



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE MÉXICO

MAESTRÍA Y DOCTORADO EN CIENCIAS AGROPECUARIAS Y RECURSOS
NATURALES

COMPARACIÓN INTERPOBLACIONAL DE LA CONDUCTA ANTIDEPREDATORIA
DE *Thamnophis melanogaster*

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE MAESTRO EN CIENCIAS AGROPECUARIAS Y
RECURSOS NATURALES

PRESENTA:

Biól. MARÍA DEL ROSARIO SANABRIA MONROY

El Cerrillo Piedras Blancas. Toluca Estado de México, Julio 2013



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE MÉXICO

MAESTRÍA Y DOCTORADO EN CIENCIAS AGROPECUARIAS Y RECURSOS
NATURALES

COMPARACIÓN INTERPOBLACIONAL DE LA CONDUCTA ANTIDEPREDATORIA
DE *Thamnophis melanogaster*

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE MAESTRO EN CIENCIAS AGROPECUARIAS Y
RECURSOS NATURALES

PRESENTA:

Biól. MARÍA DEL ROSARIO SANABRIA MONROY

Comité de tutores:

Dr. Fco. Javier Manjarrez Silva

Dr. Hermilo Sánchez Sánchez

Dr. Víctor Fajardo Guadarrama

El Cerrillo Piedras Blancas, Toluca. Estado de México Julio de 2013



DEDICATORIAS

A mi mamá Carmen por quererme mucho.

A Israel por su amor, paciencia y motivación.

A mis hermanas, Yola y Geo por su apoyo incondicional.

**A mis grandes amigas: Ale, Claudia, Liber, Sandra, Bere y Ruth por ser mi
recuerdo de amistad, cariño y sonrisas.**

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Fco. Javier Manjarrez Silva por su apoyo incuantificable y por ser un gran amigo.

Al Dr. Hermilo Sánchez Sánchez por el apoyo que me ha brindado además de su gran amistad.

Al CONACYT Y COMECYT por el apoyo económico para la realización de este proyecto.

A mis amigos: Lily y Giovanni, Frida, Lucy, Oliva, por los momentos tan divertidos que compartimos en el laboratorio y en campo.

A Hermilo, Javier, y Giovany por el enorme apoyo en las salidas al campo, gracias no se que hubiese hecho sin ustedes.

A Israel (copión) porque a pesar de que todo me copias te quiero mucho.

RESUMEN

En el presente trabajo se analizó la variación ontogénica y sexual de la conducta antidepredatoria de la culebra *T. melanogaster* para dos poblaciones (Acambay, Edo. de México y Cuitzeo, Michoacán), a partir de video filmaciones de las conductas registradas como activas (ataque, huida y contracción del cuerpo) y pasivas (retracción cabeza y cabeza escondida), desplegadas en laboratorio, ante un estímulo de amenaza. Se obtuvo un Índice Antidepredatorio Individual (IAI) que no se relacionó con el tamaño del cuerpo en ninguna de las poblaciones. Los despliegues antidepredatorios fueron independientes a la categoría de edad (juveniles y adultos) y del sexo de las culebras para ambas poblaciones. Así mismo la conducta antidepredatoria no presentó diferencias entre sexos para ninguna población. Tampoco se detectó relación entre el IAI y el índice de condición corporal de las culebras (obtenido de los residuales de la relación Tamaño del cuerpo-peso individual) para ambas poblaciones. Se detectó que el tamaño del cuerpo afecta el despliegue de conductas antidepredatorias de las culebras de Cuitzeo no así para Acambay. Estos resultados sugieren que la presión de selección natural debido a la depredación no es distinta entre ambas poblaciones y tampoco entre sexos, pero posiblemente está sujeta a cambios ontogénicos.

ÍNDICE

1. INTRODUCCIÓN_____	01
2. ANTECEDENTES_____	02
3. <i>Thamnophis melanogaster</i> _____	06
4. OBJETIVOS_____	07
5. HIPÓTESIS_____	07
6. MÉTODO_____	08
6.1 COLECTA DE CULEBRAS_____	08
6.2 PRUEBA CONDUCTUAL_____	08
7. TABLA 1. CONDUCTAS ANTIDEPREDATORIAS QUE SE REGISTRARON PARA <i>Thamnophis melanogaster</i> _____	09
8. ANÁLISIS ESTADÍSTICO _____	10
9. RESULTADOS _____	11
10.DISCUSION GENERAL_____	25
11.CONCLUSIONES_____	28
12.BIBLIOGRAFÍA_____	29

1. INTRODUCCIÓN

Las serpientes al igual que la mayoría de los vertebrados han desarrollado diversas estrategias para responder a sus posibles depredadores, adquiriendo y moldeando un repertorio conductual en base a la variación ambiental, al riesgo de depredación en el que se encuentren y a la habilidad de responder ante estímulos de amenaza (Lea y Blumstein, 2011).

Por ello la conducta ha evolucionado en respuesta a distintos ataques de sus depredadores, permitiéndoles asegurar su sobrevivencia. Este tipo de conducta está determinada por factores, ecológicos (como la temperatura, el tipo y uso de hábitat, la densidad depredadora, el riesgo de depredación, la intensidad del estímulo de amenaza y la historia de vida del individuo), factores intraespecíficos o intrínsecos (tamaño del cuerpo, sexo, edad, estado reproductivo, y condición física) (Clutton-Brock, 1991; Magurran y Nowak, 1991; Krause et al, 1998; Puttlitz et al, 1999; Gomes et al., 2002;) incluso la conducta es determinada por la variación geográfica. Todos estos factores reflejan las diversas presiones selectivas que actúan en los organismos.

Las conductas antidepredatorias están organizadas secuencialmente involucrando conductas pasivas; como permanecer inmóvil logrando pasar desapercibido para el depredador, hasta conductas activas como el ataque o la huida (Seigel, 1993). Estas conductas antidepredatorias presentan diversidad intraespecífica y probablemente son adquiridas genéticamente y modificadas tanto por el ambiente, como por el aprendizaje al sobrevivir a la depredación.

Las culebras del género *Thamnophis* han desarrollado mecanismos de defensa morfológicos, fisiológicos y conductuales para reducir el riesgo de ser depredados (Brodie 1989), y debido a esta variación conductual resultan un buen modelo de estudio para evaluar el efecto de la variación geográfica, el sexo y el tamaño del cuerpo en la variación de la conducta antidepredatoria.

Por lo tanto en el presente trabajo se pretende analizar la variación intrapoblacional (ontogénica y sexual) y la variación geográfica (entre dos poblaciones) en el comportamiento antidepredatorio de *Thamnophis melanogaster*, con el fin de entender la respuesta de estos organismos ante un estímulo de amenaza, además de proporcionar información sobre los factores que influyen en la respuesta final de un individuo ante el riesgo a la depredación y generar conocimiento para nuevos modelos de estudio sobre la conducta antidepredatoria (Roth y Jhonson, 2003).

2. ANTECEDENTES

Cuando una serpiente está en constante riesgo de depredación el resultado de esta interacción es la creación de diferentes mecanismos de defensa o estrategias que funcionan a diferentes amenazas reduciendo el riesgo a ser depredados e incrementar su sobrevivencia (Brodie, 1989). Las especies del género *Thamnophis* están expuestas a distintos depredadores potenciales, principalmente a aves (halcones, garzas, arrendajos y cuervos; Rossman *et al.*, 1996),

Garland, 1994 argumenta que una de las estrategias que realizan estos organismos para evitar la depredación es la conducta antidepredatoria; con el fin de reducir las probabilidades de ser consumidos por sus depredadores, maximizando las ventajas netas según lo predicho por la teoría de Optimización. Dicha teoría sugiere que la conducta antidepredatoria se ve afectada principalmente por el riesgo de depredación (Smith, 1978). Sin embargo las diferencias fenotípicas individuales y las condiciones ecológicas son factores que afectan la respuesta final de un individuo ante dicho riesgo, pero el costo de defensa puede afectar la adecuación; es decir, los individuos "toman las decisiones" conductuales basados en ventajas y costos dependiendo del contexto en el cual se encuentra el depredador (Endler, 1986). Por consiguiente, tales factores como los riesgos representados por un depredador, y la experiencia anterior con el depredador podrían afectar la decisión final de un individuo.

Las características ambientales juegan un papel importante en el despliegue de conductas antidepredatorias (Roth y Jhonson, 2003). En reptiles, la temperatura, influye directamente sobre la conducta (Lillywhite, 1987), Fithc (1965) y Heckotte (1967) argumentan que *Thamnophis sirtalis* presenta conductas de defensa mucho más agresivas a bajas temperaturas (< 18 °C) en comparación con temperaturas altas donde realiza conductas pasivas. Arnold y Bennett (1984) encontraron un patrón similar incrementando las conductas agresivas a temperaturas de 15 °C para *Thamnophis radix*, para el género *Crotalus*, se ha registrado que utilizan diferentes respuestas a diferentes temperaturas, por ejemplo movimientos muy rápidos como el "flight" (Reversals o cambio de dirección) no son posibles a bajas temperaturas, siendo más factibles conductas pasivas (Goode y Duvall, 1989). Sin embargo esto no ocurre en todos los modelos de estudio por ejemplo Schieffelin y Queiroz (1991) encontraron para *T. sirtalis* conductas menos agresivas a bajas temperaturas (10 °C) comparadas con las conductas que presentaron a altas temperaturas (20-30 °C).

Otros factores también propician la respuesta de un individuo, por ejemplo, para *T. sirtalis* el modelo de ojos de predadores mamíferos estimula la respuesta de ataque, mientras que el olor de la piel de otras serpientes hace que *T. elegans* responda rápidamente con un flight, *T. radix* muestra una alta tendencia a huir, *T. marcianus* esconde la cabeza y *T. sauritus* mueve la cola en ondas y luego huye (Bowers, 1993, Rossman, et al., 1996).

El uso de microhábitat también está asociado a la conducta antidepredatoria ya que en hábitats abiertos las serpientes sufren alta depredación debido a la facilidad con que se mueven sus depredadores en este hábitat (Araujo y Martins 2006) por consecuencia los organismos exitosos en el forrajeo de igual manera son exitosos en el escape de sus depredadores (Mehta, 2006); por ejemplo para el caso de serpientes se ha reportado una asociación entre la conducta de ataque con mordida y el hábitat arbóreo (Greene, 1997). Así mismo la densidad, el riesgo e intensidad de depredación influyen en la conducta antidepredatoria. Por ejemplo en la actividad de forrajeo algunas especies son menos vigilantes que otras en las áreas de riesgo, y al ser menos vigilantes se vuelven más hábiles para reducir el riesgo a la depredación, así mismo mantener una alta vigilancia cuando no hay riesgo es costoso y como consecuencia las conductas antidepredatorias disminuyen, sin embargo en muchas situaciones la conducta antidepredatoria persiste por largos periodos sin la presencia del depredador (cita). Estudios realizados sobre este tema sugieren que los organismos que viven en lugares donde no hay variedad de depredadores, rápidamente disminuyen su repertorio de conductas defensivas, mientras que las especies que interactúan con numerosos depredadores desarrollan habilidades que son especializadas para funcionar ante diversos estímulos de amenaza (Blumstein, 2008).

Por otro lado el comportamiento antidepredatorio está determinado por factores como el fenotipo (Blumstein 2002), es decir, muchos animales se camuflajan con el sustrato, sobre todo en ambientes donde el nivel de depredación es alto (Endler, 1983) por lo que las adaptaciones contra la depredación pueden incluir coloraciones contrasombreadas, mimetismo, camuflaje, y coloración aposemática (King, 1993; Shine et al., 1998).

Otros factores como la condición física, la agilidad y la vulnerabilidad del individuo ante un depredador también pueden determinar la conducta antidepredatoria emitida ante una amenaza (Endler, 1991). Es decir si el individuo permanece inmóvil o sale huyendo es probable que la estrategia más apropiada para la presa dependa de su velocidad de locomoción.

La edad es otro factor que influye sobre la conducta antidepredatoria de estos organismos (Mitchell, 1994), tanto juveniles como adultos están expuestos a las mismas condiciones ambientales y de

depredación, sin embargo los organismos juveniles y las crías sufren mayor depredación ya que no son favorecidos en términos de velocidad y resistencia debido a un repertorio conductual limitado por su menor tamaño corporal, su relativa inexperiencia, su dificultad para percibir estímulos amenazantes y su morfología y fisiología que está en desarrollo (Pough, 1978), por lo tanto la selección puede favorecer el despliegue de otras conductas que no sean el escape o huida en organismos juveniles y crías (Mehta, 2006).

Brodie (1993) sugiere que las conductas antidepredatorias activas de las serpientes disminuyen con el incremento de la edad (tamaño) de las culebras, pues los organismos adultos tienden a desplegar conductas menos agresivas como esconder la cabeza o huir, mientras que los jóvenes muestran una conducta defensiva más agresiva que los adultos. Roth y Johnson (2003), encontraron el mismo patrón en *Agkistrodon piscivorus*. Por otro lado, individuos más pequeños pueden tener limitaciones locomotoras que afectan su capacidad de escape. De hecho, como regla general, el tamaño de cuerpo en serpientes se relaciona con el funcionamiento locomotor y con el riesgo de depredación (Jayne y Bennett, 1990; Pough, 1977, 1978).

El comportamiento antidepredatorio también puede ser distinto entre sexos y el estado reproductivo en el caso de las hembras, esta variación conductual es consecuencia secundaria de las diferencias sexuales en morfología y tamaño del cuerpo (Scudder y Burghardt, 1983; Herzog y Burghardt, 1986; 2000; King, 2002). De igual manera las diferencias en el consumo de energía entre sexos puede afectar la intensidad de las conductas antidepredatorias de estos organismos debido a que cada uno tiene diferentes requerimientos nutricionales (Snyder, *et al.* 2001), por ejemplo las hembras relativamente necesitan acumular más cantidad de recursos para la etapa de gestación, mientras que los machos dedican más tiempo a la búsqueda de pareja y seguramente por ello se alimentan muy poco afectando directamente sus despliegues antidepredatorios.

Estudios anteriores con serpientes reportan diferencias sexuales de comportamiento antidepredatorio, por ejemplo, las hembras grávidas son más agresivas que las no grávidas y los machos adultos (Goode y Duvall 1989) debido a que su locomoción es reducida, en comparación a la de las no grávidas y quizá también al contenido hormonal propio de la reproducción. Snyder, *et al.* 2001 argumentan que en ciertas condiciones ambientales uno de los sexos puede ser más sensible a los depredadores y por ende su repertorio conductual será distinto.

De igual manera las diferencias en la conducta antidepredatoria pueden presentarse entre y dentro de las camadas. Arnold y Bennett (1984), argumentan que la conducta antidepredatoria es altamente

variable entre especies emparentadas y las diferencias conductuales en parte son heredables y atribuyen el resto al aprendizaje.

La variación geográfica también es un determinante para la expresión de conductas antidepredatorias pues influyen las características ambientales de las poblaciones, la densidad y tipo de depredadores que prevalecen dentro de determinadas áreas geográficas (Foster y Endler, 1999). Además la variación geográfica está influenciada por el flujo génico entre las poblaciones y muchos autores reportan diferencias conductuales en función a este factor, por ejemplo; Herzog y Schwartz (1990) comparan la conducta antidepredatoria de las crías de *T. sirtalis* de dos poblaciones distintas y reportan que la conducta de ataque hacia el estímulo de amenaza es distinta entre los individuos de ambas poblaciones. Así mismo los adultos de *T. elegans* también presentan diferencias geográficas en su conducta antidepredatoria (Quiroz, 1992).

Las posibles respuestas antidepredatorias conductuales de las serpientes involucran conductas pasivas, como permanecer inmóvil, vibrar la cola, o esconder la cabeza, y respuestas más activas como el "flight" atacar o morder y emitir secreciones cloacales. Las funciones de cada una de estas conductas están en relación al riesgo de depredación, es decir conductas como vibrar la cola funcionan como alarma o señal de detección ante el depredador, aunque también pueden funcionar para alertar a miembros de otras especies advirtiendo la presencia del depredador. Por el contrario si el riesgo de ser capturado aumenta, las señales o conductas aumentan de intensidad respondiendo con ataques o huidas.

En estos organismos la conducta antidepredatoria se puede examinar mediante estímulos de amenaza los cuales pueden ser químicos, visuales y táctiles, ya que las serpientes son extremadamente sensibles al tacto, generando un comportamiento antidepredatorio. Rossman *et al.* (1996) indican que las respuestas defensivas más comunes del género *Thamnophis* son la huida, el ataque, la mordida, y las secreciones cloacales.

Este tipo de estudios han permitido entender la interacción presa-depredador y proporcionar la información sobre los factores que influyen en la conducta antidepredatoria, sus posibles cambios ontogénicos, su heredabilidad y evidencia de selección natural (Hoffman y Bloudin, 2000).

3. *Thamnophis melanogaster*

Thamnophis melanogaster es una especie endémica de México con poblaciones registradas en la mayor parte de la República Mexicana principalmente en la zona de los grandes lagos del altiplano mexicano. En México presenta distribución simpátrica con *Thamnophis eques* (Rossman, *et al.* 1996).

Se distribuye altitudinalmente de los 1158 a los 2545 msnm en las orillas de los cuerpos de agua, aunque también se le pueda encontrar bajo las rocas y cortezas de árboles. Su dieta presenta variaciones ontogénicas; los organismos jóvenes consumen principalmente sanguijuelas y los adultos renacuajos y peces (Rossman, *et al.* 1996) que busca dentro de los cuerpos de agua cuando la temperatura media del agua se encuentra entre los 19 y 28°C por lo cual es considerada especialista acuática (Drummond, 1983; Macías-García y Drummond, 1988; Manjarrez y Drummond, 1996). Se ha demostrado variaciones estacionales en su dieta, asociadas a la disponibilidad de presas y una variación geográfica en su técnica de forrajeo para capturar peces (Macías García y Drummond, 1990). Además se ha observado que se mueve exclusivamente bajo el agua, tiende a sumergirse durante periodos largos y se arrastra sobre el fondo subacuático. Es una culebra de hábitos diurnos, comúnmente se observa asoleándose, en las orillas de arroyos durante la primavera y verano (Vázquez y Quintero, 1997).

En términos de conducta, el género *Thamnophis* puede ser muy variable ya que se han reportado variaciones en otras especies que ya se han puesto a prueba para generar conductas antidepredatorias y las diferencias entre ellas han sido evidentes (Rossman, *et al.* 2006).

4. Objetivos

- Comparar la conducta antidepredatoria entre dos poblaciones de *Thamnophis melanogaster* ante un estímulo de depredación.
- Comparar la conducta antidepredatoria ontogénicamente y entre sexos para ambas poblaciones.
- Relacionar la conducta antidepredatoria con la condición corporal de las culebras.

5. Hipótesis

Si la conducta antidepredatoria presenta variaciones geográficas e intraespecíficas, entonces será distinta ontogénicamente, entre sexos, así como entre poblaciones.

6. Método

6.1 Colecta de culebras

Las culebras que se utilizaron para este estudio se colectaron manualmente en dos diferentes lagunas: (1) en Cuitzeo, Michoacán y (2) en Acambay, Edo. De México. Se eligieron ambas lagunas porque han mostrado ser las más accesibles y con abundancia de culebras relativamente constante durante las visitas de los últimos años.

Las culebras fueron transportadas al laboratorio para registrar su longitud hocico-cloaca, sexo (por inspección del grosor de la base de la cola en adultos y eversión de hemipenes en jóvenes; (Manjarrez y Macías-García, 1993). Se clasificaron por categoría de edad como, jóvenes y adultos de acuerdo los tamaños mínimos reproductivos que se han registrado para la especie, adultas (> 33cm LHC), jóvenes (21.1cm a 32.9 cm) (Manjarrez, 2003).

En laboratorio las culebras fueron sometidas a pruebas individuales para registrar su conducta antidepredatoria. Para esto se mantuvieron en laboratorio dentro de peceras individuales de vidrio (51 cm de largo, 26 cm de ancho y altura de 28 cm) forradas con cartulina blanca para evitar algún efecto visual externo que pudiera alterar la conducta de las culebras. Tendrán un recipiente con agua y una teja como refugio; a una temperatura ambiental de laboratorio entre 23 a 27 °C, ya que a estas temperaturas las culebras están más activas (Manjarrez y Drummond, 1996). Todas las culebras serán alimentadas con peces vivos (charales y carpas), excepto una semana antes de la prueba conductual con el objetivo de que la alimentación no influya en los despliegues antidepredatorios emitidos.

6.2 Prueba conductual

La prueba consistirá en registrar durante un minuto la conducta antidepredatoria de la culebra. Para esto se simulará un estímulo de amenaza en cinco ocasiones, a los 0, 15, 30, 45 y 60 seg de duración de la prueba. En cada ocasión se acercará a la cabeza de la culebra un trozo de madera (50 cm de longitud por 2 cm de diámetro) por tres veces consecutivas (Araujo y Martins, 2006). Experimentalmente en laboratorio, se ha demostrado que este estímulo es eficiente para provocar reacciones antidepredatorias en culebras (Arnold y Bennett, 1984), incluso en *T. sirtalis* se ha demostrado que este tipo de estímulo es igual de eficaz para desencadenar conductas antidepredatorias que algún modelo artificial de un ave como depredador (Shine et, al. 1999), por lo que se ha sugerido

que el objeto de estímulo no es tan importante para generar despliegues antidepredatorios en especies del mismo género como *Thamnophis*.

Esta prueba se video grabó con el fin de identificar, describir, y cuantificar los despliegues antidepredatorios emitidos individualmente por las culebras. Las grabaciones se realizaron con una videocámara digital Sony DCR-TRV830. Posteriormente, la videograbación obtenida se analizó cuadro por cuadro, para obtener la frecuencia de conductas desplegadas por cada culebra durante los 60 segundos de duración de la prueba. Las conductas que emitieron fueron catalogadas como antidepredatorias y se les asignó una puntuación desde 1 (la conducta menos antidepredatoria o conducta pasiva) hasta 4 (la conducta más antidepredatoria o conducta activa; Tabla 1). Posteriormente para cada culebra se obtuvo la suma total de las puntuaciones de las conductas registradas para obtener un índice antidepredatorio individual (IAI).

7. Tabla 1. Conductas antidepredatorias que se registraron para *Thamnophis melanogaster*

Conducta	Valor	Descripción
Huida	Rápida =3 Lenta=2	La serpiente se desplaza rápida o lentamente en dirección opuesta al estímulo de depredación.
Ataque	Rápida =3 Lenta=2	La serpiente proyecta la cabeza en forma lenta o rápida y con las mandíbulas abiertas en dirección al estímulo de depredación intentando morder
Contracción del cuerpo	2	La serpiente estira y encoge el cuerpo rápidamente
Retracción de la cabeza	Rápida = 2 Lenta=1	La serpiente mueve rápida o lentamente la cabeza para esquivar el estímulo de depredación
Cabeza escondida	1	La serpiente esconde la cabeza bajo cualquier parte del cuerpo

8. Análisis estadístico

Los registros de las frecuencias y del IAI se normalizaron con Log_{10} antes de realizar las pruebas estadísticas. Para determinar si la conducta antidepredatoria depende del sexo de los individuos se aplicó una prueba de χ^2 con las frecuencias de despliegues antidepredatorios de cada individuo.

Así mismo para comprobar si la conducta antidepredatoria cambia ontogénicamente, se analizó tomando el tamaño del cuerpo (LHC) como variable cuantitativa (en cm) y también como variable cualitativa (en dos categorías de edad: juvenil y adulto, (no se consideraron las crías porque solo se capturaron 6). Con la finalidad de determinar si la condición física de las culebras tiene un efecto en la conducta antidepredatoria, se obtuvo el índice de condición corporal a partir de los residuales de la regresión lineal entre el peso y la LHC de las culebras. Este índice de condición corporal se comparó entre ambos sexos y entre categorías de tamaño de las culebras.

Por último para explorar posibles diferencias interpoblacionales se aplicó un Análisis Multifactorial utilizando el IAI como variable dependiente, y como factores el sexo, la categoría de edad, la LHC y la población de colecta.

9. RESULTADOS

COMPARACIÓN INTRAESPECIFICA DE LA CONDUCTA ANTIDEPREDATORIA DE LA CULEBRA *Thamnophis melanogaster*

RESUMEN

Este estudio exploró la variación geográfica, ontogénica y sexual de la conducta antidepredatoria presentada en laboratorio de una culebra endémica de México. El diseño experimental no demostró que la conducta antidepredatoria fuera influenciada por alguna de las tres variables (geográfica, sexual y ontogenia), ni tampoco por la condición corporal de las culebras, aunque el tamaño del cuerpo posiblemente afecta la conducta antidepredatoria de las culebras para una de las dos poblaciones estudiadas (Cuitzeo, Michoacán). Se sugieren que la presión de selección natural por depredación es similar entre ambas poblaciones y entre sexos, pero posiblemente está sujeta a cambios ontogénicos en la población de Cuitzeo.

INTRASPECIFIC COMPARISON OF ANTIDEPREDATORY BEHAVIOR BY SNAKE *Thamnophis melanogaster*

This study explored the geographic variation, ontogenetic and sexual antipredatory behavior displayed in laboratory for an endemic snake. The experimental design did not show that the conduct was influenced by any of the three variables (geographic, sexual and ontogeny), nor by the body condition of snakes, although body size may affect the antipredatory in a study population (Cuitzeo, Michoacán). The study suggest that natural selection by predation is similar between the two populations and between sexes, but possibly subject to ontogenetic changes in the population of Cuitzeo.

keywords: antipredator behaviour, age, size body, population

INTRODUCCIÓN

La depredación es un factor que limita la sobrevivencia de las especies en las poblaciones naturales (Endler, 1986), esto se ve reflejado en la creación de estrategias como la crypsis, mimetismo, camuflaje y la conducta antidepredatoria; tácticas que les permiten incrementar sus posibilidades de vida reduciendo el riesgo a ser depredados. (Lima y Dill, 1990). Particularmente la conducta antidepredatoria surge como resultado de constantes estímulos de amenaza, y está determinada por una serie de factores extrínsecos o ecológicos (temperatura, densidad depredadora, características del hábitat, y variación geográfica) y factores intrínsecos

(edad, estado reproductivo, condición física y experiencia o aprendizaje) (Roth y Johson, 2004). Las estrategias que toman los individuos se basan en costos y beneficios, dependen del contexto en que se lleve a cabo el evento de depredación, por lo tanto la conducta antidepredatoria puede ser altamente variable entre poblaciones y por lo tanto heredable (Arnold y Bennett, 1984). Esto sugiere que la variación geográfica entre las poblaciones posiblemente también afecta el despliegue de conductas antidepredatorias de estos organismos. Estudios previos reportan diferencias conductuales en función a este factor, por ejemplo; Herzog y Schwartz (1990), comparan la conducta antidepredatoria de las crías de *T. sirtalis* de dos poblaciones distintas y reportan que la conducta de ataque hacia el estímulo de amenaza es distinta entre los individuos de ambas poblaciones. Así mismo los adultos de *T. elegans* también presentan diferencias geográficas en su conducta antidepredatoria (Burghardt y Schwartz, 1999).

La habilidad de los organismos para ajustar su conducta en función al grado de amenaza de depredación representa una ventaja selectiva que incrementa su sobrevivencia. Por ejemplo cuando la experiencia previa con un depredador sugiere que el riesgo de morir es bajo, la mejor estrategia de defensa es ejecutar conductas pasivas, de esta manera minimiza los costos asociados a este evento de depredación (Endler, 1986). Sin embargo en la mayoría de las especies, la edad es un factor que influye en la conducta antidepredatoria (Arnold y Bennett, 1984), por ejemplo crías y juveniles están expuestos a un alto riesgo de depredación en comparación con organismos adultos, debido a que su experiencia o aprendizaje está limitado a caracteres morfológicos y fisiológicos que aun no están completamente desarrollados (Pough, 1978; Mitchell, 1994), por lo tanto este hecho es atribuible a las diferencias ontogénicas entre los individuos.

Así mismo los reptiles exhiben conductas distintas en función al sexo (Herzog y Burghardt, 1986; King, 2002), sin embargo; Shine *et al.*, (2000) sugieren que estas diferencias sexuales en las tácticas defensivas en las serpientes, están determinadas por la temperatura corporal más que por otros factores externos como el tamaño del cuerpo, también argumentan que el nivel de agresividad está determinada por el estado de gravidez en el caso de las hembras, sugiriendo que no existe una clara diferenciación de las conductas entre los sexos, lo que también ha sido reportado para *Thamnophis sirtalis* por Scudder y Burghardt, 1983.

Este trabajo analiza la variación intrapoblacional (ontogénica y sexual) y la variación geográfica de la conducta antidepredatoria de *Thamnophis melanogaster*, con el fin de entender la respuesta de estos organismos ante un estímulo de amenaza, además de proporcionar información sobre los factores que influyen en la respuesta conductual final de un individuo ante el riesgo a la depredación y generar conocimiento

para nuevos modelos de estudio sobre la conducta antidepredatoria (Roth y Johnson, 2004).

Thamnophis melanogaster es una especie endémica de México, se distribuye altitudinalmente de los 1158 a los 2545 msnm en las orillas de los cuerpos de agua, se refugia bajo las rocas y cortezas de árboles. Su dieta presenta variaciones ontogénicas; los organismos jóvenes consumen principalmente sanguijuelas y los adultos renacuajos y peces (Rossman *et al.*, 1996) por lo que es considerada especialista acuática (Drummond, 1983; Macías-García y Drummond, 1988; Manjarrez y Drummond, 1996). Es una culebra de hábitos diurnos, comúnmente se observa en las orillas de arroyos durante la primavera y verano (Rossman *et al.*, 1996), sus principales depredadores son cuervos y garzas.

MÉTODO

Sitios de estudio y condiciones de laboratorio

Se colectaron organismos de dos diferentes lagunas: (1) Cuitzeo, Michoacán (52 organismos: 26 machos y 26 hembras) y (2) Acambay, Edo. de México (21 organismos: 10 machos y 11 hembras). Las culebras se transportaron al laboratorio de Biología Evolutiva del Centro de Investigación en Recursos Bióticos UAEMéx. Se registro su longitud hocico-cloaca (LHC), sexo (por inspección del grosor de la base de la cola en adultos y eversión de hemipenes en jóvenes; Manjarrez y Macías-García, 1993), y se clasificaron por categoría de edad como, jóvenes (21.1cm a 32.9cm LHC) y adultos (adultas > 33cm) de acuerdo los tamaños mínimos reproductivos registrados para la especie (Manjarrez, 2003). Los organismos se mantuvieron individualmente aislados en peceras de vidrio (51cm de largo, 26cm de ancho y altura de 28cm), forradas con cartulina blanca y a temperaturas ambientales entre 23 - 27 °C (Manjarrez y Drummond, 1996) durante 24hrs antes de la prueba conductual, para habituarlas a estas condiciones y evitar que estímulos externos influyeran en los resultados de la prueba conductual.

Prueba conductual

Para registrar durante 60 segundos la conducta antidepredatoria de las culebras (Arnold y Bennett, 1984), se simulo un estímulo de amenaza en cinco ocasiones (0, 15, 30, 45 y 60 seg), acercando a la cabeza de la culebra un trozo de madera (50 cm de longitud por 2cm de diámetro) por tres veces consecutivas (Arnold y Bennett, 1984). En estudios previos, se ha demostrado que el uso del trozo de madera como estímulo es eficiente para provocar reacciones antidepredatorias en culebras, incluso en *T. sirtalis* la conducta ante este tipo de estímulo es igual que la conducta desplegada ante un modelo artificial de un ave simulando su depredador (Shine *et al.*, 2000), por lo que se sugiere que la forma y material del objeto

de estímulo no tiene una importancia relevante para generar despliegues antidepredatorios en especies del mismo género *Thamnophis*.

Se identificaron cinco conductas anteriormente ya clasificadas como conductas antidepredatorias; huida, ataque, contracción del cuerpo, retracción de la cabeza y cabeza escondida (Arnold y Bennett, 1984; Greene, 1988) a las que se les asignó un valor de 1 (conducta pasiva) a 3 (conducta activa; Tabla 1) en base a criterios de puntuación ya establecidos por consenso de dos observadores al final de las pruebas conductuales. De cada individuo se obtuvo la suma total de las puntuaciones en base a las conductas registradas y se obtuvo un índice antidepredatorio individual (IAI), lo que representa una medida acumulativa en respuesta al riesgo de depredación.

Tabla 1. Conductas antidepredatorias descritas para *T. melanogaster*

Conducta	Descripción	Valor
Huida	La serpiente se desplaza rápida o lentamente en dirección opuesta al estímulo de depredación.	Rápida =3 Lenta=2
Ataque	La serpiente proyecta la cabeza en forma lenta o rápida y con las mandíbulas abiertas en dirección al estímulo de depredación intentando morder	Rápida =3 Lenta=2
Contracción del cuerpo	La serpiente estira y encoge el cuerpo rápidamente	2
Retracción de la cabeza	La serpiente mueve rápida o lentamente la cabeza para esquivar el estímulo de depredación	Rápida = 2 Lenta=1
Cabeza escondida	La serpiente esconde la cabeza bajo cualquier parte del cuerpo	1

Análisis estadístico

Los registros de frecuencias de conductas y del IAI se normalizaron con Log_{10} . Una prueba de X^2 determinó si la conducta antidepredatoria depende del sexo de las culebras. Para evaluar si la conducta antidepredatoria cambia ontogénicamente, se hicieron dos diferentes análisis: (1) Tamaño del cuerpo (LHC) como variable cuantitativa (en cm) y (2) Tamaño del cuerpo como variable cualitativa (en categorías de edad: juvenil y adulto). Para determinar si la condición corporal influye en la conducta antidepredatoria, se obtuvo un índice de condición corporal a partir de los residuales de la regresión lineal entre el peso corporal y la LHC de las culebras. Este índice de condición corporal se comparó entre sexos y entre categorías de tamaño de las culebras. Al final se exploró la posible diferencia interpoblacional mediante un Análisis Multifactorial.

La conducta antidepredatoria que *T. melanogaster* realizó con mayor frecuencia ante el estímulo de amenaza corresponde a la conducta de retracción de la cabeza donde intentó esquivar el estímulo rápida o lentamente.

La prueba de X^2 muestra que el IAI es independiente a la categoría de edad para ambas poblaciones (Cuitzeo: $X^2= 1.735$, $gl = 4$, $P > 0.05$; Acambay: $X^2=0.367$, $gl = 4$, $P > 0.05$). El IAI es similar entre los sexos de la población de Cuitzeo ($X^2= 4.470$, $gl = 4$, $P > 0.05$), y de la población de Acambay ($X^2= 0.384$, $gl = 4$, $P > 0.05$). La X^2 también comparó las frecuencias de conductas desplegadas por sexo indicando que no existe diferencias para ninguna de las dos poblaciones de estudio (Cuitzeo: $X^2= 1.6729$, $gl = 9$, $P > 0.05$; Acambay: $X^2= 0.3305$, $gl = 9$, $P > 0.05$).

El análisis de correlación indica que no existe relación entre la LHC y la conducta antidepredatoria en función al IAI para ninguna de las dos poblaciones: Cuitzeo ($r= -0.084$, $gl=50$, $P > 0.05$), Acambay ($r= 0.052$, $gl=19$, $P > 0.05$).

No existió relación significativa entre el IAI y la condición corporal de los organismos de Cuitzeo ($r= 0.004$, $gl=50$, $P > 0.05$), lo que tampoco ocurre para los organismos de la población de Acambay ($r= 0.001$, $gl=19$, $P > 0.05$).

Se clasificaron las conductas descritas en dos categorías: activas (huida, ataque y contracción del cuerpo) y pasivas (retracción de la cabeza y cabeza escondida). La prueba de X^2 comparó si la frecuencia de conductas activas y pasivas estaba influenciada por la condición corporal y por el sexo de los individuos, mostrando que estos factores no influyen en los despliegues antidepredatorios activos o pasivos de estos organismos en ninguna de las dos poblaciones (Tabla 2).

Tabla 2. Prueba de X^2 para conductas Activas y Pasivas de *Thamnophis melanogaster* para las poblaciones de Cuitzeo Michoacán, y Acambay Edo. De México.

	Cuitzeo gl = 3	P	Acambay gl = 3	P
Activas	$X^2= 8.1269$	> 0.05	$X^2=0.8999$	> 0.05
Pasivas	$X^2= 5.7426$	> 0.05	$X^2=2.7224$	> 0.05

El análisis MULTIFACTORIAL (con el IAI como variable dependiente y como factores las 2 poblaciones, la LHC y el sexo) indica que la LHC afecta el despliegue de conductas antidepredatorias de las culebras de la población de Cuitzeo ($F= 7.65$, $gl = 1$, $P<0.05$; Acambay: $F = 0.42$, $gl = 1$, $P> 0.05$). El despliegue de conductas antidepredatorias no es afectado por el sexo de las culebras en ambas poblaciones (Cuitzeo: $F= 0.94$, $gl = 1$, $P> 0.05$; Acambay: $F= 0.02$, $gl = 1$, $P> 0.05$)

10. DISCUSIONES

La conducta antidepredatoria de la culebra *Thamnophis melanogaster* bajo condiciones de laboratorio no presento diferencias ontogénicas, ni sexuales. Tampoco se encontró evidencia de algún efecto de la condición física de los individuos en la conducta antidepredatoria evaluada, a excepción de una diferencia encontrada para la población de Cuitzeo, Michoacán.

Aparentemente el despliegue de conductas antidepredatorias de *T. melanogaster* no es determinado por la talla o por alguna categoría de edad específica de los individuos, a pesar de que se ha comprobado que las culebras jóvenes presentan desventajas en su velocidad y resistencia asociadas al desarrollo de su fisiología y morfología (Pough, 1977,1978; Brodie 1993), incluso Brodie (1993) reporta que *Thamnophis ordinoides* tiene una alta tendencia de huir de los estímulos de amenaza cuando el organismo es adulto.

Así mismo, Creer (2005) menciona que los organismos juveniles de *Coluber constrictor* son mucho más agresivos que los adultos, lo que no ocurre para *T. melanogaster* por lo que probablemente los depredadores de esta especie en las dos poblaciones de estudio no están seleccionando una categoría de edad en particular para depredar; y por consecuente el nivel de depredación no cambia en relación a la ontogenia de estas culebras., También puede deberse a que en ambas poblaciones el riesgo de depredación es bajo y por lo tanto el despliegue de conductas no es distinto ya que no hay amenazas que promuevan el desarrollo de conductas antidepredatorias más elaboradas o complejas, y solo responden a los procesos basados en las experiencias con sus depredadores.

Herzog y Burghardt (1986) no reportan diferencias entre la conducta antidepredatoria de juveniles y adultos de tres especies de culebras (*T. melanogaster*, *T. sirtalis* y *T. butleri*). Sin embargo hay muchos estudios de conducta en serpientes donde encuentran que la conducta antidepredatoria se relaciona con la edad, involucrando una reducción de ataques o una menor tendencia de ejecutar maniobras evasivas como el "flight" en su primer año de vida (Brodie, 1993). Estos cambios no se observan en este estudio debido a que no se evaluó la conducta de las crías, por lo que se requieren más estudios para comprender la importancia del cambio ontogénico en la conducta antidepredatoria de estas culebras.

El sexo de *T. melanogaster* no es un factor que determine la conducta antidepredatoria de esta especie, porque no se encontraron diferencias entre machos y hembras para ambas poblaciones. La mayoría de los estudios previos reportan diferencias de conducta antidepredatoria entre sexos cuando comparan hembras grávidas con machos y hembras

no grávidas, asociando conductas agresivas con el estado de gestación de las hembras (Goode y Duvall, 1989), incluso para el género *Thamnophis* se han observado diferencias fisiológicas, debido a que su velocidad de escape y resistencia es muy bajo (Jayne y Bennett, 1990), lo que es de suma importancia ya que se ha sugerido que el rendimiento fisiológico interactúa con la conducta para funcionar como una estrategia de defensa ante los depredadores como se ha encontrado en lagartijas (Srygley y Dudley, 1993). Sin embargo, este estudio no puso a prueba la conducta de hembras gestantes, lo que probablemente elimina las posibles diferencias sexuales atribuibles al estado reproductivo y hormonal de las hembras.

Sin embargo la ausencia de diferencias ontogénicas y sexuales también puede deberse a que el tamaño de muestra no fue el suficiente para detectar estas diferencias en la conducta antidepredatoria. La cantidad de serpientes utilizadas en este estudio ($n= 52$) puede considerarse como la muestra más representativa del fenómeno estudiado, correspondiendo a la población de Cuitzeo, sin embargo otros trabajos describen la conducta de especies del mismo género con 250 organismos. Una prueba de poder con 52 organismos estima que para la población de Cuitzeo, se requiere una "r" significativa de 0.5 entre la conducta antidepredatoria y la LHC o la edad de los organismos, lo que también ocurre respecto al sexo; mientras que para la población de Acambay se requiere una "r" de 0.3, lo que sugiere que el tamaño de muestra no es el factor que genera los resultados de este estudio, sino que realmente no existen diferencias entre estas variables para estos organismos.

Al comparar la conducta antidepredatoria entre las dos poblaciones el análisis sugiere que la variación geográfica no determina diferencias en la conducta antidepredatoria de estos organismos. Probablemente esto se debe a que ambas poblaciones están bajo la misma presión de depredación, lo que implica que el riesgo de depredación o los depredadores de estos organismos posiblemente son similares entre las dos poblaciones. No obstante, se ha argumentado que las respuestas antidepredatorias en laboratorio pueden ser irreales (Arnold y Bennett, 1984; Brodie, 1989, 1992) debido a que el encierro provoca cierto grado de estrés para el individuo, sin embargo todas las pruebas fueron realizadas bajo las mismas condiciones para reducir el riesgo de que la conducta sea alterada por este factor.

Cabe mencionar que *T. melanogaster* exhibe hábitos acuáticos (Rossman et al; 1996) y se encuentra cerca de lagos para obtener su alimento, por lo que este factor también puede ser un determinante de su conducta antidepredatoria, pues posiblemente se sumergen en el agua para evitar a sus depredadores resultándoles una estrategia efectiva de sobrevivencia, sin necesidad de emplear conductas antidepredatorias

complejas cuando están en tierra. Esto sugiere que posiblemente los resultados de las pruebas conductuales de este estudio están influenciadas por las condiciones de laboratorio en que fueron realizadas, sin embargo la mayoría de los estudios de conducta se han realizado bajo condiciones muy similares a las de este estudio, incluso para *T. sirtalis* se comparó la conducta haciendo pruebas de conducta antidepredatoria en laboratorio y evaluando la conducta en el hábitat de la especie, reportando que el 78% de conductas son iguales entre ambos medios (Shine et al., 200) lo que indica que la calidad de pruebas conductuales realizadas bajo condiciones de laboratorio se acercan a lo que realmente sucede en su hábitat natural.

No obstante los resultados de este estudio difieren de los obtenidos en estudios previos, incluso para diferentes géneros, lo que refleja las diferencias interespecíficas e intergéricas en las capacidades defensivas, y sugieren que la conducta antidepredatoria de las culebras depende de múltiples variables (Endler, 1986), como la temperatura ambiental, la densidad depredadora, los atributos físicos del individuo, incluso la alimentación, por lo que es necesario que futuros trabajos consideren la influencia e interacción de estos factores que ayuden a la interpretación de la conducta ante posibles amenazas.

No obstante los resultados de este estudio sugieren que la interacción de *T. melanogaster* con sus depredadores es un fenómeno de poca relevancia selectiva, por lo menos para las dos poblaciones estudiadas, lo cual puede ocurrir a bajas densidades de los depredadores, o por una alta eficiencia depredatoria que elimine los procesos de aprendizaje ontogénico (Blumstein et al., 2004). Se observó que esta especie no sigue una jerarquía o progresión de conductas en función del riesgo de depredación o de procesos de aprendizaje, lo que es común entre las serpientes (Duvall et al., 1985), esto puede indicar que todos los individuos tienen las mismas probabilidades de ser amenazados y depredados y por lo tanto de desplegar toda la variedad de sus conductas antidepredatorias.

11. CONCLUSIONES

La conducta antidepredatoria de la culebra *T. melanogaster* es similar en las dos poblaciones de estudio, esto se atribuye a la similitud de las condiciones ambientales de depredación y a la posible ausencia de procesos ontogénicos involucrados en los eventos de depredación de esta especie.

Los despliegues antidepredatorios probablemente reflejan la complejidad de la interacción de diversos factores que influyen el riesgo a la depredación.

La conducta antidepredatoria ofrece una oportunidad para evaluar los modelos de optimización en función de las estrategias conductuales ante el riesgo a la depredación.

12. BIBLIOGRAFÍA

Arnold, S. J., y A. F. Bennett. (1984). Behavioural variation in natural populations. III: antipredator displays in the garter snake *Thamnophis radix*. *Anim. Behav.* 32: 1108-1118.

Burghardt, G. A., y J. M. Schwartz. (1999). Geographic variations on methodological themes in comparative ethology. A natricine snake perspective. In *Geographic variation in behavior: an evolutionary perspective*, ed. S. A. Foster and J. A. Endler, pp. 69-94. Oxford: Oxford University Press.

Blumstein, D.T., Daniel, J.C., y Springett, B.P. (2004). A test of the multi-predator hypothesis: Rapid loss of antipredator behavior after 130 years of isolation. *Ethology* 110:919-934

Brodie, E. D. I. (1989). Genetic correlations between morphology and antipredator behaviour in natural populations of the garter snake *Thamnophis ordinoides*. *Nature* 342: 542-543.

Brodie, E. D. III. (1992). Correlational selection for color pattern and antipredator behaviour in the garter snake *Thamnophis ordinoides*. *Evolution*. 46:1284-1298.

Brodie, E. D. III. (1993). Consistency of individual differences in antipredator behavior and colour pattern in the garter snake, *Thamnophis ordinoides*. *Anim. Behav.* 45: 851-861.

Creer, D. A. (2005). Correlations between Ontogenetic Change in Color Pattern and Antipredator Behavior in the Racer, *Coluber constrictor*. *Ethology*. 111: 287-300.

Duvall, D. King, M. B. y Gutzwiller, K. J.(1985). Behavioral ecology and ethology of the prairie rattlesnake. *Natl. Geogr. Res.* 1:80-111.

Drummond, H. (1983). Aquatic foraging in garter snakes a comparison of specialist and generalist, *Behaviour*. 86: 1-30.

Endler JA. (1986). Defense against predators. In: *Predator-prey relationships: perspectives and approaches from the study of lower vertebrates*.109-134.

Goode, M. J., y Duvall, D. (1989). Body temperature and defensive behaviour of free-ranging prairie rattlesnake, *Crotalus viridis viridis*. *Anim. Behav.* 38: 360-362.

Greene, H.W. (1988). Antipredator mechanisms in reptiles. In: Defense and life history (Gans C, Huey RB, eds). New York 1-134.

Herzog, H. A., y Burghardt, G.M. Jr. (1986). Development of antipredator responses in snakes: I. Defensive and open-field behaviors in newborns and adults of three species of garter snakes (*Thamnophis melanogaster*, *T. sirtalis*, *T. butleri*). *J. Comp. Psychol.* 100:372-379.

Herzog, H. A., y Schwartz, J. M. (1990) Geographical variation in the anti-predator behaviour of neonate garter snakes, *Thamnophis sirtalis*. *Animal Behaviour* 40: 597-598.

Jayne, B. C., y Bennett, A.F. (1990). Scaling of speed and endurance in garter snakes: a comparison of cross-sectional and longitudinal allometries. *J. Zool.* 220:257-277.

King, R.B. (2002). Family, sex and testosterone effects on garter snake behaviour. *Anim Behav* 64:345-359.

Lima, S. L. y Dill, L. M. (1990). Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *J. zoology.* 68: 619-640.

Macías, G.C. y Drummond, H.(1988). Seasonal and Ontogenetic Variation in the Diet of the Mexican Garter Snake (*Thamnophis eques*), in lake Tecocomulco, Hidalgo. *J. Herpetology*, 22: 129- 134.

Manjarrez, J. (1998). Ecology of the Mexican garter snake *Thamnophis eques* in Toluca, México. *J. Herpetology* 32: 464-468.

Manjarrez, J., y Drummond, H. (1996). Temperatura- limited in the garter snakes *Thamnophis melanogaster* (Colubride). *Ethology.* 102: 146-156.

Mitchell, J. C. (1994). *The Reptiles of Virginia*. Smithsonian Institution Press, Washington, DC.

Pough, F. H.(1977). Ontogenetic change in blood oxygen capacity and maximum activity in garter snakes (*Thamnophis sirtalis*). *J. Comp. Physiol.* 116:337-345.

Pough, F. H. (1978). Ontogenetic changes in endurance in water snakes (*Natrix sipedon*): physiological correlates and ecological consequences. *Copeia* 1978:69–75.

Roth, E. D. y Johnson, J. A. (2004). Size-based variation in anti-predator behavior within a snake (*Agkistrodon piscivorus*) population. *Behav. Ecol.* 15: 365-370.

Rossman, D. A., N. B. Ford y R. A. Seigel. (1996). *The Garter Snakes: Evolution and Ecology*. University of Oklahoma Press. Norman. 332 p.p.

Shine, R., M. M. Olsson, M. P. Lemaster, I. T. Moore, and R. T. Mason. (2000). Effects of sex, body size, temperature and location on the antipredator tactics of free-ranging garter snakes (*Thamnophis sirtalis*, Colubridae). *Behav. Ecol.* 11:239-245.

Scudder, R.M., y Burghardt, G.M.(1983). A comparative study of defensive behavior in three sympatric species of water snakes (Nerodia). *Z. Tierpsychol* 63:17-26.

Srygley, S. J. y Dudley, R. (1993). Correlations of the position of center of body mass with butterfly escape tactics. *J. Exp. Biol.* 174:155-166

**SUSTITUIR ESTA HOJA POR LA CARTA DE
ACEPTACION DE CIENCIA ARGOSUM**

13. DISCUSION GENERAL

En este estudio se encontró que bajo condiciones de laboratorio, la conducta antidepredatoria de la culebra *Thamnophis melanogaster* no mostró ningún cambio ontogénico ni entre sexos. Aparentemente estas diferencias tampoco son influenciadas por la condición corporal de las culebras, excepto por la sutil diferencia detectada entre las dos poblaciones al relacionar la LHC con la condición corporal solo para la población de Cuitzeo.

Las serpientes son un buen modelo para el estudio de la diversidad conductual debido a que elaboran mecanismos antidepredatorios descritos para la mayoría de los reptiles (Greene, 1988).

Se ha reportado que la edad de los individuos influye en la respuesta conductual defensiva (Shine, et al; 1999), pues su tamaño puede estar relacionado con la experiencia de aprendizaje o puede determinar la condición de la interacción con el depredador, como por ejemplo la relación entre su temperatura corporal y la habilidad de huida o escape; sin embargo el despliegue de conductas de esta especie no está determinado por alguna talla específica o categoría de edad de los individuos; contrario a lo que se ha demostrado para otras especies. Por lo tanto es probable que la interacción de depredación en *T. melanogaster* sea un fenómeno de poca relevancia selectiva, por lo menos para las dos poblaciones estudiadas, lo cual puede ocurrir a bajas densidades de los depredadores, o por una alta eficiencia depredatoria que elimine los procesos de aprendizaje ontogénico (Blumstein et al., 2004). Se observó que esta especie no sigue una jerarquía o progresión de conductas en función del riesgo de depredación o de procesos de aprendizaje, lo que es común entre las serpientes (Duvall et al., 1985), esto puede indicar que todos los individuos tienen las mismas probabilidades de ser amenazados y depredados y por lo tanto de desplegar toda la variedad de sus conductas antidepredatorias.

Así mismo esto también sugiere que la presión de selección natural debido a la depredación no es distinta entre los individuos de ambas poblaciones estudiadas, y que su conducta defensiva podría estar siendo influenciada por otras condiciones, como tipo e intensidad de estímulo amenazante, aunado a la temperatura. Esta última es muy importante ya que puede determinar la habilidad de detectar y huir del depredador. Por ejemplo *T. sirtalis* difícilmente huye cuando su temperatura corporal es baja (Shine et, al., 1999) realizando solo conductas activas como mordida y ataque. Arnold y Bennett, 1984; encontraron un patrón similar incrementando las conductas activas a bajas temperaturas para *T. radix*, y a temperaturas más elevadas registraron la conducta de flight (cambios

de dirección). También se ha reportado que su conducta antidepredatoria disminuye con el incremento en el tamaño del cuerpo o edad debido a efectos de la temperatura (Greene, 1888; Shine *et al.* 2002; Roth y Johnson, 2003) ya que los individuos mas grandes por lo general se termorregulan mejor que los pequeños, lo que les permite estar más activos y responder a los depredadores; sin embargo en este estudio se controló la temperatura ambiental durante las pruebas conductuales para evitar efectos de ella en los despliegues antidepredatorios, justificando que este factor posiblemente no influyó en los resultados obtenidos.

Brodie, 1993 reporta que los individuos adultos del genero *Thamnophis* hacen conductas pasivas, como esconder la cabeza bajo cualquier parte del cuerpo o permanecer inmóvil; mientras que los jóvenes muestran una conducta más agresiva. Esto se explica en función de que los jóvenes aún no tienen algunos rasgos fisiológicos y morfológicos completamente desarrollados, aunado a la experiencia de éxito contra depredadores lo cual repercute directamente en sus conductas defensivas. Roth y Johnson (2003) encontraron el mismo patrón en *Agkistrodon piscivorus*.

Los cambios conductuales ontogénicos se han documentado en la resistencia y las capacidades de las serpientes, por ejemplo en *T. sirtalis* y *Nerodia sipedon*, la conducta de escape es más rápida en organismos jóvenes que en adultos y dicha diferencia está relacionada con cambios ontogénicos en las capacidades anaeróbicas y aeróbicas de estos organismos quienes después del nacimiento tienen menos resistencia, por lo tanto dependen completamente de su conducta antidepredatoria (Pough, 1978).

No obstante se argumenta que la relación entre el tamaño del cuerpo o la edad y el despliegue de conductas antidepredatorias no es directa debido a que pueden ser influenciadas por otras variables como, el reconocimiento del depredador, la habilidad de escape y la condición física del individuo, esta última se analizó mediante el peso de los individuos y al parecer es un factor que no influyó en el despliegue de la conducta antidepredatoria, a pesar de que se argumenta que un organismo en buen estado físico o saludable realiza fácilmente las conductas rápidas, en comparación a un individuo no saludable del que se esperaría reaccionara con conductas lentas. Sin embargo no se encontraron diferencias que indiquen que esta relación ocurre en *T. melanogaster*.

No se encontraron diferencias significativas en la conducta antidepredatoria de machos y hembras para ambas poblaciones. Otros estudios reportan diferencias de conducta antidepredatoria en función del sexo encontrando altos niveles de agresividad por parte de las hembras en estado de gestación (Hailey y Davies, 1986; Layne y Ford, 1984; Whitaker y Shine, 1999). Sin embargo el presente estudio excluyó la conducta de

hembras grávidas, lo que elimina las posibles diferencias sexuales atribuibles al estado reproductivo y hormonal de las hembras.

Por otro lado Shine *et al.*, (1999) proponen que las hembras y machos esencialmente no responden igual a los estímulos, argumentando que la selección natural favorece distintamente entre los sexos generando diferencias en sus tácticas antidepredatorias. Bajo este argumento podemos asumir que la selección natural no es relevante en *T. melanogaster* como generadora de diferencias antidepredatorias en estado no reproductivo.

La ausencia de diferencias ontogénicas y sexuales también pueden deberse a que el tamaño de muestra no fue el suficiente para detectar estas diferencias en la conducta antidepredatoria. La mayor cantidad de serpientes utilizadas en este estudio ($n= 52$) puede considerarse como la muestra más representativa del fenómeno estudiado, correspondiendo a la población de Cuitzeo, sin embargo otros trabajos describen la conducta de especies del mismo género con un $n= < 250$.

Estos resultados obtenidos probablemente están reflejando que el tamaño de muestra no fue el suficiente para determinar si la LHC está relacionada con el IAI o con algún sexo en particular, aunque la prueba de poder con el mismo tamaño de muestra (52 organismos) estima para la población de Cuitzeo, se requiere una "r" significativa de 0.5 para encontrar diferencias significativas entre la conducta antidepredatoria y la LHC o la edad de los organismos, mientras que para la población de Acambay se requiere una "r" significativa de 0.3, lo que sugiere que el tamaño de muestra no es el factor que genera los resultados de este estudio, sino que realmente no existen diferencias entre estas variables para estos organismos.

Al comparar la conducta antidepredatoria entre las dos poblaciones el análisis sugiere que la variación geográfica no es un factor que determine diferencias en la conducta antidepredatoria de estos organismos, es decir que no existen diferencias entre la conducta de las culebras de Acambay en el Estado de México, y las culebras de la población de Cuitzeo en Michoacán. Esto puede ser porque probablemente en ambas poblaciones el nivel de depredación es el mismo, o están bajo la misma presión de depredación, lo que implica que los depredadores de estos organismos probablemente son los mismos en las dos poblaciones o que los niveles de depredación posiblemente son similares.

En laboratorio las respuestas pueden ser no reales porque el encierro provoca cierto grado de estrés para el individuo, sin embargo todas las pruebas fueron realizadas bajo las mismas condiciones para reducir el riesgo de que la conducta sea alterada.

Estos resultados difieren de los obtenidos en estudios previos, incluso para diferentes géneros, lo que refleja las diferencias interespecíficas en las capacidades defensivas, y sugieren que la conducta antidepredatoria de las culebras depende de múltiples variables, por lo que es necesario que futuros trabajos consideren la influencia e interacción de otros factores, que ayuden a la interpretación de la conducta ante posibles amenazas y para la interpretación de la relación presa-depredador.

14. CONCLUSIONES

La conducta antidepredatoria de la culebra *T. melanogaster* no presenta diferencia geográficas, ontogénicas, ni sexuales, así como tampoco en función de la condición corporal de los individuos, lo que puede atribuirse a la similitud de las condiciones ambientales de depredación y la ausencia de los procesos ontogénicos involucrados en los eventos de depredación de esta especie.

La conducta antidepredatoria ofrece una oportunidad para evaluar los modelos de optimización en función de las decisiones conductuales ante el riesgo a la depredación.

La variación en las respuestas conductuales antidepredatorias probablemente refleja la complejidad de la interacción de diversos factores que influyen el riesgo a la depredación.

15. BIBLIOGRAFÍA

Arnold, S. J., y A. F. Bennett. (1984). Behavioural variation in natural populations. III: antipredator displays in the garter snake *Thamnophis radix*. *Anim. Behav.* 32: 1108-1118.

Burghardt, G. A., y J. M. Schwartz. (1999). Geographic variations on methodological themes in comparative ethology. A natricine snake perspective. In *Geographic variation in behavior: an evolutionary perspective*, ed. S. A. Foster and J. A. Endler, pp. 69-94. Oxford: Oxford University Press.

Blumstein, D.T., Daniel, J.C., y Springett, B.P. (2004). A test of the multi-predator hypothesis: Rapid loss of antipredator behavior after 130 years of isolation. *Ethology* 110:919-934

Brodie, E. D. I. (1989). Genetic correlations between morphology and antipredator behaviour in natural populations of the garter snake *Thamnophis ordinoides*. *Nature* 342: 542-543.

Brodie, E. D. III. (1992). Correlational selection for color pattern and antipredator behaviour in the garter snake *Thamnophis ordinoides*. *Evolution*. 46:1284-1298.

Brodie, E. D. III. (1993). Consistency of individual differences in antipredator behavior and colour pattern in the garter snake, *Thamnophis ordinoides*. *Anim. Behav.* 45: 851-861.

Creer, D. A. (2005). Correlations between Ontogenetic Change in Color Pattern and Antipredator Behavior in the Racer, *Coluber constrictor*. *Ethology*. 111: 287-300.

Duvall, D. King, M. B. y Gutzwiller, K. J.(1985). Behavioral ecology and ethology of the prairie rattlesnake. *Natl. Geogr. Res.* 1:80-111.

Drummond, H. (1983). Aquatic foraging in garter snakes a comparison of specialist and generalist, *Behaviour*. 86: 1-30.

Endler JA. (1986). Defense against predators. In: *Predator-prey relationships: perspectives and approaches from the study of lower vertebrates*.109-134.

Goode, M. J., y Duvall, D. (1989). Body temperature and defensive behaviour of free-ranging prairie rattlesnake, *Crotalus viridis viridis*. *Anim. Behav.* 38: 360-362.

Greene, H.W. (1988). Antipredator mechanisms in reptiles. In: Defense and life history (Gans C, Huey RB, eds). New York 1-134.

Herzog, H. A., y Burghardt, G.M. Jr. (1986). Development of antipredator responses in snakes: I. Defensive and open-field behaviors in newborns and adults of three species of garter snakes (*Thamnophis melanogaster*, *T. sirtalis*, *T. butleri*). *J. Comp. Psychol.* 100:372-379.

Herzog, H. A., y Schwartz, J. M. (1990) Geographical variation in the anti-predator behaviour of neonate garter snakes, *Thamnophis sirtalis*. *Animal Behaviour* 40: 597-598.

Jayne, B. C., y Bennett, A.F. (1990). Scaling of speed and endurance in garter snakes: a comparison of cross-sectional and longitudinal allometries. *J. Zool.* 220:257-277.

King, R.B. (2002). Family, sex and testosterone effects on garter snake behaviour. *Anim Behav* 64:345-359.

Lima, S. L. y Dill, L. M. (1990). Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *J. zoology.* 68: 619-640.

Macías, G.C. y Drummond, H.(1988). Seasonal and Ontogenetic Variation in the Diet of the Mexican Garter Snake (*Thamnophis eques*), in lake Tecocomulco, Hidalgo. *J. Herpetology*, 22: 129- 134.

Manjarrez, J. (1998). Ecology of the Mexican garter snake *Thamnophis eques* in Toluca, México. *J. Herpetology* 32: 464-468.

Manjarrez, J., y Drummond, H. (1996). Temperatura- limited in the garter snakes *Thamnophis melanogaster* (Colubride). *Ethology.* 102: 146-156.

Mitchell, J. C. (1994). *The Reptiles of Virginia*. Smithsonian Institution Press, Washington, DC.

Pough, F. H.(1977). Ontogenetic change in blood oxygen capacity and maximum activity in garter snakes (*Thamnophis sirtalis*). *J. Comp. Physiol.* 116:337-345.

Pough, F. H. (1978). Ontogenetic changes in endurance in water snakes (*Natrix sipedon*): physiological correlates and ecological consequences. *Copeia* 1978:69–75.

Roth, E. D. y Johnson, J. A. (2004). Size-based variation in anti-predator behavior within a snake (*Agkistrodon piscivorus*) population. *Behav. Ecol.* 15: 365-370.

Rossman, D. A., N. B. Ford y R. A. Seigel. (1996). *The Garter Snakes: Evolution and Ecology*. University of Oklahoma Press. Norman. 332 p.p.

Shine, R., M. M. Olsson, M. P. Lemaster, I. T. Moore, and R. T. Mason. (2000). Effects of sex, body size, temperature and location on the antipredator tactics of free-ranging garter snakes (*Thamnophis sirtalis*, Colubridae). *Behav. Ecol.* 11:239-245.

Scudder, R.M., y Burghardt, G.M.(1983). A comparative study of defensive behavior in three sympatric species of water snakes (Nerodia). *Z. Tierpsychol* 63:17-26.

Srygley, S. J. y Dudley, R. (1993). Correlations of the position of center of body mass with butterfly escape tactics. *J. Exp. Biol.* 174:155-166