

Efecto de la selección natural sobre el número de vértebras y velocidad de nado en la serpiente jarretera *Thamnophis eques*, Reuss (Reptilia: Serpentes)

Victor Aguirre-Hidalgo^{*}, Javier Manjarrez^{**}, Constantino Macías García^{***}, Crystian S. Venegas-Barrera[†], Ricardo Clark-Tapia^{*}, Raquel Hernández-Meneses^{‡†}

Resumen

Efecto de la selección natural sobre el número de vértebras y velocidad de nado en la serpiente jarretera *Thamnophis eques*, Reuss (Reptilia: Serpentes). Para evaluar el efecto de la selección natural sobre el número de escamas ventrales/vértebras se sometieron a culebras adultas y crías de la especie *Thamnophis eques*, provenientes de dos poblaciones del Estado de México (Acambay y El Cerrillo), a pruebas de velocidad de nado. El análisis mostró que un tipo de selección direccional opera sobre la velocidad máxima y velocidad promedio de nado en los adultos de Acambay y crías de El Cerrillo. La presión de selección direccional actúa en contra del fenotipo con más escamas ventrales/vértebras. En las culebras adultas de El Cerrillo no se detectó selección direccional. Se propone que la selección natural actúa en contra de las culebras con más escamas por unidad de cuerpo limitando el desempeño natatorio.

Palabras clave: Acambay, análisis de selección, desempeño natatorio, El Cerrillo, selección direccional.

Abstract

Natural selection effect on number of vertebrae and swimming speed in the mexican garter snake *Thamnophis eques*, Reuss (Reptilia: Serpentes). Analysis of natural selection was used in Adult and newborn garter snakes *Thamnophis eques* from two populations (Acambay and El Cerrillo). We compared ventral scales/vertebrae number and maximum and mean swimming speed. In adult and newborn snakes from Acambay and El Cerrillo we detected directional selection against snakes with more ventral scales/vertebrae. In adult snakes from El Cerrillo directional selection was not detected. We propose that directional selection is acting against snakes with more vertebral scales/vertebrae because of the increase in vertebrae number will decrease swimming speed ability.

Key words: Acambay, directional selection, El Cerrillo, selection analysis, swimming speed.

Introducción

Los organismos presupuestan su energía disponible en tres procesos principales: mantenimiento, crecimiento y reproducción (Gadgil & Bossert 1970), invirtiendo diferencialmente su energía disponible en cada uno de estos procesos (Charlesworth 1994). El modo en que dicha energía es distribuida variará dependiendo de una serie de factores tanto intrínsecos como

extrínsecos al organismo, de tal manera que logren maximizar su contribución individual a la siguiente generación (Stearns 1989, Gasser *et al.* 2000, Ranta *et al.* 2002).

Caracterizar la manera en que la selección natural promueve la distribución diferencial del balance energético para individuo y cómo se refleja en las poblaciones naturales ha sido un área de interés en biología. Lo

^{*} Instituto de Estudios Ambientales, Universidad de la Sierra Juárez, Avenida Universidad S/N, Ixtlán de Juárez, Oaxaca, México, CP 68725. Correo electrónico: victor@juppa.unsj.edu.mx

^{**} Centro de Investigación en Recursos Bióticos. Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma del Estado de México.

^{***} Departamento de Ecología Evolutiva, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F., CP 04510.

[†] División de Estudios de Posgrado e Investigación, Instituto Tecnológico de Victoria, C.P. 87010, Ciudad Victoria, Tamaulipas. Mexico.

^{‡†} Escuela Nacional Preparatoria, Plantel 8 Miguel E. Schulz. Av. Lomas de Plateros S/N esquina Francisco P. Miranda, Colonia Merced Gómez, Delegación Álvaro Obregón. C.P. 01600, México D.F.

anterior ha sido difícil dilucidar, ya que la Selección Natural no actúa típicamente sobre un solo rasgo fenotípico, sino sobre un conjunto de caracteres correlacionados (Lande & Arnold 1983). Ejemplo de lo anterior son los trabajos para evaluar el desempeño locomotor en serpientes.

Debido a su amplia plasticidad y capacidad para adaptarse a casi todos los tipos de hábitat, las serpientes han sido recurrentemente utilizadas para evaluar cómo su desempeño en su hábitat se asocia con caracteres morfológicos, y como dichos caracteres morfológicos pueden generar diferentes respuestas evolutivas con el fin de incrementar su eficiencia locomotora, ya sea minimizando el gasto de energía, o disminuyendo el riesgo de mortalidad (Kerfoot 1970, Gans 1986, Cundall 1987, Brodie III *et al.* 1996, Kelley *et al.* 1997, Wang *et al.* 2013). Por otro lado, se ha comprobado que dichos caracteres morfológicos presentan plasticidad fenotípica, y que además están sujetos a la acción de selección natural (Arnold & Bennett 1984, Wilson & James 2004, Aubret 2007).

Un carácter morfológico comúnmente asociado al desempeño locomotor en el grupo Squamata (lagartijas y serpientes; Kerfoot 1970) es la relación entre el número de escamas ventrales y vértebras. Esta relación vértebras y escamas es constante para cada individuo, pero variable dentro de la población; además también varía tanto intra como inter-específicamente. Cada vértebra tiene asociado un paquete muscular por lo que el desempeño locomotor en las culebras se considera una consecuencia funcional de la variación morfológica del número de vértebras que están conectadas con la musculatura axial, con las costillas a cada lado del tronco y con las escamas ventrales. Durante la locomoción de las culebras, las vértebras del tronco se articulan y le dan flexibilidad (Jayne 1986), mientras que la función de las escamas ventrales es generar puntos de apoyo con el sustrato (Gans 1962, Cundall 1987). Por ejemplo, en ambientes acuáticos el mayor desplazamiento se logra a partir de minimizar los puntos de flexión al disminuir el número de vértebras. Por el contrario, en ambientes terrestres las

serpientes logran mayor movilidad al aumentar el número de puntos de apoyo, por lo que hay mayor ventaja si se incrementa el número de vértebras y músculos asociados (Jayne 1982). En todos los casos, el número de vértebras está muy vinculado con el desempeño locomotor en cada medio; por ejemplo, las serpientes terrestres tienden a ser más rápidas en un sustrato terrestre comparadas con las acuáticas (Isaac & Gregory 2007). Por otro lado, investigaciones sobre locomoción en las serpientes han relacionado su morfología con el gasto energético, y particularmente con aspectos de supervivencia (Lindell *et al.* 1993, Forsman *et al.* 1994, Shine 2000). Además, debido a que el número de escamas-vértebra es variable a nivel intra e inter-específicamente en las serpientes, es un carácter que ha sido recurrentemente utilizado como un atributo sujeto a selección natural (Jayne 1985).

Originalmente se pensaba que la selección natural no ejercía influencia directa sobre el número de escamas en las serpientes (Kerfoot 1970). Posteriormente, el trabajo realizado por Arnold (1988) mostró la acción de la selección estabilizadora, favoreciendo un proceso microevolutivo hacia un número intermedio de escamas ventrales en una población de *Thamnophis elegans*, Baird. Trabajos posteriores han aportado evidencias respecto a la influencia de la selección natural sobre el número de escamas en serpientes y lagartijas (*i.e.* Dohm & Garland 1993, Calsbeek *et al.* 2006). Estudios comparativos sugieren una tendencia evolutiva en la reducción del número de escamas ventrales dentro de un medio acuático mientras que por el contrario, las serpientes arborícolas tienden a tener un mayor número de vértebras que las especies terrestres (Cundall 1987, Lillywhite & Enderson 1993) y las especies terrestres generalmente tienen más vértebras que las acuáticas (Jayne 1982). En el caso de serpientes semiacuáticas, su morfología debe permitirles moverse en dos distintos tipos de medios. Un ejemplo de serpiente semiacuática es *Thamnophis eques*, Reuss.

En México, el nicho de serpientes de agua no venenosas está ocupado por dos géneros: *Thamnophis* y *Nerodia* (Conant 1969). *Thamnophis* (serpiente jarretera) pertenece a

la subfamilia Natricinae, la cual se caracteriza por sus costumbres semiacuáticas. *T. eques* se encuentra ampliamente distribuida en el Altiplano Mexicano (Conant 1963, Drummond & Macías García 1984); en los lugares donde existen pozas, canales de riego, lagunas, ciénegas, y ojos de agua (Drummond & Macías-García 1989). Su dieta está clasificada como del tipo generalista (Malnate 1960) ya que se alimenta organismos acuáticos como los renacuajos, sanguijuelas, peces y lombrices, y de organismos terrestres como los roedores, y aves (Macías García & Drummond 1988, Manjarrez 1998).

En este trabajo se evaluó el efecto que el número de escamas ventrales/vértebras tiene sobre el desempeño natatorio (velocidad máxima y velocidad promedio) tanto en crías como en adultos de la culebra jarretera *Thamnophis eques*, Reuss.

Material y Métodos

Las culebras fueron obtenidas de dos poblaciones del Estado de México: El Cerrillo y Acambay. El Cerrillo

Se encuentra a 13 km al Noreste de la Ciudad de Toluca (19° 42' N, 99° 42' O). Es un pastizal plano de aproximadamente 20 ha, junto a un cuerpo de agua artificial llamado "Bordo las maravillas" El Bordo se encuentra al Oeste del campus universitario del Cerrillo de la Universidad Autónoma del Estado de México. En El Cerrillo la altitud es de 2550 msnm, la precipitación total anual es de 500-600 mm y la temperatura media anual de 15°C (Manjarrez & Macías García 1993).

Acambay

Se localiza en una planicie lacustre-aluvial poco inclinada en la porción alta de la cuenca del Río Lerma al norte de Toluca y a 80 km. al noreste de El Cerrillo. (19°57' N y 99°50' O), a una altitud de 2544 msnm. En la zona hay micro embalses naturales y artificiales utilizados para la irrigación de las tierra agrícolas (López-Blanco & Zambrano-González 2000). La precipitación total anual es de 589 mm, con una temperatura media anual de 13.5°C, con máxima de 25°C y mínima de 2.4°C.

En ambas localidades las culebras fueron colectadas manualmente, de cada individuo se registró la longitud hocico-cloaca (LHC, cm); la longitud total (LT, cm); la masa (g) y el sexo, por inspección del grosor de la base de la cola en adultos y por eversión de los hemipenes en juveniles y crías (Manjarrez & Macías García 1993). Además se contó el número de escamas ventrales, el cual está relacionado con el número de vértebras (Arnold 1988). Las hembras adultas fueron palpadas ventralmente para detectar la presencia de embriones. En el Cerrillo se colectaron 5 hembras grávidas las cuales fueron mantenidas en cautiverio hasta el nacimiento de sus 45 crías.

En el laboratorio cada culebra adulta se mantuvo en un terrario individual de vidrio (50 x 25 x 30 cm), dotado de una hoja de papel periódico como sustrato, un recipiente de agua y un refugio de barro, bajo un fotoperiodo de 12 x 12, y un foco de 100w para mantener una temperatura ambiental entre los 20°C y 26°C (Fitch 1987).

A las crías nacidas en laboratorio se les tomaron los mismos datos que a las capturadas y se colocaron individualmente en cajas de plástico (25 x 15 x 10 cm), con hoja de papel y recipiente de agua.

La alimentación en el laboratorio consistió de peces de diversas especies (*Xiphophorus* sp. y *Heterandria* sp.), ofrecidos vivos semanalmente en los recipientes con agua; el número de peces varió dependiendo del tamaño de la culebra.

Al finalizar las pruebas en laboratorio, cada una de las serpientes capturadas fue liberada en su respectiva localidad. Las crías nacidas en laboratorio fueron liberadas en la localidad de captura de la madre.

Conteo de vértebras

Para verificar que el número de escamas ventrales es equivalente con el número de vértebras (relación escamas ventrales /vértebras de 0.99 - 1; (Tabla I), se obtuvieron imágenes de rayos-X de nueve culebras adultas; para el resto de las culebras el conteo del número de escamas ventrales se utilizó como estimador del número de vértebras.

Tabla I. Número de escamas ventrales y de vértebras en nueve culebras adultas de *T. eques* de las localidades de El Cerrillo y Acambay. El número de vértebras fue contado a partir de placas de radiografías

Número de escamas	Número de vértebras	Escamas/Vértebras
174	174	1
163	162	1
156	157	0.99
157	158	0.99
171	172	0.99
161	161	1
154	154	1
155	155	1
168	168	1

Velocidad de nado

A cada culebra adulta se le registró la velocidad de nado utilizando un canal de 5.20 m de largo x 0.40 m de ancho y 0.25 m de profundidad. El canal mantuvo un volumen constante agua sin movimiento. En crías (15-20.3 cm LHC; Manjarrez & Macías García 1993) se utilizó un canal de acrílico de sección triangular de 2.0 m de largo x 0.20 m de ancho y 0.12 m de profundidad, lleno con un volumen constante de agua sin movimiento.

En ambos canales la temperatura del agua se mantuvo entre los 24-26° C, temperatura a la cual las culebras están activas en condiciones naturales dentro del agua (Manjarrez & Drummond 1996). Con el fin de asegurarse que la temperatura de las culebras fuera similar a la temperatura ambiente, la cual se mantuvo dentro de los rangos de 25-29° C (Macías García & Drummond 1988), cada culebra fue trasladada al cuarto de prueba 20 minutos antes de realizar las mediciones de la velocidad de nado.

Para medir el desempeño natatorio la culebra fue introducida en el canal sujetándola por la cola y soltada al momento en que efectuaba movimientos de huida. Se registró con un cronómetro el tiempo (en segundos) que tardaba la culebra en cubrir una distancia de 3 m (adultos) en el canal grande o 1.5 m en el triangular (críos). Esta distancia se denominó un "recorrido". El procedimiento se repitió tanto en el recorrido de ida como en el de

regreso, evitando que la culebra tuviera tiempos de reposo. El número máximo de registros por culebra fue de 15 recorridos. Para minimizar la variabilidad en los datos, la prueba se dio por finalizada al momento en que la serpiente dejó de nadar tres o más veces consecutivas durante un recorrido, o se detuviera tres veces durante toda la prueba o al cubrir los 15 recorridos. El registro de la velocidad de nado se consideró válido solamente si la culebra terminó cada recorrido sin haberse detenido. Para los análisis de velocidad se consideró la velocidad de nado mínima como la mínima velocidad registrada para cada culebra durante todos sus recorridos. La media aritmética se utilizó como representante de la velocidad de promedio de cada culebra. La velocidad de nado máximo fue el registro más rápido de velocidad de cada culebra durante todos sus recorridos.

Análisis de los datos

El análisis de desempeño se realizó comparando la velocidad entre las poblaciones de Acambay (n=15) y el Cerrillo (n=27). Debido al bajo número de juveniles disponibles (n=8) la comparación entre categorías de edad, sólo se hizo entre crías (n=44) y adultos (n=36). El efecto de la velocidad de las culebras en relación al tamaño del cuerpo y el número de escamas fue cuantificado utilizando el análisis de selección fenotípica (Lande & Arnold 1983, Nuñez-Farfan 1993), a través de una regresión parcial del rasgo fenotípico (velocidad de nado) contra la adecuación relativa de cada culebra, definida como la velocidad promedio desarrollada por cada culebra entre la velocidad de nado promedio de la población. Para estandarizar el número de vértebras y el tamaño se obtuvo el cociente número de vértebras/LHC de cada culebra.

Resultados

Número de vértebras

Las culebras adultas de Acambay y El Cerrillo no difieren en el número de escamas ventrales-vértebras (160.3 ± 7.5 y 159.4 ± 4.3 respectivamente; t-student = 0.27, g.l. = 21, P = 0.78), pero sí hay diferencias en la desviación estándar entre ambas poblaciones (F = 2.82, g.l. =

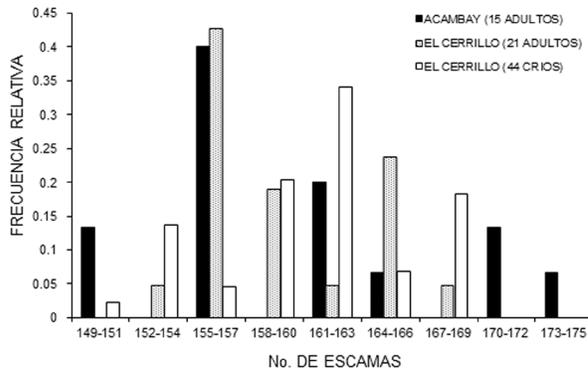


Figura 1. Histograma de frecuencias relativas del número de escamas ventrales-vértebras en culebras del Cerrillo y las adultas de Acambay.

21, $P = 0.017$). La diferencia en variabilidad en el número de escamas entre ambas localidades es debida a que en la población de Acambay ocurrieron las culebras con más y las culebras con menos escamas ventrales (Fig. 1). Por otro lado, las crías de El Cerrillo tuvieron mayor variabilidad de este carácter (160.84 ± 4.72) que las culebras adultas de El Cerrillo.

Velocidad de nado

Las culebras adultas de Acambay lograron una velocidad máxima ($57.13 \pm 13.42 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$), significativamente mayor que la desarrollada por las culebras de El Cerrillo ($45.99 \pm 10.27 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$; $t = 2.67$, g.l. = 25, $P = 0.01$). La velocidad promedio de ambas localidades fue similar (Acambay $35.47 \pm 10.43 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$ y El Cerrillo $30.33 \pm 7.62 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$; $t = 1.61$, g.l. = 24, $p = 0.11$). En crías no se pudieron hacer comparaciones entre poblaciones porque solo se tuvieron individuos de El Cerrillo (Tabla II).

Tabla II. Valores de velocidad máxima y promedio en cm/s y desviación estándar en culebras adultas de *T. eques* de Acambay y El Cerrillo y crías de El Cerrillo.

	Velocidad promedio (m/seg)		Velocidad máxima (m/seg)	
	Prom.	Desv. Est.	Prom.	Desv. Est.
Acambay	35.475	10.433	57.130	13.421
El Cerrillo	30.335	7.621	45.989	10.272
Crías	15.272	5.039	25.536	13.251

Análisis de selección

Los análisis de regresión lineal para estimar la selección direccional fueron significativos en la población de Acambay (Tabla IIIA; Figs. 2A y 2B), pero no para El Cerrillo (Tabla IIIB;

Figs. 3A y 3B). En las crías (Tabla IIIC; Figs. 4A y 4B), el análisis de selección direccional fue significativo y con el mismo signo (-) de β (gradiente de selección direccional) que las culebras de Acambay. Este signo, bajo los criterios de Lande & Arnold (1983), indica que la selección direccional opera a favor del fenotipo con menos escamas por unidad de longitud del cuerpo durante el movimiento natatorio, tanto

Tabla IIIA. Análisis de selección sobre el número de escamas por unidad de cuerpo y la velocidad de nado máxima y promedio en *T. eques* de la población de Acambay (error estándar en paréntesis).

Desempeño	β	β'	R^2	t	P
Vel. Máx.	-6.262 (2.881)	-0.516	0.267	-2.173	0.049
Vel. Prom.	-6.362 (1.931)	-0.675	0.455	-3.29	0.006

$n = 15$

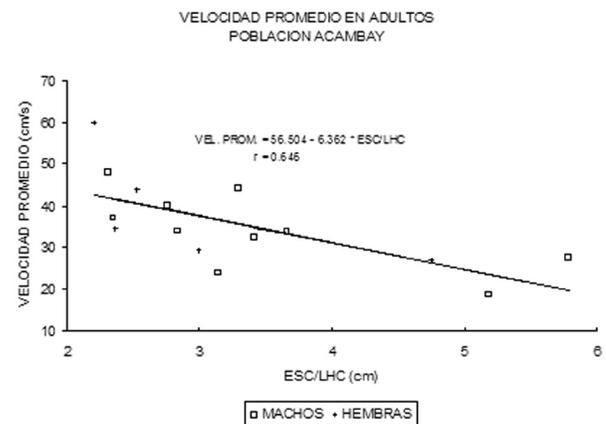


Figura 2A. Regresión lineal entre velocidad promedio y la relación ESC/LHC en las culebras adultas de la población de Acambay.

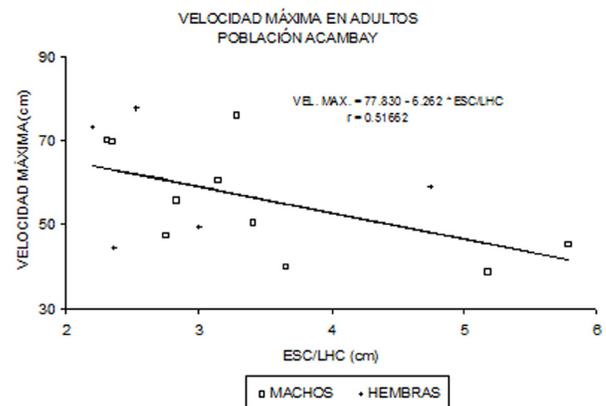


Figura 2B. Regresión lineal entre velocidad máxima y la relación ESC/LHC en las culebras adultas de la población de Acambay.

para las culebras adultas de ambas poblaciones como para las crías. El gradiente de selección direccional (β) puede expresarse en términos estandarizados del fenotipo (β'). El signo negativo de β' indica que una disminución en el número de escamas en una desviación estándar (con relación al tamaño de la culebra) podría reflejarse en un mejor desempeño

natatorio. En la población de Acambay el desempeño natatorio tendría un incremento del 51.6%, y 67.5% en las velocidades máxima y promedio respectivamente. En crías sería del 39.5% y 44.8% en las velocidades máxima y velocidad promedio respectivamente. En las culebras de El Cerrillo los valores β' de cada velocidad no fueron significativos.

Tabla IIIB. Análisis de selección sobre el número de escamas por unidad de cuerpo y la velocidad de nado máxima y promedio en adultos de *T. eques* de la población de El Cerrillo (error estándar en paréntesis).

Desempeño	β	β'	R^2	t	P
Vel. Máx.	-5.928 (3.536)	-0.367	0.135	-1.676	0.110
Vel. Prom.	-3.123 (2.721)	-0.260	0.068	-1.146	0.266

n=16

Tabla IIIC. Análisis de selección sobre el número de escamas por unidad de cuerpo y la velocidad de nado máxima y promedio en crías de *T. eques* de la población de El Cerrillo (errores estándar en paréntesis).

Desempeño	β	β'	R^2	t	P
Vel. Máx.	-5.868 (2.103)	-0.395	0.156	-2.789	0.007
Vel. Prom.	-2.352 (0.723)	-0.448	0.200	-3.249	0.002

n=44

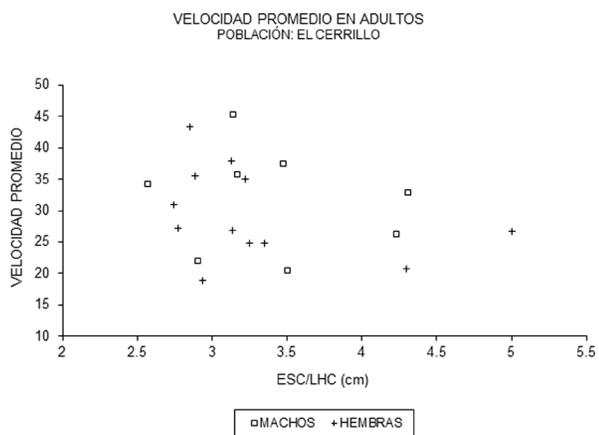


Figura 3A. Regresión lineal entre velocidad promedio y la relación ESC/LHC en las culebras adultas de la población de El Cerrillo.

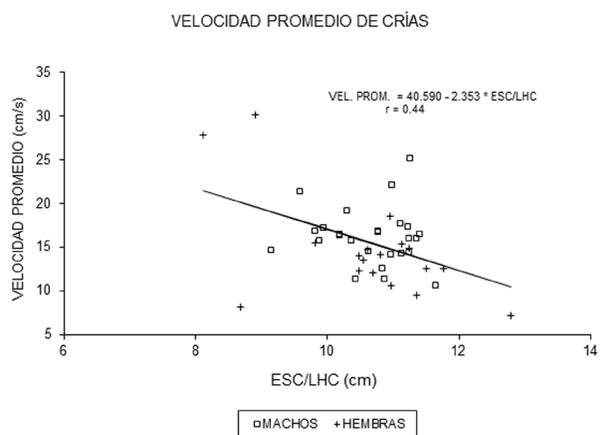


Figura 4A. Regresión lineal entre velocidad promedio y la relación ESC/LHC en culebras crías de la población de El Cerrillo.

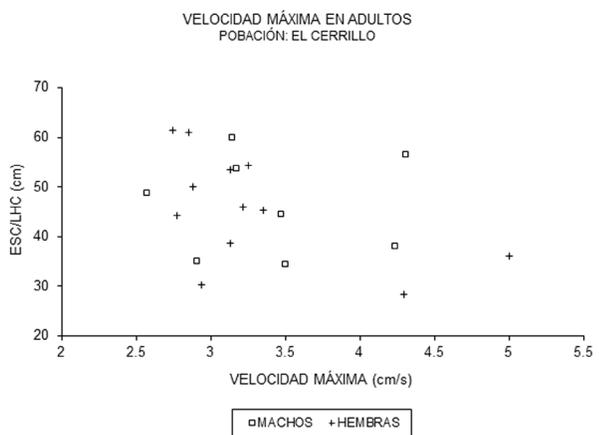


Figura 3B. Regresión lineal entre velocidad máxima y la relación ESC/LHC en culebras adultas de la población de El Cerrillo.

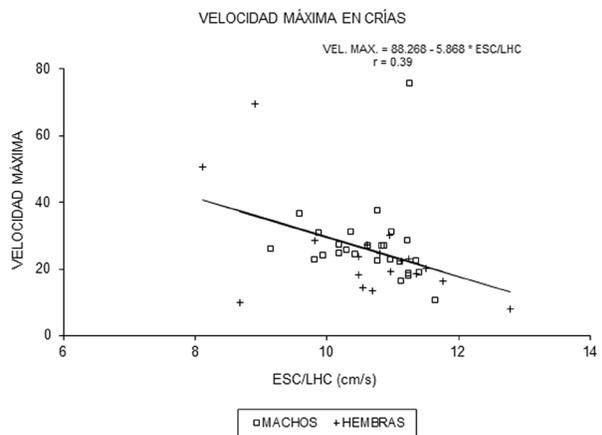


Figura 4B. Regresión lineal entre velocidad máxima y la relación ESC/LHC en culebras crías de la población de El Cerrillo.

Discusión

Nuestros datos indican que la variabilidad en el número de escamas no sólo se presenta en adultos sino que es mayor en las crías, por lo que se sugiere que en el transcurso de cría a adulto disminuye la variación fenotípica, quizás por efecto de la selección natural (Carrier 1996). Trabajos previos realizados con las serpientes *Thamnophis radix*, y *Vipera berus* (Arnold & Bennet 1988, Lindell *et al.* 1993) han señalado que el número de escamas ventrales puede tener un efecto importante en la tasa de sobrevivencia entre individuos, más si esta variación está asociada a una diferencia en desempeño (Irschick *et al.* 2008).

A partir de los análisis de velocidad creemos que, en la población de El Cerrillo, la presión selectiva ocurre principalmente sobre culebras en estado juvenil, lo que podría explicar la ausencia de una asociación entre fenotipo y desempeño (*i.e.* de selección) en los adultos de esa localidad.

Nuestros estimadores sugieren que, en la población de Acambay, los adultos también están sujetos a presión de selección en contra de individuos con mayor número de escamas ventrales, lo que podría significar que la presión sobre crías y juveniles todavía no erosiona la variabilidad genotípica y, por lo tanto, la selección en adultos todavía tiene suficiente varianza sobre la cual operar. Se hace, en todo caso, necesario estimar la selección sobre crías en esta población.

Respecto a la asociación entre número de escamas ventrales/vértebras y la velocidad de nado (velocidad máxima y promedio), concluimos que existe una relación negativa, por lo que las culebras con menor número de escamas tienden a presentar una mayor velocidad de nado. Es decir, en los individuos con muchas escamas ventrales el desplazamiento en agua será más lento que en individuos con pocas escamas, tal como lo predicen los estudios comparativos; por lo que el número de escamas ventrales resulta un factor importante para el movimiento en cada ambiente, (Gray 1946, Kerfoot 1970, Cundall 1987, Jayne 1988).

En nuestro trabajo, la asociación desempeño-número de escamas ventrales es evidente en las culebras de la población de Acambay, y podría constituir una demostración de la relación negativa entre el número

de vértebras y el desplazamiento en agua (Jayne 1982). En esta población los individuos mostraron un mejor desempeño natatorio conforme el número vértebras fue menor en relación a la longitud del cuerpo.

En crías de El Cerrillo la hipótesis se sigue cumpliendo, es decir, también están sujetas a la misma presión de selección que las culebras de Acambay. Por otro lado, no se observó el mismo patrón en las culebras adultas de El Cerrillo. Se cree que lo anterior puede estar relacionado con la remoción, en las categorías previas, de la varianza sobre la que puede operar la selección. Estos resultados no se contraponen con lo encontrado por Jayne (1985) entre *Elaphe g. gutatta* y *Nerodia fasciata pictiventris*; ni con lo observado por Rogel-Salazar (2003) en su comparación de desempeño en tierra entre *T. eques* y *T. melanogaster*, la cual es de hábitos más acuáticos. Rogel-Salazar (2003) determinó que la velocidad terrestre desarrollada por *T. eques* es mayor a la desarrollada por *T. melanogaster*.

El tener una mayor cantidad de vértebras favorece una mayor flexibilidad (Jayne 1986), pero un menor número vértebras es benéfico en aquellos ambientes como el acuático, en donde se necesita de todo el cuerpo para la propulsión (Gans 1962, Jayne & Bennett 1990). Una primera conclusión de este trabajo es que el número de vértebras sí está asociado con el desempeño natatorio en la serpiente *T. eques*. Cabe señalar que las serpientes acuáticas desarrollan muchas de sus actividades en tierra (como la termorregulación, reproducción y nacimiento de sus crías), mientras que el forrajeo es la principal actividad en el agua (Ruben 1977, Drummond 1983, Pough & Groves 1983, Isaac & Gregory 2007).

Según Ford & Seigel (1989) la principal fuerza selectiva en las serpientes es la habilidad forrajera. Debido a que *T. eques* debe moverse en dos ambientes muy distintos (terrestre y acuático), su estructura morfológica requiere la acción de diferentes agentes biomecánicos para desplazarse (Cundall 1987). Por lo tanto, es posible que la estructura corporal de las serpientes semiacuáticas tenga que ser aquella que le permita desarrollar el mejor movimiento en ambos ambientes (Munk 2007), ello la llevaría a enfrentar una disyuntiva

entre tener una mejor propulsión en el agua, como ocurre en las serpientes acuáticas (Munk 2007), o mejorar el desplazamiento en la tierra a costa de perder movilidad en el agua (Shine & Shetty 2001). Bajo esta premisa se espera que la acción de selección natural esté actuando de manera similar a lo observado entre *Laticauda colubrina* y *L. laticaudata* (Shine & Shetty 2001), o entre *Natrix maura* y *N. natrix* (Isaac & Gregory 2007), especies que preferencialmente desarrollan sus actividad en uno de los dos hábitats y que por lo tanto presentan diferentes condiciones morfológicas (Bonnet *et al.* 2005).

Los resultados de este trabajo señalan que la selección natural favorecerá en el ambiente acuático a las culebras que tengan pocas vértebras con relación a su cuerpo. Falta aún evaluar el desempeño en tierra. Bajo los resultados obtenidos, no resulta completamente claro en qué punto del desarrollo ontogénico de las culebras actúa la selección en contra de las culebras con más vértebras.

Es posible que el resultado obtenido en este trabajo varíe entre poblaciones, como lo sugiere la reducida varianza en adultos de El Cerrillo en comparación con los de Acambay (y con sus propios críos). En resumen, este estudio muestra que el trabajar con esta característica morfológica (número vértebras), puede dar una información muy relevante en términos de desempeño y probablemente adecuación en las culebras. Nuestros resultados permiten inferir que los individuos que lleguen a la etapa reproductiva serán principalmente aquellos que tengan una estructura morfológica capaz de optimizar su desempeño natatorio, lo que en este caso significa tener pocas vértebras.

Agradecimientos

Este trabajo se realizó gracias al permiso de acceso al área de reserva de la Unidad "El Cerrillo" y a las facilidades de transporte vehicular otorgadas a VAH por Adán Aguirre Hidalgo. Se agradece a Juan Núñez Farfán su ayuda en los análisis estadísticos y en la interpretación de los estimadores de selección natural. El apoyo otorgado por PROMEP (UNSIJ-PTC-001) a VAH financió la preparación final del escrito.

Referencias

- Arnold, S. J. 1988. Quantitative genetics and selection in natural populations: microevolution of vertebral numbers in the garter snake *Thamnophis elegans*. Pp: 619-636 *In*: Weir, B. S., E. J. Eisen, M. J. Goodman, y G. Namkoong (eds.), *Proceeding of the Second International Conference on Quantitative Genetics*, Sinauer, USA.
- Arnold, S. J. & A. F. Bennett. 1984. Behavioural variation in natural populations III: Antipredator Displays in the garter snake *Thamnophis radix*. *Animal Behaviour* 32: 1108-1118.
- Arnold, S. J. & A. F. Bennett. 1988. Behavioural variation in natural populations V: Morphological correlates of locomotion in the garter snake (*Thamnophis radix*). *Biological Journal of the Linnean Society* 34: 175-190.
- Aubret, F., X. Bonnet & R. Shine. 2007. The role of adaptive plasticity in a major evolutionary transition: early aquatic experience affects locomotor performance of terrestrial snakes. *Functional Ecology* 21: 1154-1161.
- Bonnet, X., I. Ineich & R. Shine. 2005. Terrestrial locomotion in sea snakes: the effects of sex and species on cliff-climbing ability in sea kraits (Serpentes, Elapidae, Laticauda). *Biological Journal of the Linnean Society* 85: 433-441.
- Brodie III, E.D, A.J. Moore & F. Janzen. 1996. Visualizing and quantifying natural selection. *Trends in Ecology and Evolution* 10: 313-318.
- Calsbeek, R., J. H. Knouft & T. B. Smith. 2006. Variation in scale numbers is consistent with ecologically based natural selection acting within and between lizard species. *Evolutionary Ecology* 20: 377-394.
- Carrier, D. R. 1996. Ontogenetic limits on locomotor performance. *Physiological Zoology* 69:R253-R258.
- Charlesworth, B. 1994. *Evolution in age-structured populations*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Conant, R. 1963. Semiaquatic snakes of the genus *Thamnophis* from the isolated drainage system of the Río Nazas and adjacent areas in Mexico. *Copeia* 63: 473-499.
- Conant, R. 1969. A review of the water snakes of the genus *Natrix* in Mexico. *Bulletin of The American Museum of Natural History* 142: 125-127.
- Cundall, D. 1987. Functional morphology. Pp: 106-142 *In*: Seigel, R. A., J. T. Collins & S. S. Novak (Eds.), *Snakes Ecology and Evolutionary Biology*. McGraw Hill. USA.
- Dohm, M. R. & T. Garland Jr. 1993. Quantitative Genetics of scale count in the Garter Snake *Thamnophis sirtalis*. *Copeia* 4: 987-1002.
- Drummond, H. 1983. Aquatic foraging in garter snakes a comparison of specialists and generalists. *Behaviour* 86: 1-30.
- Drummond, H. & C. Macías Garcia. 1984. Aprendizaje adaptativo en serpientes y la aproximación etológica.

- Revista Mexicana de Análisis de la Conducta 10: 172-192.
- Drummond, H. & C. Macías García. 1989. Limitation of a generalist: a field comparison of foraging snakes. *Behaviour* 108: 23-43.
- Fitch, H. S. 1987. Collecting and life-history techniques. Pp: 143-164 *In*: Seigel, R. A., J. T. Collins y S. S. Novak (eds.). *Snakes Ecology and Evolutionary Biology*. MacMillan Publishing Company. USA.
- Ford, N. B. & R. A. Seigel. 1989. Phenotypic plasticity in reproductive traits: Evidence from a viviparous snake. *Ecology* 70: 1768-1774.
- Forsman, A., J. Merila & L. E. Lindell. 1994. Do scale anomalies cause differential survival in *Vipera verus*? *Journal of Herpetology* 28: 435-440.
- Gadgil, M. & W. H. Bossert. 1970. Life historical consequences of natural selection. *The American Naturalist* 104: 1-24.
- Gans, C. 1962. Terrestrial locomotion without limbs. *American Zoologist* 2: 167-182.
- Gans, C. 1986. Locomotion of limbless vertebrates: pattern and evolution. *Herpetologica* 42: 33-46.
- Gasser, M., M. Kaiser, D. Berrigan & S. C. Stearns. 2000. Life-history correlates of evolution under high and low adult mortality. *Evolution* 54: 1260-1272.
- Gray, J. 1946. The mechanism of locomotion in snakes. *The Journal of Experimental Biology* 23: 101-123.
- Isaac, L. A. & P. T. Gregory. 2007. Aquatic versus terrestrial locomotion: comparative performance of two ecologically contrasting species of European natrix snakes *Journal of Zoology* 56: 56-62
- Irschick, D. J., J. J. Meyers, J. F. Husak & J-F. Le Galliard. 2008. How does selection operate on whole-organism functional performance capacities? A review and synthesis. *Evolutionary Ecology Research* 10: 177-196.
- Jayne, B. C. 1982. Comparative morphology of the semispinalis-spinalis muscle of snakes and correlations with locomotion and constriction. *Journal of Morphology* 172: 83-96.
- Jayne, B. C. 1985. Swimming in constricting *Elaphe g. guttata* and non-constricting *Nerodia fasciata pictiventris* colubrid snakes *Copeia* 1: 195-208.
- Jayne, B. C. 1986. Kinematics of terrestrial snake locomotion *Copeia* 4: 915-927.
- Jayne, B. C. 1988. Muscular mechanism of snake locomotion: an electromyographic study of the side-winding and concertina modes of *Crotalus cerastes*, *Nerodia fasciata* and *Elaphe obsoleta*. *The Journal of Experimental Biology* 140: 1-33.
- Jayne, B. C. & A. F. Bennett. 1990. Selection on locomotor performance capacity in a natural population of Garter Snakes. *Evolution*. 44: 1204-1229.
- Kerfoot C. W. 1970. The effect of functional changes upon the variability of lizard and snake body scale numbers. *Copeia* 2: 252-260.
- Kelley, K. C., S. J. Arnold & J. Glatstone 1997. The effects of substrate and vertebral number on locomotion in the garter snake *Thamnophis elegans*. *Functional Ecology* 11: 189-198.
- López-Blanco, J. & L. Zambrano-González 2000. Propiedades limneticas de sistemas dulceacuicolas pequeños en Acambay, México: correlación de datos de campo con imágenes de video en color (parte 1). *Investigaciones Geográficas (Mx)* 44: 64-84.
- Lande, R. & S. J. Arnold. 1983. The measurement of selection on correlated characters. *Evolution* 37: 1210-1226.
- Lindell, L. E., A. Forsman & J. Merilä. 1993. Variation in number of ventral scales in snakes: effects on body size, growth rate and survival in the adder, *Vipera berus*. *Journal of Zoology* 230: 101-115.
- Lindsdale, J. 1936. Variation in the dotted burrowing snake, *Chilomeniscus stramineus*. *Copeia* 1936: 232-234.
- Lillywhite, H & R. Henderson. 1993. Behavioural and functional ecology of arboreal snakes. Pp: 1-48 *In*: R.A. Seigel y J. T. Collins. *Snakes: Ecology and Behaviour*. MacGraw-Hill, Inc., USA.
- Macías García, C. & H. Drummond. 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.
- Malnate, E. W. 1960. Systematic division and evolution of the colubrid snakes genus *Natrix*, with comments on subfamily Natricinae. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 112: 41-71.
- Manjarrez, J. 1998. Ecology of the Mexican Garter snake *Thamnophis eques* at Toluca, Mexico. *Journal of Herpetology*, 32(3): 464-468.
- Manjarrez, S. F. J. & C. Macías-García. 1993. Variación Morfológica intrapoblacional en la culebra de agua *Thamnophis eques*. *Boletín de la Sociedad Herpetológica Mexicana* 5: 1-5.
- Manjarrez, J. & H. Drummond. 1996. Temperature-Limited activity in the garter snake *Thamnophis melanogaster*. *Ethology* 102:146-156.
- Munk, Y. 2007. Kinematics of swimming Garter Snakes (*Thamnophis sirtalis*). *Comparative Biochemistry and Physiology, Part A: Molecular & Integrative Physiology* 150:131-135.
- Nuñez-Farfán, J. S. 1991. Biología evolutiva de *Datura stramonium* L. En el centro de México; Selección Natural de la resistencia a los herbívoros, sistema de cruzamiento y variación genética intra e inter-poblacional. Tesis Doctoral. Universidad Nacional Autónoma de México. Mexico.
- Nuñez-Farfán, J. S. 1993. Selección natural en el campo:

- revisión de la evidencia reciente Pp: 19-59 In: Nuñez-Farfan, J. & C. Cordero (eds.), Tópicos de Biología Evolutiva. México.
- Pough, H. F. & J. D., Groves. 1983. Specializations of the body form and food habits of snakes. *American Zoologist* 23: 443-455.
- Ranta, E. D. T. & A. Kaitala. 2002. Environmental variability and semelparity *vs* iteroparity as life histories. *Journal of Theoretical Biology* 217: 391-396.
- Rogel-Salazar, G. 2003. Comparación de la velocidad de arranque terrestre en las culebras *Thamnophis eques* y *Thamnophis melanogaster*. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma del Estado de México.
- Ruben, J. A. 1977. Morphological correlates of predatory modes in the coachwhip (*Masticophis flagellum*) and rosy boa (*Lichanura roseofusca*). *Herpetologica* 33: 1-6.
- Shine, R. 2000. Vertebral numbers in male and female snakes: the roles of natural, sexual and fecundity selection. *Journal of Evolutionary Biology* 13: 455-465.
- Shine, R. & S. Shetty. 2001. Moving in two worlds: aquatic and terrestrial locomotion in sea snakes (*Laticauda colubrine*, Laticaudidae). *Journal of Evolutionary Biology* 14: 338-346.
- Stearns S.C. 1989. Trade-offs in life-history evolution. *Functional Ecology* 3: 259-268.
- Wang, S., H. B. Lillywhite, & Ming-Chung, Tu 2013. Locomotor performance of three sympatric species of sea kraits (*Laticauda* spp.) from Orchid Island, Taiwan. *Zoological Studies* 52:43.
- Wilson, R. S. & R. S. James. 2004. Constraints on muscular performance: trade-offs between power output and fatigue resistance. *Proceeding of the Royal Society Biological Sciences* 271: S222-S225.

Recibido:14 de marzo de 2013

Aceptado: 7 de julio de 2014