Posible invasión de un nicho alimentario nuevo y microevolución en una especie mexicana de serpiente

Javier Manjarrez*

Recepción: 27 de septiembre de 2004
Aceptación: 30 de junio de 2005

*Laboratorio de Biología Evolutiva, Centro de Investigación en Recursos Bióticos, Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma del Estado de México. Instituto Literario No. 100, CP. 50000, Toluca, Estado de México.
Correo electrónico:
jsilva@miranda.ecologia.unam.mx
Teléfono y fax: (01 722) 2 96 55 53.

Mi agradecimiento a los alumnos del Laboratorio de Biología Evolutiva, a Carmen Zepeda y Mariana Manjarrez. Al Conacyt por el financiamiento otorgado para el proyecto 33710. Historias de vida en culebras del valle de Toluca.

Resumen. Este ensayo trata los determinantes de la dieta en serpientes y en particular se discute un fenómeno único entre las 29 especies del género *Thamnophis*: la ingestión de acociles por *T. melanogaster* como posible invasión del género dentro de un nicho alimentario nuevo. Se plantea la oportunidad de estudiar aspectos del proceso de entrada como la microevolución de la conducta y la morfología de la dentición y cráneo asociada a la incorporación de una nueva presa en la dieta. Finalmente se discute la posibilidad de la acocilofagia como un carácter conductual ancestral que ahora sólo permanece como una conducta homóloga.

Palabras clave: dieta, culebra, nicho alimentario, microevolución.

Possible Invasion of a New Feeding Niche, and Microevolution of a Mexican Snake Specie

Abstract. This essay is about the determiners in the diet of snakes. It, especially, discusses a unique phenomenon among the 29 species of the *Thamnophis* genus: the ingestion of crayfish by *T. melanogaster* , considered a possible invasion to the genus within a new feeding niche. This paper expounds the opportunity of studying several aspects about the input process, as well as the microevolution of the behavior and morphology of the dentition and skull associated to the adition of a new prey to the diet. Finally, this work discusses the possibility of crayfish ingestion as an ancestral behavioral feature, which nowadays remains a homologous behavior.

Key words: diet, snake, feeding niche, microevolution.

Introducción

La dieta de un depredador puede analizarse en el contexto evolutivo que interprete la microevolución de las preferencias alimentarias y su determinación genética (Arnold, 1981a). La dieta de las culebras en particular puede ser el resultado de una integración de la determinación genética, las limitantes fisiológicas y morfológicas y sus interacciones con el ambiente (Arnold, 1981a y 1993; Feder y Arnold, 1982; Kephart, 1982; Kephart y Arnold, 1982). Ejemplos de esta determinación son las diferencias intraespecíficas de la dieta atribuibles a cambios ontogénicos en crías de seis meses de edad de las culebras *Nerodia fasciata* y *N. erythrogaster* (Mushinsky y Lotz, 1980), limitaciones del tamaño corporal que determinan el tamaño máximo de las presas ingeridas (Voris y Moffett, 1991; Plummer y Goy, 1984; Shine, 1991) y posibles diferencias de morfología y ecología entre los sexos, como las registradas para los colúbridos *Natrix natrix*, *Thamnophis sirtalis* y *Nerodia rhombifera* entre otras especies (revisado por Shine, 1993).

La determinación de la dieta por el ambiente puede explorarse con los patrones de variación espacial (geográfica y microgeográfica; Kephart, 1982; Gregory y Nelson 1991), temporal (anual y estacional; Kephart y Arnold, 1982; King, 1993) y geográfica, que pueden interpretarse como variaciones temporales o geográficas en las presiones de selección de las culebras.

Estudios previos han sugerido variación geográfica en varios aspectos de la ecología de las culebras (por ejemplo Kephart, 1982 y Gregory y Larsen, 1993), pero existen relativamente pocos análisis de la conducta y la utilización de los recursos alimentarios (Arnold, 1977; Drummond y Burghardt, 1983; Macías García y Drummond, 1990). Por ejemplo, para *Thamnophis elegans* y *T. sirtalis* se ha asociado la variación microgeográfica de la dieta con la variación local de las presas, y la fluctuación anual de la dieta con la disponibilidad anual de sus principales presas (Kephart 1982; Kephart y Arnold, 1982).

Las diferencias intraespecíficas geográficas en la dieta de las culebras se han interpretado como los primeros indicios de posibles procesos microevolutivos dentro de las especies y que permiten vislumbrar diferencias geográficas en presiones selectivas que restringen los hábitos alimentarios (Arnold, 1981a y 1992).

Con el taxón de presa -principalmente- se han medido las diferencias intraespecíficas en la dieta (Mushinsky *et al.*, 1982; Daltry *et al.*, 1998), en algunos casos con el tamaño de la presa (Plummer y Goy, 1984; Godley *et al.*, 1984), y rara vez con algún estado vulnerable de la presa (por ejemplo, renacuajos; Arnold y Wassersug, 1978; Drummond y Macías García, 1989). Además, muchos de los registros de diferencias intraespecíficas de la dieta de culebras son el resultado de efectos confundidos, como la periodicidad y representatividad del muestreo o las diferencias sexuales del tamaño corporal (revisado en Seigel, 1996). No existen estudios de la dieta de culebras que analicen en una especie las posibles diferencias intraespecíficas entre sexos y edades junto con las diferencias temporales y geográficas.

1. ¿Por qué estudiar la dieta en serpientes?

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

Las culebras de agua del género *Thamnophis* (*garter snakes* o culebras jarreteras) son organismos ideales desde una perspectiva ecológica porque permiten visualizar estas relaciones de la dieta y sus interpretaciones ecológicas y evolutivas (Arnold, 1981a). Son de las serpientes más abundantes en Norteamérica y América Central (Seigel, 1996), presentan dimorfismo sexual y alométrico en el tamaño corporal (Shine, 1993), así como cambios ontogénicos en la composición de su dieta (Macías García y Drummond, 1988; Mushinsky, 1987) y geográficos en la respuesta a olores (quimiorrecepción) o a la ingestión de presas tanto en laboratorio (Burghardt, 1970; Arnold, 1977, 1981a, b y c) como en poblaciones naturales (Macías García y Drummond, 1988; Mushinsky, 1987). Algunos estudios han calculado la heredabilidad de estas respuestas quimiorreceptivas y de ingestión (Arnold 1977; 1981a, b y c). Las diferencias sexuales ecológicas y en particular de su dieta no han sido bien observadas en estas culebras (Seigel, 1996), y varios análisis han asociado el dimorfismo sexual con diferencias en la dieta (revisión en Arnold, 1993).

2. Invasión de un nuevo nicho alimentario

Thamnophis melanogaster es endémica de México, se distribuye en el Altiplano mexicano. 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). Su dieta presenta ciertas variaciones ontogénicas: los jóvenes ingieren principalmente sanguijuelas y los adultos renacuajos y peces (Sosa, 1982). Se han demostrado variaciones estacionales de la dieta, asociadas a la disponibilidad relativa de las presas (Lozoya, 1988; Drummond y Macías García, 1989), y una variación geográfica en su técnica forrajera para atrapar peces (Macías García y Drummond, 1990).

En la mayor parte de su intervalo de distribución en el Altiplano mexicano, *T. melanogaster* es simpátrica con el acocil (*Cambarellus montezumae*) dentro de los cuerpos de agua, sin embargo, ingiere acociles sólo en un área de distribución restringida, de aproximadamente 6,000 km^2 (Lozoya, 1988) en el norte del Eje Neovolcánico Transversal, en 11 pobla-

ciones de los estados de Hidalgo y México, ubicados fisográficamente dentro de la cuenca alta del río Lerma y la base adyacente del río Tula.

Esta área corresponde al 3% del total del área donde son simpátricas el acocil y *T. melanogaster*, y aquí los acociles constituyen 35% de los contenidos estomacales obtenidos con alguna presa (Lozoya, 1988). El análisis de 76 acociles encontrados dentro de los estómagos de las culebras demostró que todos fueron ingeridos recién mudados, en menos de 24 horas después de la muda (Lozoya, 1988). Pruebas de laboratorio con ocho culebras y acociles recién mudados y no mudados sugieren una tendencia a reconocer y atacar ambos tipos de acocil, con una baja frecuencia de captura e ingestiones al acocil recién mudado (Lozoya, 1988). Este fenómeno de acocilofagia por *T. melanogaster* es interesante desde el punto de vista ecológico y evolutivo.

Las poblaciones de *T. melanogaster* que ingieren el acocil son al parecer las únicas que lo hacen dentro de las 29 especies del género *Thamnophis*; aunque la ingestión de acociles en sólo algunas localidades puede ser explicada por posibles diferencias ambientales poco evidentes entre ellas (Arnold, 1981a), por ejemplo, en la abundancia o disponibilidad espacial o temporal de los acociles, diferencias de utilización del microhábitat, o a diferencias físicas de los cuerpos de agua. Sin embargo, un muestreo durante la época de lluvias (junio a octubre) indicó que la abundancia de los acociles en las pozas podría ser *mayor* en las localidades donde las culebras no comen acocil que donde comen (Manjarrez, 2003).

Esta ingestión de acociles por *T. melanogaster* también sugiere la invasión del género dentro de un nicho alimentario nuevo, lo que da oportunidad de estudiar aspectos del proceso de entrada: la microevolución de la conducta y la morfología asociados con este fenómeno. También podría ser un caso de inicio de una convergencia evolutiva con el género *Regina*, en particular con *R. grahamii* y *R. septemvittata*, las dos especies que comen también acociles mudados (Hall, 1969; Mushinsky y Hebrard, 1977). Dwyer y Kaiser (1997) consideran que dentro del género *Regina*, la ingestión de presas blandas, como los acociles mudados, es una condición previa a la especialización de comer presas duras, como los acociles no mudados.

También podría ser que un linaje ancestral de estas poblaciones o de *T. melanogaster* presentó la acocilofagia como un carácter conductual ancestral que después desapareció en la mayoría de las poblaciones y sólo permanece como una conducta homóloga en poblaciones con condiciones ecológicas similares a aquellas donde evolucionó esa conducta. Tal posibilidad puede ser explorada con un estudio de la estructura filogeográfica de las poblaciones que comen y no comen el acocil, que evalúe la proximidad genética entre las poblaciones de *T. melanogaster* que comen y no comen acocil en ambos sistemas y que ayude a explicar los patrones de flujo génico interpoblacional (Foster y Cameron, 1996).

Los acociles son una presa difícil para las especies de culebras porque presentan un exoesqueleto duro que sólo es blando unas horas después de la muda. Este cambio ocurre al cabo de semanas o meses (Godley *et al.*, 1984). Además, la mayoría de las culebras sólo ingiere presas blandas (Arnold, 1993), por lo tanto, la posibilidad de incluir alguna presa dura dentro de su dieta está condicionada a la adquisición de especializaciones conductuales y morfológicas para atrapar y manipular los acociles, y posiblemente fisiológicas para detectar la fase vulnerable durante la muda cuando los acociles son blandos.

La tendencia de algunas poblaciones de *T. melanogaster* a ingerir acociles sugiere la invasión del género dentro de un nicho alimentario nuevo, lo cual brinda la oportunidad de estudiar las primeras fases del proceso de microevolución hacia la incorporación de una nueva presa en la dieta (Arnold, 1981a). Una de las primeras aproximaciones para investigar este proceso es el estudio de una posible variación geográfica en: *1)* la respuesta quimiorreceptiva congénita hacia el acocil, estimada como la respuesta a extractos de acocil y *2)* la respuesta congénita de ingestión de trozos de acocil (Manjarrez, 2003). En varias especies de la tribu Thamnophiini, las preferencias congénitas sobre ciertas presas han sido ampliamente demostradas en crías recién nacidas sin experiencia alimentaria previa (Burghardt, 1968, 1970, 1975 y 1992; Arnold, 1977; Mushinsky y Lotz, 1980), y para *T. elegans*, en California, se han extraído valores bajos a moderados de heredabilidad de la respuesta quimiorreceptiva congénita (0.04 a 0.36) para sus principales presas (Arnold, 1981a y b).

3. Morfología asociada a la ingestión de acociles

El cráneo es el sistema más complejo de huesos del cuerpo de las serpientes y junto con la dentición, están directamente involucrados en sus capacidades alimentarias, de modo que son indicadores importantes de especializaciones tróficas (Cundall y Rossman, 1984). Las culebras de la tribu Thamnophiini, al igual que los colúbridos en general, poseen un hocico compuesto de cuatro partes óseas y articuladas que incrementan su movilidad y flexibilidad para tragar a sus presas (Gans, 1961; Cundall y Gans, 1979). Los huesos de la

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

Se ha propuesto que la morfología de la dentición de las culebras está asociada con su tipo de presa, aunque con muy pocos ejemplos, como el de Rasmussen (1996), quien relacionó el número de dientes maxilares con el tipo de presa de las especies de *Dipsadoboa*, un género africano arborícola. Además de encontrar una variación geográfica y sexual en el número de dientes, observó que las especies que se alimentan exclusivamente de anuros presentan un mayor número de dientes que las que consumen anuros y lagartijas. Sólo pocas especies de culebras incluyen algún tipo de presa dura en su dieta, con sus respectivas adaptaciones morfológicas, en particular de la dentición, para ingerirlas. Por ejemplo, los dientes maxilares largos de *Storeria* permiten la extracción de los caracoles terrestres (Rossman y Myer, 1990), o los dientes maxilares con punta redondeada de *Regina alleni* y *R. rígida* para la manipulación e ingestión de los acociles duros, no mudados (Dwyer y Kaiser, 1997). En todo el mundo, sólo tres especies de serpientes de la subfamilia Homolopsinae (familia Colubridae) ingieren una presa dura: *Gerarda prevostiana* se alimenta de peces y de cangrejos recién mudados; *Fordonia leucobalia* de cangrejos duros, no mudados, y *Cantoria violacea* se especializa en camarones. Las tres especies son de hábitos semiacuáticos, se distribuyen en Asia-Australia y presentan especializaciones de su dentición y sus técnicas de manipulación para tragar a sus presas (Voris y Murphy, 2002; Voris *et al.*, 2002; Jayne *et al.*, 2002; Murphy y Voris, 2002).

Dentro de la misma tribu Thamnophiini, el género de culebras *Regina* se compone de cuatro especies que existen sólo en Norteamérica. *Regina* es altamente especializado, incluye 98% de acociles en la dieta de los adultos (Godley, 1980; Godley *et al.*, 1984). *Regina alleni* y *R. rígida* ingieren principalmente los acociles no mudados y duros (Franz, 1977), mientras que *R. septemvittata* y *R. grahamii* los comen recién mudados y blandos (Burghardt, 1968; Hall, 1969; Mushinsky y Hebrard, 1977; Godley *et al.*, 1984). La mayoría de ellos son ingeridos en las primeras seis horas después de la muda, cuando el exoesqueleto es blando, gelatinoso y fácilmente ingerible por las culebras (Godley *et al.*, 1984). En *Regina* se ha considerado comer presas duras como una especialización posterior a consumir presas blandas (Rossman, 1963; Dwyer y Kaiser, 1997). Además, se han registrado diferencias conductuales entre los dos pares de especies en la manera de atrapar y manipular los acociles, la forma de la dentición y algunas dimensiones del cráneo (Fontenot *et al.*, 1993; Franz, 1977; Myer, 1987). Por ejemplo, *Regina rígida* atrapa tanto los acociles mudados como los no mudados por el abdomen para después constreñirlos o presionarlos contra el sustrato para ingerirlos preferentemente iniciando por el abdomen (Godley, 1980; Godley *et al.*, 1984; Myer, 1987). Por su parte, *R. grahamii* y *R. septemvittata* atrapan a los acociles mudados para comerlos iniciando por el abdomen o por la cabeza en igual proporción (Hall, 1969; Godley *et al.*, 1984), por lo que parecen no mostrar preferencia por la dirección de la ingestión del acocil blando.

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

Respecto a la dentición, *R. septemvittata* y *R. grahamii* poseen dientes maxilares puntiagudos y orientados posteriormente, posiblemente para atravesar a las presas blandas, y con un intervalo del número de dientes de 23 a 28 (Nakamura y Smith, 1960; Rossman, 1963), más amplio que los de *Regina alleni* (20-24) o *R. rígida* (26-29), que son de punta redondeada y con menor inclinación posterior (para sujetar presas duras, Nakamura y Smith, 1960; Rossman, 1963). Las culebras *Thamnophis melanogaster* por su parte presentan un intervalo del número de dientes maxilares amplio (24-32), los cuales son curvos, puntiagudos y orientados posteriormente para atravesar presas blandas (Rossman, 1996). Es necesario realizar un estudio comparativo de la dentición y la estructura del cráneo en la culebra *T. melanogaster* con el fin de vislumbrar las posibles adaptaciones morfológicas asociadas a la ingestión de una presa nueva en la dieta, la ingestión del acocil.

4. Posible origen filogenético de la ingestión del acocil

El ancestro de *Thamnophis* existe en Norteamérica desde por lo menos hace 13 millones de años. Se ha propuesto que este género es un grupo monofilético (Queiroz *et al.*,

2002) que existe en el Altiplano mexicano desde hace aproximadamente cuatro a cinco millones de años (Mao y Dessauer, 1971; Smith y Huheey, 1960; Queiroz *et al.*, 2002), y su divergencia como género definido ocurrió hace dos millones de años, posiblemente en México (Mao y Dessauer, 1971; Smith y Huheey, 1960); mientras que el género *Regina* es considerado un grupo polifilético (Alfaro y Arnold, 2001) más reciente que *Thamnophis*, presente en Norteamérica desde hace aproximadamente dos millones de años (Mao y Dessauer, 1971). Se sugiere que las dos especies que comen acocil blando (*R. grahamii* y *R. septemvittata*) forman un linaje evolutivo independiente de las dos especies que ingieren acocil duro (*R. alleni* y *R. rigida;* Alfaro y Arnold, 2001). En consecuencia, la acocilofagia en *Regina* puede considerarse un fenómeno de convergencia alimentaria reciente (analogía), tanto entre sus dos pares de especies como con *T. melanogaster*, y no como una homología resultado de un ancestro común de *Regina* y *T. melanogaster*.

Hace dos millones de años ocurrieron los últimos eventos geológicos que modificaron los sistemas fluviales, donde *T. melanogaster* ingiere acocil (Barbour, 1973). Arnold (1981a) calculó para *T. elegans* que se requieren de 8 mil a 800 mil años para la divergencia alimentaria hacia una presa (babosa) asumiendo intensidades bajas de selección de 1% y de uno en mil, respectivamente. Es posible que la aparición de la acocilofagia en *T. melanogaster* es más reciente que 8 mil años, considerando que los valores altos de heredabilidad al acocil mudado provocarían una rápida evolución de las preferencias alimentarias hacia el acocil en caso de que su ingesta fuera ventajosa.

Sin embargo no es posible determinar si la ingestión de acocil es realmente una analogía o una homología. Para aclarar este problema, sería necesario estudiar la filogenia de la tribu Thamnophiini con muchas especies más. La rareza de este fenómeno de acocilofagia dentro de las poblaciones de *T. melanogaster* y en las especies de la familia colubridae apoya la hipótesis de una conducta análoga más que homóloga.

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

Conclusión

La mayoría de los registros de diferencias intraespecíficas de la dieta de culebras, es resultado de efectos confundidos del muestreo o las diferencias sexuales del tamaño corporal. Son necesarios estudios de la dieta de culebras que analicen en una especie las posibles diferencias intraespecíficas entre sexos y edades junto a las diferencias temporales y geográficas.

La ingestión de acociles por *T. melanogaster* sugiere, entre otras hipótesis, la invasión del género dentro de un nicho alimentario nuevo. Esta da oportunidad de estudiar aspectos del proceso de entrada como la microevolución de la conducta y la morfología asociada hacia la incorporación de una nueva presa en la dieta. Una de las primeras aproximaciones para investigar este proceso es el estudio de una posible variación geográfica conductual en la respuesta quimiorreceptiva congénita hacia el acocil, evaluada como la respuesta a extractos de acocil y la respuesta congénita de ingestión de trozos de acocil. También es necesario investigar una posible microevolución morfológica en la dentición y estructura del cráneo en la dirección de las culebras del género *Regina* que también ingieren acociles.

Podría ser también que un linaje ancestral de estas poblaciones o de *T. melanogaster* presentó la acocilofagia como un carácter conductual ancestral y ahora sólo permanece como una conducta homóloga. Esta posibilidad puede ser explorada con un estudio de la estructura filogeográfica que evalúe la proximidad genética entre las poblaciones de *T. melanogaster* que comen y no comen acocil en ambos sistemas, y que ayude a explicar los patrones de flujo génico interpoblacional.

Sin embargo, no es posible determinar si la ingestión de acocil es realmente una analogía o es una homología. Para aclarar este problema sería necesario estudiar la filogenia de la tribu Thamnophiini con muchas especies más. ergo

Bibliografía

Alfaro, M. E. y S. J. Arnold (2001). "Molecular Systematics and Evolution of *Regina* and the Thamnophiine Snakes", *Mol. Phylogenet. Evol.* 21: 408-423.

Arnold, J.

_____ (1977). "Polymorphism and Geographic Variation in the Feeding Behavior of the Garter Snake", *Thamnophis elegans*, *Science.* 197: 676-678.

_____ (1981a). "The Microevolution of Feeding Behavior", en Kamil, A. y T. Sargent (eds.). *Foraging Behavior: Ecological, Ethological and Psichological*

Approaches. Garland Press, Nueva York.

_____ (1981b). "Behavioral Variation in Natural Populations. I. Phenotypic, Genetic and Environmental Correlations Between Chemoreceptive Responses to Prey in the Garter Snake, *Thamnophis elegans*", *Evolution*. 35 (3): 489-509.

_____ (1981c). "Behavioral Variation in Natural Populations. II. The Inheritance of Feeding Response in Crosses Between Geographic Races of the Garter Snake *Thamnophis elegans*", *Evolution*. 35 (3): 510-515.

_____ (1992). "Behavioral Variation in Natural Populations. VI. Prey Responses by Two Species of Garter Snakes in Three Regions of Sympatry", *Anim. Behav*. 44: 705-719.

_____ (1993). "Foraging Theory and Prey Size-Predator-Size Relations in Snakes", en Siegel, R. A. y J. T. Collins (ed.). *Snakes. Ecology and Behaviour*. McGraw-Hill, Inc.

_____ y R. J. Wassersug (1978). Differential Predation on Metamorphic Anurans by Garter Snakes (*Thamnophis*): Social Behavior as a Possible Defense", *Ecology*. 59: 1014-1022.

Barbour, C. D. (1973). "A Biogeographical History of *Chirostoma* (Pisces: Atherinidae): A Species Flock from the Mexican Plateu", *Copeia*. 1973: 533-556.

Burghardt, G. M.

_____ (1968). Chemical Preference Studies on Newborn Snakes of Three Sympatric Species of *Natrix*", *Copeia*. 1968: 727-737.

_____ (1970). "Intraspecific Geographical Variation in Chemical Food Cue Preferences of Newborn Garter Snakes (*Thamnophis sirtalis*)", *Behaviour*. 36: 246-257.

_____ (1975). "Chemical Prey Preference Polimorphism in Newborn Garter Snakes (*Thamnophis sirtalis*)", *Behaviour*. 52: 202-225.

_____ (1992). "Prior Exposure to Prey Cues Influences Chemical Prey Preferences and Prey Choice in Neonatal Garter Snakes", *Anim. Behav*. 44: 787-789.

Cundall, D.

_____ (1983). "Activity of Head Muscles During Feeding by Snakes: A Comparative Study", *Amer. Zool*. 23: 383-396.

_____ y C. Gans (1979). "Feeding in Water Snakes: An Electromyographic Study", *Exp. Zool*. 209: 189-208.

_____ y D. A. Rossman (1984). "Quantitative Comparisons of Skull Form in the Colubrid Snake Genera *Farancia* and *Pseudoeryx*", *Herpetologica*. 40: 388-405.

Daltry, J. C., W. Wuster y R. S. Thorpe (1998). "Intraespecific Variation in the Feeding Ecology of the Crotaline Snake *Calloselasma rhodostoma* in Southeast Asia", *J. Herpetol*. 32: 198-205.

Drummond, H.

_____ (1983). "Aquatic Foraging in Garter Snakes: A Comparison Specialist and Generalist", *Behaviour*. 86: 1-30.

_____ y G. Burghartdt (1983). "Geographic Variation in the Foraging Behavior of the Garter Snake, *Thamnophis elegans*", *Behav. Ecol. Sociobiol*. 12: 43-48.

_____ y C. Mac´as-Garc´a. (1989). Limitations of a Generalist: A Field Comparison of Foraging Snakes", *Behaviour*. 108 (2): 23-43.

Dwyer, C. M. y H. Kaiser (1997). "Relationship Between Skull form and Prey Selection in the Thamnophiine Snake Genera *Nerodia* and *Regina*", *J. Herpetol*. 31: 463-475.

Feder, M. E. y S. J. Arnold (1982). "Anaerobic Metabolism and Behavior During Predatory Encounters Between Snakes (*Thamnophis elegans*) and Salamanders (*Plethodon jordani*)", *Oecologia*. 53: 93-97. Berl´n.

Fontenot, L.; S. G. Platt y C. M. Dwyer (1993). "Observations on Crayfish Predation by Water Snakes, *Nerodia* (reptilia: Colubridae)", *Brimeleyna*. 19: 95-99.

Foster, S. A. y S. A. Cameron (1996). "Geographic Variation in Behavior: A Phylogenetic Framework for Comparative Studies", en Martins, E. P. (ed.). *Phylogenies and the Comparative Method in Animal Behavior*. Oxford University Press.

Franz, R. (1977). "Observations on the Food, Feeding Behavior and Parasites of the Striped Swamp Snake *Regina alleni*", *Herpetologica*. 33: 91-94.

Gans, C. (1961). The Feeding Mechanism of Snakes and its Possible Evolution", *Amer. Zool*. 1: 217-227.

Godley, J. S.

_____ (1980). "Foraging Ecology of the Striped Swamp Snake *Regina alleni* in Southern Florida", *Ecol. Monog*. 50: 411-436.

_____ R. W. McDiarmid y N. N. Rojas (1984). "Estimating Prey Size and Number of Crayfish-Eating Snakes, Genus *Regina*", *Herpetologica*. 40: 82-88.

Gregory, P

_____ y K. 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.

_____ y K. Larsen (1993). "Geographic Variation in Reproductive Characteristics Among Canadian Populations of the Common Garter Snake (*Thamnophis sirtalis*)", *Copeia*. 946-958.

Hall, R. J. (1969). "Ecological Observations on Graham´s Watersnake (*Regina grahamii*)", *Amer. Midl. Nat*. 81: 156-163.

Jayne, B. C.; H. K. Voris y P. K. L. Ng. (2002). "Snake Circumvents Constraints on Prey

Size", *Nature*. 418: 143.

King, R. B. (1993). "Microgeographic, Historical and Size-Correlated Variation in Water Snake Diet Composition", *J. Herpetol.* 27: 90-94.

Lozoya, H. (1988). *Variación geográfica en la dieta de la culebra jarretera del eje neovolcanico* (*Thamnophis melanogaster*). Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM.

Kephart, D. G.

_____ (1982). "Microgeographic Variation in the Diets of Garter Snakes", *Oecologia*. 52: 287-291.

_____ y S. J. Arnold (1982). "Garter Snake Diets in a Fluctuating Environment: A Seven-Year Study", *Ecology*. 63 (5): 1232-1236.

Macías García, C. y H. Drummond

_____ (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.

_____ (1990). "Population Differences in Fish-Capturing Ability of the Mexican Aquatic Garter Snake (*Thamnophis melanogaster*)", *J. Herpetol.* 24 (4): 412-490.

Manjarrez, J. (2003). *Variación y evolución de la dieta de la culebra de agua* Thamnophis melanogaster. Tesis doctoral. Instituto de Ecología, UNAM.

Mao, S. H. y H. C. Dessauer (1971). "Selective Neutral Mutations, Transferrins and the Evolution of Natricine Snakes", *Comp. Biochem. Physiol.* 40A: 669-680.

Murphy, J. C. y H. K. Voris (2002). "Aquatic Snakes with Crustacean-Eating Habits Elude Herpetologits for Two Centuries", *Literatura Serpentum*. 22 (3): 107-114.

Mushinsky, H. R.

_____ (1987). "Foraging Ecology", en Seigel, R. A., J. T. Collins y S. S. Novak (eds). *Snakes: Ecology and Evolutionary Biology*. McGraw Hill, Nueva York.

_____ y J. J. Hebrard (1977). "Food Partitioning by Five Species of Water Snakes in Louisiana", *Herpetologica*. 33: 162-166.

_____ y H. Lotz (1980). "Chemoreceptive Responses of Two Sympatric Water Snakes to Extracts of Commonly Ingested Prey Species: Ontogenetic and Ecological Considerations", *J. Chem. Ecol.*. 6: 523-535.

_____ y D. E. Miller (1993). "Predation on Water Snakes: Ontogenetic and Interspecific Considerations", *Copeia*. (3): 660-665.

_____, J. J. Hebrard y D. S. Vodopich (1982). "Ontogeny of Water Snake Foraging Ecology", *Ecology*. 63: 11624-1629.

Myer, P. A. (1987). "Feeding Behavior of the Glossy Crayfish Snake, *Regina rigida*", *Bull. Maryland. Herp. Soc.* 23 (4): 168-170.

Nakamura, E. J. y H. M. Smith (1960). "A Comparative Study of Selected Characters in Certain American Species of Watersnakes", *Trans. Kansas Acad. Sci.* 63: 102-113.

Plummer, M. V. y J. M. Goy (1984). "Ontogenetic Dietary Shift of Water Snakes (*Nerodia rhombifera*) in a Fish Hatchery", *Copeia*. 550-552.

Queiroz, A.; R. Lawson y J. A. Lemos-Espinal (2002). "Phylogenetic Relationships of North American Garter Snakes (*Thamnophis*) Based on Four Mitochondrial Genes: How Much DNA Sequence is Enough?", *Mol. Phylogenet. Evol.* 22: 315-329.

Rasmussen, J. B. (1996). "Maxillary Tooth Number in the African Tree-Snakes Genus *Dipsadoboa*", *J. Herpetol.* 30 (2): 297-300.

Rossman, D. A.

_____ (1963). "Relationships and Taxonomic Status of the North American Natricine Snake Genera *Lyodites, Regina* and *Clonophis*", *Occ. Pap. Mus. Zool*, Louisiana State Univ. 29: 1-29.

_____ (1996). *The Garter Snakes. Ecology and Evolution*. Univ. Oklahoma Press.

Rossman, D. A. y P. A. Myer (1990). "Behavioral and Morphological Adaptations for Snail Extraction in the North American Brown Snakes (Genus *Storeria*)", *J. Herpetol.* 24 (4): 434-438.

Seigel, R. A. (1996). "Ecology and Conservation of Garter Snakes: Masters of Plasticity", en *The Garter Snakes. Evolution and Ecology*. University of Oklahoma Press.

Shine, R.

_____ (1991). "Why Do Larger Snakes Eat Larger Prey Items?", *Funct. Ecol.* 5: 493-502.

_____ (1993). "Sexual Dimorphism in Snakes", en: Seigel, R. A. y J. T. Collins (eds.). *Snakes. Ecology and Behavior*. McGraw Hill, Nueva York.

Smith, H. M. y J. E. Huhhey (1960). "The Watersnake Genus *Regina*", *Trans. Kansas Acad. Sci.* 63 (3): 156-164.

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 de Licenciatura. ENEP-Iztacala, UNAM.

Voris, H. K.

_____ y M. W. Moffett (1991). "Size and Proportion Relationship between the Beaked sea Snake and its Prey", *Biotropica*. 13: 15-19.

_____ y J. C. Murphy (2002). "The Prey and Predators of Homolopsine Snakes", *Journal of Natural History*. 36: 1621-1632.

_____; M. E. Alfaro; D. R. Karns; G. L. Starnes; E. Thompson y J. C. Murphy (2002). "Phylogenetic Relationships of the Oriental-Australian Rear-Fanged Water Snakes (Colubridae: Homolopsinae) Based on Mitochondrial DNA sequences", *Copeia*. (4): 906-915.