghardt. 1983. Geographic variation in the foraging behavior of the garter snake, *Thamnophis elegans*. *Behavioural Ecological Sociobiology*, 12: 43-48
- Drummond, H. y C. Macias. 1989. Limitations of a generalist: a field comparison of foraging snakes. *Behaviour*, 108(2): 23-43
- Duellman, W. E. 1961. The amphibians and reptiles of Michoacan, Mexico. *University of Kansas Publications of the Museum of Natural History*, 15: 1-148
- Duellman, W. E. 1965. A biogeographic account of the herpetofauna of Michoacàn, Mexico. *University of Kansas Publications of the Museum of Natural History*, 15(14): 627-709
- Dunham, A. E., D. B. Miles and D. N. Reznick. 1988. Life history patterns in squamata reptiles. In: C. Gans and R. B. Huey (eds.), *Biology of Reptilia*, Vol. 16, 441-451 pp.
- Dunlap, K. D. 1990. Offspring sex ratio varies with maternal size in the common garter snake, *Thamnophis sirtalis*. *Copeia*, 1990(2): 568-570

- Ervin, E. L. and R. N. Fisher. 2001. *Thamnophis hammondi* (Two-striped garter snake). Prey. *Herpetological Review*, 32(4): 265-266
- Farr, D. R. and P. T. Gregory. 1991. Sources of variation in estimating litter characteristics of the garter snake, *Thamnophis elegans*. *Journal of Herpetology*, 25(3): 261-268
- Feldman, C. R. y J. A. Wilkinson. 2000. *Thamnophis sirtalis*: Diet. *Herpetological Review*, 31(4): 2000
- Fitch, H. S. 1940. A biogeographical study of the ordinooides artenkreis of garter snakes (genus *Thamnophis*). *University of California Publications in Zoology*, 44: 1-150
- Fitch, H. S. 1941a. Geographic variation in garter snake of the species *Thamnophis sirtalis* in the Pacific Coast region of North America. *The American Midland Naturalist*, 26: 570-592
- Fitch, H. S. 1941b. The feeding habits of California garter snakes. *California Fish and Game*, 27: 570-592
- Fitch, H. S. 1949. Study of the snakes populations in central California. *The American Midland Naturalist*, 41 (3): 513-579
- Fitch, H. S. 1970. Reproductive cycles in lizards and snakes. *Misellaneous Publications of the Museum of Natural History, University of Kansas*, 52: 1-247
- Fitch, H. S. 1980. Remarks concerning certain western garter snakes of the *Thamnophis elegans* complex. *Transactions of the Kansas Academy of Sciences*, 83(3): 106-113
- Fitch, H. S. 1985. Variation in cultch and litter size in New World reptiles. *University of Kansas Publications of the Museum of Natural History*, (76): 1-76
- Fitch, H. S. 1993. Relative abundance of snakes in Kansas. *Transactions of the Kansas Academy of Sciences*, 96(3-4): 213- 225
- Fleharty, E. D. 1967. Comparative ecology of *Thamnophis elegans*, *T. cyrtopsis*, and *T. rufipunctatus* in New Mexico. *The Southwestern Naturalist*, 12: 207-230
- Ford, N. B. y R. Ball. 1977. Clutch size and size of young in the Mexican garter snake, *Thamnophis melanogaster* (Reptilia, Serpentes, Colubridae). *Herpetological Review*, 8: 118
- Ford, N. B. and J. P. Karges. 1987. Reproduction in the checkered garter snake, *Thamnophis marciatus*, from southern Texas and northeastern Mexico: seasonality and evidence for multiple clutches. *The Southwestern Naturalist*, 32: 93-101
- Ford, N. B. and V. A. Coob. 1992. Timing of chourtship in two colubrid snakes of the southern United States. *Copeia*, 1992: 573-577

- Ford, N. B. and D. W. Killebrew. 1983. Reproductive tactics and female body size in Butler's garter snake, *Thamnophis butleri*. *Journal of Herpetology*, 17: 271-275
- Fouquette, M. J. Jr. 1954. Food competition among four sympatric species of garter snakes, genus *Thamnophis*. *The Texas Journal of Sciences*, 6: 172-188
- Fouquette, M. J. Jr. y D. A. Rossman. 1963. Noteworthy records of Mexican amphibians and reptiles in the Florida State Museum and Texas Natural History Collection. *Herpetologica*, 19: 185-201
- Fox, W. 1948. The relationships of the garter snake *Thamnophis ordinoides*. *Copeia*, 1948 (2): 113
- Fox, W. 1951a. Relationships among the garter snakes of the *Thamnophis elegans* ressenkreis. *University of California Publications in Zoology*, 50: 485-530
- Futuyma, D. J. and Moreno. 1988. The evolution of ecological speciation. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 19: 207-233
- Futuyma, D. J., 1998. Evolutionary biology. New York. Vol. 30, 369 p
- Gibson, A. R. and J. B. Falls. 1979a. Thermal biology of the common garter snake *Thamnophis sirtalis*, I. Temporal variations, environmental effects and sex differences. *Oecologia (Berlin)*, 43: 79-93
- Gilhen, J. 1984. Amphibians and reptiles of Nova Scotia. Nova Scotia Museum, Halifax, Nova Scotia. 162 p
- Glor, R. E., J. J. Kolbe, R. Powel, A. Larson, and J. B. Losos. 2003. Phylogenetic analysis of ecological and morphological diversification in hispaniolan trunk-ground anoles (*Anolis cybotes* group). *Evolution*, 57(10): 2383-2397
- Goldber, S. R. y C. R. Bursey. 2004. *Thamnophis validus* (Mexican Pacific Lowlands Gartersnake): Endoparasites. *Herpetological Review*, 35(1): 2004
- Grenfell, W. E. 2000. Complete list of amphibians, reptiles, birds, and mammals in California. California department of Fish and Game in cooperation with the California interagency Wildlife task group. 38 p
- Gregory, P. T. 1975. Aggregations of gravid snakes in Manitoba, Canada. *Copeia*, 1975(1): 185-188
- Gregory, P. T. 1977a. Life history observations of three species of snakes in Manitoba. *The Canadian Field-Naturalist*, 91: 19-27
- Gregory, P. T. 1978. Feeding habits and diet overlap of three species of garter snakes, (*Thamnophis*) on Vancouver Island. *The Canadian Journal of Zoology*, 56: 1967-1974

Gregory, P. T. 1984. Habitat, diet, and composition of assemblages of garter snakes (*Thamnophis*) at eight sites on Vancouver Island. *Canadian Journal of Zoology*, 62: 2013-2022

Gregory, P. T. 2001. Feeding, thermoregulation, and offspring viability in gravid garter snakes (*Thamnophis sirtalis*): What makes laboratory results believable?. *Copeia*, 2001(2): 365-371

Gregory, P. T. and K. W. Larsen. 1993. Geographic variation in reproductive characteristics among Canadian population in the common garter snake (*Thamnophis sirtalis*). *Copeia*, 1993(4): 946-958

Gregory, P. T. and K. J. Nelson. 1991. Predation on fish and intersite variation in the diet of common garter snake *Thamnophis sirtalis*, on Vancouver Island. *Canadian Journal of Zoology*, 69: 988-994

Gregory, P. T. and K. M. Skebo. 1998. Trade-offs between reproductive traits and the influence of food intake during pregnancy in the garter snake *Thamnophis elegans*. *The American Naturalist*, 151(5): 477-486

Gregory, P. T. and K. W. Stewart. 1975. Long-distance dispersal and feeding strategy of the red-sided garter snake (*Thamnophis sirtalis parietalis*) in the Interlake on Manitoba. *Canadian Journal of Zoology*, 53: 239- 245

Grismer, J. L. 2000. *Thamnophis validus celano*: Diet. *Herpetological Review*, 31(2): 2000

Gutiérrez, M. M. G. y Ramírez, B. A. 1997. Inventario herpetofaunístico del valle semiárido de Tehuacan-Cuicatlán. Informe Final del Proyecto H330. CONABIO,

Hall, D. 2003. Petition to list the Mexican garter snake, *Thamnophis eques megalops* as an endangered or threatened species under the endangered species act. *Center for Biological Diversity Petitioner*.

Hamilton, W. J. Jr. 1951. The food and feeding behavior on the garter snake in New York state. *The American Midland Naturalist*, 46(2): 385-390

Hansen, R. W. y G. E. Hansen. 1990. *Thamnophis gigas* (giant garter snake) reproduction. *Herpetological Review*, 21(4): 93-94

Hansen, R. W. y R. L. Tremper. 1980. Status of the giant garter snake *Thamnophis couchii gigas* Fitch. *Inland Fisheries Endangered Species Program Specials Publications*, 80-85: 1-14

Harding, J. H. 1997. Amphibians and reptiles of the Great Lakes region. The University of Michigan Press, Ann Arbor. xvi 378 p

Hardy, L. M and R. W. McDiarmid. 1969. The amphibians and reptiles of Sinaloa, Mexico. University of Kansas Publications. 252 p

- Hebard, W. B. 1951. Notes on the life history of the Puget sound garter snake, *Thamnophis ordinoides*. *Herpetologica*, 7: 177-179
- Hervey P. H. and M. D. Pagel. 1992. The comparative method in evolutionary biology. Oxford Series in Ecology and Evolution. Oxford University Press. 239 p
- Howland, J. M. 1991. Nongame field notes: Mexican garter snake. *Wildlife Views*. 17
- Hulse, A. C. 1973. Herpetofauna of the Fort Apache Indian Reservation, east-central Arizona. *Journal of Herpetology*, 7: 275-282
- Hulse, A. C., C. J. McCoy and C. J. Censky. 2001. Amphibians and reptiles of Pennsylvania and the Northeast. Cornell University Press, Ithaca, New York. 419 p
- Jansen, F. J., J. G. Krenz, T. S. Haselkorn, E. D. Brodie Jr. and E. D. Brodie. 2002. Molecular phylogeography of common garter snakes (*Thamnophis sirtalis*) in western North America: implications for regional historical forces. *Molecular Ecology*, 11: 1739-1751
- Jayne, B. C. and A. F. Bennett. 1990. Selection on locomotor performance capacity in a natural population of garter snakes. *Evolution*, 44 (5): 1204-1229
- Jennings, W. B., D. F. Bradford and D. F. Johnson. 1992. Dependence of the garter snake *Thamnophis elegans* on amphibians in the Sierra Nevada of California. *Journal of Herpetology*, 26(4): 505-508
- Jiménez, R. F. A., L. Prieto and G. Ponce de León. 2002. Helminth infracommunity structure of the sympatric garter snakes *Thamnophis eques* and *Thamnophis melanogaster* from the Mesa Central of Mexico. *Journal of Parasitology*, 88(3): 454-460
- Jones, K. B. 1990. Habitat use and predatory behavior of *Thamnophis cyrtopsis* (Serpentes: Colubridae) in a seasonally variable aquatic environment. *Southwest Naturalist*, 35: 115-122
- Jordan, O. R. 1967. The occurrence of *Thamnophis sirtalis* and *T. radix* in the prairie-forest ecotone west of Itasca state park, Minnesota. *Herpetologica*, 23(4): 303-308
- Kephart, D. G. 1982. Microgeographic variation in the diets of garter snakes. *Oecologia*, 52: 287-291
- Kephart, D. G. and S. J. Arnold. 1982. Garter snake diets in a fluctuating environment: A seven-year study. *Ecology*, 6(5): 1232-1235
- Kingsbury, B. 2005. Butler's garter snake *Thamnophis butleri*. Identification, status, ecology, and conservation in the Midwest. Center for reptile and amphibian conservation and management.
- Kozak, K. H., A. Larson, R. M. Bonet, and L. J. Harmon. 2005. Phylogenetic analysis of ecomorphological divergence, community structure, and diversification rates in dusky salamanders (Plethodontidae: *Dermognathus*). *Evolution*, 59(9): 2000-2016

- Kupferberg, S. J. 1994. Exotic larval Bull Frog (*Rana catesbeiana*) as prey for native garter snake: Functional and conservation implications. *Herpetological Review*, 25: 95-97
- Lamond, W. G. 1994. The reptiles and amphibians of the Hamilton area-an historical summary and the results of the Hamilton Herpetofaunal Atlas. Ontario. 174 p
- Lawson, R., 1987. Molecular studies of Thamnophiine snakes: 1. The phylogeny of the genus *Nerodia*. *Journal of Herpetology*, 21: 140-157
- Lee, J. C. 1996. The amphibians and reptiles of the Yucatan Peninsula. Comstock Publishing Associates Cornell University Press. Ithaca, New York, EUA.
- Lee, J. C. 2000. The amphibians and reptiles of the Yucatan Peninsula. Comstock Publishing Associates Cornell University Press. Ithaca, New York, EUA.
- Lemos-Espinal, J. A. y R. E. Ballinger. 1992. Life history notes *Barisia i. imbricata*: Predation. *Herpetological Review*, 23: 117
- Lemos, E. J. A., A. Ramírez, G. Woolrich y G. E. González. 2000. *Thamnophis sumichrasti*: Prey. *Herpetological Review*, 31(4): 2000
- Lethaby, M. 2004. *Thamnophis brachistoma* (Shorth-headed garter snake), maximum size. *Herpetological Review*, 35(1): 7
- Lind, A. J. y H. W. Welsh. 1990. Predation by *Thamnophis couchii* on *Dicampton ensatus*. *Journal of Herpetology*, 24(1): 104-106
- Lind, A. J. y H. W. Welsh. 1994. Ontogenic changes in foraging behaviour and habitat use by the Oregon garter snake, *Thamnophis atratus hydrophilus*. *Behaviour*, 48: 1261-1273
- Logier, E. B. S. 1939. Butler's garter-snake, *Thamnophis butleri*, in Ontario. *Copeia*, 1939(1): 20-23
- Losos, J. B. 1992. The evolution of convergent structure in Caribbean *Anolis* communities. *Systematic Biology*, 41: 403-420
- MacArthur, R. H. and E. R. Pianka. 1966. On optimal use of a patchy environment. *Evolution*, 100: 602-609
- MacArthur, R. H. and E. O. Wilson. 1967. The theory of island biogeography. Princeton, N. J. Princeton University Press.
- MacLay, B. B. K., M. A. Hunter and M. P. Hayes. 2004. *Thamnophis sirtalis concinnus* (Red-spotted garter snake). Predation. *Herpetological Review*, 35(1): 74
- MacRae, J. 2004. A take on the snake. *The DuPage conservationist, Fullersburg woods nature education center*.

- Manjarrez, J. 1998. Ecology of the Mexican garter snake (*Thamnophis eques*) in Toluca, Mexico. *Journal of Herpetology*, 32(3): 464-468
- Martin, P. S. 1958. A biogeography of reptiles and amphibians in the Gomez Farias region, Tamaulipas, Mexico. *Miscellaneous Publications Museum of Zoology, University of Michigan*, (101): 1-102
- Matthews, K. R., R. A. Knapp y K. L. Pope. 2002. Garter snake distributions in high-elevation aquatic ecosystems: Is there a link with declining amphibian populations and nonnative trout introductions?. *Journal of Herpetology*, 36(1): 16-22
- McGuire, J. A. and L. L. Grismer. 1993. The taxonomy and biogeography of *Thamnophis hammondi* and *T. digueti* (Reptilia: Squamata: Colubridae) in Baja California, Mexico. *Herpetologica*, 49(3): 354-365
- Mellink, E. 1992. *Thamnophis cyrtopsis* (Blackneck garter snake). *Herpetological Review*, 23(1): 27-28
- Mildstead, W. W. 1953. Geographic variation in the garter snake, *Thamnophis cyrtopsis*. *The Texas Journal Sciences*, 5: 348-379
- Mittleman, M. B. 1949. Geographic variation in Marcy's garter snake, *Thamnophis marcianus* (Baird and Girard). *Bulletin of the Chicago Academy of Sciences*, 8(10): 235-250
- Morales, G. E., 2000. El método comparativo en ecología vegetal. *Boletín Sociedad Botánica*. 66: 37-51
- Murillo, J. S. A. 2001. Estudio del género *Thamnophis* (Serpentes: *Colubridae*) en la colección de herpetozoarios de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas. Tesis de Licenciatura, Instituto Politécnico Nacional.
- Mushinsky, H. R. and D. E. Miller. 1993. Predation on water snakes: ontogenetic and interspecific considerations. *Copeia*, 1993: 660-665
- 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. 108 p
- Pérez, H. G. y H. M. Smith. 1991. Ofidiofauna de Veracruz. Análisis taxonómico y zoogeográfico. *Instituto de Biología, Publicaciones especiales*, UNAM, México. 122 p
- Peterson, C. R. 1987. Daily variation in the body temperatures of free-ranging garter snakes. *Ecology*. 68: 160-169
- Peterson, A. T., L. Canseco, J. Contreras, G. Escalona, O. Flores, J. García, B. Hernández, C. A. Jiménez, L. León, S. Mendoza, A. G. Navarro, V. Sánchez y D. E. Willard. 2004. A preliminary biological survey of Cerro Piedra Larga, Oaxaca, México:

Birds, mammals, reptiles, amphibians, and plants. *Anales del Instituto de Biología, UNAM, Serie Zoológica*, 75(2): 439-466

Pough, F. H. 1980. The advantages of ectothermy for tetrapods. *The American Naturalist*, 115: 92-112

Pough, F. H., R. M. Andrews, J. E. Cadle, M. L. Crump, A. H. Savitzky y K. D. Wells. 2001. *Herpetology*. 2da ed. Edit. Prentice Hall. New Jersey. 612 p

Ramírez, B. A. y M. Mancilla. 1998. *Thamnophis melanogaster canescens*. *Herpetological Review*, 29(4): 243

Ramírez, B. A. y X. Hernández. 2004. *Thamnophis chrysocephalus*. Fichas especies NOM-059-SEMARNAT-2001. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. 1-4 pp

Ramírez, B. A. y X. Hernández. 2004. *Thamnophis cyrtopsis*. *Thamnophis chrysocephalus*. Fichas especies NOM-059-SEMARNAT-2001. Fichas especies NOM-059-SEMARNAT-2001. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. 1-7 pp

Ramírez, B. A. y X. Hernández. 2004. *Thamnophis elegans*. Fichas especies NOM-059-SEMARNAT-2001. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. 1-4 pp

Ramírez, B. A. y X. Hernández. 2004. *Thamnophis eques*. Fichas especies NOM-059-SEMARNAT-2001. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. 1-5 pp

Ramírez, B. A. y X. Hernández. 2004. *Thamnophis hammondi*. Fichas especies NOM-059-SEMARNAT-2001. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. 1-5 pp

Ramírez, B. A. y X. Hernández. 2004. *Thamnophis mendax*. Fichas especies NOM-059-SEMARNAT-2001. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. 1-4 pp

Ramírez, B. A. y X. Hernández. 2004. *Thamnophis nigronuchalis*. Fichas especies NOM-059-SEMARNAT-2001. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. 1-5 pp

Ramírez, B. A. y X. Hernández. 2004. *Thamnophis scalaris*. Fichas especies NOM-059-SEMARNAT-2001. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. 1-5 pp

Ramírez, B. A. y X. Hernández. 2004. *Thamnophis scaliger*. Fichas especies NOM-059-SEMARNAT-2001. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. 1-5 pp

Ramírez, B. A. y X. Hernández. 2004. *Thamnophis sirtalis*. Fichas especies NOM-059-SEMARNAT-2001. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. 1-5

Ramírez, B. A., F. Mendoza, X. Ibarra y H. Tovar. 2004. *Thamnophis godmani*. Fichas especies NOM-059-SEMARNAT-2001. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. 1-7 pp

Ramírez, B. A., F. Mendoza, X. Ibarra y H. Tovar . 2004. *Thamnophis exul*. CONABIO, 1-5

Ramírez, B. A., F. Mendoza, X. Ibarra y H. Tovar. 2004. *Thamnophis sumichrasti*. Fichas especies NOM-059-SEMARNAT-2001. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. 1-8 pp

Rodríguez, R. F., G. Casas y L. López. 2003. *Thamnophis scalaris* (Mexican Alpine Blotched garter snake). Diet. *Herpetological Review*, 34(1): 75

Rosen, P. C. 1991. Comparative field study of thermal preferenda in garter snakes, (*Thamnophis*). *Journal of Herpetology*, 25: 301-312

Rossman, D. A. 1965. A new species of the common garter snake, *Thamnophis sirtalis*, from the Florida Gulf Coast. *The Proceedings of the Louisiana Academy of Sciences*, 27: 67-73

Rossman, D. A. 1966. Evidence for conspecificity of the Mexican garter snakes *Thamnophis phenax* (Cope) and *Thamnophis sumichrasti* (Cope). *Herpetologica*, 22: 303-305

Rossman, D. A. 1992b. Taxonomic status and relationships of the Tamaulipan montane garter snake, *Thamnophis mendax* Walker 1955". *The Proceedings of the Louisiana Academy Sciences*, 55: 1-14

Rossman, D. A. 1996. Taxonomic status of the southern Durango spotted garter snake, *Thamnohis nigrunuchalis*. *The Proceedings of the Louisiana Academy of Sciences*, 58: 1-11

Rossman, D. A. and F. T. Burbrink. 2005. Species limits within the Mexican garter snake of the *Thamnophis godmani* complex. *Occasional Papers of the Museum Natural Science, Louisiana*, 79: 1-40

Rossman, D. A., N. B. Ford y R. A. Seigel. 1996. The garter snakes: Evolution and ecology. Vol. 2. Animal Natural History Series. University of Oklahoma Press. 332 p

Rossman, D. A. y G. Lara-Gongora. 1991. Taxonomic status of the Mexican garter snake *Thamnophis scaliger* (Jan). Abstracts Ann. Meet. Herpetol. League, Soc. Study Amphib. Reptiles, State Collage, Pennsylvania.

Rossman, D. A. y G. Lara-Gongora. 1997. Variation in the Mexican garter snake *Thamnophis scalaris* Cope and the taxonomic status of *T. scaliger* (Jan). *Occasional Papers of the Museum of Natural Sciences, University of Louisiana*, (74): 1-15

Rossman, D. A., E. A. Liner, C. H. Treviño y A. H. Chaney. 1989. Redescription of the garter snake *Thamnophis exul* Rossman, 1969 (Serpentes: Colubridae). *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 102: 507-514

Rzendowski, J. 1988. Vegetación de México. Limusa, 432 p

Sadiel, C. and J. Manjarrez. 2001. *Thamnophis scalaris* (Mexican alpine blotched garter snake). *Diet. Herpetological Review*, 32(4): 266

Schewendiman, A. L. 2004. *Thamnophis cyrtopsis* (Black-necked garter snake), Attempted predation. *Herpetological Review*, 35(1): 73

Schluter, D. 2000. The ecology of adaptative radiation. Oxford, N. Y.: Oxford University Press.

Schoener, T. W. 1974. Temporal resource partitioning and the compression hypothesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 71: 4169-4172

Seigel, R. A. and N. B. Ford. 1987. Reproductive ecology. 210-253 p. In: Snakes: Ecology and evolutionary biology. R. A. Seigel, J. T. Collins and S. S. Novak (eds.). MacMillan Publ. Co., New York, New York.

Sexton, O. J. and J. E. Bramble. 1994. Post-hibernation behavior of a population of garter snake *Thamnophis sirtalis*. *Herpetologica*, 15(1): 9-20

Smith, A. G. 1945. The status of *Thamnophis butleri* Cope, and a redescription of *Thamnophis brachystoma* (Cope). *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 58: 147-154

Smith, H. M. 1942. The synonymy of the garter snakes (*Thamnophis*), with notes on Mexican and Central American species. *Zoologica*, 27: 97-123

Smith, S. G. 1949. The subspecies of the Plains garter snake, *Thamnophis radix*. *Bulletin of the Chicago Academy of Sciences*. 8(14): 285-300

Smith, H. M. 1951. The identity of the ophidian name *Coluber eques* Reuss. *Copeia*, 1951(2): 138-139

Smith, H. 1955. Effect of preservative upon pattern in a Mexican garter snake. *Herpetologica*, 11: 165-168

Smith, P. W. 1956. The geographical distribution and constancy of the semifasciata pattern in the eastern garter snake. *Herpetologica*, 12: 81-84

Smith, H. M y E. H. Taylor. 1945. An annotated checklist and key to the snake of Mexico. *Bulletin of U.S. National Museum*, (187): iv+1-239

- Smith, H. M y E. H. Taylor. 1950. Type localities of Mexican reptiles and amphibians. *University of Kansas Science Bulletin*, 23(8): 313-180
- Stafford, P. J. and J. R. Meyer. 2000. A guide to the reptiles of Belize. London: Natural History Museum, London. 356 p
- Starck, J. M. and K. Beese. 2002. Structural flexibility of the small intestine and liver on garter snake in response to feeding and fasting. *The Journal of Experimental Biology*, 205: 1377-1388
- Stebbins, R. C. 1985. A field guide to the western amphibians and reptiles. 2a ed. Houghton Mifflin, Boston, Massachusetts. 279 p
- Stephens, P. R. and J. J. Wiens. 2003. Ecological diversification and phylogeny of emydid turtles. *Biological Journal of the Linnean Society*, 2003(79): 577-610
- Stewart, G. R. 1972. An unusual record of sperm storage in a female garter snake (genus *Thamnophis*). *Herpetologica*, 28: 36-347
- Storn, R. M. and D. E. Ferguson. 1955. An unusual food item of the wandering garter snake. *Herpetologica*, 11: 48
- Stuart, L. C. 1948. The amphibians and reptiles of Alta Verapaz, Guatemala. *Miscellaneous Publication Museum of Zoology, University of Michigan*, (69): 1-109
- Swanson, P. L. 1952. The reptiles of Vanago County, Pennsylvania. *American Midland Naturalist*, 47(1): 161-182
- Tanner, W. W. 1959. A new *Thamnophis* from western Chihuahua with notes on four others species. *Herpetologica*, 15: 165-172
- Tanner, W. W. 1985. Snake of western Chihuahua. *Great Basin Naturalist*, 45: 499-507
- Tanner, W. W. 1988. Status of the *Thamnophis sirtalis* in Chihuahua, Mexico (Reptilia: Colubridae). *Great Basin Naturalist*, 48(4): 499-508
- Tanner, W. W. 1989. Variation in *Thamnophis elegans* with descriptions of new subspecies. *Great Basin Naturalist*, 49(4): 511-516
- The Audubon Society Field Guide to North American Reptiles and Amphibians (SE). 1998. Western ribbon snake *Thamnophis proximus*.
- Thompson, F. G. 1957. A new Mexican garter snake (genus *Thamnophis*) with notes on related forms. *Occasional Papers of the Museum of Zoology, Univ. Michigan*, (584): 1-10
- Thornton, O. W. and J. R. Smith. 1996. *Nerodia erythrogaster transversa*: Reproduction. *Herpetological Review*, 27(2): 83

Tinkle, D. W. 1957. Ecology, maturation, and reproduction of *Thamnophis sauritus proximus*. *Ecology*, 38: 69-77

United States Fish and Wildlife Service. 1991. Proposed endangered status for the giant garter snake. *Federal Register*, 56: 67046-67052

Uribe, P. Z., A. Ramírez y G. Casas, 1999. Anfibios y reptiles de las serranías del Distrito Federal. Inst. Biol. Cuadernos No. 32. UNAM, México. 119 p.

Van Devender, T. R. y C. H. Lowe. 1977. Amphibians and reptiles of Yepomera, Chihuahua, Mexico. *Journal of Herpetology*, 11(1): 41-50

Vega, I. L. y J. L. Bousquets. 1993. Historia Natural del Parque Ecológico Estatal Omilthemí, Chilpancingo, Guerrero, México. 588 p

Walker, C. F. 1955. A new garter snake (*Thamnophis*) from Tamaulipas. *Copeia*, 1955(2): 110-113

Webb, R. G. 1966. Resurrected names of Mexican populations of black-necked garter snakes, *Thamnophis cyrtopsis* (Kennicott). *Tulane Studies in Zoology*, 13(2): 55-70

Webb, R. G. 1976. A review of the garter snake *Thamnophis elegans* in Mexico. *Natural History Museum. Los Angeles County, Contribution in Science*, (284): 1-13

Webb, R. G. 1978. A review of the Mexican garter snake *Thamnophis cyrtopsis postremus* Smith with comments on *Thamnophis vicinus* Smith. *Contrib. Biol. Geol., Milwaukee Public Mus.*, (19): 1-13

Wendelken, P. W. 1978. On prey-specific hunting behavior in the western ribbon snake, *Thamnophis proximus* (Reptilia, Serpentes, Colubridae). *Journal of Herpetology*., 12: 577-578

Werler, J. E. and J. R. Dixon. 2002. Texas snakes: Identification, distribution, and natural history. University of Texas Press. 437 p

White, M. y J. Kolb. 1974. A preliminary study of *Thamanophis* near Sagehen Creek, California. *Copeia*, 1974(1): 126-136

Whittier, J. M. and D. Crews. 1990. Body mass and reproduction in female red-sided garter snakes (*Thamnophis sirtalis parietalis*). *Herpetologica*, 46(2): 219-226

Williams, E. E. 1972. The origin of faunas: evolution of lizards congeners in a complex insland fauna. A trial analysis. *Evolutionary Biology*, 6: 47-89

Woodin, W. H. 1950. Notes on Arizona species of *Thamnophis*. *Herpetologica*, 6: 39-40

Wright and Wriqth. 1957. Handbook of snakes of the United States and Canada. Vol. I. Society of the Study of Amphibians and Reptiles. 467-459 pp

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

ANEXO 1

HABITAT.- Para obtener la información de tipo de hábitat para la base de datos, se consultó la siguiente literatura:

Alfaro, 2002; Arnold, 1977; Asplund, 1963; Behler, 1997; Bishop and Farrel, 1994; Boundy, 1994; 1999; Brown, 1904; 1980; Bryson and Lazcano, 2001; 2004; Buckner, 1998; Calderon y Pozo de la Tijera, 2003; California Wildlife Habitat Relationships Program, 2000; Campbel, 1998; Carpenter, 1952; Casas, 1989; Cent. Biol. Div., 2003; Clark, 1974; Conant, 1961; 1963; 1969; 2000; 2003; Conant and Collins, 1991; Conant *et al.*, 1945; Cope, 1892; COSEWIC, 2002; Crother *et al.*, 2003; Cunningham 1955; Dalrymple and Reichenbach, 1984; De Queiroz *et al.*, 2002; Dixon *et al.*, 1972; Drummond, 1983; Drummond y Macias, 1989; Duellman, 1961; 1965; Fitch, 1940; 1941a; 1949; 1970; 1980; 1993; Fouquette y Rossman, 1963; Fox, 1951a; Gibson y Falls, 1979a; Gilhen, 1984; Goldberg y Bursey, 2004; Grefell, 2000; Gregory, 1978; 1984; 2001; Gregory and Dunkan. 1980; Gregory and Larsen, 1993; Gregory and Stewart, 1975; Grismer, 2000; Gutiérrez y Ramírez, 1997; Hall, 2003; Harding 1997; Hardy and McDiarmid, 1969; Hulse *et al.*, 2001; Janzen *et al.*, 2002; Jennings *et al.*, 1992; Jiménez *et al.*, 2002; Jordan, 1967; Kephart, 1982; Kephart and Arnold, 1982; Kingsbury, 2005; Lamond, 1994; Lee, 1996; 2000; Lemos *et al.*, 2000; Lind and Welsh, 1990; 1994; Logier, 1939; MacRae, 2004; Manjarrez, 1998; McGuire and Grismer, 1993; Martin, 1958; Matthews *et al.*, 2002; Mellink, 1992; Mildstead, 1953; Mittleman, 1949; Murillo, 2001; Pérez y Smith, 1991; Peterson, 1987; Peterson *et al.*, 2004; Ramirez y Mancilla, 1998; Ramírez, y Hernández, 2004; Ramírez *et al.*, 2004; Rodríguez *et al.*, 2003; Rosen, 1991; Rossman, 1965; 1992b; 1996; Rossman y Lara, 1997; Rossman *et al.*, 1989; Rossman *et al.*, 1996; Rzendowski, 1988; Smith, 1942; 1945; 1949; 1955; 1956; Smith y Taylor, 1945; 1950; Starck and Beese, 2002; Stafford, and Meyer, 2000; Stebbins, 1985; Stuart, 1951; Tanner, 1985; 1988; 1989; The Audubon Society, 1998; Uribe *et al.*, 1999; Vega y Bousquets, 1993; Walker, 1955; Webb, 1966; 1976; 1978; Werler and Dixon, 2002; White y Kolb, 1974; Woodin, 1950; Wright and Wriqht, 1957.

ALIMENTACION.- Para la base de datos de los grupos alimenticios de las serpientes del género *Thamnophis*, se recurrió a la literatura a continuación citada:

Alvarez y Polaco, 1983; Arnold, 1977; 1981; Asplund, 1963; Behler, 1997; Bellais y Attridge, 1975; Bellemin y Stewart, 1977; Bishop and Farrel, 1994; Bowndy, 1999; Bryson and Lazcano, 2004; Brown, 1980; Burghardt 1969; Calderon y Pozo de la Tijera, 2003; Campbel, 1998; Carpenter, 1952; 1958; Cent. Biol. Div., 2003; Clark, 1974; Conant, 1969; 1946; 2000; Conant and Collins, 1991; Conant *et al.*, 1945; Cope, 1892b; COSEWIC, 2002; Cunningham 1955; 1959; De Queiroz *et al.*, 2002; Drummond, 1983; Ervin and Fisher, 2001; Feldman y Wilkinson, 2000; Fitch, 1940, 1941b; 1949; 1980; Fleharty, 1967; Fouquette, 1954; Fouquette y Rossman, 1963; Fox, 1951a; Goldberg y Bursey, 2004; Gregory, 1978; 1984; 2001; Gregory, and Skebo, 1998; Gregory and Stewart, 1975; Grismer, 2000; Hall, 2003; Hamilton, 1951; Hanse y Brode, 1980; Hulse, 1973; Jennings *et al.*, 1992; Jordan, 1967; Kephart, 1982; Kephart and Arnold, 1982; Kingsbury, 2005; Lee, 1996; 2000; Lemos y Ballinger, 1992; Lemos *et al.*, 2000; Lind y Welsh, 1990; 1994; MacClay *et al.*, 2004; MacRae, 2004; Martin, 1958; Matthews *et al.*, 2002; Mildstead, 1953; Murillo, 2001; Ramírez, y Hernández, 2004; Ramírez *et al.*, 2004; Rodríguez *et al.*, 2003; Rossman *et al.*, 1989; Rossman *et al.*, 1996;

Sadiel and Manjarrez, 2001; Stafford, and Meyer, 2000; Starck and Beese, 2002; Schewendiman, 2004; Stebbins, 1985; Storn and Ferguson, 1955; The Audubon Society, 1998; Uribe *et al.*, 1999; Van Devender y Lowe, 1977; Venegas y Manjarrez, 2001; Wendelken, 1978; Werler and Dixon, 2002; White and Kolb, 1974; Wright and Wrigth, 1957.

REPRODUCCION.- En cuanto al aspecto reproductivo, la literatura consultada es la siguiente:

Behler, 1997; Bellemin y Stewart, 1977; Bishop and Farrel, 1994; Boundy, 1994; 1999; Brown, 1980; Burghardt, 1969; Burt, 1928; Calderon y Pozo de la Tijera, 2003; Campbel, 1998; Carpenter, 1958; Cent. Biol. Div., 2003; Clarck, 1974; Conant, 1961; 1965; 2000; 2003; Conant and Collins, 1991; Conant *et al.*, 1945; COSEWIC, 2002; Cunningham, 1959; Goldberg y Bursey, 2004; De Queiroz *et al.*, 2001; Ditmars, 1907; Dixon y Webb, 1965; Dunlap, 1990; Farr and Gregory, 1991; Feldman and Wilkinson, 2000; Fitch, 1940; 1970; 1985; Ford y Ball, 1977; Golberg and Bursey, 2004; Gregory, 1975; 2001; Gregory and Larsen, 1993; Gregory and Skebo, 1998; Grismer, 2000; Hall, 2003; Hansen y Brode, 1980; Hansen y Hansen, 1990; Hansen y Tremper; 1993; Hebard, 1951; Howland, 1991; Jayne and Bennett, 1990; Jennings *et al.*, 1992; Jones, 1990; Kingsbury, 2005; Kupferberg, 1994; Lee, 1996; 2000; Lethaby, 2004; Lind y Welsh, 1990; MacClay *et al.*, 2004; MacRae, 2004; Manjarrez, 1998; McGuire and Grismer, 1993; Mittleman, 1949; Murillo, 2001; Ramírez, y Hernández, 2004; Ramírez and Mancilla, 1998; Ramírez *et al.*, 2004; Rosen y Schwalbe, 1988; Rossman, 1965; 1966; Rossman and Burbrink, 2005; Rossman y Lara-Gongora, 1991; 1997; Rossman *et al.*, 1989; Smith; 1945; 1949; 1955; Stafford, and Meyer, 2000; Schewendiman, 2004; Sexton and Bramble, 1994; Stebbins, 1985; Stewart, 1972; Storn and Ferguson, 1955; Stuart, 1948; Swanson, 1952; Tanner, 1959; 1985; 1988; 1989; The Audubon Society, 1998; Thompson, 1957; Thornton and Smith 1996; Tinkle, 1957; United Stated Fish, 1991; Uribe *et al.*, 1999; Walker, 1955; Webb, 1966; 1976; Werler and Dixon, 2002; Whittier and Crews, 1990.

ANEXO 2a

Base de datos del tipo de alimentación y hábitat.

DATOS ALIMENTICIOS DE LAS SERPIENTES DEL GENERO <i>Thamnophis</i>			
ESPECIE	GRUPOS ALIM.	TIPO DE PRESAS	TIPO DE HABITAT
<i>N. erythrogaster</i>	Peces	Poecilidos	Arroyos, lagos, ríos
<i>T. melanogaster</i>	Peces, inverteb.	Poecilidos, sanguijuela, renacuajos	Bosques de encino, lagos, arroyos
<i>T. validus</i>	Peces, anfibios	Peces, ranas	Matorrales, arbustos, ríos, arroyos
<i>T. errans</i>	Reptiles, anfibios	Lagartijas, anfibios	Bosques de pino
<i>T. scaliger</i>	Anfibios	Ranas, Salamandras	Bosques de coníferas, encino
<i>T. exul</i>	Peces	Poecilidos	Prados
<i>T. godmani</i>	Anfibios	Ranas, alamanbras	Bosque de coníferas, arroyos
<i>T. mendax</i>	Anfibios	Salamandras	Bosques de pino, roble
<i>T. sumichrasti</i>	Peces, anfibios	Poecilidos, sanguijuela, renacuajos	Bosques de coníferas, arroyos
<i>T. scalaris</i>	Reptiles	Lagartijas	Bosques de coníferas
<i>T. nigronuchalis</i>	Anfibios	Ranas	Lagos, arroyos
<i>T. rufipunctatus</i>	Peces	Peces	Lagos, arroyos
<i>T. atratus</i>	Peces	Peces	Ríos, arroyos
<i>T. elegans</i>	Peces	Peces	Arroyos, lagos
<i>T. couchii</i>	Peces	Truchas	Arroyos, ríos, bosques de coníferas
<i>T. gigas</i>	Peces	Carpas	Pantanos
<i>T. ordinoides</i>	Anfibios	Salamandras	Prados, bosques de coníferas
<i>T. hammondi</i>	Peces	Peces y sus huevos	Arroyos, bosque de roble
<i>T. butleri</i>	Anfibios	Sapos, ranas, salamandras	Rocas, leños
<i>T. radix</i>	Invertebrados	Sanguijuelas, caracoles, gusanos	Prados, arroyos
<i>T. brachystoma</i>	Invertebrados	Acociles, lombrices	Prados, arroyos, pantanos
<i>T. eques</i>	Peces	Peces	Ríos, arroyos
<i>T. marcianus</i>	Invertebrados	Acociles	Pasto, arroyos, bosques de coníferas
<i>T. c. collaris</i>	Anfibios	Salamandras	Bosques de coníferas, matorrales
<i>T. pulchrlatus</i>	Reptiles	Lagartijas	Bosques de pino, roble
<i>T. c. cyrtopsis</i>	Anfibios	Ranas, sapos, renacuajos, salamandras	Bosque de pino, roble
<i>T. chrysocephalus</i>	Anfibios	Ranas, sapos, renacuajos, salamandras	Bosques de pino, roble
<i>T. fulvus</i>	Invertebrados	Acociles, renacuajos	Lagos, bosques de pino, roble
<i>T. proximus</i>	Peces	Peces	Pantanos, arroyos, ríos
<i>T. sauritus</i>	Peces	Peces	Pantanos, arroyos
<i>T. sirtalis</i>	Peces, inverteb.	Acociles, peces	Arroyos, pastos, prados

ANEXO 2b

Figura 4. Base de datos del aspecto reproductivo: Longitudes mínimas, máximas y promedios de las hembras y el tamaño de la camada y el promedio de ésta.

DATOS REPRODUCTIVOS DE LAS SERPIENTES DEL GENERO <i>Thamnophis</i>								
ESPECIE	L H-C HEMBRAS			L-T HEMBRAS			CRIAS	
	MIN	MAX	PROM	MIN	MAX	PROM	CAMADA	PROM
<i>Nerodia erythrogaster</i>	37.5	120	78.5	50	135	92.5	5 - 25	15
<i>T. melanogaster</i>	20.2	28.1	24.1	39.5	86.4	62.9	12 - 20	16
<i>T. validus</i>	42.3	52.5	47.4	73	95.8	84.4	14	14
<i>T. errans</i>				70	75	12.5	6 - 10	8
<i>T. scaliger</i>	27.2	41.2	34.2	32.2	56.7	44.4	2 - 15	9
<i>T. exul</i>				28.4	46.3	37.3	5 - 15	10
<i>T. godmani</i>	49.5	52	50.7	56.2	109.3	82.7	6 - 13	9
<i>T. mendax</i>	45	71	58	54.3	79	66.6	15 - 23	19
<i>T. sumichrasti</i>	14.7	27	20.8	30.8	43.1	36.9		
<i>T. scalaris</i>	24.1	38.5	31.3	31	56.4	48.2	8 - 15	12
<i>T. nigronuchalis</i>	54.3	46	50.1	48	76.7	62.3	15 - 20	17
<i>T. rufipunctatus</i>	20	34	31.5	57	95.3	43.7	8 - 17	13
<i>T. atratus</i>	38.6	71.3	54.9	67	101.6	84	3 - 12	8
<i>T. elegans</i>	45.7	106.7	76.2	55.6	107	81.3	6 - 12	9
<i>T. couchii</i>	46	107.2	76.6	55.4	144.8	100.1	5 - 38	22
<i>T. gigas</i>	91	122	106.5	92	162	127	10 - 46	28
<i>T. ordinoides</i>	30	60	45	78.4	96.5	87.4	15	15
<i>T. hammondii</i>	39	72	55.5	84	95.7	89.8	3 - 30	17
<i>T. butleri</i>	38.1	69.2	53.6	50	73.7	61.8	10 - 20	15
<i>T. radix</i>	75.6	108.2	91.9	85	109	97	5 - 20	13
<i>T. brachystoma</i>	25	45.8	35.4	55.9	57.8	56.8	5 - 15	10
<i>T. eques</i>	25	70	47.5	36.5	90.3	63.4	10 - 20	15
<i>T. marcianus</i>	45.7	77.7	61.7	57.9	108.8	83.3	5 - 31	18
<i>T. cyrtop collaris</i>	10	20.5	15.2	50.2	77.5	63.8	7 - 25	16
<i>T. pulchrilatus</i>	31	60.5	45.7	48.6	77.2	62.9	2 - 15	9
<i>T. c. cyrtopsis</i>	29.4	77.5	53.4	40.6	109.2	149.8	7 - 25	16
<i>T. chrysocephalus</i>	40.5	48.2	44.3	48.8	69.2	59	5 - 30	18
<i>T. fulvus</i>	37	65.2	51.1	95.3	162.6	128.9	5 - 18	12
<i>T. proximus</i>	38.5	41	39.7	50.8	76.2	63.5	4 - 27	27
<i>T. sauritus</i>	33	34	33.5	60	101.8	80.9	3 - 26	15
<i>T. sirtalis</i>	42.6	57	48.8	45.7	66	55.8	15 - 20	18