

**ATAQUES ANFIBIOS EN CULEBRAS SEMIACUATICAS:
MANEJO DEL PROBLEMA DE LA REFRACCION POR
PARTE DE ESPECIALISTAS Y GENERALISTAS**

Fedro Carlos Guillén

Hugh Drummond Durey

Centro de Ecología,
Universidad Nacional
Autónoma de México,
A. P. 70-275, México D.F.,
México.

RESUMEN

Probamos la hipótesis de que las culebras especialistas acuáticas poseen mecanismos más finos de corrección que las generalistas terrestre-acuáticas para realizar ataques anfibios que involucran un problema de refracción de la luz. En esta comparación se utilizaron cinco especies de culebras colúbridas: dos especialistas acuáticas (*Thamnophis melanogaster* y *T. couchi*) y dos generalistas terrestre-acuáticas (*T. elegans* y *T. sirtalis*), así como una especie de culebra de agua *Nerodia sipedon* que es un género cercanamente emparentado con *Thamnophis*. Los ataques se videograbaron en un tanque experimental y a través de un monitor fueron transferidos a láminas para su análisis. Se trazaron las trayectorias de ataque y se cuantificó su velocidad y desviación con respecto a la posición de la presa. Dada la refracción de los rayos de luz, la posición aparente del pez se ubica siempre por arriba de la posición real, lo que determina que probablemente un ataque solo pueda ser exitoso en su intento de captura si es realizado siguiendo una trayectoria que pase por debajo de la posición aparente del pez. Las especialistas acuáticas *T. melanogaster* y *T. couchi* atacaron utilizando trayectorias de ataque por debajo de la posición aparente con una frecuencia significativamente mayor que las generalistas, lo que sugiere la posesión de un mecanismo compensatorio de la refracción. *T. melanogaster* llevó a cabo los ataques más veloces en promedio.

ABSTRACT

We tested the hypothesis that aquatically specialised snakes possess finer correction mechanisms than terrestrial-aquatic generalists for air-to-water attacks involving a problem of light refraction. Five species of colubrid snakes were compared: two aquatic specialists (*Thamnophis melanogaster* and *T. couchi*) and two terrestrial-aquatic generalists (*T. elegans* and *T. sirtalis*), as well as a water snake, *Nerodia sipedon*, belonging to a genus closely related to *Thamnophis*. Attacks were videorecorded in an experimental tank and transferred through a monitor to drawings for analysis. Attack speed and angular deviation target were measured. Since the image is always located above the actual position of the fish, an attack (should probably) be directed below the image in order to be successful. The aquatic specialists *T. melanogaster* and *T. couchi* attacked significantly more often using trajectories below the image than the generalists, suggesting a mechanism compensating for refraction. On average, *T. melanogaster* made the fastest attacks.

INTRODUCCION

Los postulados ecológicos categorizan los patrones de dieta y marcan una diferencia entre organismos especialistas y generalistas. Se asume comunmente que existe un compromiso entre el número de recursos y la eficiencia con que un animal explota estos, por lo que una alta eficiencia se obtiene solo si un animal explota pocos recursos (Morse 1980). La teoría dice que dado un cierto recurso, aquellos organismos que se han especializado en su uso resultarán mas eficientes al explotarlos que los generalistas, por la posesión de ventajas conductuales fisiológicas y/o morfológicas (Pianka 1974); o sea, el "aprendiz de todo, resulta oficial de nada".

Existen reportes comparando la eficiencia de diversos aspectos biológicos entre organismos especialistas y generalistas, (Drummond 1983, Laverty y Plowright 1988, Schaeffel y Queiroz, en prep.) cuyos resultados son consistentes con el esquema teórico. Sin embargo se han obtenido pruebas recientes que se orientan en sentido opuesto. Huey y Hertz, (1984) reportan al analizar la termodependencia en la locomoción de dos grupos de lagartijas que el "aprendiz de todas las temperaturas" resulta el oficial de todas.

Un análisis comparativo de los patrones de forrajeo acuático en cinco especies de culebras semiacuáticas, las especialistas acuáticas *Thamnophis melanogaster* y *T. couchi* y las generalistas terrestre-acuáticas *T. elegans* y *T. sirtalis*, así como otra especie de culebra de agua, *Nerodia sipedon*, que es un genero muy relacionado con *Thamnophis*, encontró que las especialistas, poseían un repertorio conductual para el forrajeo acuático, cualitativa y cuantitivamente superior al de sus congéneres generalistas (Drummond 1983). Otro estudio comparativo entre la culebra especialista acuática *T. melanogaster* y la generalista terrestre-acuática *T. eques*, demostró que en condiciones de escasez de alimento terrestre (ranas), *T. eques* disminuyó su actividad reproductiva y de depredación, aparentemente por su incapacidad para depredar redituablemente sobre renacuajos bajo el agua, comparada con su congénere que se especializa en dicho medio (Drummond y Macías 1988).

Algunas veces las culebras semiacuáticas llegan a la orilla del agua y esperan allí a su presa. Cuando la detectan sumergida en el agua desencadenan un ataque anfibio. Esta técnica particular, presenta un problema que permite explorar los supuestos ecológicos de especialismo y generalismo. Este problema es la refracción de la luz, ya que cualquier organismo que desde el

medio aéreo observe a otro dentro del agua, lo detectará en una posición diferente a la que el organismo sumergido tiene realmente.

Algunas aves marinas se enfrentan al mismo problema de manera inversa. Una especie de gallito de mar (*Sterna forsteri*) se sumerge en línea recta formando una normal con respecto a la posición del pez y la superficie del agua, eliminando así el efecto de la refracción de la luz (Salt y Willard 1971). Buckley y Buckley (1974) reportan una técnica similar para *Sterna maxima*. El bobo de patas azules *Sula nebouxii* (Harris 1975) y el pelícano café *Pelecanus occidentalis* (Schreiber *et. al.* 1975) presentan un ángulo de ataque que no es vertical, lo que implicaría la necesaria compensación de la refracción. Se ha sugerido que la garza verde (*Butorides virescens*) quien posee una línea que se extiende desde el ojo y forma un ángulo con la parte superior de la punta del pico, utiliza esta línea para corregir la refracción en aguas poco profundas, atacando así a la imagen mientras que el pico alcanza la posición real (Ficken y Wilmot 1968). Comparamos los ataques anfibios en cinco especies de culebras semiacuáticas por medio de una filmación, cuantificando la desviación entre las trayectorias de ataque y la posición real y aparente de la presa.

Asumiendo que una culebra que ataque consistentemente por debajo de la posición aparente, obtendrá ventaja ya que la posición real siempre se ubica a mayor profundidad, se puso a prueba la hipótesis de que las culebras especialistas acuáticas deberían atacar con una mejor compensación para la refracción, comparadas con las generalistas, por lo que se esperaba que las culebras especialistas (*Thamnophis melanogaster* y *T. couchi*) atacaran utilizando trayectorias por debajo de la posición aparente con una frecuencia mayor que en trayectorias por arriba de ésta. La culebra que ataque con mayor velocidad a un pez, tendrá ventaja sobre otra que lo hace más lentamente, por lo tanto, una especialista en este tipo de presa, debería de atacar a mayor velocidad que una generalista.

MATERIALES Y METODOS

Las culebras provinieron de camadas nacidas en el laboratorio a partir de hembras grávidas capturadas en el campo, con excepción de *Thamnophis melanogaster* ya que en este caso se usaron juveniles colectadas en el campo (Cuadro 1).

Las culebras se mantuvieron a una temperatura ambiente de 25 a 27 grados centígrados, en cajas de plástico individuales, con una toalla de papel y un plato de plástico con agua a una profundidad de solo 1.5 cm. con el fin de evitar que adquirieran experiencia en ataques anfibios. Su dieta consistió en peces muertos y ocasionalmente vivos (*Pimephales promelas* y *Gambusia affinis*).

Las observaciones se realizaron y filmaron en un tanque experimental de acrílico (60 x 32 x 34 cm.), con una poza artificial de agua de 15 cm. de largo en la parte media, enmarcada por dos bancos de grava con una pendiente orientada hacia el agua. Se colocó una cámara de video Sony modelo AVC-3250 sobre el tanque a una altura de 125 cm. permitiendo este montaje juzgar si la culebra estaba "alineada" con el pez en el momento de iniciar el ataque, una segunda cámara (Sony, SEG-1A), se colocó de frente al tanque a 90 cm. de distancia, utilizando una cortina negra de 120 x 150 cm. para tapanla y evitar así la interferencia del observador.

Una lampara de 75 watts se colocó a una distancia de 50 cm. del tanque dirigida hacia abajo con un ángulo de 70 grados con respecto a la base de este. Otra lampara de 100 watts se colocó a 70 cm. con un ángulo de 45 grados.

Antes de cada prueba se introdujeron 5 peces en el tanque por 1 hora, posteriormente se tomó a la culebra de su caja individual y se depositó en la grava. La prueba se inició de manera formal en el momento en que la cabeza de la culebra se hallaba a 2 cm. de la superficie del agua, empleando a partir de ese momento 10 minutos de cinta para la filmación. Al finalizar el experimento se regresó a la culebra a su caja.

En la filmación de cada ataque con un lapso de 1/60 seg. entre cada toma, se obtuvo una secuencia estroboscópica de la trayectoria de la culebra y el pez. Los ataques perpendiculares a la cámara principal fueron trazados de un monitor a láminas de acetato para su análisis, el cual se realizó sin conocer la identidad de los individuos involucrados, evitando así prejuicio en el manejo de los datos.

Para determinar el punto donde el ataque finalizó se utilizaron dos criterios, el primero consideraba el momento en que la culebra disminuía su velocidad, lo cual se determinó por el espaciamiento entre imágenes, utilizando como segundo criterio el punto donde se realizó un cambio brusco en la dirección del ataque.

Una vez obtenido el punto donde el ataque finalizó, se trazó una línea recta desde el ojo de la culebra, hasta el punto que biseccionaba las man-

Cuadro 1. Localidades de origen y edad de los sujetos experimentales.

Especie	N[*]	No. de camadas	Localidad	Rango de edad (días)^{**}
<i>N. sipedon</i>	3(4)	1	Jackson Co., Carolina de Norte	155
<i>T. melanogaster</i>	4(4)	--	Lago Quitzeo, Michoacán	---
<i>T. couchi</i>	5(6)	1	Cromberg Co., California	156-166
<i>T. elegans</i>	20(22)	2	Eagle Lake, California	140-388
		1	Arcata, California	383-391
		1	Scott, California	152-159
<i>T. sirtalis</i>	8(18)	1	Polk Co., California	155-353
		1	Arcata, California	368
		1	Deans Co., California	163

* Los datos entre paréntesis indican el número original de culebras, algunas de ellas fueron descartadas por razones que se explican en el texto.

** Edad al momento del inicio de las pruebas.

dibulas abiertas de esta en el momento definido como fin de ataque, obteniendo así una trayectoria definida como línea de ataque (L A).

Se midieron dos velocidades por lámina: la generada por el individuo hasta la toma # 4 de la secuencia (V4), y la velocidad alcanzada en el momento que finalizó el ataque (VF). En ambos casos se midió la distancia recorrida por el ojo de un individuo durante el ataque y se dividió entre el tiempo invertido en éste, que se calculó sumando el número de tomas de un individuo en un ataque, multiplicado por 1/60 seg., que fue el intervalo de tiempo entre cada fotografía.

Para localizar la posición aparente del pez, se utilizó un método trigonométrico fundamentado en la ley de Snell (Sears 1949) con base en los siguientes parámetros: la altura del ojo de la culebra sobre la superficie del agua, la profundidad del pez y la distancia horizontal entre la culebra y el pez. Se trazó para cada ataque una línea que parte desde el ojo de la culebra y biseca la posición aparente (I) y real (R) del pez, se cuantificó la desviación angular de la línea de ataque con respecto a las posiciones aparente (Angulo I) y real (Angulo R), así como la distancia angular entre las posiciones aparente y real (Angulo B) (Fig. 1). Toda trayectoria de ataque (L A) que pasara por debajo del punto medio de la posición aparente (I) o real (R) del pez se expresó en grados "negativos", cuando L A pasara por arriba de I o R, los grados serían "positivos", y cuando L A coincidiera con I o R se consideraría un valor de 0.

Se trazaron en acetatos 83 ataques, de los cuales sin conocer la especie del individuo se descartaron 11 ya que la secuencia de ataque era muy larga y esto dificultaba su interpretación, restando 72 ataques, mismos que se utilizaron en el análisis.

De *Nerodia sipedon* se registraron 10 ataques, realizados por 3 individuos diferentes; de *Thamnophis melanogaster* se registraron 8 ataques, realizados por 4 individuos diferentes; de *T. couchi* se registraron 11 ataques, realizados por 5 individuos diferentes; en el caso de *T. elegans* se registraron 24 ataques realizados por 20 individuos diferentes y finalmente *T. sirtalis* registró 19 ataques realizados por 8 individuos diferentes. Algunas culebras generaron más de un ataque, lo que determina que el mismo individuo contribuya con más de un dato a la muestra. Es necesario pues ser cautelosos en la interpretación de los datos dado que en estos casos no son independientes (ver Machlis *et al.* 1985).

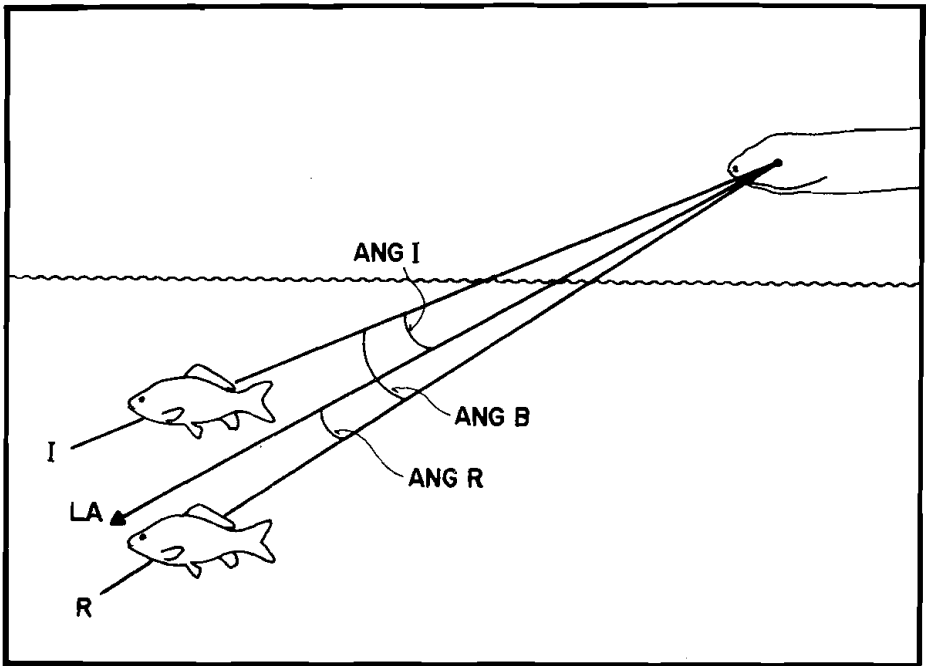


Fig. 1 Variables medidas para cada ataque con respecto a LA posición de la imagen y LA posición real del pez: L A = trayectoria de ataque de la culebra; Ang I = desviación de la trayectoria de ataque con respecto a la posición de la imagen; Ang R = desviación de la trayectoria de ataque con respecto a la posición real del pez; Ang B = separación angular de las posiciones real y aparente; I y R, líneas que biseccionan a la imagen y a la posición real de pez respectivamente.

RESULTADOS

Las especialistas atacaron significativamente mas veces por debajo de la posición aparente que por arriba, mientras que las generalistas y *Nerodia sipedon* no demostraron preferencia significativa (Cuadro 2).

Con comparaciones planeadas al análisis no paramétrico de Kruskal-Wallis, comparamos a *N. sipedon* con las especialistas y tambien con las generalistas. Se comparó tambien al conjunto de las especialistas con el conjunto de las generalistas y finalmente a las especialistas y a las generalistas entre si.

Las especialistas atacaron con una desviación significativamente mayor hacia abajo de la imagen. Este resultado está claramente determinado por los ataques realizados por *T. melanogaster*, especie que en promedio atacó con la mayor desviación por abajo de l. *Nerodia. sipedon* fué la unica especie que atacó en promedio por arriba de l (Cuadro 3, Fig 2a).

En el caso de la desviación de la línea de ataque con respecto a la posición real (angulo R) hubo diferencias significativas al comparar a *N. sipedon* con las generalistas, siendo *N. sipedon* la que realizó ataques más desviados de la posición real del pez. (Cuadro 3 Fig.2b). No se encontraron diferencias significativas entre especialistas y generalistas. Este fué un resultado sorprendente, ya que aunque las especialistas desviaron sus ataques más abajo de la posición aparente, el resultado implica que la eficacia de ajuste de la refracción con respecto a la posición real de la presa es similar en ambos grupos. Esto podría ocurrir si las generalistas atacan cuando las posiciones real y aparente están cerca una de otra mientras las especialistas lo hacen cuando ambas posiciones se encuentran más separadas. Se comparó la distancia angular entre la imagen y el pez (angulo B) para las cinco especies, encontrando diferencias significativas entre las especialistas y las generalistas, y las especialistas y *N. sipedon*, indicando los resultados que las especialistas atacan cuando las posiciones real y aparente estan mas separadas, nuevamente estos resultados parecen deberse principalmente a *T. melanogaster* (Cuadro 3, Fig. 3).

Al comparar la velocidad de ataque de las cinco especies al momento de la toma 4 (V4) y cuando el ataque finalizó (VF), se encontraron diferencias significativas en la mayoría de las pruebas, una excepción importante sin embargo, es la que se presentó cuando analizamos a las especialistas vs

Cuadro. 2 Frecuencia de ataques negativos (por debajo del punto medio de la posición aparente) y positivos (por arriba del punto medio de la posición aparente). Un ataque de *T. elegans* y un ataque de *T. sirtalis* coincidieron con la bisección de la posición aparente por lo que su valor de desviación fue de 0, lo que determinó su eliminación.

Especie	Ataques		Prueba de Signo p < 0.05 (*)
	+	-	
<i>T. meanogaster</i>	1	7	*
<i>T. couchi</i>	2	9	*
<i>T. elegans</i>	11	12	---
<i>T. sirtalis</i>	6	12	---
<i>N. sipedon</i>	6	4	---

Cuadro 3. Comparaciones planeadas de las desviaciones en las trayectorias de ataque con respecto a la posición aparente (I) y la posición real (R); la separación de las posiciones real y aparente (B); la velocidad de ataque a la toma 4 (V4); y la velocidad de ataque al punto donde este finaliza (VF).

Variable* (N=10)	Especie					*	
	N. <i>sipedon</i>	T. <i>melanogaster</i> (N=8)		T. <i>couchi</i> (N=11)	T. <i>elegans</i> (N=24)		T. <i>sirtalis</i> (N=19)
		A	B	C	D		E
X I (o)		7.6	-15.2		-3.3		-2.2
d.e.		15.8	10.6		7.7		13.8
X R(o)		19.4	10.8		15.0		11.2
d.e		14.4	12.4		4.7		13.7
X B(o)		11.8	26.6		18.4		13.0
d.e		9.1	12.2		8.4		11.6
X V4(cm/seg)		24.4	108.0		37.6		46.6
d.e		6.9	53.4		11.8		23.1
X VF(cm/seg)		27.3	99.8		45.8		42.5
d.e		9.5	39.6		24.0		20.8

Las siguientes comparaciones planeadas de especies fueron hechas para cada variable: A vs B,C; A vs D,E; B,C vs D,E; B vs C; D vs E.

* Significativo a un nivel global de 0.25 (Gibons 1976). El nivel nominal de comparaciones individuales fue de .05 aprox.

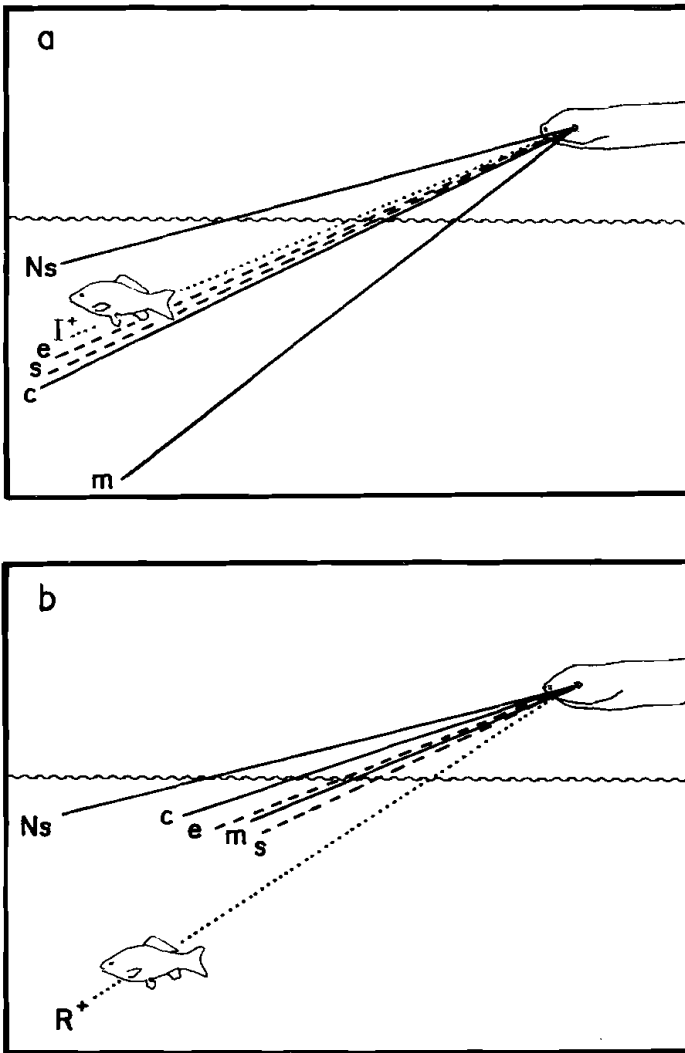


Fig. 2 (a) Desviación angular promedio de la trayectoria de ataque con respecto a la imagen. (b) Desviación angular promedio con respecto a la posición real del pez. N.s. = *N. sipedon*; m = *T. melanogaster*; c = *T. couchi*; e = *T. elegans*; s = *T. sirtalis*.

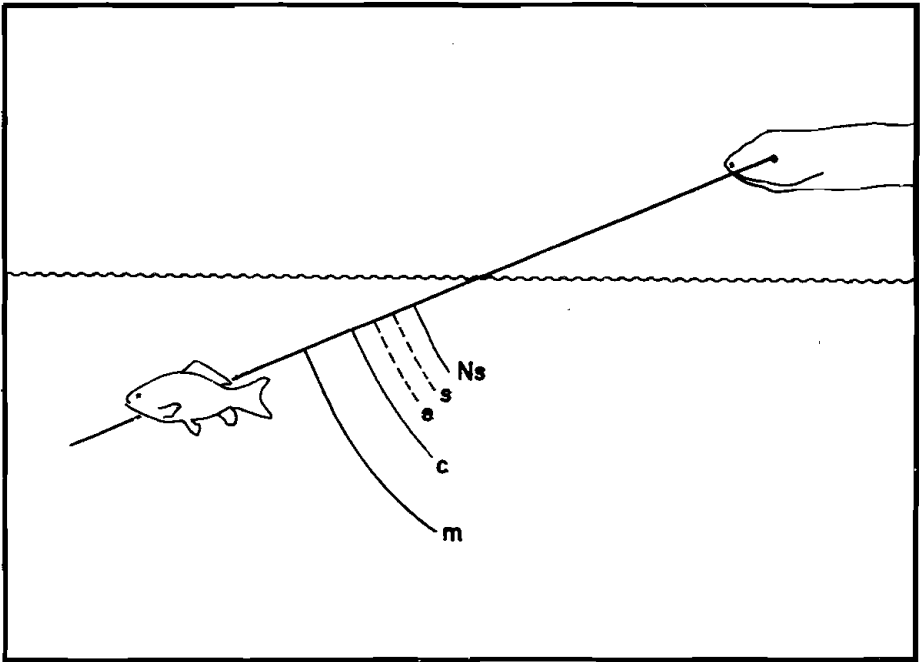


Fig. 3 Promedio del ángulo visual entre la imagen y la posición real del pez (Angulo B).

las generalistas para V4. Este último resultado, está claramente influido por la poca velocidad de la especialista *T. couchi*. Los resultados indicaron que *N. sipedon* ataca a una velocidad menor que las especialistas y las generalistas en conjunto, la especialista *T. melanogaster* resultó la especie más veloz no existiendo una diferencia significativa en las velocidades de las especialistas comparadas entre sí (Cuadro 3).

DISCUSION

Los resultados indican que *T. melanogaster* desarrolló ataques en trayectorias significativamente diferentes a las empleadas por las generalistas con respecto a la posición aparente. Las especialistas atacaron empleando trayectorias negativas de ataque, lo que implicaría la posesión de un mecanismo compensatorio de la refracción ya que todo ataque dirigido hacia abajo de la posición aparente, tiene mayores probabilidades de encuentro con la posición real de la presa. Sin embargo la desviación angular del ataque con respecto a la posición real del pez tiene valores similares para especialistas y generalistas. La explicación de este resultado es que en promedio, *T. melanogaster* desencadenó ataques en condiciones de mayor separación de las posiciones real y aparente que sus congéneres generalistas. Es claro que una desviación angular equivalente, en condiciones de mayor refracción, implica mejor compensación. Esto nos lleva a considerar el hecho de que *T. melanogaster* atacó en condiciones que incrementan su problema de refracción lo cual resulta paradójico tratándose de organismos especializados en el forrajeo acuático. Una posible explicación podría ser la de que las especialistas poseen un mayor desarrollo visual que permite una detección de la presa a mayor distancia (ver Drummond 1983).

Los resultados indican que la especialista acuática *T. melanogaster*, desencadena ataques a una velocidad mayor que el resto de las especies analizadas ($\bar{x} = 108$ cm./seg. para la toma 4 y 99.8 cm./seg. para el fin de ataque), lo cual confirma parcialmente la predicción que implicaba ataques más veloces por parte de las especialistas. En el caso de *T. couchi*, esta presenta un cuerpo de resultados similar al de sus congéneres generalistas.

La fuerte asociación que existe entre *N. sipedon* y el medio acuático sugerirá en esta especie el desarrollo de un proceso de especialización en sus técnicas de forrajeo acuático. Sin embargo esta culebra presento los ataques

con menor compensación, además de realizar los ataques con menor velocidad. Este resultado confirma lo encontrado por Drummond (1985), que reporta en *N. sipedon* un repertorio de forrajeo más parecido al de las generalistas. Los datos sugieren también que *T. couchi*, pese a realizar ataques negativos de manera consistente presenta un patrón de forrajeo anfíbio que no difiere significativamente del presentado por sus congéneres generalistas.

La refracción como un problema biológico, afecta diversas actividades en una gran variedad de organismos, y el estudio de los mecanismos utilizados por los animales para superar el problema de la refracción es aun incipiente. El único reporte en la literatura especializada hasta donde sabemos, lo ofrece Dill (1977) quien puso a prueba la capacidad de el pez arquero *Toxotes chatareus*, para "escupir" un chorro de agua desde una posición subacuática a insectos aéreos haciéndolos caer. El ojo del pez permanece bajo el agua, lo que implica un problema óptico. Los resultados de este tipo de estudios se inscriben no solo en el marco de la óptica, sino que a través de la comparación de diferentes especies con un ancestro común podemos sondear los mecanismos de acción de la selección natural sobre los elementos particulares de los patrones de conducta.

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Francisco Soto y a la Dra. Concepción Perez de C. por la elaboración del programa para la localización de la imagen al M en C Constantino Macías, al Dr. Jorge Soberón, y a la M en C Miriam Benabib por los comentarios y sugerencias al presente trabajo.

LITERATURA CITADA

Buckley, F. G. and Buckley, P.A. 1974. Comparative feeding ecology of wintering adult and juvenile royal terns. *Ecology* 55: 1053-1063.

- Dill, L. M.** 1977. Refraction and the spitting behavior of the archerfish (*Toxotes chatareus*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 2: 169-184.
- Drummond, H.** 1983. Aquatic foraging in garter snakes: a comparison of specialists and generalists. *Behaviour.* 86: 1-30.
- Drummond, H.** 1985. The role of vision in the predatory behaviour of Natricine snakes. *Anim. Behav.* 33: 206-215.
- Drummond, H. and Macías, C.** 1988. Limitations of a generalist: a field comparison of foraging snakes. *Behaviour.* 108: 23-43.
- Ficken, R.W. and Wilmot, L.B.** 1968. Do facial eye-stripes function in avian vision? *Amer. Midl. Naturalist.* 79: 522-523.
- Gibbons, J. D.** 1976. Nonparametric methods for quantitative analysis. International series in decision processes. Holt, Rinehart and Winston, NY.
- Harris, M.P.** 1975. Unusual feeding by the blue-footed booby. *Auk.* 92: 601-602.
- Huey, R. and Hertz, P.** 1983. Is a Jack of all temperatures a master of none?. *Evolution.* 38 (2): 441-444.
- Laverty, T. and Plowright, R.** 1988. Flower handling by bumblebees: A comparison of specialists and generalists. *Animal Behaviour.* 36: 733-740.
- Machlis, L. and Dodd, P. and Fentress, J.** 1985. The pooling fallacy: Problems arising when individuals contribute more than one observation the data set. *Z. Tierpsychol.* 68: 201-214.
- Morse, D.** 1980. Behavioral mechanisms in Ecology. Harvard University Press. Cambridge Massachusetts and London England.
- Pianka, E.** 1974. Evolutionary Ecology. Harper and Row: New York.

Salt, G.W. and Willard, D.E. 1971. The hunting behavior and success of Forster's tern. *Ecology*. 52: 989-998.

Schreiber, R.W. and Woolfenden, G.E. and Curtsinger, W.E. 1975. Prey capture by the brown pelican. *Auk*. 92: 649-654.

Sears, S.W. 1949. *Optics*. Addison-Wesley Press, Inc.

Shaeffel, J. and Queiroz, A. 1988. Underwater foraging in garter snakes. En prep.