

A) TITULO: MECANISMOS PROXIMOS DETERMINANTES DE LA ECOLOGIA DE CULEBRAS SIMPATRICAS DEL VALLE DE TOLUCA.

B) AUTORES: Dr. Francisco Javier Manjarrez Silva y Dr. Mariusz Krzysztof Janczur Feret

C) ÁREA DEL CONOCIMIENTO Y DISCIPLINA EN LA QUE CIRCUNSCRIBE.

CIENCIAS NATURALES Y EXACTAS: BIOLOGIA

D) INTRODUCCIÓN.

#### ANTECEDENTES

El estudio de la ecología poblacional en las especies silvestres provee explicaciones adaptativas respecto al origen y diversidad de los modos y ciclos de vida y es una herramienta para entender los mecanismos y los efectos de la selección natural sobre la dinámica de las poblaciones. Los organismos están sujetos a las condiciones del medio en que habitan, por lo que se ha propuesto que algunas características de su ciclo de vida deben haber evolucionado como respuestas adaptativas a su hábitat (Stearns 1992). Los organismos administran e invierten sus recursos hacia sus diferentes actividades (por ejemplo el forrajeo, la reproducción, el crecimiento), en base al balance entre los costos y beneficios implicados y que determinan la expresión de su ecología en particular (Caswell 1989). Comúnmente los organismos tienden a invertir más recursos en una u otra de estas actividades en función de las restricciones que les impone su diseño biológico (Stearns 1976).

Debido a la carencia de extremidades, las culebras deben presentar adaptaciones y soluciones particulares a los problemas y disyuntivas de su ecología, como por ejemplo el encontrar y lograr aparearse con una pareja implica una fuerte detección química y una competencia directa cuerpo a cuerpo entre los

machos (Seigel y Ford 1987); forrajear implica también una detección química y una locomoción relacionada al movimiento de las vértebras y las escamas ventrales (Arnold y Bennett 1988); evitar a sus depredadores implica un buen desempeño locomotor determinado por la condición física y también por la relación escamas ventrales-vertebras (Ford y Burghardt 1993).

Las culebras de agua son las mas abundantes de Norteamérica y en consecuencia el conocimiento sobre las su ecología poblacional se ha basado en las especies y poblaciones de Estados Unidos y Canadá, y se ha concluido que son especies con una gran plasticidad ecológica y en consecuencia evolutiva, en particular en los tres factores básicos que moldean la ecología de sus poblaciones: (1) su reproducción, (2) su alimentación y (3) su ecología termal. Para las especies mexicanas, su ecología y su biología básica son prácticamente desconocidas, y se desconoce la posible variación entre las poblaciones del norte y las presentes en nuestro país (Manjarrez y Drummond 1996, Manjarrez et al. 2007)

Las culebras de agua del género *Thamnophis* son organismos que permiten visualizar las relaciones de las características de su ecología y sus interpretaciones evolutivas (Arnold 1981). Dentro de la tribu Thamnophiini, en la que se ubican los géneros *Thamnophis*, *Nerodia* y *Regina*, existe una marcada especialización intergenerica e interespecífica por hábitat, técnica forrajera y alimentación (Drummond 1983, Drummond y Burghardt 1983). *Nerodia* y *Thamnophis* son los menos especializados en su dieta. Las culebras del género *Nerodia* se alimentan exclusivamente de presas acuáticas como peces y renacuajos (Mushinsky et al. 1982, Mushinsky y Miller 1993), las del género *Thamnophis*, ingieren además presas más terrestres como ranas, lombrices, mamíferos y aves (Lozoya 1988, Macías-García y Drummond 1988, Drummond y Macías-García 1989).

Las culebras del genero *Thamnophis* son ideales para estudios de ecología y evolución debido a que son de las serpientes mas abundantes en Norteamérica y América Central (Seigel 1996). Presentan tanto un dimorfismo sexual y

alométrico en el tamaño corporal (Shine 1993), como cambios ontogénicos en la composición de su dieta (Macías-García y Drummond 1988, Mushinsky 1987). Las diferencias sexuales ecológicas no han sido bien estudiadas en estas culebras (Seigel 1996), y varios estudios han asociado el dimorfismo sexual con diferencias en la dieta (revisión en Arnold 1993).

De las 20 especies que comprende el género *Thamnophis*, en el Altiplano Mexicano, las más abundantes son *Thamnophis melanogaster*, *T. eques* y *T. scalaris*, que se distribuyen en símpatria. Se conocen sus técnicas forrajeras y para algunas poblaciones sus dietas. *Thamnophis melanogaster* es considerada como especialista acuática en su dieta y técnica forrajera, se alimenta principalmente de peces, sanguijuelas y renacuajos y forrajea exclusivamente bajo el agua (Drummond 1983). *Thamnophis eques* es considerada como generalista, en su dieta, se alimenta de presas acuáticas y terrestres como ranas, peces, sanguijuelas y salamandras, buscando estas presas abajo y afuera del agua (Macías-García y Drummond 1988). Ambas especies presentan ciertas variaciones intraespecíficas, ontogénicas y estacionales (Sosa 1982, Lozoya 1988, Drummond y Macías-García 1989). En *T. melanogaster* se ha demostrado una variación geográfica en su técnica forrajera para atrapar peces (Macías-García y Drummond 1990). Por su parte *T. scalaris* es la menos abundante y en consecuencia su biología es totalmente desconocida, solo se ha reportado que ingiere presas terrestres como babosas y lombrices.

## DEFINICIÓN DEL PROBLEMA

En este estudio se pretenden vislumbrar los mecanismos próximos, referentes a la dieta, la reproducción, y la termorregulación, con el fin de interpretar las causas últimas de estas adaptaciones.

Se tiene la hipótesis de que la ecología alimentaria y reproductiva de las culebras semiacuáticas en el Altiplano Mexicano, es afectada por la relación entre alguna característica morfológica y su expresión temporal y espacial, con posibles repercusiones su adecuación (sobrevivencia y reproducción).

## JUSTIFICACIÓN

Existen relativamente pocos estudios de la conducta y la utilización de los recursos alimentarios (Arnold 1977, Drummond y Burghardt 1983, Macías-García y Drummond 1990). No existen estudios de la dieta de culebras que analicen en una especie, las posibles diferencias intraespecíficas entre sexos y edades, junto con las diferencias temporales y geográficas. En este estudio se pretende analizar las posibles diferencias intraespecíficas (por sexos y tamaños) y temporales (anuales y estacionales). También se exploran las posibles diferencias espaciales comparando la dieta entre poblaciones.

Varios factores se combinan para hacer de las culebras semiacuáticas organismos modelos para el estudio de la reproducción. Actualmente se pueden desarrollar en serpientes muchos modelos teóricos sobre los sistemas de apareamiento y selección sexual.

Las culebras de agua del género *Thamnophis* son especies con una gran plasticidad ecológica y en consecuencia evolutiva. Para las especies Mexicanas, su ecología y su biología básica y por lo tanto su ecología de poblaciones son prácticamente desconocidas, y se desconoce la posible variación entre las poblaciones del norte y las presentes en nuestro país. Se tiene la oportunidad de estudiar la ecología de poblaciones de culebras endémicas de México, y de proveer explicaciones adaptativas respecto al origen y diversidad de los modos y ciclos de vida de estos organismos y de cómo administran e invierten sus recursos hacia sus diferentes actividades en respuesta al medio en que habitan, por lo que se puede observar si algunas características de su ciclo de vida pudieron haber evolucionado como respuestas adaptativas a su hábitat.

Por otra parte el estudio contribuirá en el corto y mediano plazo en el ámbito científico, particularmente en el ámbito de la ecología, también fomentará la consolidación del cuerpo académico “Ecología conductual y conservación”, además de difundir y divulgar el conocimiento científico generado en ecología de vertebrados.

## OBJETIVO GENERAL

Determinar los mecanismos próximos, referentes a la dieta, la reproducción y la termorregulación, con el fin de interpretar las causas próximas y últimas de estas adaptaciones, dentro de una interpretación del balance de los costos y beneficios involucrados en la adecuación de las culebras.

## OBJETIVOS ESPECIFICOS

1. Determinar las posibles variaciones intra e interpoblacionales de la dieta, de las características morfológicas determinantes del éxito reproductivo y de la termorregulación de las culebras.
2. Identificar los principales mecanismos próximos de estas variaciones de la dieta, éxito reproductivo y termorregulación, sobre la sobrevivencia y reproducción de los individuos
3. Identificar las posibles consecuencias ecológicas y adecuacionales de la variación de la dieta de las culebras

## E) MARCO DE REFERENCIA

### MÉTODOS

#### Zona de estudio.

La zona de estudio comprendió la cuenca de la región del Río Lerma, en varias localidades del Eje volcánico transversal donde ya se tienen ubicadas las poblaciones naturales de culebras semiácuaticas, dentro de un área aproximada de 18,000 Km<sup>2</sup>,.

#### Trabajo de campo.

Con el fin de obtener el mayor número de culebras vivas posibles para la estimación de sus parámetros reproductivos y de dieta, cada localidad fue visitada con diferente intensidad a lo largo de dos años (2010 y 2011), durante el período de actividad anual de las culebras que es de abril a octubre. En cada visita se recorrió la periferia de los cuerpos y corrientes de agua y se buscó bajo las rocas

para capturar a las culebras. Cada culebra capturada fue sexada y medida en su longitud hocico-cloaca.

### Sujetos.

Se capturaron en el campo de las poblaciones naturales, tanto machos como hembras grávidas y no grávidas, que fueron transportadas al laboratorio de Biología evolutiva del Centro de Investigación en Recursos Bióticos de la UAEM, donde se mantuvieron en peceras individuales bajo dieta de pez.

Las crías nacidas en laboratorio fueron medidas (LHC), sexadas y pesadas y separadas de la madre para mantenerlas en cajas plásticas individuales con un recipiente de agua y un sustrato de papel, con un fotoperíodo natural y una temperatura ambiental de 20-25 °C. Las crías se utilizaron en experimentos de elección de presas y aportaran parámetros reproductivos poblacionales y de especie y que se detallan más adelante, como por ejemplo radio sexual primario, esfuerzo reproductivo, heredabilidad, etc.

Las culebras se someterán en laboratorio a: (1) Aproximación conductual, bajo la hipótesis de que las poblaciones modifican su respuesta congénita quimiorreceptiva, de ingestión y su repertorio conductual hacia sus principales presas. Se compara experimentalmente la respuesta quimiorreceptiva, de ingestión y eficacia para capturar alguna presa en crías nacidas en laboratorio de las poblaciones que la ingieren versus las que no la ingieren naturalmente. (2) Aproximación morfológica, la cual pretendió detectar en las culebras divergencias morfológicas de la cabeza y dentición involucradas en la manipulación e ingestión de sus presas.

Las variables dependientes serán el tipo y tamaño de la presa. Las variables independientes serán aquellas que pueden correlacionarse con el tipo y tamaño de la presa, como por ejemplo las estimaciones del tamaño de las culebras, (la longitud hocico-cloaca, el peso y la longitud de la cola), el número de escamas ventrales y la temperatura (ambiental y corporal durante la prueba). Los factores de comparación serán la especie, población, el sexo, categoría de edad, condición fisiológica (estado de gravidez, días de ayuno y alimentación, cantidad de alimento, etc.), sustrato, etc.

Las hembras grávidas fueron medidas, pesadas antes y después del parto y se mantendrán en el laboratorio hasta el nacimiento de las crías. Las crías al

nacer fueron procesadas como anteriormente se describió. Con el nacimiento en laboratorio de las crías y los de sus madres se obtuvieron parámetros poblacionales y de especie sobre la temporada de nacimientos, el radio sexual primario y funcional, tamaño de camada, la asignación reproductiva, la sobrevivencia de las crías, la heredabilidad de los atributos poblacionales y maternos (coloración, número de escamas, etc.), posible dimorfismo sexual al nacer (por peso, tamaño, número de escamas o coloración), madurez sexual y tasas de crecimiento.

## F) ANÁLISIS DE RESULTADOS

### ***Thamnophis melanogaster***

Se analizaron 253 organismos adultos de *Thamnophis melanogaster*, de los cuales 127 fueron machos y 126 hembras. De nueve variables morfológicas evaluadas; se encontró dimorfismo sexual en cinco variables morfológicas (Cuadro 1).

Los machos tuvieron la cola 17.48% más larga ( $F_{(1, 297)} = 19.87, p < 0.001$ ) y con 13.67% más escamas caudales ( $U_{112, 117} = 10865; p < 0.001$ ) que las hembras. Además, tuvieron 2.81% más escamas ventrales ( $U_{113, 119} = 10625; p < 0.001$ ).

En las dimensiones de la cabeza, se encontró que los machos tienen la cabeza más larga ( $F_{(1, 229)} = 5.56, p = 0.019$ ) y más ancha ( $F_{(1, 229)} = 3.50; p = 0.062$ ) que las hembras. También se encontró dimorfismo sexual en las escamas labiales. Los machos tuvieron 2.75% más supralabiales (Supralabiales  $U_{89, 94} = 5098.5; p = 0.002$ ) y 2.14 % más infralabiales (Infralabiales  $U_{89, 94} = 4790; p = 0.079$ ) que las hembras.

**Cuadro 1.** Variables morfológicas ( $X \pm DE$ ) de adultos machos y hembras de *Thamnophis melanogaster*.

<b>Variable</b>	<b>Hembras</b>	<b>Machos</b>	<b>Estadístico (p)</b>
Longitud hocico cloaca (cm)	25.34 $\pm$ 11.10	27.63 $\pm$ 11.22	U <sub>127, 126</sub> =8858.5, p=0.14
Escamas ventrales	143.11 $\pm$ 4.68	147.14 $\pm$ 3.85	U <sub>113, 119</sub> =10625, p< 0.001
Escamas caudales	55.99 $\pm$ 7.64	63.65 $\pm$ 5.40	U <sub>112, 117</sub> =10865, p< 0.001
Escamas labiales			
Supralabiales	15.24 $\pm$ 1.05	15.66 + 0.76	U <sub>89, 94</sub> =5098.5, p= 0.002
Infralabiales	18.63 $\pm$ 1.59	19.03 $\pm$ 1.36	U <sub>89, 94</sub> =4790, p=0.079
Longitud de la cola (cm)	6.57 $\pm$ 2.94	7.71 $\pm$ 3.25	ANCOVA F (1, 297)=19.87; p< 0.001
Largo de la cabeza (cm)	11.80 $\pm$ 2.51	11.83 $\pm$ 2.43	ANCOVA F (1, 229)=5.56; p= 0.019
Ancho de la cabeza (cm)	7.43 $\pm$ 1.95	7.43 $\pm$ 1.62	ANCOVA F (1, 229)=3.50; p=0.062
Longitud del hocico (cm)	12.19 $\pm$ 3.20	12.37 $\pm$ 3.15	ANCOVA F (1, 183)=2.73; p= 0.100
Distancia interocular (cm)	4.97 $\pm$ 1.15	5.13 $\pm$ 1.10	ANCOVA F (1, 71)=0.22; p=0.641

### Variación Entre Tamaños

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

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

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

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

La posible diferencia de las fechas de captura entre las culebras chicas y grandes, se exploró con un ANOVA de dos factores (tamaño y localidad). Sólo en el sistema del Nazas las fechas de captura fueron diferentes entre las culebras chicas y grandes (Nazas:  $F_{1, 258}=3.66$ ,  $p=0.05$ ; Lerma:  $F_{1, 269}=0.20$ ,  $p=0.65$ ; Tula:  $F_{1, 62}=1.11$ ,  $p=0.29$ ). En Nazas ambos tamaños de culebras se capturaron de febrero a noviembre, pero las chicas en promedio en el día  $189\pm 72$ , a principios de julio, en el pico de abundancia de las lluvias; mientras que las grandes se capturaron en promedio 15 días antes que las chicas (día  $172\pm 67$ ). En Lerma y Tula las fechas de captura fueron diferentes entre localidades ( $F_{19, 269}=7.9$ ,  $p=0.001$  y  $F_{16, 62}=5.30$ ,  $p=0.001$ ; respectivamente), pero en Nazas no ( $F_{2, 258}=0.24$ ,  $p=0.78$ ). En Lerma y Tula, los promedios de las fechas de captura para cada localidad, variaron desde el día 86, en mayo, en Cuitzeo, Michoacán, hasta 5 meses después, en el día 300, en octubre, en el Río Tula, Hidalgo. No hubo interacción del tamaño y la localidad en ninguno de los tres sistemas.

## Variación de la dieta entre Sexos

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

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

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

En cambio, en el sistema del Lerma la dieta de machos y hembras fue estadísticamente diferente ( $G=12.3$ ,  $gl=4$ ,  $p=0.01$ ); ambos sexos ingirieron una proporción alta de peces, pero los machos ingirieron proporciones similares de sanguijuelas y acociles, mientras que las hembras ingirieron seis veces más sanguijuelas que acociles. Esta diferencia de dieta no es atribuible a posibles diferencias sexuales de tamaño de las culebras, porque el LHC fue similar entre los machos y hembras que ingirieron sanguijuelas y acociles. Tampoco es atribuible a una diferencia en la proporción de hembras y machos capturados en diferentes épocas, porque se capturó el doble de hembras en lluvias (67%) versus secas (33%), y los mismos porcentajes fueron para los machos. Otra posible

explicación podría ser que los machos y hembras no se capturaron en proporciones similares en las diferentes localidades, pero esto no ocurrió ( $G=21.1$ ,  $gl=19$ ,  $p=0.29$ ). La diferencia de dieta puede explicarse porque la proporción de hembras chicas capturadas (72%) fue mayor que los machos chicos (59%;  $G=4.86$ ,  $gl=1$ ,  $p=0.04$ ), y las culebras chicas tienden a ingerir más sanguijuelas que las grandes. Finalmente, para confirmar que la diferencia de dieta no es una auténtica diferencia entre los sexos, se encontró que la proporción de culebras que ingirieron sanguijuelas versus otras presas, fue independiente del sexo, tanto en las culebras chicas ( $G=0.28$ ,  $gl=1$ ,  $p=0.62$ ) como en las grandes ( $G=0.02$ ,  $gl=1$ ,  $p=0.83$ ).

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

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

## **Neonatos**

Se obtuvieron registros de 325 crías (222 hembras, 99 Machos y 4 indeterminadas) nacidas en el laboratorio. Las crías de *T. melanogaster* correspondieron a 44 camadas, el tamaño medio de las crías 142.88mm LHC, pero varía de 100 a 225mm y un peso promedio de 1.76g variando entre 0.87 a 6.26g. En general, el intervalo en número de crías por camada fue de 1 a 20, con

un promedio de 7.38 crías por camada. Para obtener el ICC se realizó una regresión lineal entre Peso y la LHC mostrando que si hay correlación significativa entre estas variables ( $r=0.78$ ,  $gl=323$ ,  $p=0.001$ ).

### **LHC de las crías**

No se encontró soporte para la predicción del incremento de la LHC conforme avanzo en el tiempo el periodo de Nacimientos y la tendencia fue en la dirección opuesta. Al inicio de la temporada de nacimientos (ITN inicio) la LHC media de las crías (150mm) fue significativamente mayor que en el ITN intermedio (138mm) y final (143mm). El incremento del tamaño corporal (LHC) solo se presentó entre el ITN intermedio y el final, con un incremento de  $0.04=5\text{mm}$  entre ambos períodos, lo que favorece parcialmente la predicción.

### **Peso de las crías**

La predicción de un incremento del peso corporal al avanzar la temporada de nacimientos nuevamente se cumplió parcialmente solo entre el ITC intermedio y final. Al inicio de la temporada de nacimientos el peso corporal medio de las crías (1.79g) fue significativamente mayor que en el ITN intermedio (1.6g), pero no mayor que al final (1.87g). El incremento del peso corporal solo se presentó entre el ITN intermedio y el final, con un incremento de 0.27g entre ambos períodos. Lo que indica que la biomasa con que nacen las crías varía a lo largo de la temporada de nacimientos.

### **Índice de Condición Corporal de las crías**

Se encontró evidencia para soportar la predicción del incremento del ICC conforme avanzo el periodo de nacimientos, al inicio de la temporada de nacimientos el ICC promedio fue menor a la temporada intermedio y se incrementó al final de la temporada. Favoreciendo la hipótesis y la predicción.

En esta especie, ambos sexos mostraron una correlación significativa entre la

longitud hocico – cloaca y la longitud de la cola, el número de escamas ventrales y la longitud de la cabeza. Así como la longitud de la cola y el número de escamas caudales (Cuadro 2).

**Cuadro 2.** Correlación de variables morfológicas de machos y hembras de *Thamnophis melanogaster*.

<b>Variables morfológicas</b>	<b>Estadístico (p)</b>	
	<b>Hembras</b>	<b>Machos</b>
Longitud hocico-cloaca (cm) - Longitud cola (cm)	r=0.685, gl=139 (<0.001)	r=0.791, gl=113 (<0.001)
Longitud hocico-cloaca (cm) – Escamas ventrales	r=0.352, gl=140 (<0.001)	r=0.403, gl=114 (<0.001)
Longitud hocico – cloaca (cm) – Largo cabeza (cm)	r=0.283, gl=143 (<0.001)	r=0.245, gl=117 (0.007)
Longitud cola (cm) – Escamas caudales	r=0.297, gl=138 (<0.001)	r=0.453, gl=113 (<0.001)

### **Thamnophis eques**

En *Thamnophis eques* se analizaron 643 culebras adultas, de las cuales 273 fueron machos y 370 hembras (Cuadro 3). Se encontraron tres variables dimórficas (1) longitud hocico – cloaca, (2) escamas ventrales y (3) ancho de la cabeza.

En la longitud hocico – cloaca, las hembras fueron 12.22% más largas que los machos ( $U_{369, 272}=40870$ ;  $p<0.001$ ). Mientras que los machos tuvieron 2.30% más escamas ventrales ( $U_{344, 246}=56773$ ;  $p<0.001$ ) y 29.03% más ancha la cabeza ( $F_{(1, 473)}=5.26$ ;  $p=0.022$ ) que las hembras.

En esta especie, únicamente los machos mostraron una relación significativa entre la longitud hocico – cloaca y la longitud de la cola y entre la longitud de la cola y el número de escamas caudales (Cuadro 4).

**Cuadro 3.** Variables morfológicas ( $X \pm DE$ ) de adultos machos y hembras de *Thamnophis eques*.

<b>Variable</b>	<b>Hembras</b>		<b>Machos</b>		<b>Estadístico (p)</b>
Longitud hocico - cloaca (cm)	45.02	$\pm$ 16.56	40.12	$\pm$ 14.68	$U_{369, 272}=40870$ ; $p < 0.001$
Escamas ventrales	158.11	$\pm$ 20.21	161.75	$\pm$ 8.41	$U_{344, 246}=56773$ ; $p < 0.001$
Longitud de la cola (cm)	10.94	$\pm$ 6.73	10.96	$\pm$ 4.87	ANCOVA $F_{(1, 495)}=1.06$ ; $p=0.303$
Largo de la cabeza (cm)	11.57	$\pm$ 7.81	9.72	$\pm$ 7.48	ANCOVA $F_{(1, 307)}=2.92$ ; $p=0.088$
Ancho de la cabeza (cm)	$8.78 \pm 6.99$		6.81	$\pm$ 8.73	ANCOVA $F_{(1, 473)}=5.26$ ; $p=0.022$
Longitud del hocico (cm)	11.84	$\pm$ 7.32	10.21	$\pm$ 10.61	ANCOVA $F_{(1, 293)}=2.15$ ; $p=0.143$

**Cuadro 4.** Correlación de variables morfológicas de machos y hembras de *Thamnophis eques*.

<b>Variables morfológicas</b>	<b>Estadístico (p)</b>	
	<b>Hembras</b>	<b>Machos</b>
Longitud hocico-cloaca (cm) - Longitud cola (cm)	$r=0.229$ , $gl=25$ (0.249)	$r=0.809$ , $gl=44$ ( $<0.001$ )
Longitud hocico-cloaca (cm) – Escamas ventrales	$r=0.116$ , $gl=25$ (0.564)	$r=0.220$ , $gl=44$ (0.141)
Longitud hocico – cloaca (cm) – Largo cabeza (cm)	$r=0.199$ , $gl=25$ (0.317)	$r=0.100$ , $gl=45$ (0.502)
Longitud cola (cm) – Escamas caudales	$r=0.464$ , $gl=22$ (0.022)	$r=0.468$ , $gl=42$ (0.001)

## DIETA

### Composición de la dieta por tamaño de la Culebra

#### Taxón de presa

Las 355 regurgitaciones obtenidas a partir de 227 culebras integran el análisis de la dieta en la culebra *Thamnophis eques*. La dieta estuvo compuesta principalmente de dos presas: sapos (39.15%) y peces (30.14%). En menor proporción estuvo constituida por lombrices (9.86%), ranas (9.86%) y renacuajos (8.45%). El 2.54 % restante estuvo integrada por acociles, babosas y roedores, debido al tamaño pequeño de las muestras éstas presas se excluyeron de los análisis.

La proporción del taxón de presa regurgitada se asoció con la categoría de tamaño de la culebra *T. eques* ( $\chi^2_{24} = 91.65$ ,  $P < 0.001$ ). A partir de los 15 cm de LHC, las culebras ingieren a los sapos como una de las dos presas principales, pero a partir de los 55 cm de LHC su consumo decrece drásticamente, hasta desaparecer de la dieta en las culebras mayores de 65 cm de LHC. La proporción en el consumo de peces y renacuajos aumenta con el tamaño corporal de la culebra.

Las culebras más grandes (> 75 cm de LHC) sólo se alimentan de presas acuáticas (peces y renacuajos), eliminando de su dieta a todas las presas terrestres (sapos, ranas y lombrices); sin embargo, este resultado puede ser un efecto del tamaño de la muestra.

#### Crías, juveniles y adultas

La proporción del taxón regurgitado por las culebras varió con la categoría de tamaño ( $\chi^2_8 = 45.25$ ,  $P < 0.001$ ). Las culebras crías (< 20.5 cm LHC) consumieron lombrices, ranas y sapos, excluyeron a las presas acuáticas (pez y renacuajo). La lombriz fue la presa regurgitada en menor proporción por las culebras adultas a diferencia de las culebras crías y juveniles.

## **Tamaño de la presa**

El tamaño de las presas regurgitadas se relacionó positivamente con el tamaño de la culebra ( $r = 0.42$ ,  $F_{1,326} = 71.52$ ,  $P < 0.001$ ). Las culebras grandes consumen presas grandes y continúan consumiendo presas pequeñas como las que ingieren las culebras más pequeñas. La misma relación se presentó para los sapos ( $r = 0.42$ ,  $F_{1,136} = 29.85$ ,  $P < 0.001$ ), ranas ( $r = 0.597$ ,  $F_{1,33} = 18.32$ ,  $P < 0.001$ ) y peces regurgitados ( $r = 0.43$ ,  $F_{1,88} = 20.30$ ,  $P < 0.001$ ). Para el taxón renacuajo ( $r = 0.2$ ,  $F_{1,25} = 2.36$ ,  $P = 0.136$ ) y lombriz ( $r = 0.14$ ,  $F_{1,32} = 18.32$ ,  $P = 0.806$ ) la relación no fue estadísticamente significativa.

## **Crías, juveniles y adultas**

Las culebras adultas consumen presas más pesadas que las juveniles y crías (K-W=33.93,  $P < 0.001$ ,  $n = 328$ ) Esto es evidente para los sapos (K-W = 17.61,  $P < 0.001$ ,  $n = 138$ ), las ranas (K-W = 12.03,  $P < 0.001$ ,  $n = 34$ ) y los peces (K-W = 14.07,  $P < 0.001$ ,  $n = 87$ ), pero no para las lombrices (K-W = 0.17,  $P = 0.91$ ,  $n = 34$ ) y renacuajos (K-W = 0.47,  $P = 0.47$ ,  $n = 27$ ). Se omitió el análisis de las crías porque la muestra fue insuficiente para las ranas, los peces y los renacuajos.

## **Composición de la dieta por sexo de la Culebra**

### **Taxón de la presa**

Las culebras machos y hembras adultas presentaron diferencias en la proporción de taxa regurgitados ( $\chi^2_4 = 59.3$ ,  $P < 0.001$ ). El taxón presa regurgitado principalmente por machos y hembras fue el pez y el sapo, respectivamente; sin embargo, el taxón presa que presentó la menor y mayor diferencia de regurgitación fue la rana y el sapo, respectivamente; es decir, la rana fue regurgitada en una proporción similar entre los machos y hembras adultos, mientras que el sapo fue regurgitado dos veces más en las hembras.

Las hembras inmaduras y maduras reproductivas presentaron diferencias estadísticamente significativas respecto a los taxa presa regurgitados ( $\chi^2_4 = 34.8$ ,  $P < 0.001$ ). Ambas categorías de tamaño ingirieron principalmente sapos;

sin embargo, la lombriz fue la presa que aportó la mayor diferencia entre categorías; debido a que las hembras maduras ingirieron en una menor proporción a la lombriz respecto a las culebras inmaduras. El pez fue regurgitado en una proporción similar en ambas categorías reproductiva para las hembras.

Los machos inmaduros y maduros reproductivos presentaron diferencias estadísticamente significativas respecto a los taxa presa regurgitados ( $\chi^2_4 = 10.4$ ,  $P = 0.034$ ). Los sapos y peces fueron las principales presas regurgitadas. El pez y el renacuajo fueron las presas que aportaron la mayor diferencia, donde los machos adultos regurgitaron en mayor proporción renacuajos y los machos inmaduros regurgitaron en mayor proporción sapos. La rana fue regurgitada en una proporción similar en ambas categorías reproductiva para los machos.

### **Tamaño de la presa**

El tamaño de la presa se relacionó con el tamaño corporal de los machos ( $r = 0.424$ ,  $F_{(1, 148)} = 41.42$ ,  $P < 0.001$ ) y hembras ( $r = 0.419$ ,  $F_{(1, 167)} = 36.11$ ,  $P < 0.001$ ) y la relación es similar en los dos sexos (pendientes  $F_{(1, 317)} = 0.30$ ,  $P = 0.584$ ; interceptos  $F_{(1, 318)} = 3.18$ ,  $P = 0.075$ ). El peso de la presa no difiere significativamente entre machos y hembras ( $U = -1061.0$ ,  $P = 0.19$ ,  $n = 319$ ).

El peso de la presa fue similar entre machos y hembras adultas ( $U = 760.5$ ,  $P = 0.02$ ,  $n = 180$ ) y puede explicarse porque ambos sexos fueron de tamaño corporal similar ( $\bar{x}_{\text{♂}} = 52.86 \pm 1.218\text{cm}$ ,  $n = 53$ ;  $\bar{x}_{\text{♀}} = 52.68 \pm 1.169\text{cm}$ ,  $n = 55$ ;  $U = 23.0$ ,  $P = 0.889$ ).

### **Neonatos**

Se obtuvieron registros de 271 crías (125 Machos, 137 hembras y 9 indeterminadas) nacidas en el laboratorio. Las crías de *T. eques* correspondieron a 21 camadas, el tamaño medio de las crías 157.42mm. LHC, pero varía de 110 a 203mm. y un peso promedio de 2.08g variando entre 0.95 a 4.31g. En general, el intervalo en número de crías por camada fue de 3 a 26, con un promedio de 12.90 crías por camada. Para obtener el ICC se realizó una regresión lineal entre Peso y

LHC mostrando que si hay correlación significativa entre estas variables ( $r=0.73$ ,  $gl=269$ ,  $p=0.001$ ).

### **LHC de las crías**

Al igual que en *T. melanogaster*, para *T. eques* no se encontró soporte para la predicción del incremento de la LHC conforme avanzo en el tiempo el periodo de Nacimientos y la tendencia fue en la dirección opuesta. Al inicio de la temporada de nacimientos (ITN inicio) la LHC media de las crías (165mm) fue significativamente mayor al ITN intermedio (154mm) y final (154.4mm). Cumpliéndola parcialmente solo las crías del periodo Intermedio y Final con una mínima diferencia entre ellos de  $=0.4\text{mm}$ .

### **Peso de las crías**

La predicción de un incremento del peso corporal al avanzar la temporada de nacimientos se cumplió entre los 3 ITN. Al Inicio de la temporada de nacimientos el peso corporal medio de las crías fue el menor (1.91g.), siguiéndole las del ITN Intermedio (1.92g.), presentando significativamente el mayor peso corporal promedio las crías del ITN Final (2.12g), entre el primer par de Intervalos hay una diferencia de 0.01g mientras que entre el Intermedio y Final hay la mayor diferencia (0.20g).

### **Índice de Condición Corporal de las crías**

Se encontró evidencia para dar soporte a la predicción del incremento del ICC conforme avanzo el periodo de nacimientos, al inicio de la temporada de nacimientos el ICC promedio fue menor a la temporada intermedio y se incrementó al final.

### **Variación en el número de crías**

Las hembras que dan a luz al inicio en promedio tuvieron mayor número de crías (13.29), a la mitad de la temporada en promedio nacieron 9.33 crías y al final el

numero de crías que nacen es el menor (4.65) en un rango de 1-20 crías/camada ( $F=18.18$ ,  $gl=2,40$ ,  $p=0.0000$ ). Para *T. eques* el promedio en número de crías fue al revés al inicio las hembras dieron a luz menor número de crías (11.6), no habiendo diferencia significativa entre las que nacen a nivel intermedio y final (13.2, 13.4) en un rango de 3-25 crías/camada ( $F=0.14$ ,  $gl=2,18$ ,  $p=0.8728$ ).

## BIBLIOGRAFIA

- Arnold, J. 1977. Polymorphism and geographic variation in the feeding behavior of the garter snake *Thamnophis elegans*. *Science* 197: 676-678.
- Arnold, J. 1981. The microevolution of feeding behavior. En: Foraging behavior: ecological, ethological and psychological approaches. A. Kamil y T. Sargent (eds.), Garland Press, New York. pp. 409-453.
- Arnold, S. J. 1993. Foraging theory and prey size-predator-size relations in snakes. En: Snakes. Ecology and Behaviour. Siegel, R. A. y J. T. Collins (eds). McGraw-Hill, Inc. USA:
- Arnold, S.J. y A. F. Bennett. 1988. Behavioral variation in natural populations, V. Morphological correlates of locomotion in the garter snake *Thamnophis radix*. *Biol. J. Linn. Soc.* 34:175-190.
- Caswell, H. 1989. Life-history strategies. In: Chevet, J. M. (de). Ecological concepts. Blackwell Scientific. Oxford.
- Drummond, H. 1983. Aquatic foraging in garter snakes: a comparison specialist and generalist. *Behaviour* 86:1-30.
- Drummond, H. y G. Burghardt. 1983. Geographic variation in the foraging behavior of the garter snake, *Thamnophis elegans*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 12: 43-48
- Drummond, H. y C. Macías-García. 1989. Limitations of a generalist: a field comparison of foraging snakes. *Behaviour* 108(2):23-43.
- Ford, N. B. y G. M. Burghardt. 1993. Perceptual mechanisms and the behavioral

- ecology of snakes. En: Snakes. Ecology and Behaviour. Siegel, R. A. y J. T. Collins (eds). McGraw-Hill, Inc. USA.
- Gregory, P. T. y K. J. Nelson. 1991. Predation on fish and intersite variation in the diet of common garter snakes *Thamnophis sirtalis*, on Vancouver Island. Can. J. Zool. 69:988-994.
- Lozoya, H. 1988. Variación geográfica en la dieta de la culebra jarretera del eje neovolcánico (*Thamnophis melanogaster*). Tesis Licenciatura. Fac. de Ciencias, UNAM.
- Kephart, D. G. 1982. Microgeographic variation in the diets of garter snakes. Oecologia 52:287-291.
- Kephart, D. G. y S. J. Arnold. 1982. Garter snake diets in a fluctuating environment: a seven-year study. Ecology 63(5): 1232-1236.
- King, R. B. 1993. Microgeographic, historical and size-correlated variation in water snake diet composition. J. Herpetol. 27:90-94.
- Macías-García, C. y H. Drummond. 1988. Seasonal and ontogenetic variation in the diet of the Mexican garter snake, *Thamnophis eques*, in Lake Tecocomulco, Hidalgo. J. Herpetol. 22(2):129-134.
- Macías-García, C. y H. Drummond. 1990. Population differences in fish-capturing ability of the Mexican aquatic garter snake (*Thamnophis melanogaster*). J. Herpetol. 24(4): 412-490.
- Manjarrez, J. y H. Drummond. 1996. Temperature-Limited activity in the garter snake *Thamnophis melanogaster*. Ethology 102:146-156.
- Manjarrez, J. C. Venegas-Barrera y T. García-Guadarrama. 2007. Ecology of Mexican Alpine Blotched Garter Snake (*Thamnophis scalaris*). Southwestern Naturalist 52(2): 258-262.
- Mushinsky, H. R. y K. H. Lotz. 1980. Chemoreceptive responses of two sympatric water snakes to extracts of commonly ingested prey species. J. Chem. Ecol. 6:523-535.
- Mushinsky, H. R., J. J. Hebrard y D. S. Vodopich. 1982. Ontogeny of water snake foraging ecology. Ecology 63:1624-1629.

- Mushinsky, H. R. 1987. Foraging ecology. In: R. A. Seigel, J. T. Collins, and S. S. Novak (eds). Snakes: ecology and evolutionary biology. pp.302-334. McGraw-Hill, New York.
- Mushinsky, H. R. y D. E. Miller. 1993. Predation on water snakes: ontogenetic and interspecific considerations. *Copeia* 1993(3):660-665.
- Plummer, M. V. y J. M. Goy. 1984. Ontogenetic dietary shift of water snakes (*Nerodia rhombifera*) in a fish hatchery. *Copeia* 1984:550-552.
- Seigel, R. A. 1996. Ecology and conservation of Garter snakes: Masters of plasticity. In: The garter snakes. Evolution and ecology. pp. 55-89. University of Oklahoma Press. USA.
- Shine, R. 1989. Ecological causes for the evolution of sexual dimorphism. A review of the evidence. *Quart. Rev. Biol.* 64: 419-464.
- Shine, R. 1991. Why do larger snakes eat larger prey items? *Funct. Ecol.* 5:493-502.
- Shine, R. 1993. Sexual dimorphism in snakes. In: R. A. Siegel, J.T. Collins y S.S. Novak (eds). Snakes: Ecology and evolutionary biology. pp.49-86. McGraw Hill, New York.
- Sosa, O. 1982. Estudio preliminar de la ecología alimenticia de tres especies de culebras semiacuáticas del género *Thamnophis* en los estados de Zacatecas y Durango, México. Tesis Licenciatura. ENEP-Iztacala, UNAM.
- Stearns, S.C. 1992. The evolution of life histories. Oxford University Press.
- Voris, H. K. y M. W. Moffett. 1991. Size and proportion relationship between the beaked sea snake and its prey. *Biotropica* 13:15-19.