

Comparación intraespecífica de la conducta antidepredatoria de la culebra *Thamnophis melanogaster*

María del Rosario Sanabria Monroy*, Javier Manjarrez*, Hermilo Sánchez Sánchez* y Víctor Fajardo Guadarrama**

Recepción: 15 de abril de 2013

Aceptación: 27 de mayo de 2014

**Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma del Estado de México, México.

**Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia, Universidad Autónoma del Estado de México, México. Correo electrónico: gluglu152@hotmail.com; jsilva@uaemex.mx; hss@uaemex.mx y fajardo.vic@gmail.com

Se agradecen los comentarios de los árbitros de la revista.

Resumen. Se explora 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 influida por la ontogenia, diferencias sexuales o geográficas, aunque el tamaño del cuerpo posiblemente sí la afecta. Se sugiere que la selección natural por depredación es similar en ambas poblaciones y entre sexos, pero posiblemente está sujeta a cambios ontogénicos en Cuitzeo, Michoacán.

Palabras clave: conducta antidepredatoria, edad, tamaño corporal, población.

Intraspecific Comparison of Antipredatory Behavior of the *Thamnophis melanogaster* Snake

Abstract. This study explores the geographic variation, ontogenetic and sexual antipredatory behavior displayed in laboratory for an endemic snake. The experimental design did not show that the behavior was influenced by ontogenetically, sexual or geographical differences, nor by the body condition of snakes. However, body size may affect the antipredatory behavior in a study from a population (Cuitzeo, Michoacán). The study suggests that natural selection by predation is similar in both populations and both sexes, but it is possibly subject to ontogenetic changes in the population of Cuitzeo.

Key words: 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) y conduce a que tomen estrategias que reduzcan la probabilidad de depredación, como la *crypsis*, mimetismo, camuflaje o de conducta (Lima y Dill, 1990). Particularmente la conducta antidepredatoria que despliega una especie son el resultado de constantes estímulos de amenaza. Estas conductas están determinadas por una serie de factores tanto extrínsecos o ecológicos (temperatura, densidad depredadora, características del hábitat y variación geográfica), como por factores intrínsecos (edad, estado reproductivo, condición física y

experiencia o aprendizaje) (Roth y Johnson, 2004). Las estrategias que toman los individuos se basan en costos y beneficios, que a su vez dependen del contexto en que se lleve a cabo la depredación. Por lo tanto, la conducta antidepredatoria puede ser altamente variable entre poblaciones y heredable (Arnold y Bennett, 1984). Estudios previos reportan variaciones interpoblacionales conductuales, como es el caso de las crías de la culebra *Thamnophis sirtalis*, de la cual se han reportado variaciones interpoblacionales en la conducta de ataque hacia el estímulo de amenaza (Herzog y Schwartz, 1990). Asimismo, los adultos de *Thamnophis elegans* también presentan diferencias geográficas en su conducta antidepredatoria (Burghardt y Schwartz, 1999).

La habilidad de los organismos para ajustar su conducta en función del grado de amenaza de depredación representa una ventaja selectiva que incrementa su sobrevivencia. Por ejemplo, cuando la experiencia previa de 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 (Endler, 1986). La edad y el sexo son dos de los principales factores que pueden modificar la conducta de un organismo (Arnold y Bennett, 1984; Herzog y Burghardt, 1986; King, 2002). En el caso de la edad, se ha evidenciado que las crías y los organismos jóvenes están expuestos a un alto riesgo de depredación si se compara con adultos debido a que su experiencia o aprendizaje está limitado a caracteres morfológicos y fisiológicos que aún no están completamente desarrollados (Pough, 1978; Mitchell, 1994). Por lo tanto, esta tendencia es atribuible a las diferencias ontogénicas entre los individuos.

En el caso del sexo no existe un consenso en las estrategias antidepredatorias que pueden seguir las serpientes. Varios estudios sugieren que estas diferencias sexuales están determinadas por la temperatura corporal más que por otros factores externos, como el tamaño del cuerpo (Shine *et al.*, 2000). Asimismo, se ha evidenciado que en las hembras el grado de agresividad está condicionada por el estado de gravidez; con esto, se sugiere que no existe una clara diferencia de las conductas entre los sexos, lo que también ha sido reportado para *Thamnophis sirtalis* (Scudder y Burghardt, 1983). Por lo anterior, es necesario determinar el efecto de la edad y sexo en las conductas antidepredatorias de *Thamnophis melanogaster* dentro y entre poblaciones. Además, 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 (Roth y Johnson, 2004). Esta especie es endémica para México y se encuentra amenazada según la Norma Oficial Mexicana (NOM-059-ECOL-1994). Prácticamente no hay trabajos de su ecología e historia natural que avalen el estatus y que determinen medidas de protección adecuadas. En las listas internacionales de la IUCN (International Union for Conservation of Nature) y en los apéndices de CITES (Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres) no ha sido considerada esta especie, por lo que el conocimiento de su biología y particularmente de su conducta antidepredatoria cuando se siente acorralada la hace mostrar un carácter agresivo; en consecuencia, es altamente susceptible a la degradación de su hábitat natural por causa de la urbanización, uso de los

cuerpos de agua permanentes o temporales, así como de la fragmentación del ambiente por el cambio del uso del suelo para agricultura, pastoreo y extracción de recursos forestales (Ramírez-Bautista *et al.*, 2009).

De este modo, se analiza si la conducta antidepredatoria de *Thamnophis melanogaster* está influenciada por la ontogenia, el tamaño corporal, su condición corporal y diferencias sexuales o geográficas. Esta especie se distribuye altitudinalmente entre los 1 158 y los 2 545 msnm en las orillas de los cuerpos de agua, y 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; Manjarrez *et al.*, 2013), 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 y sus principales depredadores son cuervos y garzas (Rossman *et al.*, 1996). Bajo esta perspectiva biológica, consideramos que la conducta antidepredatoria de *Thamnophis melanogaster* puede cambiar en función del tamaño corporal debido al proceso de selección natural o de experiencias de aprendizaje. También se espera que la condición corporal, determinada por el peso, pueda ser un indicativo del estado funcional. Por último, las posibles diferencias ambientales entre las localidades de estudio pueden reflejarse en las posibles diferencias geográficas antidepredatorias.

1. Método

1. 1. Sitios de estudio y condiciones de laboratorio

Las culebras utilizadas para las pruebas conductuales fueron capturadas en las lagunas de Cuitzeo, en Michoacán (52 organismos: 26 machos y 26 hembras) y en Acambay, Estado de México (21 organismos: 10 machos y 11 hembras). Se transportaron al laboratorio de Biología Evolutiva del Centro de Investigación en Recursos Bióticos de la Universidad Autónoma del Estado de México. Se les midió su longitud hocico-cloaca (LHC), se determinó su sexo (por inspección del grosor de la base de la cola en adultos y eversión de hemipenes en jóvenes) (Manjarrez y Macías-García, 1993). Tomando como referencia la LHC, se clasificaron por categoría de edad como jóvenes (21.1 a 32.9 cm LHC) y adultos (> 33 cm) de acuerdo con los tamaños mínimos reproductivos registrados para la especie (Manjarrez, 2003). Los organismos se mantuvieron aislados individualmente en peceras de vidrio (51 cm de largo, 26 cm de ancho y altura de 28 cm). Antes de realizar

la prueba conductual, las culebras fueron habituadas en peceras forradas con cartulina blanca y a temperatura ambiental entre 23 y 27 °C con el objetivo de evitar que estímulos externos influyeran en los resultados de la prueba conductual (Manjarrez y Drummond, 1996).

1. 2. Prueba conductual

La prueba conductual consistió en simular una amenaza con el acercamiento de un trozo de madera (50 cm de longitud x 2cm de diámetro) por tres veces consecutivas durante cinco ocasiones (0, 15, 30, 45 y 60 segundos) y registrar durante 60 segundos la conducta antidepredatoria de las culebras (Arnold y Bennett, 1984). En estudios previos, se ha demostrado que un trozo de madera usado como estímulo es eficiente para provocar reacciones antidepredatorias en culebras. Incluso, en *Thamnophis sirtalis* la conducta ante este tipo de estímulo es igual a la conducta desplegada ante un modelo artificial de un ave simulando a su depredador (Shine *et al.*, 2000); por esta razón, se sugiere que la forma y material del objeto para estimular no tiene una importancia relevante para generar despliegues antidepredatorios en especies del género *Thamnophis*.

Se identificaron cinco conductas, ya descritas en la literatura como conductas antidepredatorias: huida, ataque, contracción del cuerpo, retracción de la cabeza y cabeza escondida (Arnold y Bennett, 1984; Greene, 1988). A cada una de las conductas se les asignó un valor, desde 1 (conducta pasiva) hasta 3 (conducta activa) (tabla 1), el cual se obtuvo del consenso de dos observadores al final de las pruebas conductuales. Los valores obtenidos fueron sumados para obtener un índice antidepredatorio individual (IAI), lo que representa una medida acumulativa en respuesta al riesgo de depredación.

1. 3. Análisis estadístico

Los registros de frecuencias de conductas y del IAI fueron normalizados con Log10. 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 elaboraron dos análisis diferentes: a) tamaño del cuerpo (LHC), como variable cuantitativa (en cm), y b) tamaño del cuerpo, como variable cualitativa (en dos categorías de edad: juvenil y adulto). Para evaluar si la conducta antidepredatoria cambia ontogénicamente, 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 se comparó entre sexos y entre categorías de tamaño. Al final se exploró la posible diferencia interpoblacional mediante un análisis trifactorial (con el IAI como variable dependiente y como factores las dos poblaciones, la LHC y el sexo).

2. Resultados

La conducta antidepredatoria de retracción de la cabeza fue la que *Thamnophis melanogaster* realizó con mayor frecuencia; ante el estímulo de amenaza 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: $X^2_4 = 1.735$, $P > 0.05$; Acambay: $X^2_4 = 0.367$, $P > 0.05$). El IAI es similar entre los sexos de la población de Cuitzeo ($X^2_4 = 4.470$, $P > 0.05$), y de la población de Acambay ($X^2_4 = 0.384$, $P > 0.05$). La X^2 también comparó las frecuencias de conductas desplegadas por sexo, lo cual indicó que no existen diferencias para ninguna de las dos poblaciones de estudio (Cuitzeo: $X^2_9 = 1.6729$, $P > 0.05$; Acambay: $X^2_9 = 0.3305$, $P > 0.05$).

El análisis de correlación muestra que no existe relación entre la LHC y la conducta antidepredatoria estimada como IAI para ninguna de las dos poblaciones: Cuitzeo ($r_{50} = -0.084$, $P > 0.05$), Acambay ($r_{19} = 0.052$, $P > 0.05$). No existió relación significativa entre el IAI y la condición corporal de los organismos de Cuitzeo ($r_{50} = 0.004$, $P > 0.05$), lo que tampoco ocurre para los organismos de la población de Acambay ($r_{19} = 0.001$, $P > 0.05$).

Tabla 1. Conductas antidepredatorias descritas para *Thamnophis 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

Fuente: Arnold y Bennett, 1984; Greene, 1988.

Las conductas se clasificaron 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 ambas categorías estaba influida por la condición corporal y por el sexo de los individuos, y evidenció que estos factores no influyen en los despliegues antidepredatorios activos o pasivos de estos organismos en ninguna de las dos poblaciones (tabla 2).

El análisis trifactorial (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 ($F = 7.65$, $gl = 1$, 50 , $P < 0.05$; Acambay: $F = 0.42$, $gl = 1$, 19 , $P > 0.05$). El despliegue de conductas antidepredatorias no es afectado por el sexo de las culebras en ambas poblaciones (Cuitzeo: $F = 0.94$, $gl = 1$, 50 , $P > 0.05$; Acambay: $F = 0.02$, $gl = 1$, 19 , $P > 0.05$).

3. Discusión

La conducta antidepredatoria de la culebra *Thamnophis melanogaster* bajo condiciones de laboratorio no presentó 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. Aparentemente el despliegue de conductas antidepredatorias de *Thamnophis melanogaster* no es determinado por la talla o por alguna categoría de edad, 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.

Del mismo modo, Creer (2005) menciona que los organismos juveniles de *Coluber constrictor* son mucho más agresivos que los adultos, lo que no ocurre para *Thamnophis melanogaster* por lo que probablemente los depredadores de esta especie en las dos poblaciones de estudio no poseen una categoría de edad en particular para depredar y por consiguiente el nivel de depredación no cambia con la ontogenia; 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 sólo responden a los procesos basados en las experiencias con sus depredadores.

Herzog y Burghardt (1986) no reportan diferencias entre la conducta antidepredatoria de los organismos jóvenes y adultos de tres especies de culebras (*Thamnophis melanogaster*, *T. sirtalis* y *T. butleri*).

Sin embargo, hay muchos estudios de conducta en serpientes donde encuentran que se relaciona con la edad al involucrar una reducción de ataques o una menor tendencia de ejecutar maniobras evasivas como el *fligh* en su primer año de vida (Brodie, 1993). Estos cambios no se contemplan aquí 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.

Aparentemente, el sexo de *Thamnophis 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 entre sexos cuando comparan hembras grávidas con machos y hembras no grávidas, en donde asocian la agresividad con el estado de gestación (Goode y Duvall, 1989), incluso para *Thamnophis* se han observado diferencias fisiológicas, debido a que su velocidad de escape y resistencia es muy baja (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, en este estudio no se 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 detectarlas en la conducta. La cantidad de serpientes utilizadas en este estudio ($n = 52$) se considera como la muestra más representativa que corresponde 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 calcula que para la población de Cuitzeo se requiere un valor de correlación (r) significativo de 0.5

Tabla 2. Prueba de X^2 para conductas activas y pasivas de *Thamnophis melanogaster* de dos poblaciones.

	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

Fuente: resultados de este estudio.

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. Es probable que se deba a que ambas poblaciones están bajo la misma presión de depredación, lo que implica que el riesgo posiblemente sea similar entre las dos poblaciones. No obstante, se ha argumentado que las respuestas en laboratorio pueden ser irreales (Arnold y Bennett, 1984; Brodie, 1989, 1992), puesto que el encierro provoca cierto grado de estrés para el individuo; cabe resaltar que todas las pruebas fueron hechas bajo las mismas condiciones para reducir el riesgo de que la conducta sea alterada por este factor.

Es preciso mencionar que *Thamnophis melanogaster* exhibe hábitos acuáticos (Rossman *et al.*, 1996) y se encuentra cerca de lagos para obtener su alimento, por lo que este factor también determinaría su conducta antidepredatoria, ya que posiblemente se sumergen en el agua para evitar a sus depredadores como una estrategia efectiva de sobrevivencia sin necesidad de emplear conductas antidepredatorias complejas cuando están en tierra. Esto sugiere que los resultados de las pruebas conductuales de este estudio están influidas por las condiciones de laboratorio donde se llevan a cabo. Sin embargo, la mayoría de los estudios de conducta se han realizado bajo condiciones muy similares a las de este estudio, incluso para *Thamnophis sirtalis* se comparó la conducta haciendo pruebas en laboratorio y en el hábitat de la especie, de donde 78% de conductas son iguales entre ambos medios (Shine *et al.*, 2000), lo que indica que la calidad de pruebas en laboratorio se acercan a lo que realmente sucede en su hábitat natural.

Los resultados de este estudio difieren de otros, incluso para diferentes géneros, que se reflejan en diferencias interespecíficas e intergenéricas en las capacidades defensivas y sugieren que la conducta antidepredatoria de las culebras depende de múltiples variables como la temperatura ambiental, la densidad depredadora, los atributos físicos del individuo, incluso la alimentación (Endler, 1986). A futuro se recomienda considerar la influencia de estos factores que ayuden a la interpretación de la conducta ante posibles amenazas.

No obstante los resultados, se sugiere que la interacción de *Thamnophis 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, 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), e indica 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.

Conclusiones

La conducta antidepredatoria de la culebra *Thamnophis melanogaster* es similar en las dos poblaciones de estudio, lo cual 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.

Prospectiva

Este estudio puede considerarse como un ejemplo experimental de la conducta antidepredatoria que a futuro ofrecería una oportunidad para evaluar los modelos biológicos de optimización del balance entre costos y beneficios de acuerdo con las estrategias conductuales que un organismo adopta ante el riesgo a la depredación. Entender estas conductas brinda una nueva herramienta y criterio para aplicar el conocimiento biológico generado sobre la biodiversidad.

También, este tipo de estudios sirve como ejemplo para generar una prospectiva de abordaje de los estudios biológicos y conductuales, como una herramienta que puede incluirse en el entendimiento de los mecanismos que operan en las condiciones naturales o artificiales del ambiente cambiante de las serpientes. Particularmente si esta prospectiva la aplicamos al constante cambio ambiental generado por la actividad humana y sus repercusiones en la conservación de las especies silvestres mexicanas. Estos enfoques conductuales nos ayudarían a prever, prevenir e incluso actuar para construir escenarios ambientales y de conservación deseables. Por otra parte, el enfoque experimental de la conducta proyecta una visión ecológica y evolutiva de los procesos involucrados y puestos a prueba experimentalmente en estudios similares con especies bajo condiciones naturales.



Bibliografía

- Arnold, S. J. y Bennett, A. F. (1984). Behavioural variation in natural populations. III: antipredator displays in the garter snake *Thamnophis radix*. *Animal Behaviour*, 32, 1108-1118.
- 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. III. (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*. *Animal Behaviour*, 45, 851-861.
- Burghardt, G. A., y Schwartz, J. M. (1999). Geographic variations on methodological themes in comparative ethology. A natricine snake perspective, en S. A. Foster y J. A. Endler (eds.), en *Geographic variation in behavior: an evolutionary perspective* (pp. 69-94). Oxford: Oxford University Press.
- Creer, D. A. (2005). Correlations between ontogenetic change in color pattern and antipredator behavior in the racer, *Coluber constrictor*. *Ethology*, 111, 287-300.
- Drummond, H. (1983). Aquatic foraging in garter snakes a comparison of specialist and generalist. *Behaviour*, 86, 1-30.
- Duvall, D. King, M. B. y Gutzwiller, K. J. (1985). Behavioral ecology and ethology of the prairie rattlesnake. *Natural Geographic Research*, 1, 80-111.
- Endler, J. A. (1986). Defense against predators, en M. E. Feder y G. V. Lauder (eds.). Predator-prey relationships: perspectives and approaches from the study of lower vertebrates (pp. 109-134). Chicago: University of Chicago Press.
- Goode, M. J. y Duvall, D. (1989). Body temperature and defensive behaviour of free-ranging prairie rattlesnake, *Crotalus viridis viridis*. *Animal Behaviour*, 38, 360-362.
- Greene, H.W. (1988). Antipredator mechanisms in reptiles, en C. Gans y R. B. Huey (eds.), *Defense and life history* (pp. 1-134). New York.
- 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*). *Journal of Comparative Psychology*, 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. *Journal of Zoology*, 220, 257-277.
- King, R. B. (2002). Family, sex and testosterone effects on garter snake behaviour. *Animal Behaviour*, 64, 345-359.
- Lima, S. L. y Dill, L. M. (1990). Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Journal of Zoology*, 68, 619-640.
- Macías-García, C. y Drummond, H. (1988). Seasonal and ontogenetic variation in the diet of the Mexican garter snake (*Thamnophis eques*), in lake Tecocomulco, Hidalgo. *Journal of Herpetology*, 22, 129-134.
- Manjarrez, J. (2003). Variación y evolución de la dieta de la culebra *Thamnophis melanogaster* (Tesis de doctorado). Instituto de Ecología, UNAM.
- Manjarrez, J. y Drummond, H. (1996). Temperature-limited in the garter snakes *Thamnophis melanogaster* (Colubridae). *Ethology*, 102, 146-156.
- Manjarrez, J. y Macías García, C. (1993). Variación morfológica intrapoblacional en la culebra de agua *Thamnophis eques*. *Boletín de la Sociedad Herpetológica Mexicana*, 5(1), 1-5.
- Manjarrez, J., Macías García, C. y Drummond, H. (2013). Variation in the diet of the Mexican Black-Bellied garter Snake *Thamnophis melanogaster*: importance of prey availability and snake body size. *Journal of Herpetology*, 47(3), 413-420.
- Mitchell, J. C. (1994). *The reptiles of Virginia*. Washington, D. C.: Smithsonian Institution Press.
- Pough, F. H. (1977). Ontogenetic change in blood oxygen capacity and maximum activity in garter snakes (*Thamnophis sirtalis*). *Journal of Comparative Physiology*, 116, 337-345.
- Pough, F. H. (1978). Ontogenetic changes in endurance in water snakes (*Natrix sipedon*): physiological correlates and ecological consequences. *Copeia*, 69-75.
- Ramírez Bautista, A., Hernández-Salinas, U., García-Vasquez, U., Leyte-Manrique, A. y Canseco-Marquez, L. (2009). *Herpetofauna del Valle de México: diversidad y conservación*. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Rossmann, D. A., Ford, N. B. y Seigel, R. A. (1996). *The garter snakes: evolution and ecology*. University of Oklahoma Press. Norman.
- Roth, E. D. y Johnson, J. A. (2004). Size-based variation in anti-predator behavior within a snake (*Agkistrodon piscivorus*) population. *Behavioral Ecology*, 15, 365-370.
- Scudder, R. M., y Burghardt, G. M. (1983). A comparative study of defensive behavior in three sympatric species of water snakes (*Nerodia*). *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 63, 17-26.
- Shine, R., Olsson, M. M., Lemaster, M. P., Moore, I. T. y Mason, R. T. (2000). Effects of sex, body size, temperature and location on the antipredator tactics of free-ranging garter snakes (*Thamnophis sirtalis*, Colubridae). *Behavioral Ecology*, 11, 239-245.
- Srygley, S. J. y Dudley, R. (1993). Correlations of the position of center of body mass with butterfly escape tactics. *Journal of Experimental Biology*, 174, 155-166.