

UNIVERSIDAD NACIONAL DEL LITORAL

Facultad de Bioquímica y Ciencias Biológicas



Tesis para la obtención del Grado Académico de Doctor en Ciencias
Biológicas

**“ECOLOGÍA COMPARADA DE SERPIENTES OVÍPARAS Y
VIVÍPARAS EN EL LITORAL FLUVIAL DE LA ARGENTINA”**

GISELA BELLINI

Director de Tesis: Dr. Alejandro Giraudo

Lugar de realización: Instituto Nacional de Limnología - CONICET – UNL

- 2013 -

Índice

Agradecimientos	2
Resumen	3
Abstract	5
1. INTRODUCCIÓN	7
1.1 La estructura de las comunidades: dos hipótesis	7
1.2 Modos y estrategias reproductivas	10
1.3 Covariación en los atributos ecológicos de las serpientes	14
1.4 Especies en estudio	16
1.5 Integrando filogenia y ecología	20
Objetivos	21
Hipótesis	22
2. MATERIALES Y MÉTODOS	23
2.1 Área de estudio	23
2.2 Métodos	26
2.2.1 Especímenes	26
2.2.2 Toma de datos	27
2.2.3 Análisis de datos	28
3. RESULTADOS	39
3.1 Morfología	39
3.2 Madurez y dimorfismo sexual	48
3.3 Reproducción	51
3.4 Dieta	64
3.5 Influencia filogenética	80
4. DISCUSIÓN	92
4.1 Morfología, madurez y dimorfismo sexual	93
4.2 Reproducción	97
4.3 Dieta	101
4.4 Conclusiones	103
5. BIBLIOGRAFÍA	105

Agradecimientos

Quiero agradecer a todos los que han posibilitado este trabajo, ayudándome a formarme como persona y profesional. En primer lugar a mi director, Alejandro Giraud, por abrirme las puertas de su grupo de trabajo, y por todo lo brindado en estos cinco años, su constante guía, apoyo e inigualables enseñanzas, sin todo lo cual habría sido imposible concretar mi doctorado. A la Facultad de Bioquímica y Ciencias Biológicas de la UNL y CONICET, por brindarme la posibilidad de desarrollar mi doctorado. Al INALI por brindarme el espacio en donde llevar a cabo mi trabajo. A Vanesa Arzamendia por compartir su experiencia y conocimientos y hacer del box un ambiente de trabajo y amistad. A mis compañeros y amigos del laboratorio de herpetología: Silvia, Carla, Belén, Eugenia, Maximiliano, Andrés y Blas, por todos los momentos vividos y su ayuda desinteresada. A los curadores de las colecciones herpetológicas revisadas: Julián Faivovich (Museo Argentino de Ciencias Naturales), Beatriz Álvarez (Colección Herpetológica UNNE), Jorge Williams (Museo de La Plata), Gisela Bahler (Museo Antonio Serrano de Paraná). A Diego Baldo, Arturo Kehr, Leticia Mesa y Luis Espínola por sus aportes. A mis compañeros del INALI. A Víctor, mi cómplice de vida, por su paciencia y comprensión, aún cuando no entendía, por alentarme y darme fuerzas en los momentos de flaqueza. A mi papá y mamá por su amor incondicional, por contenerme y acompañarme y por juntar víboras para la nena. A mis hermanos por estar siempre y compartir mis logros y desaciertos. A Luciano por su ayuda y paciencia cuando se me “moría” la compu, a Pablo, Aldana, mi abuela, mis primos y mi tía por su cariño. A mis amigas, especialmente a Marisol y Alejandra por tantas charlas y mates de catarsis. A mis sobrinos, Fausto y Pilar, por tantos momentos de amor y dulzura.

Resumen

Las comunidades son sistemas complejos y dinámicos que cambian a lo largo del tiempo. Los primeros intentos por explicar como éstas se estructuraron implicaban fenómenos contemporáneos como las interacciones ecológicas entre especies (e. g. competición y predación), dando origen a la Hipótesis de la Competición-Predación (HCP). Esta se centra en factores recientes, sosteniendo que de estos surgen las diferencias ecológicas que promueven las interacciones entre las especies de ensamblajes locales. Recientemente, surge la Hipótesis de Historia Profunda (HHP), que sugiere que las divergencias profundas en la historia evolutiva de los organismos resultaron en una serie de características ecológicas que se mantienen en su mayor parte en las especies que forman parte de las comunidades actuales. Por lo tanto características ecológicas de las especies coexistentes pueden predecirse sobre la base de la filogenia, independientemente de la comunidad en la que las distintas especies residen actualmente. Ambas hipótesis, no son necesariamente mutuamente excluyentes, ya que tanto la estructura filogenética como las interacciones ecológicas pueden actuar conjuntamente para determinar la estructura de una comunidad. El modo y estrategias reproductivas en las serpientes reflejan tres características: diversidad, plasticidad y covariación con otras características, como la morfología, la dieta y el uso del hábitat. En los reptiles se reconocen actualmente dos modos reproductivos: oviparidad y viviparidad. Para explicar la transición oviparidad - viviparidad se generaron varias hipótesis en términos de “costos” y “beneficios” que implican ambos modos reproductivos para las serpientes. En este trabajo se evaluó la incidencia de factores ecológicos y filogenéticos en los sistemas reproductivos ovíparos y vivíparos de las serpientes neotropicales y su relación con aspectos morfológicos y ambientales para comprender su historia natural y ecología. Para esto se comparó la biología reproductiva y dieta de ocho especies ovíparas y siete vivíparas relacionadas y no relacionadas filogenéticamente (para evaluar incidencia de factores filogenéticos); y que utilizan diferentes hábitats (incidencia de factores ecológicos). Además se evaluaron diferentes hipótesis que favorecieron la aparición de la viviparidad en serpientes. Se estudiaron 1628 ejemplares mediante métodos estandarizados para analizar la morfología,

dimorfismo sexual, madurez, reproducción, dieta y superposición de nicho trófico. Para detectar si existe influencia filogenética en la dieta, reproducción y morfología, se utilizaron dos técnicas de ordenación. Primero un ordenamiento no canónico mediante un Análisis de Componentes Principales (PCA) de las variables morfológicas, de dieta y reproducción y luego un análisis directo mediante el Análisis de Ordenamiento Filogenético Canónico (CPO) comparando tres matrices de datos ecológicos (Y): una de morfología, una de dieta y otra de reproducción, con una segunda matriz (X) que contiene la filogenia codificada de todos los clados del ensamble, cada uno codificado por separado como una variable binaria.

Los datos apoyan las hipótesis sobre la menor frecuencia reproductiva en especies vivíparas respecto a especies ovíparas; y la denominada de “ambientes impredecibles”, que indica que en ambientes variables con condiciones cambiantes, las especies vivíparas deberían presentar un mejor ajuste de su reproducción en relación con las variaciones, es este caso las hidrológicas del río Paraná, en comparación con las ovíparas. La frecuencia de reproducción, el potencial reproductivo y la sincronización de las pariciones y posturas con el ciclo hidrológico y la disponibilidad de presas para alimentar a los neonatos, apoyan la HCP, debido a que independientemente del grupo filogenético al que pertenecen las especies estudiadas, las con el mismo modo reproductivo (ovíparas - vivíparas) se comportan de manera similar, siendo un indicio de que ajustaron su reproducción a ciclos ambientales. Sin embargo, los CPO indican que la morfología, el modo reproductivo, la duración del ciclo reproductivo, la fecundidad y la dieta sean características con mayor influencia filogenética, y por lo tanto más acordes con la HHP. Finalmente, se puede concluir que en la comunidad estudiada existe un efecto filogenético profundo que explica la mayor parte de la variación de la morfología y de los atributos reproductivos y alimentarios, aunque el uso del hábitat influye (en menor medida) en algunas características reproductivas y dietarias de algunas especies.

Abstract

Communities are complex and dynamic systems that change over time. The first attempts to explain how they were structured involving contemporary phenomena like ecological interactions between species (e.g. competition and predation), giving rise to the Competition - Predation Hypothesis (CPH). This focuses on recent factors, arguing that from these arise the differences that promote ecological interactions among species of local assemblies. Recently, emerges the Deep History Hypothesis (DHH), which suggests that profound differences in the evolutionary history of organisms resulted in a number of ecological features that remain largely on species that are part of existing communities. Thus, ecology of coexisting species can be predicted based on phylogeny, regardless of the community in which the different species currently reside. Both hypotheses are not necessarily mutually exclusive, as both phylogenetic structure as ecological interactions can act together to determine the structure of a community. The mode and reproductive strategies in snakes reflect three characteristics: diversity, plasticity and covariance with other features, such as morphology, diet and habitat use. In reptiles are recognized currently two reproductive modes: oviparity and viviparity. To explain the transition oviparity - viviparity were generated several hypotheses in terms of "costs" and "benefits" that both reproductive modes involving for snakes. In this study, I evaluated the impact of ecological and phylogenetic factors in oviparous and viviparous reproductive systems of Neotropical snakes and their relationship with morphological and environmental aspects to understand its natural history and ecology. For this I compared the reproductive biology and diet of eight viviparous and seven oviparous species, some of them phylogenetically related and other unrelated (to assess incidence of phylogenetic factors), and that use different habitats (incidence of ecological factors). I also evaluated different scenarios that favored the emergence of viviparity in snakes. I studied 1628 specimens using standardized methods to analyze the morphology, sexual dimorphism, maturity, reproduction, diet and niche overlap. To detect whether there is phylogenetic influence on diet, reproduction and morphology, I used two different types of analysis. First I conducted a Principal Component Analysis (PCA) of morphological variables, diet and reproduction and then a

Canonical Phylogenetic Ordination (CPO) comparing three ecological data matrix (Y): one of morphology, one of diet and another one of reproduction, with a second matrix (X) containing the coded phylogeny for all clades of the assembly, each separately coded as a binary variable.

The data support the hypothesis on the lower reproductive rate of viviparous species over oviparous ones, and the so-called "unpredictable environments", which indicates that in variable environments with changing conditions the viviparous species, should provide a better fit of reproduction in relation to the variations, in this case with the Paraná River hydrological variations, compared with oviparous species. The frequency of reproduction, reproductive potential and the synchronization of births and postures with the hydrological cycle and the availability of prey to feed neonates, support the CPH, because regardless of the phylogenetic group that the species studied belong, those with the same reproductive mode (oviparous - viviparous) behave similarly, being an indication that they adjusted their reproduction with environmental cycles. However, the CPO indicate that the morphology, reproductive mode, the duration of the reproductive cycle, fecundity and diet are more influenced by phylogenetic characteristics, and therefore more in line with the DHH. Finally, I can conclude that in the studied community exists a deep phylogenetic effect that explains most of the variation in the morphology and reproductive and feeding attributes, although the habitat use influences (to a lesser extent) in some reproductive and dietary characteristics of some species.

1. INTRODUCCIÓN

1.1 La estructura de las comunidades: dos hipótesis

En busca de comprender como actúan los mecanismos de la evolución, se ha tratado por años de reconstruir la historia de las especies (Paradis, 2006). El comparar observaciones hechas entre diferentes taxa es una tarea intuitiva y atractiva que ocurre desde tiempos remotos con el fin de entender la organización de las comunidades en que las especies coexisten (Harvey y Pagel, 1991; Webb et al., 2002). Durante el desarrollo del estudio comparado de las comunidades, surgió la siguiente pregunta: ¿qué es lo que determina la organización de una comunidad en el tiempo y en el espacio? (Cadle y Greene, 1993). Durante el siglo pasado las explicaciones dominantes de la ecología de comunidades predicaban que la estructuración de éstas resultaba de fenómenos contemporáneos como las interacciones ecológicas entre especies, tales como la competencia y predación (Pianka, 1973; Schoener, 1974; Winemiller y Pianka, 1990). A finales del siglo 20, comienza a desarrollarse la idea de que la estructura de las comunidades actuales puede tener una importante influencia filogenética, es decir, puede reflejar interacciones de las especies en el pasado (Cadle y Greene, 1993; Webb et al., 2002). Losos (1996) sostiene que si las especies podrían adaptarse rápidamente y sin restricciones, y si cualquier linaje podría ocurrir en cualquier comunidad, entonces las diferencias estructurales de las comunidades se deberían solo a factores ambientales. Sin embargo, los linajes difieren en su potencial evolutivo y están geográficamente restringidos, por lo que la composición de una comunidad tendría que ver con su historia. Este autor sostiene además que para entender la estructura contemporánea de las comunidades es necesario un vasto conocimiento de la historia de las mismas. Debido a que los efectos históricos sobre las comunidades son de larga data, las preguntas sobre las causas últimas no pueden responderse sólo con el conocimiento de las condiciones actuales operantes. Más aún, el ignorar la información histórica que provee la perspectiva filogenética puede llevar a conclusiones erróneas sobre la estructura de una comunidad (Losos, 1996). Algunos de los trabajos pioneros que abordaron la influencia filogenética y biogeográfica en la estructuración de las

comunidades, se desarrollaron en estudios centrados en comunidades de serpientes Neotropicales, y fueron publicados por Cadle (1985) y Cadle y Greene (1993), quienes brindaron una interpretación alternativa a las explicaciones sobre la estructuración de comunidades de serpientes estudiadas en el nordeste del Brasil por Vitt y Vangilder (1983). Estos últimos autores atribuyeron la fuerte influencia de factores ecológicos en la estructuración de una comunidad de serpientes, muy diferente a las que conocían del hemisferio norte. Dicha comunidad Neotropical se caracterizaba, por ejemplo, por la abundancia de especies que se alimentaban de anfibios, la escasez de especies fosoriales, así como la de serpientes que comían invertebrados y mamíferos. Por ejemplo, explicaron la escasez de serpientes que se alimentan de invertebrados y mamíferos como resultado de factores ecológicos, incluyendo la competencia con mamíferos insectívoros, la falta de disponibilidad estacional de presas, la gran disponibilidad de anuros, la mayor cantidad de predadores sobre serpientes de tamaños más pequeños, la falta de micro-hábitat apropiados para serpientes fosoriales y las características ambientales desfavorables (Vitt y Vangilder, 1983). Posteriormente, Cadle y Greene (1993), compararon 15 comunidades de serpientes de selvas húmedas Neotropicales, analizando sus tendencias evolutivas generales en tamaño, macro-hábitat, actividad diaria y dieta en tres linajes de colúbridos (Colubrinus, Xenodontinos sudamericanos y Xenodontinos centroamericanos). Estos autores propusieron que las comunidades Neotropicales se vieron fuertemente moduladas por eventos históricos (filogenéticos), así, los linajes preexistentes que conformaron las comunidades impusieron un orden de fuerzas (morfológicas, fisiológicas y comportamentales) influenciando los roles ecológicos de sus miembros. En consecuencia, muchas de las relaciones ecológicas entre las especies del presente, sólo pueden ser entendidas considerando factores filogenéticos o históricos, que influyeron en la organización de las comunidades de serpientes.

De esta manera el estudio de la ecología de las serpientes Neotropicales ha jugado un importante rol en la generación de dos hipótesis que intentan explicar las diferencias ecológicas entre las especies que actualmente componen las comunidades (Vitt and Vangilder, 1983; Cadle and Greene, 1993; Colston et al., 2010, Bellini et al., 2013): las denominadas Hipótesis de Competición-Predación (HCP) y la Hipótesis de Historia

Profunda (HHP). La HCP se centra en factores recientes, sosteniendo que de estos surgen las diferencias ecológicas que promueven las interacciones entre las especies de ensamblajes locales. Por ejemplo taxones relacionados divergen en el uso de los recursos con el fin de particionarlos, en respuesta a cambios en su disponibilidad, la competencia entre especies o la depredación. Esta hipótesis predice que las características ecológicas de especies que coexisten son independientes de la filogenia y que se producen cambios mayores en sus preferencias de nicho (dieta, actividad y micro-hábitat), lo que es resultado de la interacción entre las especies en las comunidades actuales (Vitt & Vangilder, 1983; Colston et al., 2010).

Por otro lado, la HHP sugiere que las divergencias profundas en la historia evolutiva de los organismos (en lugar de factores recientes) resultaron en una serie de características ecológicas que se mantienen en su mayor parte en las especies que forman parte de las comunidades actuales (Cadle y Greene, 1993; Vitt y Pianka, 2005; Colston et al., 2010). Por lo tanto características ecológicas de las especies coexistentes pueden predecirse sobre la base de la filogenia, independientemente de la comunidad en la que las distintas especies residen actualmente (Colston et al., 2010). Los seguidores de la HHP argumentan que las diferencias ecológicas en algunos rasgos provienen de diferencias preexistentes, por lo que la similitud entre las especies está asociada a un ancestro en común (Webb et al., 2002; Vitt y Pianka, 2005; Colston et al., 2010). A pesar de que estas dos hipótesis son diferentes, no son necesariamente mutuamente excluyentes, ya que tanto la estructura filogenética como las interacciones ecológicas pueden actuar conjuntamente para determinar la estructura de una comunidad (Vitt et al., 2003; França et al., 2008; Colston et al., 2010). A pesar de toda esta información disponible, se necesitan más estudios sobre la ecología de las serpientes neotropicales para poner a prueba estas hipótesis.

La influencia filogenética en la estructura de una comunidad puede ser examinada en cualquiera de los atributos de las especies que la constituyen (Losos, 1996). Sin embargo en la mayoría de los estudios de este tipo en reptiles, se ha examinado la dieta o características asociadas a ellas (Vitt y Vangilder, 1983; Cadle y Greene, 1993; Vitt et al., 2003; Vitt y Pianka, 2005; Colston et al., 2010), la morfología (França et al., 2008) y el uso del hábitat (Pizzatto et al., 2007a). En relación con los aspectos reproductivos sólo se

cuenta con estudios de la dirección de la evolución de la viviparidad (Lynch y Wagner, 2009; Fenwick, et al., 2012), por lo tanto es escaso el conocimiento de la influencia filogenética en las características reproductivas de los reptiles.

1.2 Modos y estrategias reproductivas

En los reptiles se reconocen actualmente dos modos reproductivos: oviparidad y viviparidad (Blackburn, 2006). El modo ovíparo implica una postura de huevos con cáscara, que contienen embriones poco desarrollados, produciéndose la mayor parte del desarrollo de las crías fuera de la madre. Por el contrario, la viviparidad implica la parición de embriones totalmente formados, independientemente de la retención de huevos en el útero, dándose todo el desarrollo o casi la totalidad dentro de la madre (Pizzatto et al., 2007). Sin embargo, la diferenciación de estas dos modalidades reproductivas ha generado una amplia discusión a lo largo de los años. La oviparidad implica hembras que ponen huevos fertilizados, dándose la mayoría del desarrollo embrionario después de la deposición del huevo. Sin embargo, algunas especies retienen sus huevos en el útero, ocurriendo el desarrollo embrionario en huevos (con cáscara) dentro del útero materno por un determinado período de tiempo antes de la ovoposición. En estos casos los embriones alcanzan un grado de desarrollo antes de que el huevo sea depositado, y el tiempo de incubación fuera de la madre puede ser relativamente corto (Shine, 1983; Yaron, 1985). Para este último modo de reproducción se utilizaba el término ovoviviparidad, distinguiéndose de la oviparidad y la viviparidad por el desarrollo embrionario en el útero hasta justo antes de la ovoposición, la presencia de una membrana de la cáscara no calcificada en cualquier momento del desarrollo y por la ausencia de una placenta y alimentación placentaria durante la gestación (Amoroso et al., 1979). El término viviparidad se reservaba para aquellas especies que desarrollan una íntima conexión fisiológica a nivel uterino entre las hembras reproductoras y sus crías, lo que puede involucrar placentación, ausencia de calcificación de las membranas del huevo, o transferencia de nutrientes materno-fetal (Spellerberg, 1976). Aunque la distinción entre ovoviviparidad y viviparidad puede ser atractiva conceptualmente, es difícil de aplicar en los reptiles, siendo incluso una distinción artificial e imprecisa según discuten

detalladamente algunos autores como Shine (1985) y Yaron (1985). Por tanto el término ovoviviparidad ha caído en desuso y el modo reproductivo de los reptiles se diferencia actualmente en ovíparo y vivíparo.

Existe un acuerdo general en que la viviparidad es una forma derivada de la condición ovípara ancestral (Shine, 1985). Además se conoce que la viviparidad fue adquirida varias veces e independientemente en distintos grupos, por lo que no tiene un origen único en los reptiles. Dos análisis independientes concluyeron que la viviparidad se ha originado más de 90 veces en los reptiles (Blackburn, 1982, 1985), y a medida que se sigan modificando las filogenias, se irán redefiniendo nuevos orígenes (Blackburn, 2000). La viviparidad ha evolucionado más frecuentemente en los escamosos que en todos los otros vertebrados juntos, y es el modo reproductivo de alrededor el 20% de los escamosos actuales, representando más de 1500 especies (Blackburn, 2006). Sólo en las serpientes, por ejemplo, la viviparidad habría evolucionado independientemente unas 35 veces (Shine, 1985; Blackburn, 2000; Pizzato et al., 2007). Sin embargo, en algunos grupos como los Vipéridos, la raíz filogenética de la viviparidad es evidente (Shine, 1985; Blackburn, 2000). Para explicar esta transición de la oviparidad a la viviparidad se generaron varias hipótesis en términos de “costos” y “beneficios” que implican ambos modos reproductivos para las serpientes (ver Shine, 1985; Blackburn, 2000, 2006 para una revisión). Por ejemplo, la viviparidad puede incrementar la supervivencia de las crías, ya que los huevos en el útero están a salvo de temperaturas extremas, humedad, ataque de hongos y de algunos predadores; no obstante, podría determinar “costos” incrementando la mortalidad de hembras grávidas que se desplazarían más lentamente, siendo más vulnerables a los más depredadores (Shine, 1985). Shine (1985) compila y categoriza las hipótesis “ecológicas” o “adaptativas” pudieron favorecer el desarrollo de la viviparidad según estuvieran basadas en factores ambientales o en las características de las especie. Entre las basadas en factores ambientales se cuentan: (1) **Climas fríos:** una de las hipótesis más aceptadas sobre la viviparidad en reptiles (Tinkle y Gibbons, 1977). Las hembras, al termoregular, tienen temperaturas más elevadas que el substrato donde depositarían sus huevos, al retenerlos se desarrollan a mayores temperaturas (Shine 1985). Esta hipótesis no es relevante para las serpientes aquí analizadas, debido a que se encuentran en climas subtropicales. (2)

Ambientes impredecibles: La retención de huevos puede ser más probable en ambientes con elevada variabilidad debido a que cuanto más impredecible es el ambiente para los huevos o crías (por razones climáticas, hidrológicas, de predación o de disponibilidad de recursos) más probabilidades de que una transición al viviparismo se vea favorecida (Tinkle y Gibbons, 1977). En estos ambientes las hembras pueden tener dificultades para determinar si, en los sitios en los que pusieron los huevos, se van a mantener condiciones favorables durante el desarrollo de los mismos o de las crías. La selección podría favorecer que las hembras retengan sus huevos a lo largo de cierto período, evitando así la pérdida de su prole (Shine, 1985). Esta hipótesis es relevante para las serpientes bajo estudio, ya que muchas de ellas habitan ambientes acuáticos en los que se producen inundaciones con cierta imprevisibilidad. Por ejemplo, en un estudio anterior, Giraud et al. (2007) observaron que en ambientes variables del río Paraná Medio, una serpiente acuática y vivípara (*Helicops leopardinus*) mostraba una fenología reproductiva diferente a la de otra ovípara y terrestre (*Philodryas patagoniensis*), ya que el nacimiento de las crías se producía a fines de verano y otoño, en perfecta sincronización con el pico histórico de aguas altas del río Paraná, encontrándose así los neonatos con mayor disponibilidad de hábitats y presas. A diferencia de esto, las ovíparas ponían sus huevos y tenían sus crías en primavera-principios del verano, antes de las crecientes. Por tanto, sería esperable que otras especies acuáticas vivíparas (por ejemplo *Thamnodynastes* u otras especies de *Helicops*) tengan una fenología similar a *H. leopardinus* y diferente a la de otras especies ovíparas.

Las hipótesis que se basan en características de las especies fueron: (3) **Habilidad defensiva:** Se sugirió que la viviparidad pudo evolucionar en especies venenosas grandes, por ser menos vulnerables a la predación. La retención de los huevos en el útero de éstas hembras, disminuye la pérdida de la postura (Shine, 1985). (4) **Independencia de la rapidez de movimientos:** La viviparidad pudo haberse desarrollado en especies que no dependen de movimientos rápidos para alimentarse o para escapar de predadores, por lo que la carga adicional de peso no sería un problema (Fitch, 1970). Sin embargo, las hembras grávidas comúnmente no se alimentan, por lo que se reduce la importancia de esta hipótesis (Shine, 1985). (5) **Hábitos acuáticos o arbóreos:** Las hembras de muchas especies migran hacia sitios de postura, lo que les genera además de un costo energético

adicional, cierto riesgo. Además, en los hábitats acuáticos y arbóreos los sitios adecuados para oviponer pueden ser escasos, y por tanto, la viviparidad ventajosa. La viviparidad en serpientes arborícolas fue muy criticada ya que estas necesitan agilidad para desplazarse y trepar, por lo que el peso de los embriones puede ser poco ventajoso (Shine y Bull, 1979).

(6) **Hábitos fosoriales o secretivos:** Esta hipótesis se basa en que las hembras de los reptiles fosoriales o secretivos están menos expuestas a los riesgos de predación debido a sus hábitos, por lo que la viviparidad no representaría un costo (Fitch, 1970). Esta hipótesis fue refutada porque: (1) puede ser falso asumir que las especies subterráneas son poco depredadas, (2) dependen de cuerpos más delgados para desplazarse en cuevas y grietas, (3) la ventaja térmica de retener los huevos puede verse reducida en especies fosoriales, ya que la temperatura materna puede llegar a ser muy similar a la del suelo (Huey, 1982; Shine, 1985). (7) **Cuidado parental de los huevos:** El argumento de esta hipótesis se basa en que las hembras que cuidan de sus huevos ven reducidas sus oportunidades de alimentarse, y al retener los huevos éstas podrían seguir alimentándose por un período más prolongado. Sin embargo la común inanición por parte de hembras grávidas reduce la fuerza de este argumento (Shine, 1985). (8) **Estrategia de termorregulación:** Esta hipótesis sostiene que la viviparidad es más probable que se desarrolle en especies heliotérmicas, o sea que termorregulen mediante la energía del sol. Estas especies pueden mantener temperaturas corporales superiores al sustrato en los climas fríos. Sin embargo en las especies tigmotérmicas, o sea que regulan su temperatura con la del sustrato, las hembras podrían acelerar el desarrollo de sus huevos siendo ovíparas en vez de vivíparas (Huey, 1982; Shine, 1985). (9) **Frecuencia reproductiva:** En las especies vivíparas la energía utilizada para retener los huevos puede afectar una segunda camada de crías, por lo tanto, la viviparidad implica una menor frecuencia reproductiva respecto a la oviparidad. Esta hipótesis sugiere que la viviparidad ha evolucionado en aquellas serpientes que solo producen una camada por estación (Tinkle y Gibbons, 1977; Shine, 1985). Esta hipótesis predice que las especies vivíparas deberían mostrar una frecuencia reproductiva más espaciada que las ovíparas, lo que puede ser testeado en la comunidad de serpientes bajo estudio.

A pesar de que existe una amplia bibliografía sobre los diferentes modos reproductivos de los reptiles, la mayoría de los intentos por entender las diferencias entre las serpientes vivíparas y ovíparas son prácticamente teóricos. Por ejemplo, en una revisión de datos publicados y originales, Shine (1983) intentó determinar las condiciones originales bajo las cuales evolucionó la viviparidad en reptiles. Luego, en un trabajo posterior, este mismo autor analiza las estrategias reproductivas en serpientes, pero sin establecer diferencias específicas entre especies vivíparas y ovíparas (Shine, 2003). Si bien es difícil obtener información directa sobre la significancia adaptativa del modo reproductivo en serpientes, las comparaciones entre especies ovíparas y vivíparas cercanamente relacionadas ofrecen una aproximación inicial muy útil (Blackburn, 2000). Es posible comparar la producción de descendencia de una hembra ovípara con la de una hembra vivípara bajo una variedad de condiciones ecológicas paralelas para testear la veracidad de las hipótesis sobre la evolución de la viviparidad (Shine, 1985). Análisis estadísticos de datos de numerosas especies son una herramienta poderosa para revelar los patrones de variación en la historia de vida (Blackburn, 2000). Sin embargo, hay pocos trabajos que comparen las principales características reproductivas entre especies de serpientes ovíparas y vivíparas (ver por ejemplo Seigel y Fitch, 1985).

1.3 Covariación en los atributos ecológicos de las serpientes

Además de todo lo expuesto, se conoce que la biología y estrategias reproductivas de las serpientes reflejan tres características importantes: diversidad, plasticidad y covariación con otras características (ver Shine, 2003 para una revisión). La covariación es evidente en relación con las estrategias alimentarias que influyen fuertemente el éxito reproductivo (Barron y Andraso, 2001; Bonnet et al., 2000) y los patrones de crecimiento (Madsen y Shine, 1993). La ecología trófica de las serpientes puede verse influenciada por sus características morfológicas (tamaño del cuerpo, largo y ancho de la cabeza, tamaño de la mandíbula) que han adquirido a lo largo de la historia (Pough y Groves, 1983; Rodríguez-Robles et al., 1999), su dimorfismo sexual (Madsen y Shine, 1993; Shine et al., 2002), los hábitats que frecuentan (Arnold, 1993), la variación geográfica (Rodríguez-Robles et al., 1999; López y Giraudó, 2008), la estructura etaria y/o variación ontogenética

en la dieta (López y Giraudo, 2008), el tamaño de las presas y su disponibilidad (Arnold, 1993; Madsen y Shine, 1993) y las condiciones ambientales (Brown et al., 2002; Shine et al., 2002). La morfología de las serpientes (e. g. tamaño del cuerpo) también influye en su capacidad reproductiva. Incluso el dimorfismo sexual puede estar relacionado con aspectos reproductivos como fue registrado en *Philodryas patagoniensis* (López y Giraudo, 2008). Además, la reproducción también está influenciada por factores geográficos, ecológicos y filogenéticos (Vitt, 1983; Pizzato y Márquez, 2006).

Vitt y Pianka (2005) propusieron que la actual partición de los nichos disponibles puede estar todavía fuertemente afectada por las habilidades competitivas relativas de las especies actuales, que retienen diferencias ancestrales. Ellos argumentaron que los efectos históricos o filogenéticos son mayores y las interacciones entre especies son menores, entre taxa filogenéticamente distantes; mientras que los efectos históricos son mínimos y las interacciones entre especies son mayores entre especies filogenéticamente similares que comparten el mismo ambiente. El desarrollo de la teoría de superposición de nicho ha demostrado que la partición de recursos es uno de los mayores determinantes de la diversidad de las especies coexistentes. En las serpientes, la dieta es la dimensión más importante en la reducción de superposición ecológica entre las especies (Pianka, 1974; Goodyear y Pianka, 2008). La partición del recurso puede no ser solo consecuencia de la competencia entre especies, sino que puede responder a: variaciones en las limitaciones fisiológicas y morfológicas, diferente respuesta a los depredadores, y/o a limitaciones históricas (Goodyear y Pianka, 2008). Más aún, si un recurso no es escaso, dos o más taxa pueden compartirlo sin provocar un perjuicio al otro (Pianka, 1974). Considerando los puntos anteriores, en las especies del litoral fluvial argentino estudiadas en este aporte, sería expectable encontrar diferencias en la dieta entre especies cogenéricas, aunque similares características reproductivas, ya que se cree que estas últimas son más conservativas que las características alimenticias en los linajes filogenéticos (Bailey et al., 2005; Pizzato et al., 2008a).

1.4 Especies en estudio

Las diversas especies de serpientes, que componen la comunidad del litoral fluvial argentino, presentan variadas características filogenéticas y ecológicas, incluyendo especies con distintos hábitos (acuáticos, terrestres, arborícolas y fosoriales) y modalidades reproductivas (ovíparas y vivíparas), algunas filogenéticamente relacionadas y otras ecológicamente relacionadas, constituyendo un área de encuentro de varios linajes de serpientes de áreas tropicales, subtropicales y templadas (Giraudó, 2004; Giraudó et al., 2004; Giraudó et al., 2007). La elevada heterogeneidad ambiental se traduce en diferentes situaciones espacio-temporales y hábitats, algunos muy variables como las planicies de inundación de los grandes ríos, en conjunción con otros más estables (tierras altas), presentando excelentes oportunidades para contrastar algunas de las hipótesis mencionadas. Por ejemplo habitan dos especies de *Helicops* (Fig. 1 y 2) con hábitos acuáticos (Dipsadidae: Hydropsini), tres especies de *Thamnodynastes* (Fig. 3, 4 y 5) (Dipsadidae: Tachymenini), dos con hábitos acuáticos y semi-acuáticos respectivamente (*T. strigatus*, *T. hypoconia* respectivamente) y otra más terrestre (*T. chaquensis*), y varios Vipéridos venenosos del género *Bothrops* (Fig. 6 y 7) (Viperidae), todas especies vivíparas que permitirán poner a prueba algunas de las hipótesis sobre este tipo de reproducción. Entre las serpientes ovíparas existen también especies acuáticas como *Hydrodynastes gigas* (Fig. 8) y *Erythrolamprus semiaureus* (Fig. 9) (Dipsadidae: Hydrodinastini y Xenodontini respectivamente) (Giraudó, 2004; Carrasco et al., 2012; Graziottin et al., 2012). Entre las especies arborícolas se encuentra *Leptophis* (Fig. 10) (Colubridae); y entre las especies más terrestres *Philodryas patagoniensis* (Fig. 11) (Dipsadidae: Philodryadini), *Xenodon merremi* (Fig. 12) (Dipsadidae: Xenodontini) y *Paraphimophis rustica* (Fig. 13) (Dipsadidae: Pseudoboini). Entre las especies fosoriales y secretivas se encuentran una especie venenosa *Micrurus altirostris* (Fig. 14) (Elapidae) y *Xenodon dorbignyi* (Fig. 15) (Dipsadidae: Xenodontini) (Giraudó, 2004; Graziottin et al., 2012).

Serpientes vivíparas bajo estudio



Figura 1. *Helicops infrataeniatus*



Figura 2. *Helicops leopardinus*



Figura 3. *Thamnodynastes hypoconia*



Figura 4. *Thamnodynastes chaquensis*



Figura 5. *Thamnodynastes strigatus*



Figura 6. *Bothrops diporus*



Figura 7. *Bothrops alternatus*

Serpientes ovíparas bajo estudio



Figura 8. *Hydrodynastes gigas*



Figura 9. *Erythrolamphrus semiaureus*

Figura 10. *Leptophis ahaetulla*



Figura 11. *Philodryas patagonienis*





Figura 12. *Xenodon merremii*



Figura 13. *Paraphimophis rustica*



Figura 14. *Micrurus altirostris*



Figura 15. *Xenodon dorbingyi*

1.5 Integrando filogenia y ecología

A medida que los métodos moleculares y analíticos han mejorado, se han descubierto relaciones filogenéticas de manera más fácil y fiable, otorgándoles a los ecólogos una dimensión invaluable de información disponible con la que dar sentido a las diferencias entre las especies y permitiéndoles inferir filogenéticamente la estructura de las comunidades (Webb et al., 2002). Actualmente, con la creciente disponibilidad de filogenias completas, es posible evaluar la estructura de una comunidad filogenéticamente e indagar más aún en la historia de los organismos (Webb et al., 2002; Paradis, 2006). El uso de filogenias para el análisis de rasgos ecológicos, permitió identificar cambios ecológicos en y entre clados y organismos, demostrando que algunas características ecológicas tiene un origen histórico profundo (Colston et al., 2010).

En relación con los aspectos discutidos anteriormente se propone en este aporte realizar un estudio comparado de serpientes ovíparas y vivíparas, evaluando la incidencia de factores ecológicos y filogenéticos en especies con ambas modalidades reproductivas y su relación con aspectos morfológicos y ambientales para comprender su historia natural, y poner a prueba hipótesis relacionadas con la evolución de estos sistemas reproductivos.

Objetivo General

Evaluar la incidencia de factores ecológicos y/o filogenéticos en los sistemas reproductivos ovíparos y vivíparos en las serpientes neotropicales, considerando el significado y ventajas adaptativas de ambas modalidades reproductivas (oviparidad y viviparidad) y su relación con aspectos morfológicos y ambientales para comprender su historia natural y ecología.

Objetivos Específicos

(1) Comparar la biología reproductiva y dieta de especies ovíparas y vivíparas relacionadas y no relacionadas filogenéticamente (para evaluar incidencia de factores filogenéticos); y que utilizan diferentes hábitats (incidencia de factores ecológicos).

(2) Evaluar la covariación de características y éxito reproductivo (tamaño de camada, duración y estacionalidad de la vitelogénesis, época de nacimientos) de especies ovíparas y vivíparas, en relación con:

- Morfología de las serpientes (tamaño del cuerpo, peso y otras variables morfológicas de las hembras, grado de dimorfismo sexual).
- Estrategias alimentarias (frecuencia de presas en estómagos, alimentación en hembras grávidas, tipos de presas consumidas).

(3) Evaluar hipótesis sobre factores ecológicos o adaptativos que favorecieron la aparición de la viviparidad en serpientes (ambientes impredecibles, frecuencia reproductiva).

Hipótesis

Se trabajaran con algunas de las hipótesis planteadas por Shine (1985). La selección de las hipótesis se basó en la plausibilidad y aceptación general de las mismas (discutido en la introducción), así como en la relevancia y posibilidades de testearlas en la comunidad estudiada. Las siguientes predicciones serán puestas a prueba para contrastar las hipótesis planteadas.

Sobre factores ecológicos o ambientales que favorecieron la viviparidad

1. Ambientes impredecibles favorecieron la viviparidad: Las especies vivíparas deberían presentar un mejor ajuste de su reproducción en relación con las variaciones hidrológicas en comparación con las especies ovíparas que habitan en la planicie de inundación del río Paraná.
2. Frecuencia reproductiva: La frecuencia reproductiva debería ser menor en especies vivíparas (periodos más largos entre un evento reproductivo y otro), respecto a especies ovíparas (períodos más cortos).
3. Hábitos acuáticos, arbóreos o fosoriales: Especies con adaptaciones morfológicas acuáticas, arbóreas o fosoriales deberían ser mayormente vivíparas.

Sobre influencias filogenéticas y/o ecológicas

4. Serpientes relacionadas filogenéticamente (del mismo género, tribu o familia) deberían mostrar morfología, estrategias reproductivas y alimentarias más similares entre sí, en relación con especies de diferentes linajes que comparten su hábitats (acuáticos, arborícolas, terrestres y fosoriales).
5. Serpientes que comparten los mismos hábitats deberían tener convergencia en sus morfología, estrategias reproductivas y alimentarias independientemente de sus relaciones filogenéticas.

2. MATERIALES Y MÉTODOS

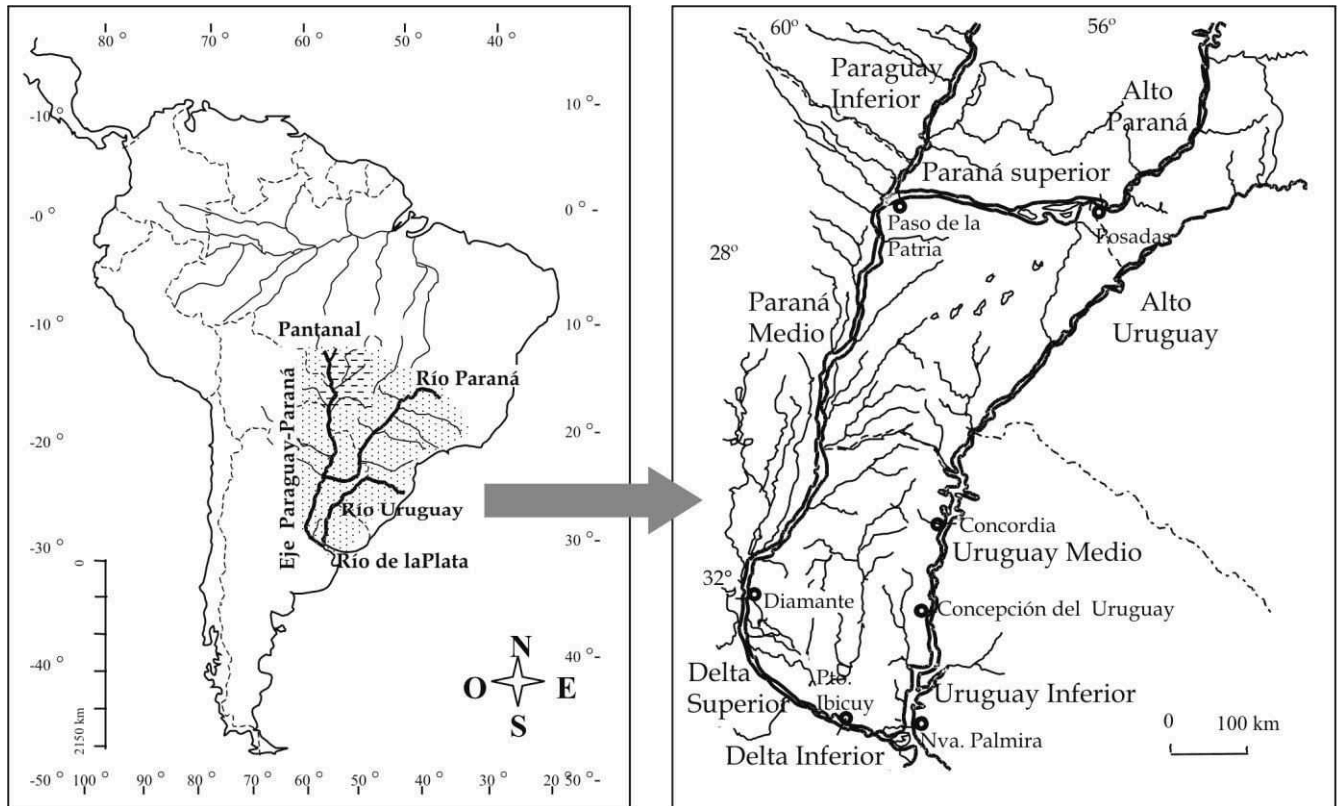
2.1 Área de estudio

Ubicada en el litoral fluvial argentino, se encuentra incluida en la cuenca del Plata, la cual presenta tres grandes ríos colectores que atraviesan el nordeste de Argentina, que en orden de importancia son el río Paraná, el Uruguay y el Paraguay (Fig. 16.1). Los dos primeros concurren para formar el río de La Plata, que constituye la desembocadura y estuario de la cuenca en el océano Atlántico (Paoli et al., 2000). La evolución de estos grandes ríos y sus paleocauces, así como la transición entre climas subtropicales a templados, generó un paisaje heterogéneo, con mosaicos de distintos tipos de vegetación formados principalmente por sabanas y pastizales húmedos, bosques subtropicales de húmedos a sub-xerófilos, bosques en galería o riparios, y una amplia variedad de humedales (ríos, arroyos, lagunas, esteros, bañados) (Cabrera, 1994; Prado, 1993; Dinerstein et al., 1995). Aspectos fitogeográficos, de estructura y dinámica de la vegetación de la región fueron tratados por Burkart (1957), Franceschi y Lewis (1979), Neiff (1986), Prado (1993) Cabrera (1994), Dinerstein et al. (1995), Menalled y Adámoli (1995).

Siguiendo a Cabrera (1994) (Fig. 16.2), se consideran las siguientes formaciones fitogeográficas: la Provincia Paranaense (Dominio amazónico), representada por el Distrito de las Selvas Mixtas, que se extienden ampliamente en la provincia de Misiones, y el Distrito de los Campos, en el sur de Misiones y nordeste de Corrientes y contiene selvas húmedas pluriestratificadas y sabanas. Las selvas marginales, fluviales o en galería, se extienden siguiendo los grandes ríos y se van empobreciendo en riqueza de especies, a medida que aumenta la latitud, desapareciendo progresivamente especies de las selvas (Arzamendia y Giraudo, 2009). La Provincia Chaqueña (Dominio Chaqueño), representada por el Distrito del Chaqueño Oriental en el Este de Formosa, Chaco, nordeste de Santa Fe y nordeste de Corrientes, se caracteriza por los bosques xerófilos dominados por quebracho colorado (*Schinopsis balansae*), los palmares de caranday (*Copernicia alba*), sabanas y extensos esteros y lagunas. La Provincia del Espinal (Dominio Chaqueño), representada por el Distrito del Ñandubay, se caracteriza por los bosques xerófilos caducifolios de

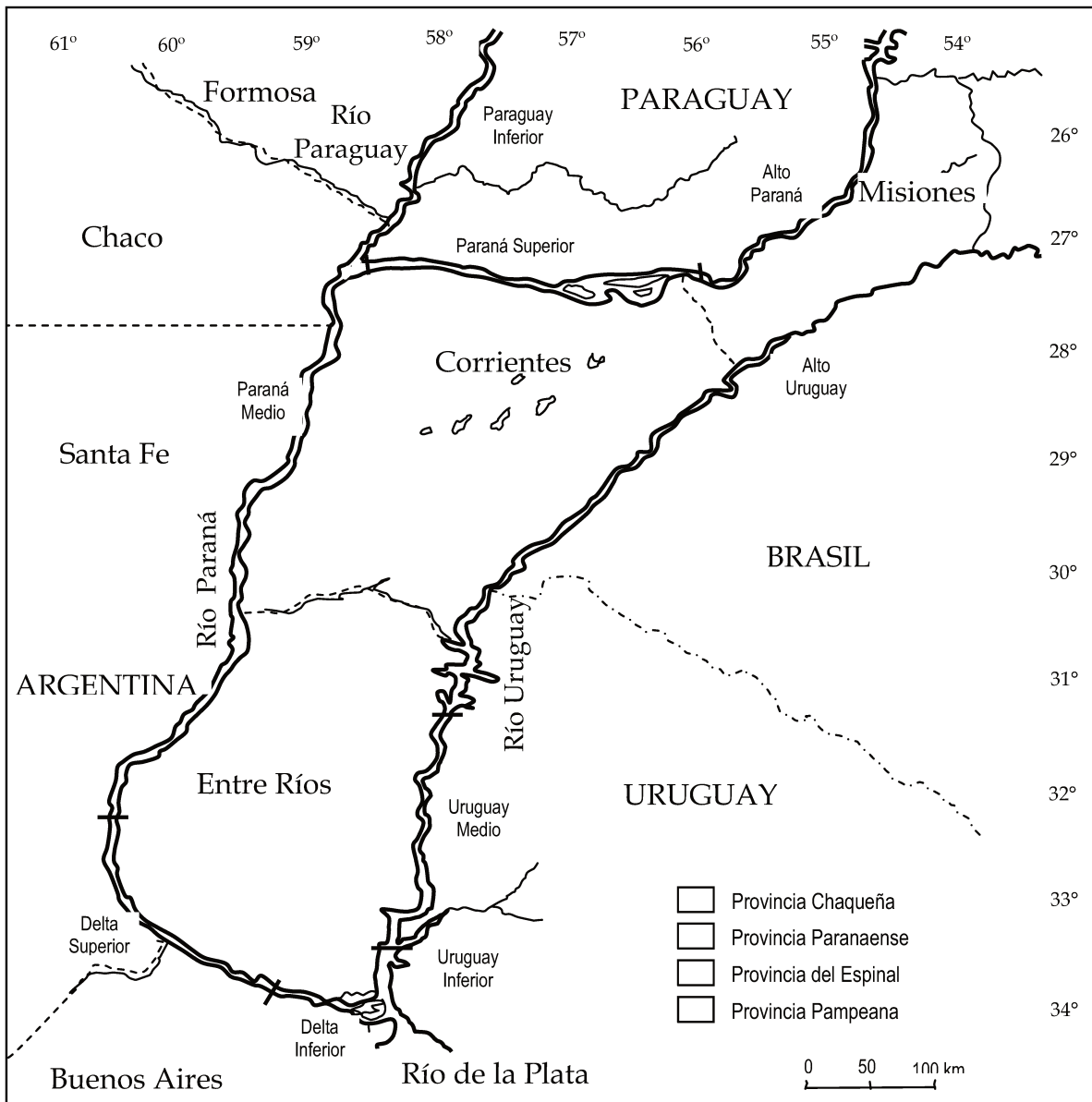
ñandubay (*Prosopis algarrobila*) y algarrobo (*Prosopis nigra*), los palmares de yatay (*Butia yatay*), sabanas y estepas gramíneas y esteros y lagunas. La Provincia Pampeana (Dominio Chaqueño) representada en el área de estudio por el Distrito Uruguayense en el sur de Santa Fe y Entre Ríos y norte de Buenos Aires, se caracteriza por las estepas o pseudostepas de gramíneas, denominadas pastizales, aunque esta Provincia y la del Espinal han sido fuertemente modificadas por la expansión agropecuaria.

Figura 16.1. Área de estudio. A la izquierda se muestra la cuenca del Plata con los tres grandes ríos colectores: el Paraná, el Uruguay y el Paraguay, y la desembocadura de estos en el Río de la Plata. A la derecha se muestra en detalle el litoral fluvial argentino, perteneciente a dicha cuenca.



El clima es estacional, con cuatro estaciones bien marcadas, las temperaturas medias varían entre 17 y 21° con mínimas rondando cero grado en otoño e invierno, y máximas de 35 a 40° en primavera y verano. Las precipitaciones anuales varían entre 1000 y 1800 mm. (Prado, 1993).

Figura 16.2. Área de estudio. Detalle de la cuenca del Plata, donde se muestran las distintas formaciones fitogeográficas que confluyen en el litoral fluvial argentino.



2.2 Métodos

2.2.1 Especímenes

Los datos morfológicos, de dieta y reproductivos se obtuvieron analizando 1628 ejemplares de las especies de serpientes estudiadas, obtenidos principalmente de especímenes colectados por nuestro grupo de trabajo en muestreos propios (ejemplares de referencia en el Instituto Nacional de Limnología), y adicionalmente se utilizó material de colecciones herpetológicas nacionales: MACN: Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", Buenos Aires, Argentina. CENAI: Centro Nacional de Investigaciones Iológicas, actualmente depositada en el MACN. CFA: Colección Félix de Azara, actualmente depositada en la colección MACN. MFA: Museo provincial de Ciencias Naturales "Florentino Ameghino", Santa Fe, Argentina. MLP: Colección del Museo de la Plata, Buenos Aires, Argentina. UNNEC: Universidad Nacional del Nordeste, Corrientes, Argentina.

Los registros propios fueron obtenidos por nuestro grupo de trabajo desde 1991 al presente en más de 400 campañas que cubrieron toda el área de estudio (ver Giraudo, 2001; Arzamendia y Giraudo, 2002, 2004, 2009, 2012; Giraudo y Arzamendia 2004; Giraudo et al., 2007). Entre los años 2009 y 2013 participé y realicé campañas para familiarizarme con los hábitos de las serpientes en la naturaleza (ver por ejemplo Bellini et al., 2013). Durante las salidas se utilizaron dos métodos de muestreos (Campbell y Cristman, 1982): 1) Búsqueda por rutas y caminos, con un vehículo a velocidades bajas y constantes (40-50 km/h); y 2) búsqueda activa de ejemplares a pie, o embarcaciones por los diferentes hábitats y horas del día, donde se registraron los ejemplares activos y se revisaron posibles refugios de las serpientes (Di Bernardo, 1998). Este método es denominado también Inventario Completo de Especies (Scott, 1994). Siempre que fue posible, se capturaron los especímenes para tomarles medidas morfométricas y obtener algunos ítems presas mediante regurgitación inducida. Adicionalmente fueron georeferenciados usando un GPS Garmin eTrex Legend, describiéndose el hábitat, fecha y horario de actividad cada vez que fue posible. Los ejemplares fueron fijados siguiendo las técnicas propuestas por Scrocchi y Kretzschmar (1996), y conservados para su posterior análisis.

2.2.2 Toma de datos

Morfología: Los ejemplares fueron sexados mediante una incisión caudal en busca de la presencia de hemipenes. A cada espécimen se les tomaron las siguientes medidas y caracteres: peso (P); número de escamas ventrales (VEN) y subcaudales (SUB), longitud hocico cloaca (LHC): desde el extremo de la placa rostral (hocico) hasta el extremo posterior de la placa anal, longitud de la cola (LC): desde el extremo posterior de la placa anal (cloaca) hasta la punta de la cola, longitud de la cabeza (LCA): desde el hocico hasta la articulación mandibular inferior.

Madurez, Dimorfismo Sexual y Reproducción: Para obtener los datos reproductivos se realizó una incisión medio-ventral a la altura de las gónadas. En los machos se midió el largo, ancho y alto del testículo derecho, y se registró el aspecto (traslúcido u opaco) y grado de enrollamiento de los túbulos deferentes (Leite et al., 2009b) (Fig. 17.1). En las hembras se midió el largo del mayor folículo ovárico (en vitelogénesis primaria o secundaria), los huevos oviductales, el alto y ancho a la mitad del cuerpo en aquellas que tenían huevos, se registró el grado de plegamiento del útero y la presencia de cuerpos lúteos (Fig. 17.2 a 17.5). Para analizar el dimorfismo sexual sólo se consideraron los ejemplares adultos. Las hembras fueron consideradas adultas cuando tuvieron folículos vitelogénicos secundarios, huevos oviductales (Pizzatto et al., 2008a; Leite et al., 2009b), o úteros plegados que indican postura de huevos, reciente o no dependiendo del grado de plegamiento. Los machos se consideraron adultos cuando tuvieron conductos deferentes enrollados y opacos (Shine, 1978; Pizzatto et al., 2008b; Leite et al., 2009b). Los machos y hembras con LHC mayor al ejemplar maduro más pequeño de cada sexo, fueron considerados maduros (Hartmann et al., 2005). Todas las medidas fueron tomadas en milímetros utilizando calibre de vernier.

Dieta: Se examinaron los tractos digestivos de los ofidios y se registraron el tipo y número de presas ingeridas (Fig. 18). Los ítems alimenticios fueron obtenidos por regurgitación inducida en especímenes mantenidos en cautiverio y luego liberados, y mediante una incisión medioventral en especímenes muertos. Los contenidos digestivos fueron extraídos para su posterior identificación utilizándose lupa o microscopio óptico en los casos que fuesen necesarios. Se identificaron los ítems presas hasta el menor nivel taxonómico

posible mediante comparación con ejemplares de referencia depositados en la colección del Instituto Nacional de Limnología, consulta con especialistas en cada grupo y claves científicas. Siempre que su grado de digestión lo permitió, se pesaron las presas y se estimó el largo total (LTp), de ser necesario mediante comparaciones con especímenes intactos (Shine, 1977; López y Giraudo, 2008). Los anfibios fueron medidos incluyendo sus patas estiradas.

Se categorizó la dieta de las serpientes según la proporción en que se alimentan de diferentes ítems presas, distinguiéndose tres categorías, siguiéndose como valores indicativos los siguientes (Giraudo et al., 2012):

Especialista: más del 70% de la dieta está conformada por un mismo ítem.

Tendencia a la especialización: un ítem ocupa entre 50 y 70% de la dieta.

Generalista: ningún ítem ocupa más del 49% de la dieta.

2.2.3 Análisis de datos

Los análisis estadísticos, en que no se especifica lo contrario, fueron realizados mediante el software Infostat versión 5.1 (Di Rienzo et al., 2005) con un nivel de significancia del 5% para rechazar la hipótesis nula. La asunción de normalidad fue probada mediante el test Shapiro-Wilks y la homogeneidad de varianzas mediante el estadístico F.

Dimorfismo sexual: Fue analizado comparando el LHC, las escamas ventrales y subcaudales entre sexos mediante test *t*-student cuando cumplieron es supuesto de normalidad, y con Kruskal Wallis en caso contrario. Las variables morfométricas que covarían con el LHC, como peso, largo de cola y de la cabeza, se compararon mediante un análisis de covarianza (ANCOVA).

Reproducción: El volumen testicular, el cual refleja actividad reproductiva, fue calculado usando la fórmula del elipsoide ($4/3\pi abc$), donde a =largo/2, b =ancho/2 y c =alto/2 (Pleguezuelos y Feriche, 1999; Pizzatto, 2005). Se calculó el índice de dimorfismo sexual (SSD por sus siglas en inglés) de la siguiente manera (media LHC del sexo más largo) / (media del sexo más corto) - 1 (Shine, 1994). Este índice es expresado en positivo si las

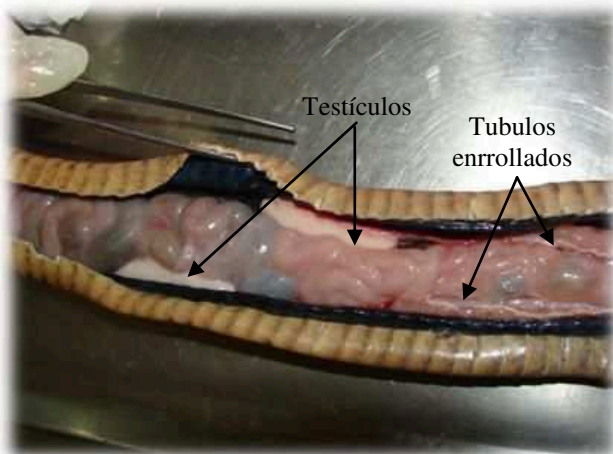


Figura 17.1. Testículos y túbulos deferentes de *H. gigas*

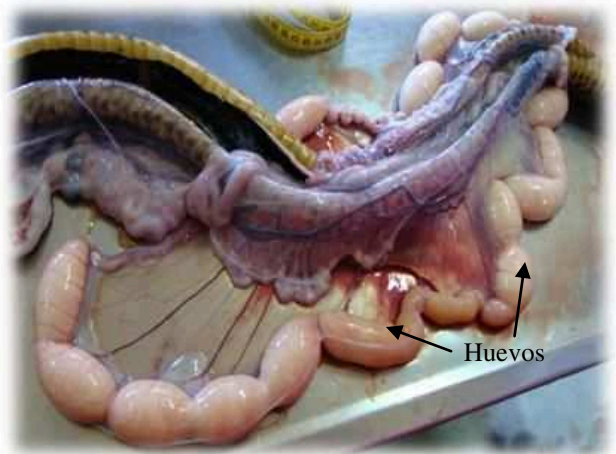


Figura 17.2. Huevos oviductales de *H. gigas*



Figura 17.3. Cría no parida de *Thamnodynastes chaquensis*

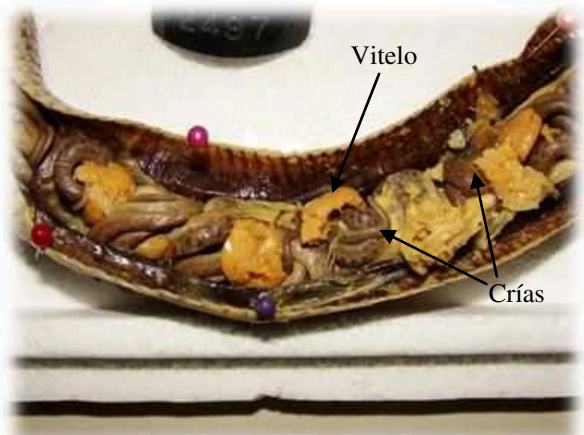


Figura 17.4. Crías con resto de vitelo dentro de una hembra de *T. chaquensis*

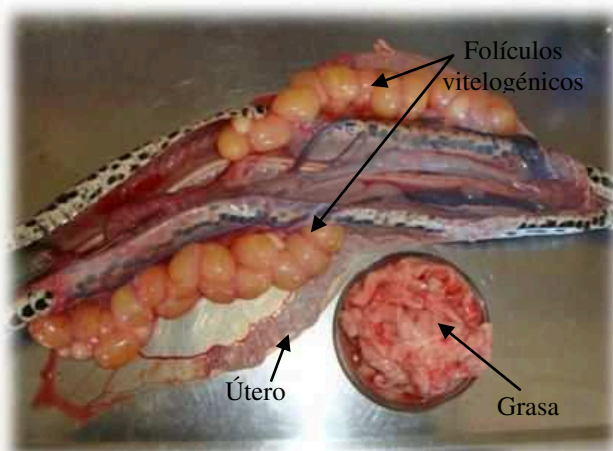


Figura 17.5. Folículos vitelogénicos de *Bothrops alternatus*. En la caja de Petri se observa la grasa extraída.



Figura 18. Presa en estómago de *H. gigas*

hembras son el sexo más largo, y negativo si son los machos los más largos. La frecuencia reproductiva fue estimada mediante el porcentaje de hembras maduras reproductivamente activas en la muestra (con folículos vitelogénicos o huevos). Se contó la cantidad de huevos (oviductales y puestos) y crías por hembra para estimar la fecundidad (Pizzatto, 2005). Se estimó el potencial reproductivo, el cuál muestra el número potencial de neonatos por hembra por año, como sigue: (fecundidad media) \times (frecuencia reproductiva) (Bellini et al., en prensa). Para determinar la relación entre el tamaño del cuerpo (LHC, ancho y alto del cuerpo) y la fecundidad se realizó un análisis de correlación, usando el coeficiente de correlación de Spearman. Para estudiar los ciclos reproductivos masculinos se comparó la variación testicular entre estaciones, usando el LHC como covariable mediante un ANCOVA.

Dieta: La importancia relativa de las dimensiones del recurso alimenticio se determinó mediante la comparación de solapamientos de nicho entre las especies, siguiendo a Pianka (1973), y utilizando el programa EcoSim 7,0 (Gotelli y Entsminger, 2001). Se utilizaron las siguientes opciones de EcoSim: índice de solapamiento de nicho de Pianka, algoritmo de asignación al azar tres (RA3), y 1000 randomizaciones de la matriz original. El algoritmo RA3 retiene la categoría de presa en la matriz original, pero aleatoriza cuales particulares estados de recurso se utilizan (Winemiller y Pianka, 1990). Se utilizó este algoritmo porque se desea mantener la cantidad de especialización para cada especie, pero permitirle a su vez el uso potencial de otro estado del recurso (Gotelli y Entsminger, 2001). El índice de solapamiento de nicho de Pianka (1973) varía entre 0 (sin superposición) y 1 (superposición total). La superposición de nicho en la dieta fue evaluada, cuando fue posible, a dos niveles: grupos superiores (peces, anfibios, reptiles y mamíferos) y familias taxonómicas. Las dimensiones que tienen una menor superposición identifican las dimensiones que pueden ser clave en la divergencia fenotípica entre especies y, por lo tanto, en la diversificación ecológica.

Influencia filogenética: Para detectar si existe influencia filogenética en la dieta, reproducción y morfología, se utilizaron dos técnicas de ordenación. Primero se realizó un análisis indirecto u ordenamiento no canónico y luego un análisis directo mediante el Análisis de Ordenamiento Filogenético Canónico (CPO por sus iniciales en inglés) (Giannini, 2003).

Estos dos enfoques son complementarios y se deberían utilizarse ambos para una mejor comprensión de la estructura del ensamble (Lepš y Šmilauer, 1999). Mediante el cálculo de la ordenación no canónica primero, uno se asegura de no perder la mayor parte de la variabilidad en la composición de las especies, pero podría perderse parte de la variabilidad que se relaciona con la historia filogenética. Mediante el cálculo de la ordenación canónica, uno se asegura de no perder la mayor parte de la variabilidad explicada por la filogenia, pero podría perderse la mayor parte de la variabilidad que no está relacionada con esta (Lepš y Šmilauer, 1999).

Se realizó un ordenamiento no canónico mediante un Análisis de Componentes Principales (PCA) de las variables morfológicas, de dieta y reproducción (Tabla 1), mediante el programa Infostat 5.1 (Di Rienzo, 2005). Previamente las variables fueron estandarizadas.

El CPO es una modificación del Análisis de Correspondencia Canónico (CCA) (Ter Braak, 1986), y es un método de ordenación restringida que promueve la ordenación de un conjunto de variables de tal forma que su asociación con un segundo conjunto de variables sea maximizada. La significancia de la asociación se prueba a través de la asignación al azar de uno o ambos de los conjuntos de datos. En los análisis de CPO realizados, una de las matrices (Y) contiene los datos ecológicos de las 15 especies de serpientes que componen el ensamble, mientras que la segunda matriz (X) consiste en una matriz del árbol filogenético que contiene todos los clados del ensamble, cada uno codificado por separado como una variable binaria. Se utilizó el Programa CANOCO 4.5 para Windows (Ter Braak y Šmilauer, 1998) para realizar los análisis de CPO. Se analizaron tres matrices de datos ecológicos (Y): una de morfología (Tabla 2.1), una de dieta (Tabla 2.2) y otra de reproducción (Tabla 2.3). Los datos de la matriz de dieta se codificaron en frecuencias de presas consumidas. Los datos de la matriz morfológica, que en general poseen dimorfismo sexual, se obtuvieron mediante un promedio hecho entre machos y hembras adultos para cada variable, salvo para el número de ventrales y subcaudales en que no se distinguió entre juveniles y adultos, ya que estas variables no varían con la edad. La matriz de reproducción fue confeccionada solo con datos reproductivos de hembras adultas. Además se realizó un análisis de CPO con covariable, utilizando la matriz filogenética (X), la matriz de datos

reproductivos (Y) y como covariable (E) una matriz de uso de hábitat (Tabla 2.4). La matriz de uso de hábitat fue confeccionada con datos de observaciones propias y bibliografía (Cadle y Greene, 1993; Giraudo, 2001; Giraudo et al., 2007; Arzamendia y Giraudo, 2009). La matriz filogenética (X) combina las filogenias propuestas por: Castoe et al. (2007), Fenwick et al. (2009), Zaher et al. (2009), Carrasco et al. (2012) y Grazziotin et al. (2012) (Tabla 3). Para las *Bothrops* consideré como tribu lo que Carrasco et al. (2012) considera como grupo *Alternatus* y grupo *Neuwiedi*. Estos análisis consistieron, por tanto, en encontrar el subconjunto de grupos (columnas de X) que mejor explican la variación en Y, mediante un Análisis de Correspondencia Canónico (CCA), que es la técnica adecuada cuando los datos son frecuencias con muchos ceros (Giannini, 2003). Se utilizaron los siguientes parámetros: escala simétrica, escala biplot, selección automática, 9999 permutaciones, y permutaciones irrestrictas.

Tabla 1. Matriz básica de datos donde se presentan las variables codificadas utilizadas en el PCA. Referencias: Morfología: N° de escamas ventrales (Ven), N° de escamas subcaudales (Sub), Largo hocico – cloaca (LHC), Largo de la cola (LC), Peso (P); Dieta: Peces (Pe), Huevos de peces (Hp), Anfibios (An), Reptiles (R), Aves (Av), Huevos de aves (Ha), Mamíferos (M); Reproducción: Anual (A), Bianual (B), Ovípara (O), Vivípara (V).

Especies / Variable	Morfología					Dieta							Reproducción			
	Ven	Sub	LHC	LC	P	Pe	Hp	An	R	Av	Ha	M	A	B	O	V
<i>Bothrops alternatus</i>	174	45	835	114	413	0	0	3	0	0	0	97	0	1	0	1
<i>Bothrops diporus</i>	179	46	678	102	207	0	0	29	21	0	0	50	0	1	0	1
<i>Paraphimophis rustica</i>	212	56	813	160	233	0	0	0	50	0	0	50	1	0	1	0
<i>Erythrolamprus semiaureus</i>	179	58	698	144	151	58	0	42	0	0	0	0	1	0	1	0
<i>Helicops infrataeniatus</i>	119	68	474	167	116	69	0	31	0	0	0	0	0	1	0	1
<i>Helicops leopardinus</i>	118	66	408	159	88	62	0	38	0	0	0	0	0	1	0	1
<i>Hydrodynastes gigas</i>	159	68	1379	392	1904	15	1	43	23	3	0	15	1	0	1	0
<i>Leptophis ahaetulla</i>	161	131	737	391	88	0	0	90	0	5	5	0	1	0	1	0
<i>Micrurus altirostris</i>	211	20	653	40	66	0	0	0	100	0	0	0	1	0	1	0
<i>Philodryas patagoniensis</i>	181	99	796	284	199	0	0	18	64	5	0	13	1	0	1	0
<i>Thamnodynastes chaquensis</i>	144	57	424	114	52	0	0	100	0	0	0	0	0	1	0	1
<i>Thamnodynastes hypoconia</i>	145	73	398	141	23	0	0	97	3	0	0	0	0	1	0	1
<i>Thamnodynastes strigatus</i>	140	65	497	148	76	21	0	70	2	0	0	7	0	1	0	1
<i>Xenodon dorbinyi</i>	136	36	373	66	57	0	0	92	8	0	0	0	1	0	1	0
<i>Xenodon merremii</i>	143	37	628	102	221	0	0	100	0	0	0	0	1	0	1	0

Tabla 2.1. Matriz de morfología para el Análisis de ordenamiento filogenético canónico. Referencias: Largo Hocico-Cloaca (LHC); Largo de la cola (LC); Largo de la cabeza total (LCT); estas tres variables fueron medidas en mm.

Especies / Variable	Ventrales	Subcaudales	LHC	LC	Peso	LCT
<i>Bothrops alternatus</i>	174	45	835	114	413	42
<i>Bothrops diporus</i>	179	46	678	102	207	33
<i>Paraphimophis rustica</i>	212	56	813	160	233	26
<i>Erythrolamprus semiaureus</i>	179	58	698	144	151	26
<i>Helicops infrataeniatus</i>	119	68	474	167	116	27
<i>Helicops leopardinus</i>	118	66	408	159	88	25
<i>Hydrodynastes gigas</i>	159	68	1379	392	1904	54
<i>Leptophis ahaetulla</i>	161	131	737	391	88	27
<i>Micrurus altirostris</i>	211	20	653	40	66	18
<i>Philodryas patagoniensis</i>	181	99	796	284	199	30
<i>Thamnodynastes chaquensis</i>	144	57	424	114	52	24
<i>Thamnodynastes hypoconia</i>	145	73	398	141	23	18
<i>Thamnodynastes strigatus</i>	140	65	497	148	76	27
<i>Xenodon dorbingyi</i>	136	36	373	66	57	20
<i>Xenodon merremii</i>	143	37	628	102	221	35

Tabla 2.2. Matriz de dieta para el Análisis de ordenamiento filogenético canónico.

Especies / Variable	Peces	Huevos de pez	Anfibios	Reptiles	Aves	Huevos de ave	Mamíferos
<i>Bothrops alternatus</i>	0	0	0,3	0	0	0	0,97
<i>Bothrops diporus</i>	0	0	0,29	0,21	0	0	0,5
<i>Paraphimophis rustica</i>	0	0	0	0,5	0	0	0,5
<i>Erythrolamprus semiaureus</i>	0,58	0	0,42	0	0	0	0
<i>Helicops infrataeniatus</i>	0,69	0	0,31	0	0	0	0
<i>Helicops leopardinus</i>	0,62	0	0,38	0	0	0	0
<i>Hydrodynastes gigas</i>	0,15	0,01	0,43	0,23	0,03	0	0,15
<i>Leptophis ahaetulla</i>	0	0	0,9	0	0,05	0,05	0
<i>Micrurus altirostris</i>	0	0	0	1	0	0	0
<i>Philodryas patagoniensis</i>	0	0	0,18	0,64	0,05	0	0,13
<i>Thamnodynastes chaquensis</i>	0	0	1	0	0	0	0
<i>Thamnodynasteshypoconia</i>	0	0	0,97	0,03	0	0	0
<i>Thamnodynastes strigatus</i>	0,21	0	0,7	0,02	0	0	0,07
<i>Xenodon dorbingyi</i>	0	0	0,92	0,08	0	0	0
<i>Xenodon merremii</i>	0	0	1	0	0	0	0

Tabla 2.3. Matriz de reproducción para el Análisis de ordenamiento filogenético canónico.

Especies / Variable	Fecundidad media	Ovípara	Vivípara	Anual	Bianual
<i>Bothrops alternatus</i>	18,7	0	1	0	1
<i>Bothrops diporus</i>	9	0	1	0	1
<i>Paraphimophis rustica</i>	8,5	1	0	1	0
<i>Erythrolamprus semiaureus</i>	13,5	1	0	1	0
<i>Helicops infrataeniatus</i>	15	0	1	0	1
<i>Helicops leopardinus</i>	16,5	0	1	0	1
<i>Hydrodynastes gigas</i>	23	1	0	1	0
<i>Leptophis ahaetulla</i>	7,5	1	0	1	0
<i>Micrurus altirostris</i>	5	1	0	1	0
<i>Philodryas patagoniensis</i>	12	1	0	1	0
<i>Thamnodynastes chaquensis</i>	10,5	0	1	0	1
<i>Thamnodynasteshypoconia</i>	7,6	0	1	0	1
<i>Thamnodynastes strigatus</i>	11	0	1	0	1
<i>Xenodon dorbingyi</i>	11	1	0	1	0
<i>Xenodon merremii</i>	16	1	0	1	0

Tabla 2.4. Matriz de uso de hábitat para el Análisis de ordenamiento filogenético canónico.

Especies / Variable	Acuática	Terrestre	Arborícola	Fosorial
<i>Bothrops alternatus</i>	0	1	0	0
<i>Bothrops diporus</i>	0	1	0	0
<i>Paraphimophis rustica</i>	0	1	0	0
<i>Erythrolamprus semiaureus</i>	1	0	0	0
<i>Helicops infrataeniatus</i>	1	0	0	0
<i>Helicops leopardinus</i>	1	0	0	0
<i>Hydrodynastes gigas</i>	1	0	0	0
<i>Leptophis ahaetulla</i>	0	0	1	0
<i>Micrurus altirostris</i>	0	0	0	1
<i>Philodryas patagoniensis</i>	0	1	0	0
<i>Thamnodynastes chaquensis</i>	0	1	0	0
<i>Thamnodynasteshypoconia</i>	1	0	0	0
<i>Thamnodynastes strigatus</i>	1	0	0	0
<i>Xenodon dorbingyi</i>	0	0	0	1
<i>Xenodon merremii</i>	0	1	0	0

Tabla 3. Matriz filogenética para el Análisis de ordenamiento filogenético canónico. Las especies son: *Bothrops alternatus* (B alt), *B. diporus* (B dip), *Paraphimophis rustica* (P rus), *Erythrolamprus semiaureus* (E sem), *Helicops infrataeniatus* (H inf), *H. leopardinus* (H leo), *Hydrodynastes gigas* (H gig), *Leptophis ahaetulla* (L aha), *Micrurus altirostris* (M alt), *Philodryas patagoniensis* (P pat), *Thamnodynastes chaquensis* (T cha), *T. hypoconia* (T hyp), *T. strigatus* (T str), *Xenodon dorbinyi* (X dor), *X. merremii* (X mer).

ESPECIES	GÉNEROS									TRIBUS								SUBFAMILIAS				FAMILIA			INFRAORDEN				
	<i>Bothrops</i>	<i>Paraphimophis</i>	<i>Helicops</i>	<i>Hydrodynastes</i>	<i>Leptophis</i>	<i>Erythrolamprus</i>	<i>Micrurus</i>	<i>Philodryas</i>	<i>Thamnodynastes</i>	<i>Xenodon</i>	<i>Alternatus</i>	<i>Neuwiedi</i>	<i>Pseudoboibini</i>	<i>Xenodontini</i>	<i>Hydropsini</i>	<i>Hydrodynastini</i>	<i>Colubriini</i>	<i>Calliophini</i>	<i>Philodryadini</i>	<i>Tachymenini</i>	<i>Colubrinae</i>	<i>Xenodontinae</i>	<i>Elapinae</i>	<i>Crotalinae</i>	<i>Colubridae</i>	<i>Dipsadidae</i>	<i>Elapidae</i>	<i>Viperidae</i>	<i>Serpente</i>
<i>B alt</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0
<i>B dip</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0
<i>P rus</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0
<i>E sem</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0
<i>H inf</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0
<i>H leo</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0
<i>H gig</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0
<i>L aha</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0
<i>M alt</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0
<i>P pat</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0
<i>T cha</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	1	0
<i>T hyp</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	1	0
<i>T str</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	1	0
<i>X dor</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0
<i>X mer</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0

3. RESULTADOS

3.1 Morfología

La variación de los caracteres morfológicos de los adultos de cada especie se muestra en la Tabla 4.

Serpientes vivíparas

Bothrops

Se analizaron 139 ejemplares de *Bothrops alternatus* y 45 de *B. diporus*. Las hembras de *B. diporus* tuvieron más escamas ventrales y subcaudales que las de *B. alternatus*. Entre los machos de ambas especies no hubo diferencias significativas en la cantidad de escamas subcaudales, pero sí en las ventrales, siendo *B. diporus* la especie con más escamas (Tabla 4). Los juveniles de ambas especies, tanto machos como hembras, no mostraron diferencias significativas en el largo de la cola y el peso; sin embargo tanto los machos ($F = 8.68$; $P = 0.016$) como las hembras ($F = 5.50$; $P = 0.03$) juveniles de *B. alternatus* tuvieron la cabeza más larga. En cuanto al largo corporal (LHC), las hembras de ambas especies no mostraron diferencias significativas entre sí; a diferencia de los machos, entre los cuales los juveniles de *B. alternatus* fueron los más largos ($H = 13.87$; $P = 0.002$). Cuando comparamos entre los adultos, las hembras de *B. alternatus* fueron más largas (LHC) y tuvieron cabezas más largas, pero en el peso no hubo diferencias significativas. Los machos de *B. alternatus* fueron más largos y de cabeza más larga, sin embargo para el peso y largo de la cola no existieron diferencias con los de *B. diporus* (Tabla 5).

Helicops

Se analizaron 207 ejemplares de *Helicops leopardinus* y 119 *H. infrataeniatus*. Los machos de *H. infrataeniatus* tuvieron más escamas ventrales y subcaudales que los de *H. leopardinus*, también las hembras de *H. infrataeniatus* tuvieron más ventrales, pero en las subcaudales no hubo diferencias significativas entre las hembras de ambas especies. Entre los juveniles, tanto los machos como las hembras de *H. leopardinus* tuvieron cuerpos

(LHC) más largos que sus congéneres de *H. infrataeniatus*. Para el largo de la cola fueron las hembras de *H. leopardinus* y los machos de *H. infrataeniatus* los de colas más largas (Tabla 4). Entre las hembras adultas de ambas especies no hubo diferencias significativas en el peso y largo de la cola, cuerpo y cabeza. Entre los machos adultos la única de estas variables que mostró diferencias fue el largo del cuerpo (LHC), siendo los de *H. infrataeniatus* los más largos ($F = 5,04$; $P = 0,02$).

Thamnodynastes

Se analizaron 88 ejemplares de *T. chaquensis*, 154 de *T. hypoconia* y 58 de *T. strigatus*. Entre los juveniles, los machos de *T. strigatus* tuvieron colas y cuerpos (LHC) más largos; mientras que las hembras de *T. hypoconia* tuvieron colas más largas, y las de *T. strigatus* más largo el cuerpo (LHC). Los resultados para los adultos están resumidos en la Tabla 4, mostrando que *T. strigatus* es la especie más larga (en LHC y largo de la cabeza) además de la más pesada (Tabla 6). *Thamnodynastes chaquensis* fue más pesada y de cabeza más larga que *T. hypoconia*, pero ambas son similares en LHC. *Thamnodynastes hypoconia* tuvo la cola más larga, seguida por *T. strigatus*, mientras que *T. chaquensis* fue la que tuvo cola más corta de todas (Tabla 6).

Serpientes ovíparas

Paraphimophis rustica

Fueron analizados 34 individuos de *Paraphimophis rustica*, de ellos 18 fueron machos maduros (53%), 10 hembras maduras (29%) y 6 hembras juveniles (18%). El rango de LHC de las hembras juveniles fue de 451 mm a 542 mm (media= 489 mm), y el rango de LC fue de 63 mm a 89 mm (media= 76 mm) (Tabla 4).

Erythrolamprus semiaureus

Se analizaron 144 especímenes de *Erythrolamprus semiaureus*, de los cuales 39 fueron machos adultos (27%), 56 hembras maduras (39%), 13 machos juveniles (9%) y 36 hembras juveniles (25%). En los juveniles el rango de LHC fue de 170 mm a 378 mm en machos (media= 277 mm) y de 187 mm a 533 mm en hembras (media= 316 mm), y el

rango de LC fue de 41 mm a 84 mm en machos (media= 58 mm) y de 35 mm a 120 mm en hembras (media= 67 mm) (Tabla 4).

Hydrodynastes gigas

Fueron analizados 148 individuos de *Hydrodynastes gigas*, de ellos 50 fueron machos maduros (34%), 60 hembras maduras (40%), 20 machos juveniles (14%) y 18 hembras juveniles (12%). En los juveniles el rango de LHC fue de 165 mm a 800 mm en machos (media= 467 mm) y de 106 mm a 959 mm en hembras (media= 426 mm), y el rango de LC fue de 33 mm a 230 mm en machos (media= 129 mm) y de 43 mm a 240 mm en hembras (media= 116 mm) (Tabla 4).

Leptophis ahaetulla

Se revisaron 97 individuos de *Leptophis ahaetulla*, de ellos 44 fueron machos maduros (47%), 33 hembras maduras (35%), 8 machos juveniles (8,5%) y 9 hembras juveniles (9,5%). En los juveniles el rango de LHC fue de 290 mm a 491 mm en machos (media= 376,62 mm) y de 275 mm a 555 mm en hembras (media= 408,11 mm), y el rango de LC fue de 215 mm a 470 mm en machos (media= 322,12 mm) y de 259 mm a 480 mm en hembras (media= 369,12 mm) (Tabla 4).

Micrurus altirostris

Fueron analizados 49 individuos de *Micrurus altirostris*, de ellos 37 fueron machos maduros (76%), 4 hembras maduras (8%), 3 machos juveniles (6%) y 5 hembras juveniles (10%). En los juveniles el rango de LHC fue de 230 mm a 351 mm en machos (media= 280 mm) y de 278 mm a 499 mm en hembras (media= 373,6 mm), y el rango de LC fue de 15 mm a 16 mm en machos (media= 15 mm) y de 17 mm a 31 mm en hembras (media= 26,8 mm) (Tabla 4).

Philodryas patagoniensis

Se revisaron 209 individuos de *Philodryas patagoniensis*, de ellos 60 fueron machos maduros (29%), 84 hembras maduras (40%), 21 machos juveniles (10%) y 44 hembras juveniles (21%). En los juveniles el rango de LHC fue de 175 mm a 404 mm en machos

(media= 288,14 mm) y de 175 mm a 634 mm en hembras (media= 424,88 mm), y el rango de LC fue de 80 mm a 166 mm en machos (media= 124,33 mm) y de 52 mm a 248 mm en hembras (media= 146,71 mm) (Tabla 4).

Xenodon

Se analizaron 72 ejemplares de *X. dorbingyi* y 64 de *X. merremii*. La cantidad de juveniles de ambas especies fue muy baja para análisis comparativos. Los resultados para los adultos están resumidos en las Tablas 4 y 7, mostrando que las ventrales en los machos y las subcaudales, el largo de la cola y el peso en las hembras no mostraron diferencias entre especies. Además, siempre que hubo diferencias significativas entre *X. dorbingyi* y *X. merremii* fueron estas últimas las con mayores valores.

Tabla 4. Caracteres morfológicos de las especies estudiadas. Todas las medidas están en mm. Abreviaturas: M= machos, H= hembras, VEN= ventrales, SUB= subcaudales, LHC= largo hocico-cloaca, LC= lago cola, P= peso, LCA= largo de la cabeza, N = tamaño muestral, X= media muestral, DE= desvió estándar.

	<i>B. alternatus</i>		<i>B. diporus</i>		<i>P. rustica</i>		<i>H. infrataeniatus</i>		<i>H. leopardinus</i>		
	M	H	M	H	M	H	M	H	M	H	
VEN	N	61	64	20	21	16	13	44	65	93	95
	X	171,36	176,86	175,95	181,14	204,25	220,1	117,84	120,6	117	119
	DE	4,15	4,09	4,87	4,97	5,81	2,86	3,53	3,6	6,86	6,47
	Rango	163-183	168-191	163-182	171-191	200-211	207-232	113-123	112-134	109-168	110-170
	Estadístico	*** t = 7,46		*** t = 3,38		*** t = 9,46		*** t=4,57		*** t = 2,54	
SUB	N	55	54	16	18	18	13	46	63	85	80
	X	48,33	40,78	47,630	44,5	61,11	50	76,21	61,31	71	60
	DE	3,63	3,02	3,65	2,79	3,42	2,89	8,93	4,9	5,49	5,56
	Rango	37-57	28-46	42-54	39-49	55-65	44-54	63-84	51 - 77	53 - 78	40 - 77
	Estadístico	*** H =66		*** t = -2,83		*** t = -10,55		*** H=65,48		*** t = -12,44	
LHC	N	58	44	13,00	15	18	10	10,00	21	71	51
	X	722,69	982,43	610,46	736,93	772,88	899,5	379,9	518,28	335	510
	DE	142,3	154,03	65,43	149,29	210,34	110,47	35,1	97,34	60,08	93,88
	Rango	518-985	755-1360	516-751	509-1020	561-983	554-1211	334-454	367 - 725	208 - 480	368 - 755
	Estadístico	*** H = 23,01		*** t = 2,97		SDS		*** t=5,52		*** t = 11,65	
LC	N	53	39	12	13	17	8	10	20	68	42
	X	116,45	110,85	97,42	105,69	173,41	133,37	172,2	164,6	171	144
	DE	15,32	16,39	14,76	19,01	25,08	30,56	27,30	36,29	30,66	31,59
	Rango	85-150	74-150	62-124	73-137	112-217	103-170	132-220	70 - 219	79 - 210	112 - 251
	Estadístico	*** F = 131,83		SDS		*** F = 54,83		*** F=12,88		*** F = 13,3	
P	N	49	28	12	7	17	9	8	18	52	42
	X	250,43	695,5	120	355,57	203,61	290,11	46,37	146,55	37,18	144,96
	DE	107,68	352,43	47,94	142,43	165,93	110,03	11,26	106,8	20,02	76,11
	Rango	73-573	271-1551	45-224	161-527	26,5-372	56-538	31-63	36 - 349	9 - 101	13-373
	Estadístico	*** F = 22,68		*** F = 3,03		SDS		SDS		*** F = 4,01	
LCA	N	46	35	13	14	18	8	9	20	59	46
	X	36,08	48,9	29,11	36,95	25,06	26,53	20,66	29,34	20,6	29,76
	DE	4,33	8,25	3,02	5,99	4,62	2,79	1,53	5,22	2,71	4,79
	Rango	24,05-46,3	25,5-67,9	22,4-34,2	29,4-46,9	18,85-30,2	18,5-31,55	19,12-23,9	15,04 - 36,75	15,85 - 26,5	19,5 - 39
	Estadístico	*** F = 15,40		*** F = 6,27		SDS		*** F=4,61		*** F = 20,4	

Tabla 4 (continuación).

		<i>H. gigas</i>		<i>L. ahaetulla</i>		<i>E. semiaureus</i>		<i>M. altirostris</i>		<i>P. patagoniensis</i>	
		M	H	M	H	M	H	M	H	M	H
VEN	N	69	77	50	37	44	90	52	12	78	118
	X	156	162,55	158,3	164,72	178,68	179,8	211	215,8	175,59	185,47
	DE	5,97	4,40	3,61	3,89	3,86	324	6,7	4,76	3,48	4,84
	Rango	133-175	143-174	150 - 166	154 - 175	168-188	122-187	192-213	208-216	162-186	168-186
	Estadístico	*** H = 67,48		*** t = 8,58		SDS		*** t = 3,01		*** H = 110,44	
SUB	N	65	68	41	33	37	79	53	12	66	88
	X	72,62	63,78	131	129,93	57,24	58,06	20,11	19,91	106,85	9395
	DE	4,34	4,38	11,88	10,60	2,35	3,13	3,39	2,39	6,32	6,36
	Rango	61-80	47-70	98 - 150	102 - 146	53-62	46-65	15-24	15-24	70-110	86-121
	Estadístico	*** H = 57,9		SDS		SDS		SDS		*** t = -12,48	
LHC	N	48	58	42	27	39	56	49	5	61	87
	X	1307,15	1436,15	773,85	675,07	534,72	790,11	608,5	634,2	671,72	883,43
	DE	338,58	302,87	215,55	96,18	122,78	139,64	11,12	2,39	116,78	133,77
	Rango	853-2752	925-2360	528 - 1852	560 - 977	315-758	547-1147	350-1150	570-664	411-960	635-1315
	Estadístico	*** H = 5,51		SDS		*** t = 9,21		SDS		*** t = 9,98	
LC	N	43	48	33	23	31	43	40	5	49	56
	X	429,26	357,73	400,84	362,3	124,19	152,74	38,6	41,2	316	268
	DE	79,67	67,46	51,41	52,40	81,36	29,91	200,51	8,52	48,31	31,57
	Rango	255-565	194-510	304 - 506	315 - 501	69-150	113-220	16-63	32-54	207-342	173-380
	Estadístico	*** F = 27,14		SDS		SDS		SDS		*** F = 49,18	
P	N	35	38	37	19	39	49	36	5	35	32
	X	1924,31	2040,36	92,52	74,47	83,53	195,57	68,22	63	129,33	173,13
	DE	732,93	869,39	46,69	39,37	51,26	86,51	52,88	26,43	132,56	154,81
	Rango	551-3221	512-4548	22 - 260	35-140	37-156	99-411	9-230	47-83	100-552	23-274
	Estadístico	SDS		SDS		SDS		SDS		SDS	
LCA	N	57	43	42	24	38	55	38	4	53	68
	X	54,58	52,31	26,32	25,86	21,1	29,17	17,99	18,29	25,2	28,35
	DE	6,94	7,30	4,88	4,53	3,69	4,89	4,32	3,07	7,43	6,63
	Rango	31,45-65	39,17-75,2	19,15 - 38,4	20,3 - 38	14,45-27,2	11,45-36,45	9,6-26,6	16,9-19,65	21,55-35,10	17,96-26,75
	Estadístico	SDS		SDS		SDS		SDS		*** F = 6,37	

Tabla 4 (continuación).

		<i>T. chaquensis</i>		<i>T. hypoconia</i>		<i>T. strigatus</i>		<i>X. dorbingyi</i>		<i>X. merremii</i>	
		M	H	M	H	M	H	M	H	M	H
VEN	N	28	48	78	67	32	16	32	32	25	27
	X	145,85	142,29	146,83	143,52	141,18	136,12	137,65	134,84	138,72	144,37
	DE	9,05	4,93	3,77	5,50	6,57	4,56	3,93	3,97	3,97	4,14
	Rango	113-166	128-149	138-155	135-154	131-155	130-147	133-145	128-142	130-145	136-151
	Estadístico	*** H = 7,16		*** H = 27,67		*** H = 5,19		*** t = -2,99		*** t = 5,01	
SUB	N	24	44	74	63	27	15	34	31	24	27
	X	62,62	54,31	75,95	69,63	65,51	62,26	38,20	32,64	42,29	33,55
	DE	4,67	4,29	4,13	5,14	4,01	4,54	3,35	2,12	4,02	2,69
	Rango	54-73	47-67	64-82	53-79	59-75	56-72	31-44	29-37	32-49	29-41
	Estadístico	*** H = 32,17		*** H = 48,51		*** H = 48,51		*** t = -7,66		*** t = -9,21	
LHC	N	27	37	67	35	25	8	36	30	26	23
	X	422,14	425,4	399,37	395,34	477,8	517,44	353,58	397,06	546,46	689,59
	DE	80,13	63,04	66,75	32,87	102,55	153,73	74,2	89,08	142,83	123,13
	Rango	315-590	314-619	256-537	341-475	341-685	403-795	221-487	273-590	276-950	503-968
	Estadístico	SDS		SDS		SDS		*** t = 2,32		*** t = 3,68	
LC	N	25	35	63	33	22	9	33	29	24	22
	X	124,48	106,88	145,84	136,6	151,54	132,25	67,45	63,86	105,58	101,54
	DE	24,91	21,08	25,57	37,89	28,39	15,40	14,54	15,00	32,89	20,99
	Rango	83-174	69-166	87-193	93-329	95-204	112-158	32-86	37-90	26-162	65-138
	Estadístico	*** F = 29,43		*** F = 22,18		*** F = 9		*** F = 30,89		*** F = 5,66	
P	N	22	35	62	33	19	7	27	25	24	21
	X	43,79	58,09	21,66	25,27	62,27	90,57	42,03	73,06	133,81	286,33
	DE	19,52	19,41	9,00	7,96	30,45	33,53	26,57	55,55	75,88	129,47
	Rango	17-91	28,5-105	7-52	9-45	21,75-125	32-134	7-99	29-228	17-320	89-530
	Estadístico	*** F = 9,45		*** F = 16,76		*** F = 8,36		SDS		*** F = 4,40	
LCA	N	25	35	48	28	20	7	29	24	23	20
	X	22,72	24,43	17,63	18,13	26,17	27,82	18,67	20,81	29,68	40,87
	DE	2,95	2,37	2,54	1,84	3,79	2,92	2,55	3,30	6,13	6,43
	Rango	17-28,1	20,35-29,09	12,85-26,71	14,68-21,86	20,65-35,95	22,83-31,22	14,65-26,32	15,07-27,7	20,05-42,05	31,05-51,95
	Estadístico	*** F = 10,04		*** F = 5,3		SDS		SDS		*** F = 14,94	

Tabla 5. Comparaciones de variables morfológicas entre *Bothrops alternatus* y *B. diporus*. Machos (M), Hembras (H), Escamas ventrales (VEN), Escamas subcaudales (SUB), Largo hocico- cloaca (LHC), Largo de la cola (LC), Peso (P), Largo de la cabeza (LCA), $P < 0.05$ (***). Letras diferentes indican diferencias significativas, siendo $A < B$ ($P \leq 0.05$).

		VEN	SUB	LHC	LC	P	LCA
H	<i>B. alternatus</i>	A	A	B	A	A	B
	<i>B. diporus</i>	B	B	A	B	A	A
		***	***	***	***		***
	Estadístico	$t = -3,94$	$H = 16,52$	$H = 17,82$	$F = 7,15$	NS	$F = 3,61$
M	<i>B. alternatus</i>	A	A	B	A	A	B
	<i>B. diporus</i>	B	A	A	A	A	A
		***		***			***
	Estadístico	$t = -4,11$	NS	$H = 13,87$	NS	NS	$F = 7,55$

Tabla 6. Comparaciones de variables morfológicas entre *Thamnodynastes chaquensis*, *T. hypoconia* y *T. strigatus*. Machos (M), Hembras (H), Escamas ventrales (VEN), Escamas subcaudales (SUB), Largo hocico- cloaca (LHC), Largo de la cola (LC), Peso (P), Largo de la cabeza (LCA), $P < 0.05$ (***). Letras diferentes indican diferencias significativas, siendo $A < B < C$ ($P \leq 0.05$).

		VEN	SUB	LHC	LC	P	LCA
M	<i>T. chaquensis</i>	B	A	A	A	B	B
	<i>T. hypoconia</i>	B	B	A	C	A	A
	<i>T. strigatus</i>	A	A	B	B	C	C
	Estadístico	***	***	***	***	***	***
		$H = 20,69$	$H = 70,97$	$F = 9,05$	$F = 16,93$	$F = 54,88$	$F = 70,82$
H	<i>T. chaquensis</i>	B	A	A	A	B	B
	<i>T. hypoconia</i>	B	C	A	C	A	A
	<i>T. strigatus</i>	A	B	B	B	C	C
	Estadístico	***	***	***	***	***	***
		$H = 17,14$	$H = 70,91$	$F = 11,18$	$F = 20,94$	$F = 35,32$	$F = 77,86$

Tabla 7. Comparaciones de variables morfológicas entre *Xenodon dorbimgyi* y *X. merremii*. Machos (M), Hembras (H), Escamas ventrales (VEN), Escamas subcaudales (SUB), Largo hocico- cloaca (LHC), Largo de la cola (LC), Peso (P), Largo de la cabeza (LCA), $P < 0.05$ (***). Letras diferentes indican diferencias significativas, siendo A<B ($P \leq 0.05$).

		VEN	SUB	LHC	LC	P	LCA
H	<i>X. dorbimgyi</i>	A	A	A	A	A	A
	<i>X. merremii</i>	B	A	B	A	A	B
	Estadístico	*** $t = -4,37$	NS	*** $H = 34,69$	NS	NS	*** $F = 31,38$
M	<i>X. dorbimgyi</i>	A	A	A	A	A	A
	<i>X. merremii</i>	A	B	B	B	B	B
	Estadístico	NS	*** $H = 34,85$	*** $F = 48,28$	*** $F = 6,02$	*** $F = 2,58$	*** $F = 11,51$

3.2 Madurez y dimorfismo sexual

Los resultados de las variables dimórficas para los machos y hembras adultas de cada especie se muestran en la Tabla 4.

Serpientes vivíparas

Bothrops

Las hembras de *B. alternatus* adquirieron la madurez sexual (LHC = 755 mm) a mayor largo del cuerpo que los machos (LHC = 518 mm). Sin embargo entre las hembras y machos de *B. diporus* no existió diferencia significativamente estadística en el largo corporal en que adquirieron la madurez sexual, siendo incluso los machos (LHC = 516) algo más largos que las hembras (LHC = 509). En los adultos de ambas especies, las hembras tuvieron más ventrales, cabezas más largas y fueron más pesadas y largas (LHC), y los machos tuvieron más subcaudales (Tabla 4). La única variable que no fue dimórfica en *B. diporus* fue el largo de la cola, pero sí lo fue para *B. alternatus*, siendo los machos los de colas más largas (Tabla 4). El índice de dimorfismo sexual de *B. alternatus* fue $SSD = 0,36$ y el de *B. diporus* fue $SSD = 0,20$ probando que las hembras son más largas (LHC) que los machos en ambas especies.

Helicops

Las hembras adquirieron la madurez sexual (*H. infrataeniatus* LHC = 367 mm, *H. leopardinus* LHC = 368 mm) a mayor largo del cuerpo que los machos (*H. infrataeniatus* LHC = 334 mm, *H. leopardinus* LHC = 208 mm). Ambas especies presentaron un mismo patrón de dimorfismo sexual entre los individuos adultos. Las hembras tienen más ventrales, son más largas (LHC) y tienen cabezas más grandes; los machos tienen más subcaudales y colas más largas, con diferencias significativas en todos los casos. Sin embargo, no hay dimorfismo en el peso de *H. infrataeniatus*, mientras que sí lo hay en *H. leopardinus*, siendo las hembras las más pesadas (Tabla 4). El índice de dimorfismo sexual de los adultos de *H. infrataeniatus* fue $SSD = 0,36$ y el de *H. leopardinus* fue $SSD = 0,52$ probando que las hembras son más largas (LHC) que los machos en ambas especies.

Thamnodynastes

En este género las hembras adquirieron la madurez sexual (*T. chaquensis* LHC = 325 mm; *T. hypoconia* LHC = 358 mm; *T. strigatus* LHC = 403 mm) a mayores tamaños corporales que los machos (*T. chaquensis* LHC = 315 mm; *T. hypoconia* LHC = 256 mm; *T. strigatus* LHC = 341 mm). Las tres especies de *Thamnodynastes* presentaron el mismo patrón para la mayoría de las variables dimórficas. Los machos tuvieron más escamas ventrales y subcaudales que sus respectivas hembras con-específicas (Tabla 4). En los individuos maduros no hubo diferencias significativas en el largo corporal (LHC), sin embargo los machos mostraron las colas más largas, mientras que las hembras fueron las más pesadas. Las hembras de *T. chaquensis* y *T. hypoconia* tuvieron cabezas más largas que los machos, pero en *T. strigatus* no hubo diferencia significativa entre los sexos (Tabla 4). El índice de dimorfismo sexual para los adultos de *T. chaquensis* fue $SSD = 0,0002$; para *T. hypoconia* fue $SSD = -0,0035$; y para *T. strigatus* fue $SSD = 0,082$; mostrando que no existen diferencias en el largo del cuerpo (LHC) en ninguna de estas especies, es decir no existe dimorfismo sexual para este rasgo.

Serpientes ovíparas

Paraphimophis rustica

Los machos y hembras adquirieron la madurez sexual a similares tamaños corporales, siendo los machos (LHC = 561 mm) apenas más largos que las hembras (LHC = 554 mm), pero sin diferencias estadísticamente significativas. El dimorfismo sexual se evidenció solo en tres variables, para las que los machos fueron superiores en número de subcaudales y largo de cola, mientras que las hembras solo en el número de ventrales. Para el resto de las variables (peso, largo corporal y de la cabeza) no existieron diferencias significativas entre los sexos (Tabla 4). El índice de dimorfismo sexual de los adultos fue $SSD = 0,16$ mostrando que la diferencia en el largo corporal entre los sexos es a favor de las hembras (aunque en muy baja medida).

Erythrolamprus semiaureus

Las hembras *Erythrolamprus semiaureus* adquirieron la madurez sexual (LHC = 547 mm) con mayor longitud corporal que los machos (LHC = 315 mm). El dimorfismo sexual es

solo evidente en el largo corporal, siendo las hembras las más largas. Todas las otras variables (ventrales, subcaudales, peso, largo de la cola y la cabeza) no mostraron diferencias significativas entre los sexos (Tabla 4). El índice de dimorfismo sexual de los adultos fue $SSD = 0,47$ probando que las hembras son más largas (LHC) que los machos.

Hydrodynastes gigas

Las hembras de *H. gigas* adquirieron la madurez sexual (LHC = 925 mm) con mayor longitud corporal que los machos (LHC = 853 mm). Las hembras fueron más largas (LHC) y con mayor número de ventrales que los machos, sin embargo los machos mostraron colas más largas y más subcaudales (Tabla 4). En contraste, la longitud de la cabeza y el peso no mostraron diferencias significativas entre sexos. El índice de dimorfismo sexual de los adultos fue $SSD = 0,099$ mostrando que las hembras son más largas (LHC) que los machos.

Leptophis ahaetulla

Los machos y hembras de *Leptophis ahaetulla* adquirieron la madurez sexual a similares tamaños corporales, siendo las hembras (LHC = 560 mm) apenas más largas que los machos (LHC = 528 mm). Solo dos variables fueron dimórficas en los adultos, siendo las hembras las con mayor número de escamas ventrales y las de cabezas más largas. Para el resto de las variables (subcaudales, largo corporal, largo de la cola y peso) no se encontró dimorfismo sexual (Tabla 4). El índice de dimorfismo sexual de los adultos fue $SSD = 0,05$ mostrando que la diferencia en el largo corporal es prácticamente inexistente.

Micrurus altirostris

Las hembras de *Micrurus altirostris* adquirieron la madurez sexual (LHC = 570 mm) con mayor longitud corporal que los machos (LHC = 354 mm). El dimorfismo sexual en esta especie solo es en el número de ventrales, siendo las hembras las con mayor cantidad. Para el resto de las variables no se registraron diferencias significativas, aunque puede deberse al bajo número de hembras registradas (Tabla 4).

Philodryas patagoniensis

Las hembras adquirieron la madurez sexual (LHC = 635 mm) con mayor longitud corporal que los machos (LHC = 411 mm). El dimorfismo sexual es evidente en la morfología y

lepidosis de machos y hembras, salvo en el peso, variable en la que no existió diferencia significativa. Las hembras tuvieron mayor número de ventrales, cabezas más largas y cuerpos más largos (LHC) que los machos, sin embargo estos mostraron colas más largas y más subcaudales (Tabla 4). El índice de dimorfismo sexual de los adultos fue $SSD = 0,31$ probando que las hembras son más largas (LHC) que los machos.

Xenodon

Las hembras adquirieron la madurez sexual (*X. dorbingyi* LHC = 273 mm; *X. merremii* LHC = 503 mm) a mayores tamaños corporales que los machos (*X. dorbingyi* LHC = 221 mm; *X. merremii* LHC = 276 mm). Los machos de ambas especies tuvieron más escamas ventrales y colas más largas que las hembras, y éstas a su vez tuvieron más ventrales y fueron más largas. Las hembras de *Xenodon merremii* fueron además más pesadas y tuvieron cabezas más largas que sus machos, pero en *X. dorbingyi* estas dos variables no fueron dimórficas (Tabla 4). El índice de dimorfismo sexual de los adultos de *X. dorbingyi* fue $SSD = 0,125$ y el de *X. merremii* fue $SSD = 0,29$ probando que las hembras son más largas (LHC) que los machos en ambas especies.

3.3 Reproducción

En la figura 26 se muestra un esquema de los ciclos reproductivos de las hembras de las especies estudiadas.

Serpientes vivíparas

Bothrops

El ciclo reproductivo de las hembras de ambas especies fue estacional. En *B. alternatus* la vitelogénesis comienza en marzo y se desarrolla durante el invierno y parte de la primavera (10 – 26 mm), y desde septiembre se registraron huevos oviductales (33 mm). En noviembre se registró una hembra con 21 embriones desarrollados y en febrero otra con 11. Los nacimientos ($n = 28$) comenzaron en febrero ($n = 8$), alcanzando mayor frecuencia en marzo ($n = 18$), y se extendieron hasta abril ($n = 2$) (Fig. 19.1). Su fecundidad fue alta, con un tamaño de camada que osciló entre 3 y 37 crías (media = 18,7; DS = 8,1; $n = 28$); sin embargo su potencial reproductivo fue bajo, ya que arrojó un resultado de 4,93 crías por

hembra por año. Su frecuencia reproductiva (0,29) fue inferior al 50%, por lo que su ciclo se considera bianual a multianual. Se observaron cópulas en cautiverio en los meses de mayo y julio. La relación entre el número de crías y el largo corporal de las hembras de *B. alternatus* no fue significativa ($\rho = 0,25$; $P = 0,48$). Además se encontraron hembras grávidas que se habían alimentado, por ejemplo una con 32 huevos que se comió un roedor. En *B. diporus* se encontraron 8 hembras con folículos vitelogénicos desde junio a septiembre, la única hembra con 11 embriones fue registrada en enero. Los nacimientos ocurrieron también entre febrero (n = 2) y marzo (n = 6), y el número de crías vivas varió entre 2 y 18 (media = 9; DS = 6,6; n = 7). La parición de 2 crías incluyó 11 huevos adicionales no embrionados y otro ejemplar tuvo 39 huevos no embrionados más un huevo embrionado con desarrollo incompleto. Los machos de ambas especies no mostraron diferencias significativas en el volumen testicular a lo largo de las estaciones. Además *B. alternatus* tubo túbulos deferentes enrollados todo el año (Fig. 19.2), mientras que *B. diporus* en primavera, verano y otoño, sin datos para el invierno. Por tanto el ciclo masculino de las *Bothrops* se considera continuo.

Figura 19.1. Ciclo reproductivo de *Bothrops alternatus* en el litoral fluvial argentino. Referencias: Folículos no vitelogénicos (FNV): círculos verdes, Folículos vitelogénicos (FV): círculos celestes, Huevos (H): círculos violetas, Nacimientos (N).

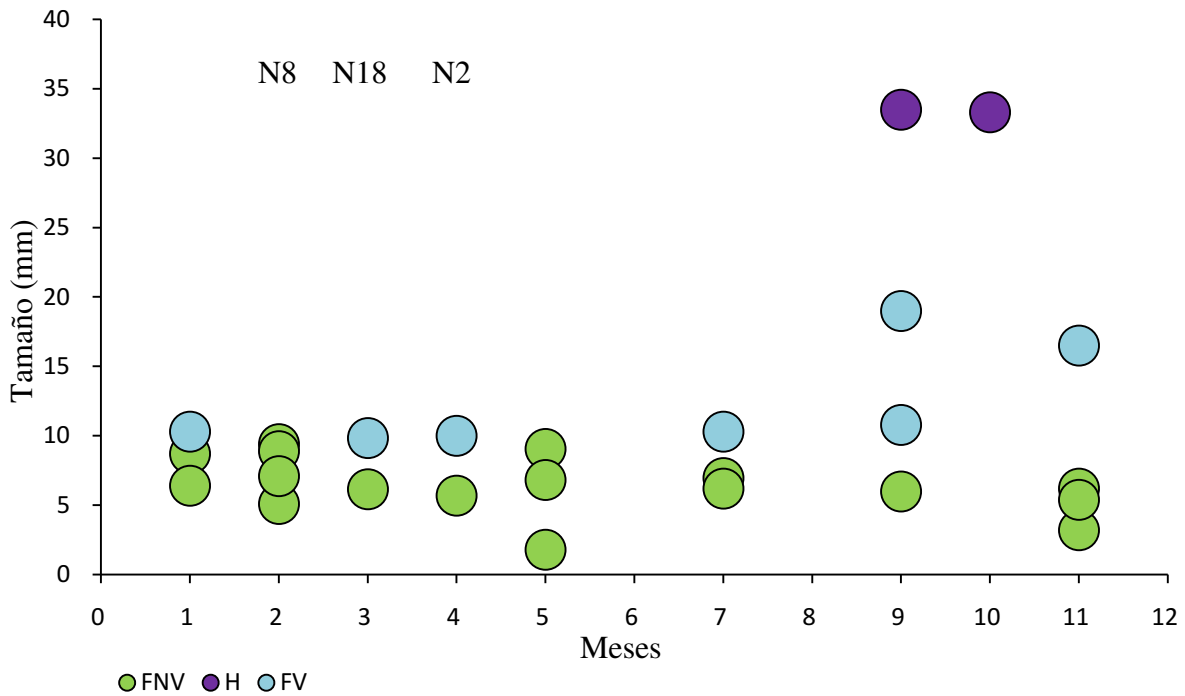
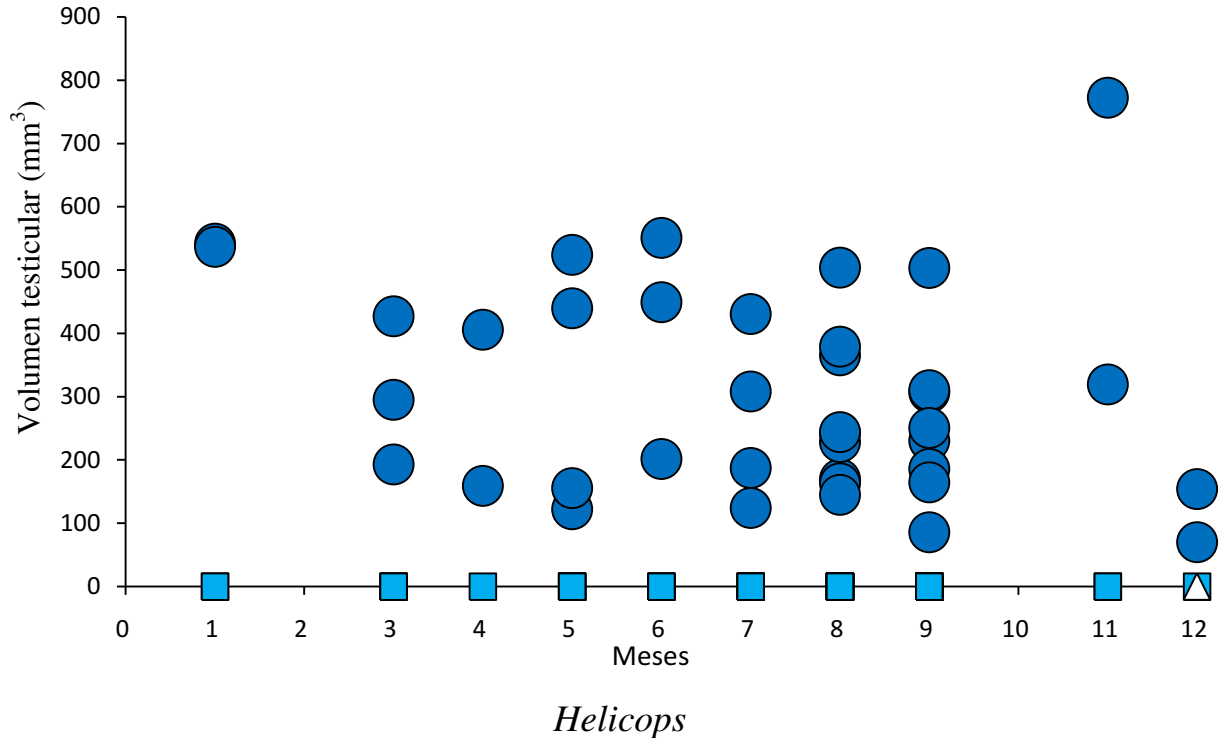


Figura 19.2. Ciclo reproductivo de los machos de *B. alternatus* en el litoral fluvial argentino. Referencias: Volumen testicular: círculos, Túbulos enrollados: cuadrados; Túbulos lisos: triángulos.



Los ciclos reproductivos de las hembras fueron estacionales con folículos vitelogénicos desde marzo, embriones desde noviembre, y nacimientos entre enero-abril. El tamaño de camada vario entre 7 y 26 crías en *H. infrataeniatus* (media = 16,5; n = 11), y entre 8 y 23 en *H. leopardinus* (media = 15; n = 8). La relación entre el número de crías y el largo corporal de las hembra no fue significativa para ninguna de las dos especies (*H. infrataeniatus*: $\rho = 0,61$; $P = 0,07$; *H. leopardinus*: $\rho = 0,71$; $P = 0,08$). La frecuencia reproductiva de *H. leopardinus* fue igual al 50% de hembras reproductivas a lo largo de un ciclo, por lo que su frecuencia es bianual a multianual; su potencial reproductivo es de 7,5 crías por hembra por año. Para esta especie se encontraron hembras grávidas que se habían alimentado, por ejemplo una con 15 huevos que había ingerido un pez. El ciclo de los machos de *H. leopardinus* fue continuo, sin diferencias significativas a lo largo de los meses en el volumen testicular (ANCOVA $F = 0,47$; $P = 0,70$), con conductos deferentes enrollados y opacos a lo largo del año. Para *H. infrataeniatus* no se contaron con suficientes datos para calcular estos últimos parámetros reproductivos, tanto de hembras como de

machos, aunque los datos obtenidos apoyan un patrón reproductivo similar al de *H. leopardinus*.

Thamnodynastes

El ciclo reproductivo de las hembras fue estacional. Las hembras maduras de *T. chaquensis* (n = 38) y de *T. hypoconia* (n = 35) tuvieron folículos vitelogénicos (5 – 13 mm.) de marzo a junio, huevos oviductales de Julio a diciembre (14-32 mm) y pariciones en enero (Fig. 7.1). Para *Thamnodynastes strigatus* se obtuvieron menos datos reproductivos, registrándose folículos vitelogénicos de febrero a julio, huevos oviductales en agosto y pariciones en enero (Fig. 20.1). La fecundidad no fue diferente entre las tres especies de *Thamnodynastes* ($F = 2,67$, $P = 0,08$). El tamaño de camada fue entre 2 y 18 neonatos (media = 10,5; n = 20) para *T. chaquensis*, entre 4 y 13 (media = 7,6; n = 12) para *T. hypoconia*, y entre 9 y 16 (mean = 11; n = 4) para *T. strigatus*. La frecuencia reproductiva fue 0,81 en *T. chaquensis*, 0,48 en *T. hypoconia* y 0,5 en *T. strigatus*, indicando que las dos últimas especies tienen un ciclo reproductivo bianual mientras que el de la primera es menos prolongado. En las poblaciones de *T. hypoconia* y *T. strigatus*, la ocurrencia simultánea, y en igual proporciones, de hembras grávidas y hembras maduras sin folículos vitelogénicos o huevos en la época reproductiva, es evidencia de un ciclo reproductivo bianual a multianual. El potencial reproductivo fue de 5,87 neonatos para *T. chaquensis*, 3,22 para *T. hypoconia* y 8 neonatos para *T. strigatus*, por hembra por año. La relación entre el número de crías y el largo corporal de la hembra no fue significativa en ninguna de las especies (*T. chaquensis*: $\rho = 0,30$; $P = 0,23$; *T. hypoconia*: $\rho = -0,17$; $P = 0,59$; *T. strigatus*: $\rho = 0,79$; $P = 0,21$). En *T. hypoconia* y *T. strigatus* se encontraron hembras con huevos que se habían alimentado, por ejemplo, de la primera se registró una con 7 huevos y un sapo (*Rhinella*) en su estómago, y para la segunda una con 8 huevos y un roedor ingerido. Los machos de *T. chaquensis* (Fig. 20.2) y *T. strigatus* mostraron ciclos continuos, sin diferencias significativas en el volumen testicular a lo largo de las estaciones, mientras que los machos de *T. hypoconia* sí mostraron diferencias entre las estaciones, en primavera tuvieron el mayor volumen testicular y en otoño y verano el menor, el invierno no fue diferente de las otras estaciones (ANCOVA $F = 3,2$, $gl = 3$, $P = 0,04$, n = 30). Los machos de las tres especies mostraron testículos túrgidos y conductos deferentes enrollados a lo largo de todo el año.

Figura 20.1. Ciclo reproductivo de *Thamnodynastes chaquensis*, *T. hypoconia*, *T. strigatus* en el litoral fluvial argentino. Referencias: Folículos *T. hypoconia* (F): círculos celestes vacíos, Huevos *T. hypoconia* (H): círculos llenos celestes, Folículos *T. chaquensis* (F): círculos verdes vacíos, Huevos *T. chaquensis* (H): círculos verdes llenos; Folículos *T. strigatus* (F): círculos violetas vacíos, Huevos *T. strigatus* (H): círculos violetas llenos; Neonatos: de *T. chaquensis* (Nc), de *T. hypoconia* (Nh); Particiones: de *T. chaquensis* (Pc), de *T. hypoconia* (Ph), entre paréntesis se indica la cantidad.

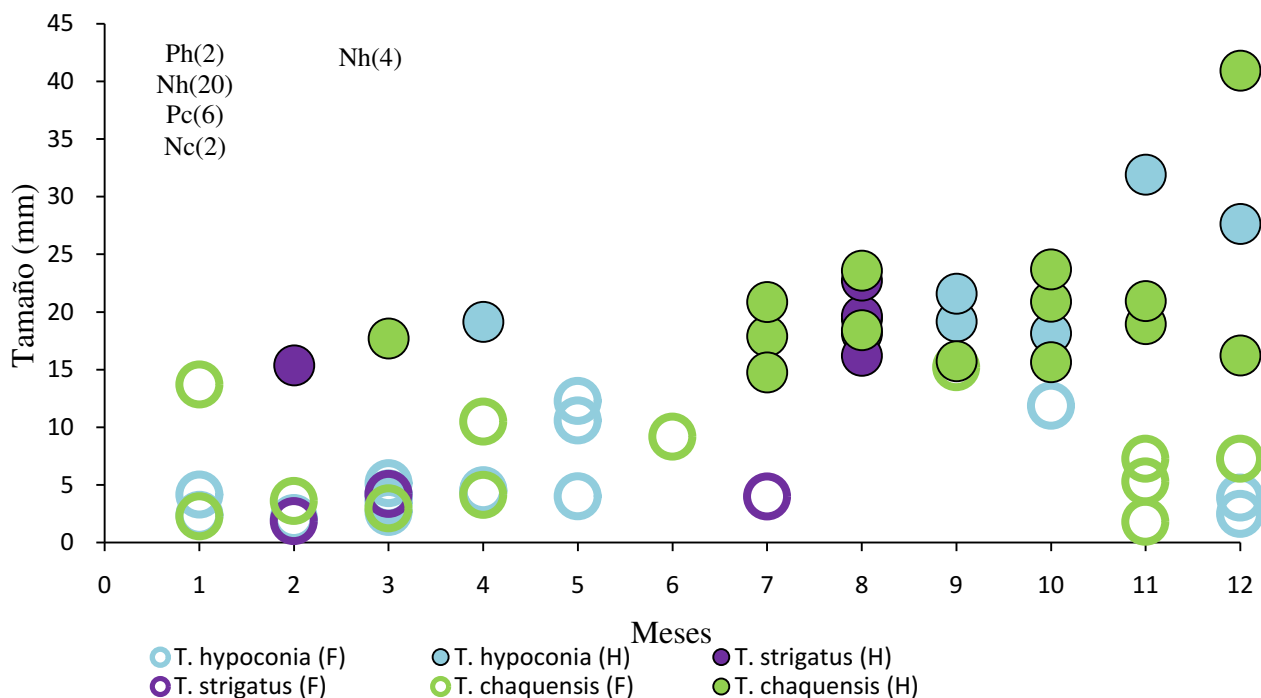
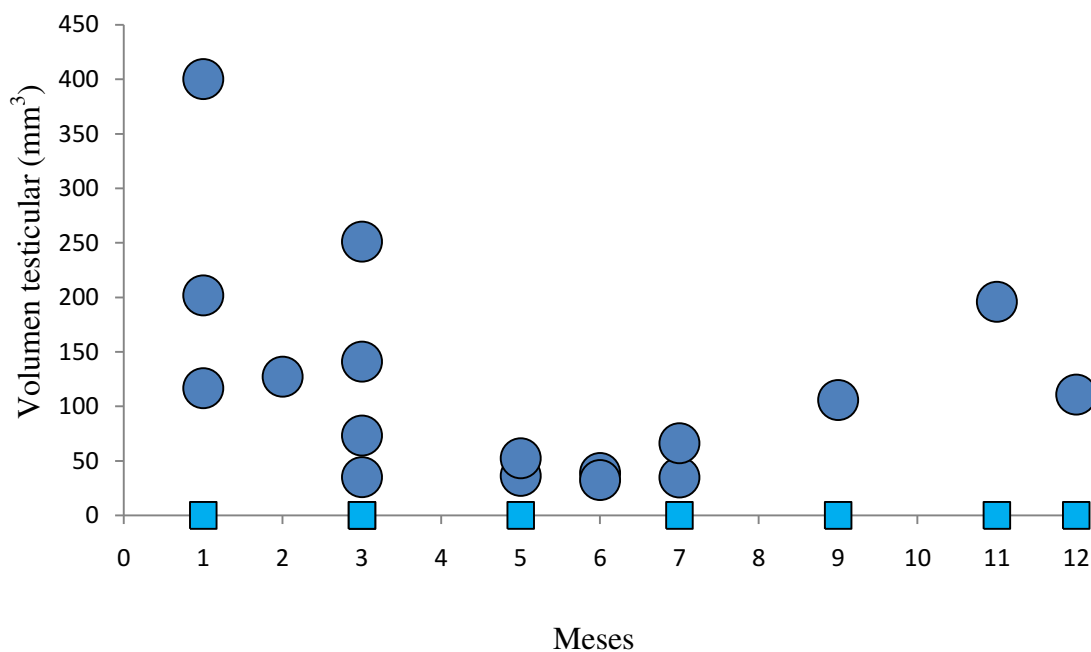


Figura 20.2. Ciclo reproductivo de los machos de *T. chaquensis* en el litoral fluvial argentino. Referencias: Volumen testicular: círculos, Túbulos enrollados: cuadrados.



Serpientes ovíparas

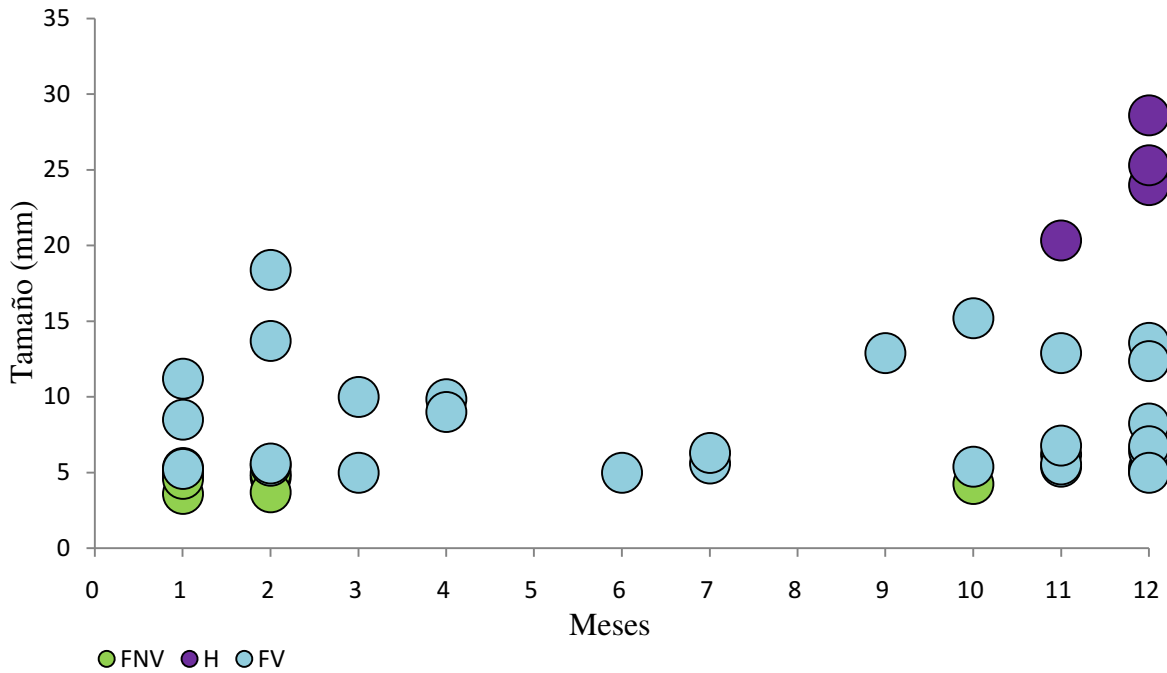
Paraphimophis rustica

Se encontraron hembras con folículos vitelogénicos de junio a septiembre (6 – 11 mm), y una hembra con 2 huevos oviductales (28 mm) en octubre. Debido a que la muestra de hembras adultas fue pequeña, no se pudo obtener el ciclo reproductivo. Los machos de *P. rustica* no mostraron variaciones en el volumen testicular a lo largo de la primavera, verano y otoño; además de poseer conductos deferentes enrollados en estas estaciones. A pesar de la falta de datos reproductivos invernales, el ciclo de los machos se considera continuo.

Erythrolamprus semiaureus

El ciclo reproductivo de las hembras de *Erythrolamprus semiaureus* se considera estacional. Aunque las hembras maduras tuvieron folículos vitelogénicos (5 – 25 mm) todo el año, y solo se registraron huevos oviductales en diciembre, al observarse el ciclo se aprecia un notable decrecimiento en el tamaño folicular vitelogénico en los meses de otoño e invierno, incrementándose luego en primavera y verano (Fig. 21). El tamaño de camada fue entre 10 y 20 huevos (media = 13,5; n = 6) y la frecuencia reproductiva 0,89 indicando que las hembras de *E. semiaureus* tienen un ciclo reproductivo anual, ya que prácticamente todas las hembras maduras están activas durante la época reproductiva. El potencial reproductivo fue de 12 neonatos por hembra por año. La relación entre el número de crías y el largo corporal de la hembra no fue significativa ($\rho = 0,46$; $P = 0,31$). Además se registraron hembras con huevos oviductales que se habían alimentado, por ejemplo una con 12 huevos que había ingerido un anfibio. El ciclo de los machos fue continuo, sin diferencias significativas a lo largo de los meses en el volumen testicular (ANCOVA $F = 1,20$; $P = 0,33$), con conductos deferentes enrollados y opacos a lo largo de todo el año.

Figura 21. Ciclo reproductivo de *Erythrolamprus semiaureus* en el litoral fluvial argentino. Referencias: Folículos no vitelogénicos (FNV): círculos verdes, Folículos vitelogénicos (FV): círculos celestes, Huevos (H): círculos violetas.



Hydrodynastes gigas

Las hembras de *Hydrodynastes gigas* mostraron un ciclo estacional, con folículos vitelogénicos (10 mm a 35 mm) desde enero a septiembre y huevos oviductales (45 mm a 77 mm) desde octubre a noviembre, con posturas entre noviembre y diciembre (Fig. 22.1). Su frecuencia reproductiva (0,71) fue superior al 50%, por lo que su ciclo se considera anual. Su fecundidad es alta, con un tamaño de camada entre 11 y 36 neonatos (media = 23; n = 9); al igual que su potencial reproductivo, que arrojó un resultado de 16,33 huevos por hembra por año. La relación entre el tamaño de camada con el LHC ($\rho = 0,6$; $P = 0,12$), el alto ($\rho = 0,75$; $P = 0,05$) y el ancho corporal ($\rho = 0,63$; $P = 0,13$) de la hembra no es significativa en ninguno de los casos. Se registraron hembras con huevos oviductales que se habían alimentado, por ejemplo una con 11 huevos que se comió 2 peces (*Callichthys callichthys*). El ciclo de los machos fue continuo, sin diferencias significativas a lo largo de los meses en el volumen testicular (ANCOVA $F = 0,37$; $P = 0,939$), con conductos deferentes enrollados y opacos desde marzo a diciembre (Fig. 22.2).

Figura 22.1. Ciclo reproductivo de *Hydrodynastes gigas* en el litoral fluvial argentino. Referencias: Folículos no vitelogénicos (FNV): círculos verdes, Folículos vitelogénicos (FV): círculos celestes, Huevos (H): círculos violetas.

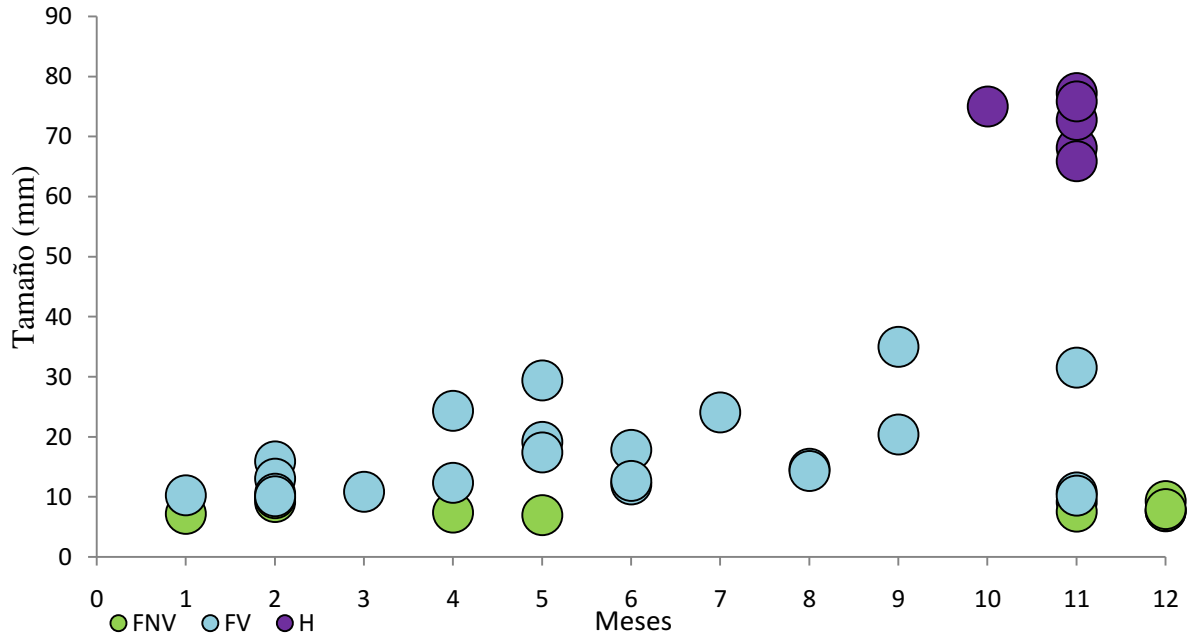
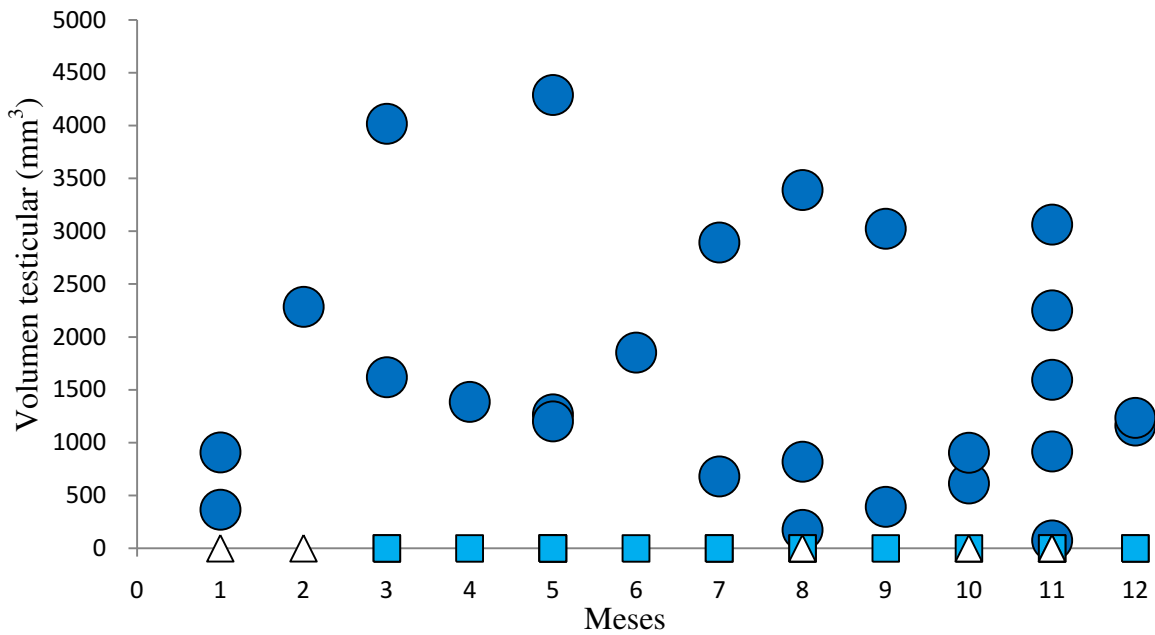


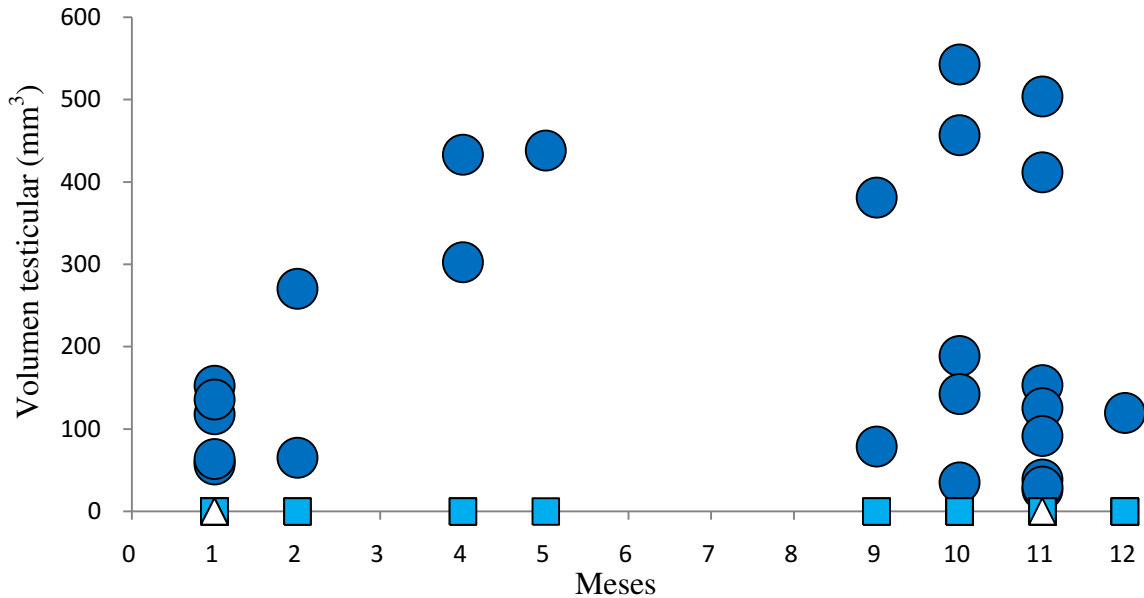
Figura 22.2. Ciclo reproductivo de los machos de *H. gigas* en el litoral fluvial argentino. Referencias: Volumen testicular: círculos, Túbulos enrollados: cuadrados; Túbulos lisos: triángulos.



Leptophis ahaetulla

Las hembras de *Leptophis ahaetulla* mostraron un ciclo estacional, con folículos vitelogénicos (5 mm a 12 mm) desde enero a octubre y huevos oviductales (24 mm a 35 mm) en noviembre. Su frecuencia reproductiva (0,60) fue superior al 50%, por lo que su ciclo se considera anual. Su fecundidad es baja, con un tamaño de camada entre 6 y 9 neonatos (media = 7,5; n = 4); al igual que su potencial reproductivo, que arrojó un resultado de 4,5 huevos por hembra por año. La relación entre el número de crías y el largo corporal de las hembra no fue significativa ($\rho = 0,90$; $P = 0,12$). Además se encontró una hembra con 6 huevos que se había con un anfibio (*Scinax nasica*) en el estómago. El ciclo de los machos fue continuo, sin diferencias significativas a lo largo de los meses en el volumen testicular, con conductos deferentes enrollados y opacos todo el año, salvo en el invierno en donde no hay datos (Fig. 23).

Figura 23. Ciclo reproductivo de los machos de *Leptophis ahaetulla* en el litoral fluvial argentino. Referencias: Volumen testicular: círculos, Túbulos enrollados: cuadrados; Túbulos lisos: triángulos.



Micrurus altirostris

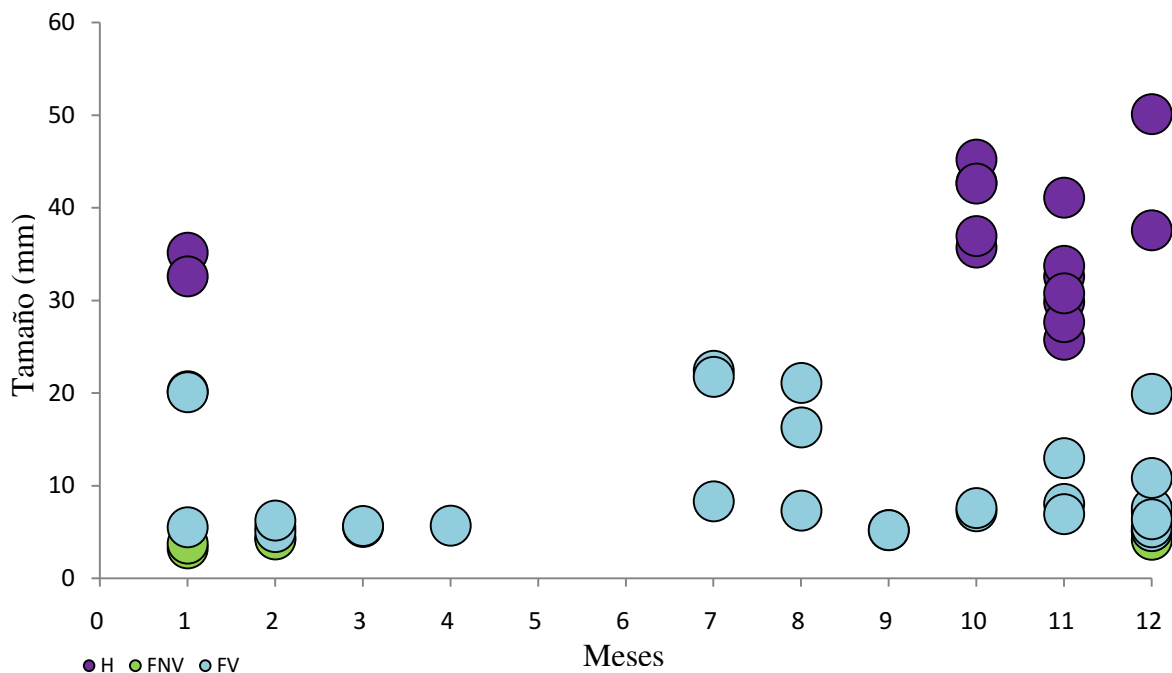
Debido al bajo número de hembras no se pudo confeccionar el ciclo reproductivo completo, pero se encontraron hembras con folículos vitelogénicos entre septiembre y noviembre, y una puesta de 4 huevos en diciembre. El ciclo reproductivo de los machos de *Micrurus*

altirostris se considera continuo con túbulos deferentes enrollados y volúmenes testiculares sin variaciones notables en invierno, primavera y verano; del otoño no se obtuvieron datos.

Philodryas patagoniensis

El ciclo reproductivo de las hembras fue estacional. Las hembras maduras tuvieron folículos vitelogénicos (5 – 22 mm) todo el año, huevos oviductales de octubre a enero (25-50 mm). El tamaño de camada fue entre 3 y 22 neonatos (media = 12; n = 16) y la frecuencia reproductiva 0,91 indicando que las hembras de *P. patagoniensis* tienen un ciclo reproductivo anual, ya que casi todas las hembras maduras están activas durante la época reproductiva (Fig. 24). El potencial reproductivo fue de 11 neonatos por hembra por año. La relación entre el tamaño de camada y el LHC ($\rho = 0,69$; $P = 0,05$), el alto ($\rho = 0,43$; $P = 0,28$) y ancho ($\rho = 0,44$; $P = 0,28$) no fue significativa. Se encontraron hembras con huevos oviductales y contenido estomacal, por ejemplo una con 17 huevos que se había comido un reptil (*Cercosaura schreibersi*). El ciclo de los machos fue continuo, sin diferencias significativas a lo largo de los meses en el volumen testicular (ANCOVA $F= 1,49$; $P = 0,26$), con conductos deferentes enrollados y opacos a lo largo de todo el año.

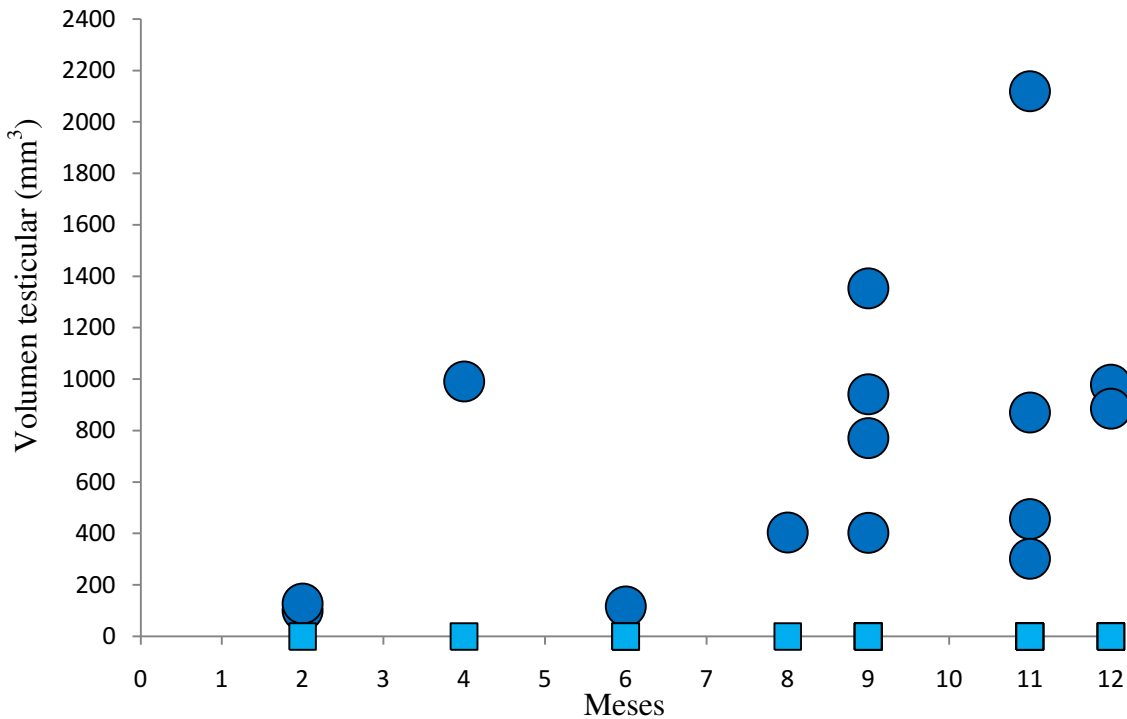
Figura 24. Ciclo reproductivo de *Philodryas patagoniensis* en el litoral fluvial argentino. Referencias: Folículos no vitelogénicos (FNV): círculos verdes, Folículos vitelogénicos (FV): círculos celestes, Huevos (H): círculos violetas.



Xenodon

El ciclo reproductivo de las hembras fue estacional, con folículos vitelogénicos (5-20 mm) desde enero en *X. dorbingyi* y desde febrero en *X. merremii*, y huevos oviductales (24-33 mm) en octubre y noviembre en ambas especies. El tamaño de camada de *X. dorbingyi* fue entre 5 y 19 neonatos (media = 11; n = 3), la frecuencia reproductiva 0,68 indicando un ciclo reproductivo anual, y el potencial reproductivo de 11 neonatos por hembra por año. Además la relación entre el número de crías y el largo corporal de las hembras de *X. dorbingyi* no fue significativa ($\rho = 0,90$; $P = 0,12$). En *X. merremii* se encontraron dos hembras con 4 y 16 huevos. Los machos de ambas especies mostraron un ciclo continuo con túbulos enrollados a lo largo de todo el año, y volumen testicular sin diferencias significativas entre estaciones (*X. dorbingyi* $H = -5,28$; $P = >0,99$; *X. merremii* $H = 1,17$; $P = 0,39$) (Fig. 25).

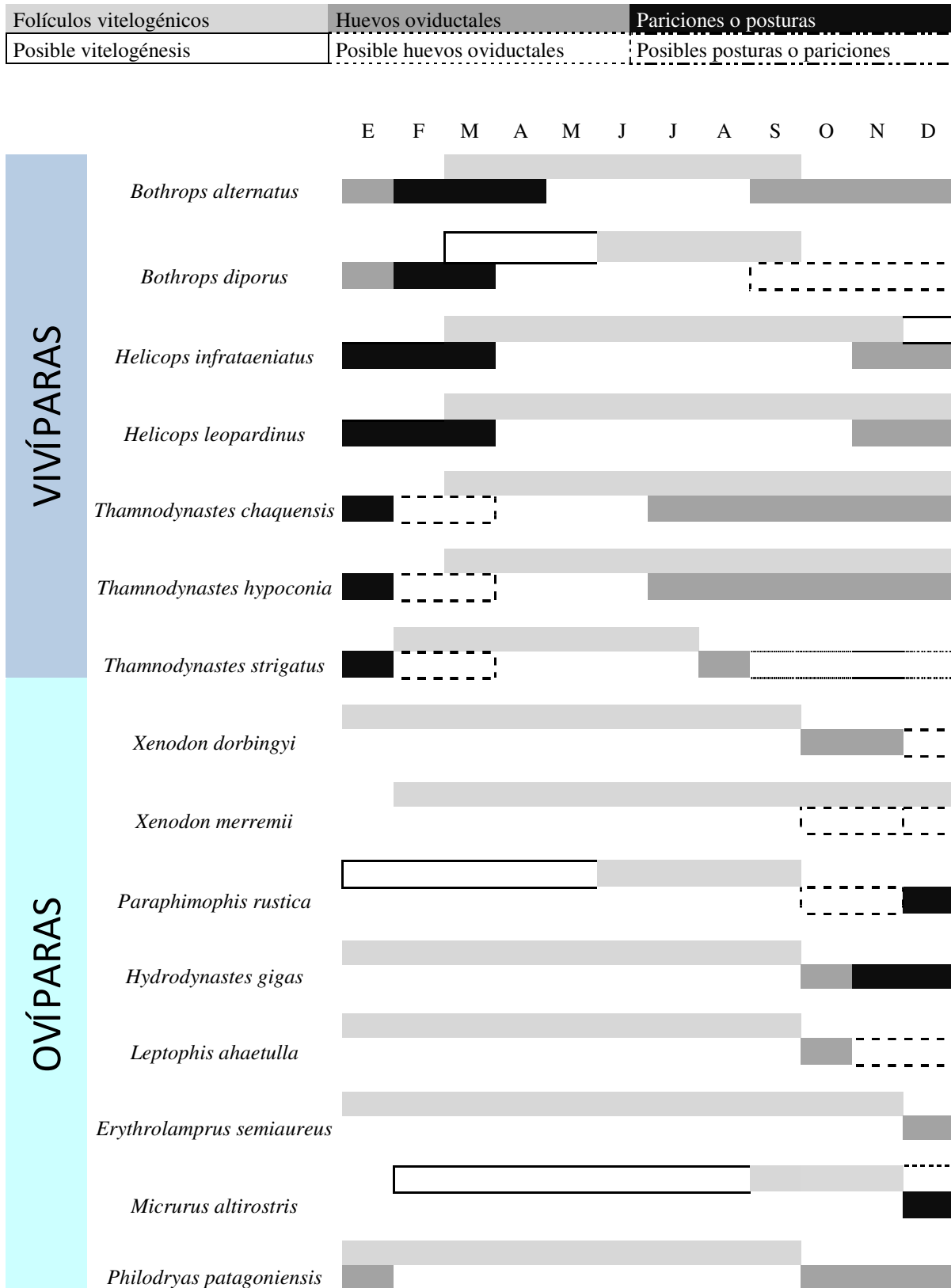
Figura 25. Ciclo reproductivo de los machos de *Xenodon merremii* en el litoral fluvial argentino. Referencias: Volumen testicular: círculos, Túbulos enrollados: cuadrados.



Cuando comparamos los caracteres reproductivos entre las serpientes ovíparas y las vivíparas encontramos algunos patrones. Las serpientes ovíparas poseen mayor frecuencia reproductiva ($n = 10$; $t = 2,34$; $P = 0,47$) y potencial reproductivo ($n = 10$; $t = 2,43$; $P = 0,41$). Todas las serpientes analizadas ovíparas se reproducen anualmente, mientras que las vivíparas lo hacen bianual a multianualmente. Además, las ovíparas ponen sus huevos a partir de mediado de la primavera, mientras que las vivíparas empiezan a parir desde el comienzo del verano. Sin embargo otras variables como la fecundidad media y el índice de dimorfismo sexual (SSD) no mostraron diferencias significativas entre los diferentes modos reproductivos. Todas las hembras analizadas, tanto ovíparas como vivíparas, mostraron ciclos reproductivos estacionales, aunque se diferenciaron en la duración del mismo (Fig. 26).

Los machos de todas las especies, tanto ovíparas como vivíparas, tuvieron ciclos reproductivos continuos a lo largo del año, sin diferencia en el volumen testicular entre las estaciones. La excepción fueron los machos de *T. hypoconia*, los cuales mostraron diferencias en el volumen testicular entre las estaciones del año.

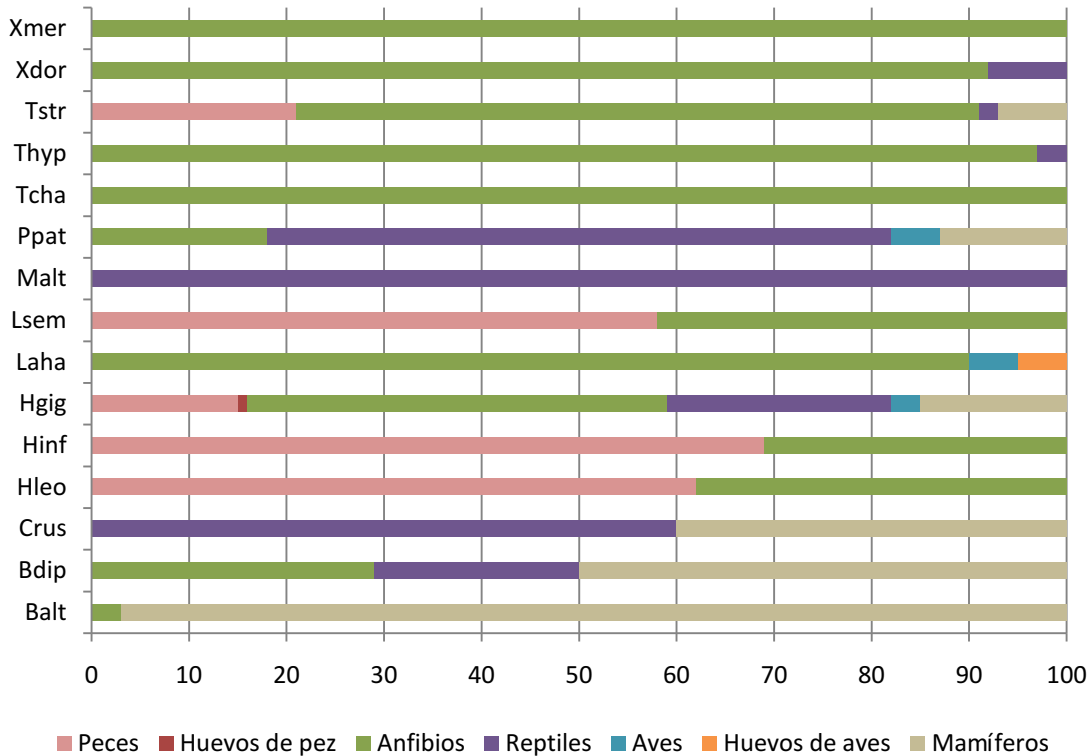
Figura 26. Ciclos reproductivos de las especies estudiadas. En la parte superior se indican los meses del año por sus iniciales.



3.4 Dieta

En busca de contenido estomacal e intestinal se disectaron 139 ejemplares de *B. alternatus*, 32 de *B. diporus*, 41 de *Paraphimophis rustica*, 131 de *Erythrolamprus semiaureus*, 21 de *Helicops infrataeniatus*, 142 de *H. leopardinus*, 184 de *Hydrodynastes gigas*, 70 de *Leptophis ahaetulla*, 53 de *Micrurus altirostris*, 176 de *Philodryas patagoniensis*, 154 de *T. hypoconia*, 64 de *T. chaquensis*, 50 de *T. strigatus*, 61 de *Xenodon dorbignyi* y 96 de *X. merremii*. La dieta a nivel de grandes grupos (peces, huevos de peces, anfibios, reptiles, aves, huevos de aves, mamíferos) de las especies analizadas se muestra en la figura 27. La dieta detallada para estas especies se brinda en la tabla 8.

Figura 27. Dieta de las serpientes analizadas a nivel de grandes grupos.



Serpientes vivíparas

Bothrops

Bothrops alternatus se alimentó casi exclusivamente de mamíferos (97%, n = 33), a excepción de un juvenil macho en el que se encontró un ejemplar de *Leptodactylus chaquensis* (3%). Los mamíferos encontrados en *B. alternatus* pertenecieron a las familias Didelphidae (3%), Caviidae (18%), Sigmodontinae (3%) y Cricetidae (3%), siendo muchos mamíferos imposibles de determinar (70%), ya que solo se encontraron restos tales como pelos (Tabla 8). La dieta de *B. diporus* se compuso de anfibios (29%), reptiles (21%) y mamíferos (50%) (Tabla 8). Por lo tanto puede considerarse que *B. alternatus* es especialista en mamíferos mientras que *B. diporus* es una especie con tendencia a la especialización en mamíferos. Cuando se comparó la dieta de ambas especies a nivel de grandes grupos, se encontró que la superposición de nicho entre *B. alternatus* y *B. diporus* fue de 0,83 (Fig. 28); sin embargo cuando se realizó la comparación a nivel de familias la superposición de nicho fue de 0,11 (Fig. 29).

Helicops

La dieta de ambas *Helicops* está basada en peces (más del 60% de las presas) y en menor proporción anfibios, por lo tanto ambas especies pueden considerarse con tendencia a la especialización en peces. En la Tabla 8 se muestra la dieta detallada de *H. infrataeniatus* y *H. leopardinus* obtenida en base a datos propios y datos de los trabajos de Aguiar y Di Bernardo (2004) y Ávila et al. (2006) realizados en el sureste de Brasil para estas especies. Cuando se comparó la dieta de ambas especies a nivel de grandes grupos, se encontró que la superposición de nicho fue de 0,99 (Fig. 28). Sin embargo, el mismo análisis realizado al nivel de familias taxonómicas, arrojó un valor de 0,31 (Fig. 29). Otra diferencia dietaria entre estas especies radicó en que, mientras *H. leopardinus* consume peces de 12 familias diferentes, *H. infrataeniatus* consumió peces de solo 7 familias taxonómicas. Contrariamente, en cuanto a los anfibios, ambas consumieron anuros de las mismas dos familias (Leptodactylidae e Hylidae).

Thamnodynastes

Del total de individuos examinados, 16 % de *T. hypoconia*, 18 % de *T. strigatus* y solo 6.25 % de *T. chaquensis* tuvieron contenido digestivo. La dieta registrada de *T. chaquensis* se basó enteramente en estos últimos, aunque la muestra es pequeña ($n = 6$), *T. hypoconia* se alimentó casi exclusivamente de anfibios (97,33 %, $n = 34$) y ocasionalmente de lagartos (2,77 %; $n = 1$), *T. strigatus* tuvo la dieta más variada, consumiendo anfibios (69,47 %; $n = 66$), peces (21,05 %; $n = 20$), mamíferos (7,37 %; $n = 7$) y lagartos (2,11 %; $n = 2$) (Tabla 8). Las tres especies podrían considerarse especializadas en consumir anfibios. La comparación del recurso alimenticio mostró que la superposición de nicho a nivel de grandes grupos es alta, con la mayor superposición entre las dietas de *T. chaquensis* y *T. hypoconia* (0,99), aunque las superposiciones de *T. chaquensis* vs. *T. strigatus* y *T. hypoconia* vs. *T. strigatus* también son muy elevadas (0,94) (Fig. 28). La amplitud de nicho basada en la composición de la dieta al nivel de familia varía desde alta entre *T. strigatus* vs. *T. hypoconia* (0,87), a baja en los demás contrastes (0,26 para *T. chaquensis* vs. *T. hypoconia*; y 0,20 para *T. chaquensis* vs. *T. strigatus*) (Fig. 29).

Serpientes ovíparas

Paraphimophis rustica

De los 41 especímenes analizados de *P. rustica* solo 9 (22%) de ellos contenían presas. *Paraphimophis rustica* se alimentó en igual proporción de reptiles escamosos (50%; $n = 6$) y de mamíferos roedores (50%; $n = 6$) (Tabla 8). Dentro de los reptiles se registraron 4 lagartos y 2 serpientes, una de ellas venenosa (*B. alternatus*). Al consumir la misma proporción de reptiles que de mamíferos, esta serpiente no puede ser considerada con tendencia a la especialización en ninguno de estos ítems presa. Cuando se analizó la superposición de la dieta con las otras especies, esta fue una de las que mostró un uso del nicho más exclusivo por no superponerse en absoluto con muchas especies y en baja proporción con otras, tanto a nivel de grandes grupos como a nivel de familia (Fig. 28 y 29).

Erythrolamprus semiaureus

Se encontraron 26 presas en 131 ejemplares disectados de *Erythrolamprus semiaureus*. La dieta de esta culebra se basó mayoritariamente en peces (58%) y también en gran medida en anfibios (42%) (Tabla 8).

Hydrodynastes gigas

De 184 especímenes examinados de *H. gigas*, 54 ejemplares (29,3%) contenían 70 ítems presa. Las presas pertenecen a cinco grupos taxonómicos y 10 familias, 4 vertebrados no fueron identificados (5,7%) (Tabla 8). El ítem presa consumido en mayor proporción fue el de los anfibios (41,4%, n = 29), luego siguen en orden de importancia los reptiles (20%, n = 14), y los peces (15,7%, n = 11) y los mamíferos (14,3%, n = 10) en proporciones similares. Último en abundancia se encuentran las aves (2,9%, n = 2), las cuales no se pudieron identificar. Sin embargo ninguno de los ítems presa supera el 50%, por lo que esta especie es considerada generalista. Los invertebrados encontrados en el tubo digestivo de esta serpiente fueron considerados presas secundarias.

Leptophis ahaetulla

La dieta de *Leptophis ahaetulla* se basó en anfibios (87%), aunque también se registró en su contenido digestivo huevos de aves (5%), aves (5%) y vertebrados no identificados (3%) (Tabla 8). Del total de presas (n= 39) ingeridas por esta especie, 69% de ellas pertenecieron a la familia Hylidae, por lo que esta especie es especialista en anfibios, aunque podría considerarse directamente especialista en hílidos.

Micrurus altirostris

Micrurus altirostris es una serpiente con dieta especializada en reptiles alargados, ya que su alimentación se basó en ellos (n = 22). Los ítem presa pertenecieron a las familias Amphisbaenidae (23 %, n = 5), Anomalepidae (32 %, n = 7), Dipsadidae (18 %, n = 4), Viperidae (4 %, n = 1) y un reptil y tres ofidios no identificados (18 %, n = 4) (Tabla 8).

Philodryas patagoniensis

Ecología de las serpientes del litoral argentino

De 176 especímenes examinados de *Philodryas patagoniensis*, 87 ejemplares (49,4%) contenían 96 ítems presa. Esta culebra se alimentó tanto de anfibios (17 %), reptiles (58 %), aves (4 %) y mamíferos (12 %), siendo algunas de las presas vertebrados que no se llegaron a identificar (9 %) (Tabla 8).

Xenodon

Del total de individuos disectados, 28% de *X. dorbingyi* y 24% de *X. merremii* tuvieron contenido digestivo. Ambas especies se alimentaron exclusivamente de anfibios, por lo que se las considera especialistas (Tabla 8). La superposición de nicho a nivel de grandes grupos entre estas especies del mismo género es total (Fig. 28), sin embargo a nivel de familias es baja (0,30) (Fig. 29).

Tabla 8. Dieta detallada de *Bothrops alternatus* (Balt), *B. diporus* (Bdip), *Paraphimophis rustica* (Prus), *Erythrolamprus semiaureus* (Esem), *Helicops infrataeniatus* (Hinf), *H. leopardinus* (Hleo), *Hydrodynastes gigas* (Hgig), *Leptophis ahaetulla* (Laha), *Micrurus altirostris* (Malt), *Philodryas patagoniensis* (Ppat), *Thamnodynastes chaquensis* (Tcha), *T. hypoconia* (Thyp), *T. strigatus* (Tstr), *Xenodon dorbingyi* (Xdor), *X. merremii* (Xmer).

	Balt		Bdip		Prus		Hinf		Hleo		Hgig		Laha		Esem		Malt		Ppat		Tcha		Thyp		Tstr		Xdor		Xmer		
	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	
PRESAS																															
Vertebrados NI									1	2	4	5,7	1	2,6			1	4,5	9	9,4									4	18	
Peces NI									5	10,2					9	34,6											1	1,1			
Huevos de peces											1	1,4																			
PECES																															
Siluriforme									1	2																					
Caraciforme									2	4,1																					
Rivulidae																															
Rivulidae NI									1	2																					
Lepidosirenidae																															
Lepidosiren paradoxa									1	2																					
Gymnotidae																															
<i>Gymnotus carapo</i>									1	2					1	3,8															
<i>Gymnotus</i> sp.									1	2																					
Gymnotidae NI									1	2																					
Hypopomidae																															
<i>Hypopomus</i> sp.									4	8,2																					
Sternopygidae																															
<i>Eigenmania trilineata</i>									1	2																					
<i>Eigenmania</i> sp.									2	4,1																					
Cichlidae																															
<i>Cichlasoma portalegrense</i>								1	1,6																						
Cichlidae NI								1	1,6	4	8,2																				
Doradidae																															
Doradidae NI									2	4,1																					
Loricariidae																															

Tabla 8 (continuación).

	Balt		Bdip		Prus		Hinf		Hleo		Hgig		Laha		Esem		Malt		Ppat		Tcha		Thyp		Tstr		Xdor		Xmer		
	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	
PRESAS																															
<i>Rineloricaria</i> sp.							1	1,6																							
Loricariidae NI							6	9,8	1	2																					
Pimelodidae																															
<i>Pimelodus maculatus</i>							1	1,6	1	2																					
<i>Microglanis</i> sp.							1	1,6																							
<i>Rhamdia quelen</i>							1	1,6																							
<i>Rhamdia</i> sp.																															
Pimelodidae NI							3	4,9	1	2																					
Synbranchidae																															
<i>Synbranchus marmoratus</i>							2	3,3	1	2	7	10					2	7,7													
Callichthyidae																															
<i>Callichthys callichthys</i>												3	4,3																		
<i>Corydoras paleatus</i>							1	1,6																							
Poeciliidae																															
<i>Poecilia</i> sp.																															
<i>Phalloceros caudimaculatus</i>							13	21,3																							
Erythrinidae																															
<i>Hoplias malabaricus</i>																	3	11,5													
Characidae																															
Characidae NI																															
Tetragonopterinae NI																															
<i>Hyphessobrycon luetkenii</i>																															
<i>Cheirodon interruptus</i>							4	6,6																							

Tabla 8 (continuación).

	Balt		Bdip		Prus		Hinf		Hleo		Hgig		Laha		Esem		Malt		Ppat		Tcha		Thyp		Tstr		Xdor		Xmer		
	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	
PRESAS																															
<i>Cheirodon</i> sp.							1	1,6																							
<i>Charax stenopterus</i> cf. <i>Odontostilbe</i> <i>pequira</i>							1	1,6																							
<i>Asyanax</i> sp.							4	6,6																							
<i>Thoracocarax</i> sp.																									2	2,1					
Anfibio NI							7	11,5	5	10,2	9	13	5	13	6	23,1			3	3,1	1	17	11	29	9	9,5	10	8	6	27	
Anfibio NI (renacuajos)							1	1,6																							
ANFIBIOS Hylidae																															
Hylidae NI									4	8,2			5	13										2	5,3	6	6,3				
Hylidae NI (renacuajos)							1	1,6																							
<i>Dendropsophus nanus</i>													3	7,7										1	2,6						
<i>Dendropsophus</i> sp.																								2	5,3						
<i>Dendropsophus</i> gr. <i>microcephalus</i>															1	3,8															
<i>Hypsiboas pulchellus</i>															1	3,8								1	2,6	1	1,1				
<i>Hypsiboas latistriatus</i>																											1	1,1			
<i>Hypsiboas</i> cf. <i>raniceps</i>													1	2,6																	
<i>Hypsiboas</i> sp.					1	7,1																									
<i>Scinax fuscovarius</i>																											11	12			
<i>Scinax aromothyella</i>																											2	2,1			
<i>Scinax squalirostris</i>																							1	2,6							
<i>Scinax nasicus</i>								3	6,1				12	31																	

Tabla 8 (continuación).

PRESAS	Balt		Bdip		Prus		Hinf		Hleo		Hgig		Laha		Esem		Malt		Ppat		Tcha		Thyp		Tstr		Xdor		Xmer		
	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	
<i>Scinax acuminatus</i>													5	13																	
<i>Scinax cf. berthae</i>																						6	16								
<i>Scinax sp.</i>							1	2					1	2,6										5	5,3						
<i>Pseudis paradoxa</i>											2	2,9																			
Hylodidae																															
<i>Crossodactylus cf. bokermanni</i>																								1	1,1						
Microhylidae																															
<i>Elachistocleis bicolor</i>																										3	2				
Leptodactylidae																															
Leptodactylidae NI			2	14			6	9,8			2	2,9	1	2,6	2	7,7		6	6,3			2	5,3	5	5,3	2	1,7				
<i>Leptodactylus podicipinus</i>									2	4,1																					
<i>Leptodactylus grupo latrans</i>									2	4,1																					
<i>cf. Leptodactylus</i>									1	2,0																					
<i>L. gracilis</i>					2	3,3											2	2,1					1	1,1							
<i>Leptodactylus grupo ocellatus</i>											3	4,3										1	2,6								
<i>L. ocellatus</i>					1	1,6					3	4,3		1	3,8						1	17	2	5,3	8	8,4		1	4,5		
<i>L. chaquensis</i>	1	2,9																			1	17									
<i>Leptodactylus sp.</i>																						1	2,6	1	1,1	1	1				
<i>L. latinasus</i>																										2	1,7				
<i>Pseudopaludicola falcipes</i>					1	1,6																									
Cycloramphidae																															
<i>Lymnomedusa macroglossa</i>																						1	2,6								
<i>Odontophrynus sp.</i>																										2	2				

Tabla 8 (continuación).

	Balt		Bdip		Prus		Hinf		Hleo		Hgig		Laha		Esem		Malt		Ppat		Tcha		Thyp		Tstr		Xdor		Xmer								
	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%							
PRESAS																																					
<i>Odontophrynus americanus</i>																			1	1,1					5	5,3	52	44									
Ceratophryidae																																					
<i>Ceratophrys cranwelli</i>																																					
Bufonidae																																					
<i>Rhinella</i> sp.																				2	2,1	3	50			1	1,1	3	2	1	4,5						
<i>R. arenarum</i>																																					
<i>Rhinella icterica</i>																										1	1,1										
<i>Rhinella</i> gr. <i>fernandezae</i>											1	1,4																									
<i>Rhinella</i> cf. <i>fernandezae</i>																				2	2,1			2	5,3												
<i>Rhinella</i> aff. <i>granulosa</i>																																					
<i>Rhinella</i> aff. <i>fernandezae</i>																																					
<i>R. fernandezae</i>																																					
<i>R. schneideri</i>																																					
<i>Melanophryniscus moreirae</i>																																					
Brachycephalidae																																					
<i>Ischnocnema holti</i>																																					
Leiuperidae																																					
<i>Physalaemus</i> sp.																																					
<i>Physallaemus</i> cf. <i>albonotatus</i>																																					
<i>P. biligonigerus</i>																																					
<i>Physalaemus</i> cf. <i>biligonigerus</i>																																					
<i>Physalaemus cuvieri</i>																																					
<i>Physalaemus rodrigoii</i>																																					

Tabla 8 (continuación).

	Balt		Bdip		Prus		Hinf		Hleo		Hgig		Laha		Esem		Malt		Ppat		Tcha		Thyp		Tstr		Xdor		Xmer					
	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%				
REPTILES																																		
Reptil NI			1	7,1																														
Liolaemidae																															9	8		
<i>Liolemus azarae</i>																			1	1														
Huevos <i>Liolemus occipitalis</i>																																		
Gekkonidae																																		
<i>Hemidactylus mabouia</i>																							1	1,1										
Gymnophthalmidae																																		
<i>Cercosaura schreibersi</i>			1	7,1	1	8,3																			27	28								
Teiidae																																		
<i>Teius</i> sp.											1	1,4																						
<i>Teius oculatus</i>					1	8,3																												
Scincidae																																		
<i>Mabuya</i> sp.																					1	2,6												
<i>Mabuya dorsibittata</i>					1	8,3															5	5,2												
Anguidae																																		
<i>Ophiodes intermedius</i>					1	8,3															4	4,2												
Lagarto NI																			6	6,3														
Amphisbaenidae															5	23																		
Typhlopoidea															1	4,5																		
Anomalepididae															2	9,1																		
<i>Liotyphlops</i> sp.															2	9,1																		
<i>Liotyphlops beui</i>															1	4,5																		
Typhlopidae															1	4,5																		
<i>Typhlops</i> sp.															1	4,5																		

Tabla 8 (continuación).

	Balt		Bdip		Prus		Hinf		Hleo		Hgig		Laha		Esem		Malt		Ppat		Tcha		Thyp		Tstr		Xdor		Xmer								
	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%							
PRESAS																																					
Aletinophidia																		3	14																		
Dipsadidae																		1	4,5																		
Dipsadidae NI											2	2,9								11	11																
<i>Atractus taeniatus</i>																		1	4,5																		
<i>Atractus reticulatus</i>																		1	4,5																		
<i>Helicops</i> sp.											3	4,3																									
<i>Helicops leopardinus</i>											2	2,9																									
<i>Liophis jaegeri</i>																																					
<i>coralliventris</i>											1	1,1								1	1																
<i>Liophis dilepis</i>																				1	1																
<i>Liophis semiaureus</i>											2	2,9																									
<i>Liophis poecilogyrus</i>			1	7,1							1	1,4																									
<i>Sibynomorphus ventrimaculatus</i>																													1	1,1							
<i>Tomodon ocellatus</i>																				1	4,5																
<i>Thamnodynastes hypoconia</i>											1	1,4																									
<i>Thamnodynastes strigatus</i>											1	1,4																									
<i>Xenodon dorbignyi</i>																													1	8,3							
Viperidae																																					
<i>Bothrops jararaca</i>																																					
<i>Bothrops alternatus</i>																													1	8,3							
AVES																																					
Ave NI											2	2,9																									
Huevos NI																																					
Phasianidae																																					

Tabla 8 (continuación).

	Balt		Bdip		Prus		Hinf		Hleo		Hgig		Laha		Esem		Malt		Ppat		Tcha		Thyp		Tstr		Xdor		Xmer			
	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%		
PRESAS																																
<i>Gallus gallus</i>																				1	1,1											
Emberizidae																																
<i>Coryphospingus cucullatus</i>														1	2,6																	
<i>Zonotrichia capensis</i>														1	2,6																	
Mamífero NI	24	70	7	50							5	7,1																				
Didelphidae																																
<i>Monodelphis cf. dimidiata</i>	1	3																														
Rodentia																																
Rodentia NI					2	17					2	2,9							8	8,4					4	4,2						
Caviidae																																
<i>Cavia aperea</i>	6	17									1	1,4							1	1												
Sigmodontinae	1	3																														
Cricetidae																										1	1,1					
Cricetidae NI					4	33					1	1,4																				
<i>Holochilus brasiliensis</i>											1	1,4							1	1												
<i>Oligoryzomys nigripes</i>																										2	2,1					
<i>Akodon cf. azarae</i>	1	2,9																														
cf. <i>Akodon</i>																			1	1												
TOTAL	34	100	14	100	12	100	61	100	49	100	70	100	39	100	26	100	22	100	96	100	6	100	38	100	95	100	119	100	22	100		

Al analizar la alimentación de todas las especies a nivel de grandes grupos se encontró que los mayores valores de superposición de nicho se encontraron entre especies que hacen uso del mismo tipo de hábitat, además se superpusieron las especies terrestres con las subterráneas y las acuática con la arborícola *L. ahaetulla*. En detalle podemos ver que *P. rustica* y *M. altirostris* que consumen reptiles en alta proporción fueron las dos especies que menos se superpusieron en la dieta de otras especies, no siendo en ningún caso total. Ambas especies no tienen superposición alguna con la dieta de *H. infrataeniatus*, *H. leopardinus*, *L. ahaetulla*, *L. semiaureus*, *T. chaquensis* y *X. merremii*, todas especies que consumen en gran medida anfibios. Además *M. altirostris* tampoco se superpone con *B. alternatus*. En otras especies el nicho dietario fue igual, siendo *L. ahaetulla* y *T. hypoconia* las con mayor cantidad de superposición total en la dieta con otras especies batracófagas. Estas dos especies se superponen totalmente con *T. chaquensis*, *X. merremii* y *X. dorbingyi*, además de hacerlo entre sí. Cuando se realizó la comparación de dietas a nivel de familias de las presas ingeridas la superposición entre las especies que comparten el mismo hábitat se diluyó. Ya ninguna especie tiene superposición total del nicho con otra, habiendo solo seis superposiciones dietarias altas, y siendo la gran mayoría de las superposiciones bajas. *Paraphimophis rustica* y *M. altirostris* siguen sin superponerse en absoluto con las mismas especies que en la comparación de grandes grupos. Los resultados de las comparaciones a nivel de grandes grupos se muestra en la figura 28, y las comparaciones a nivel de familia se muestra en la figura 29.

Figura 28. Superposición de nicho a nivel de grandes grupos (peces, huevos de peces, anfibios, reptiles, aves, huevos de aves, mamíferos) entre las especies: *Bothrops alternatus* (*Balt*), *B. diporus* (*Bdip*), *Paraphimophis rustica* (*Prus*), *Helicops leopardinus* (*Hleo*), *H. infrataeniatus* (*Hinf*), *Hydrodynastes gigas* (*Hgig*), *Leptophis ahaetulla* (*Laha*), *Erythrolamprus semiaureus* (*Esem*), *Micrurus altirostris* (*Malt*), *Philodryas patagoniensis* (*Ppat*), *Thamnodynastes chaquensis* (*Tcha*), *T. hypoconia* (*Thyp*), *T. strigatus* (*Tstr*), *Xenodon dorbingyi* (*Xdor*), *X. merremii* (*Xmer*). Los grados de superposición se muestran en colores: blanco: nula (0), amarillo: baja (0,01 – 0,39), naranja: medio (0,4 – 0,69), rojo: alta (0,7 – 0,99), bordo: total (1).

	<i>Balt</i>	<i>Bdip</i>	<i>Prus</i>	<i>Hleo</i>	<i>Hinf</i>	<i>Hgig</i>	<i>Laha</i>	<i>Esem</i>	<i>Malt</i>	<i>Ppat</i>	<i>Tcha</i>	<i>Thyp</i>	<i>Tstr</i>	<i>Xdor</i>	<i>Xmer</i>
<i>Balt</i>	Black	Red	Orange	Yellow	Yellow	Orange	Yellow	Yellow	White	Yellow	Yellow	Yellow	Yellow	Yellow	Yellow
<i>Bdip</i>	White	Black	Red	Yellow	Yellow	Red	Orange	Yellow	Yellow	Orange	Orange	Orange	Orange	Orange	Orange
<i>Prus</i>	White	White	Black	White	White	Orange	White	White	Red	Red	White	Yellow	Yellow	White	White
<i>Hleo</i>	White	White	White	Black	Dark Red	Orange	Orange	Dark Red	White	Yellow	Orange	Orange	Red	Orange	Orange
<i>Hinf</i>	White	White	White	White	Black	Orange	Orange	Red	White	Yellow	Orange	Orange	Orange	Orange	Orange
<i>Hgig</i>	White	White	White	White	White	Black	Red	Red	Orange	Orange	Red	Red	Red	Red	Red
<i>Laha</i>	White	White	White	White	White	White	Black	Orange	White	Yellow	Dark Red	Dark Red	Red	Dark Red	Dark Red
<i>Esem</i>	White	White	White	White	White	White	Black	White	White	Yellow	Orange	Orange	Red	Orange	Orange
<i>Malt</i>	White	White	White	White	White	White	White	White	Black	Red	White	Yellow	Yellow	Yellow	White
<i>Ppat</i>	White	White	White	White	White	White	White	White	White	Black	Yellow	Yellow	Yellow	Yellow	Yellow
<i>Tcha</i>	White	White	White	White	White	White	White	White	White	White	Black	Dark Red	Red	Dark Red	Dark Red
<i>Thyp</i>	White	White	White	White	White	White	White	White	White	White	White	Black	Red	Dark Red	Dark Red
<i>Tstr</i>	White	White	White	White	White	White	White	White	White	White	White	White	Black	Red	Red
<i>Xdor</i>	White	White	White	White	White	White	White	White	White	White	White	White	White	Black	Dark Red
<i>Xmer</i>	White	White	White	White	White	White	White	White	White	White	White	White	White	White	Black

Nula (0)	Baja (0,01-0,4)	Media (0,41-0,7)	Alta (0,71-0,99)	Total (1)
----------	-----------------	------------------	------------------	-----------

Figura 29. Superposición de nicho a nivel de familias de las presas entre las especies: *Bothrops alternatus* (Balt), *B. diporus* (Bdip), *Paraphimophis rustica* (Prus), *Helicops leopardinus* (Hleo), *H. infrataeniatus* (Hinf), *Hydrodynastes gigas* (Hgig), *Leptophis ahaetulla* (Laha), *Erythrolamprus semiaureus* (Esem), *Micrurus altirostris* (Malt), *Philodryas patagoniensis* (Ppat), *Thamnodynastes chaquensis* (Tcha), *T. hypoconia* (Thyp), *T. strigatus* (Tstr), *Xenodon dorbinyi* (Xdor), *X. merremii* (Xmer). Los grados de superposición se muestran en colores: blanco: nula (0), amarillo: baja (0,01 – 0,39), naranja: medio (0,4 – 0,69), rojo: alta (0,7 – 0,99), bordo: total (1).

	Balt	Bdip	Prus	Hleo	Hinf	Hgig	Laha	Esem	Malt	Ppat	Tcha	Thyp	Tstr	Xdor	Xmer
Balt	Black	Yellow	Yellow	Yellow	Yellow	Yellow	Yellow	Yellow	White	Yellow	Yellow	Yellow	Yellow	Yellow	Yellow
Bdip	White	Black	Yellow	Orange	Yellow	Red	Yellow	Orange	Yellow	Orange	Orange	Orange	Orange	Yellow	Orange
Prus	White	White	Black	White	Yellow	Yellow	White	White	Yellow	Orange	White	Yellow	Yellow	White	White
Hleo	White	White	White	Black	Yellow	Yellow	White	Orange	White	Yellow	White	Red	Orange	Yellow	Yellow
Hinf	White	White	White	White	Black	Yellow	Yellow	White	White	Yellow	White	Yellow	Orange	Yellow	Yellow
Hgig	White	White	White	White	White	Black	Yellow	Orange	Yellow	Orange	Orange	Yellow	Yellow	Yellow	Orange
Laha	White	White	White	White	White	White	Black	Orange	White	Yellow	White	Red	Red	Yellow	Yellow
Esem	White	White	White	White	White	White	White	Black	White	Yellow	White	Orange	Orange	Yellow	Yellow
Malt	White	White	White	White	White	White	White	White	Black	Yellow	White	White	Yellow	White	White
Ppat	White	White	White	White	White	White	White	White	White	Black	Yellow	Yellow	Yellow	Yellow	Yellow
Tcha	White	White	White	White	White	White	White	White	White	White	Black	Yellow	Yellow	Yellow	Red
Thyp	White	White	White	White	White	White	White	White	White	White	White	Black	Red	Yellow	Yellow
Tstr	White	White	White	White	White	White	White	White	White	White	White	White	Black	Yellow	Yellow
Xdor	White	White	White	White	White	White	White	White	White	White	White	White	White	Black	Yellow
Xmer	White	White	White	White	White	White	White	White	White	White	White	White	White	White	Black

Nula (0)	Baja (0,01-0,4)	Media (0,41-0,7)	Alta (0,71-0,99)	Total (1)
----------	-----------------	------------------	------------------	-----------

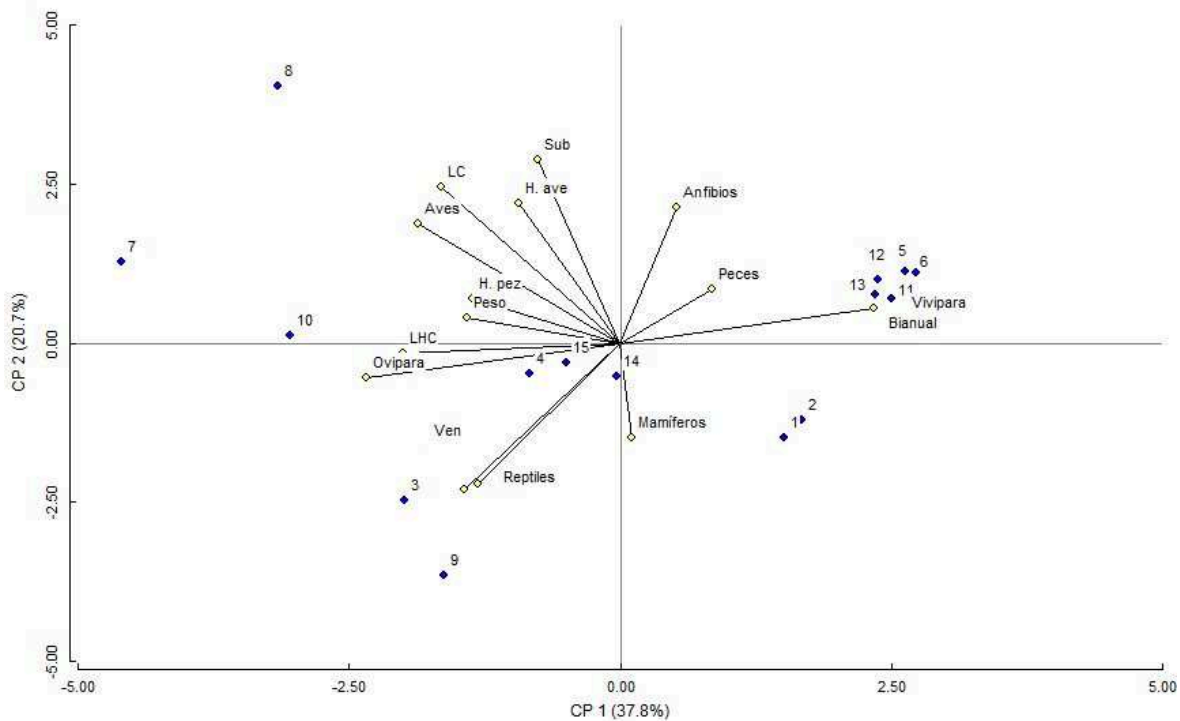
3.5 Influencia filogenética

Los resultados del análisis de correspondencia no canónico (PCA) de la morfología, dieta y reproducción muestran que el primer eje o componente principal 1 (CP1) es el más explicativo, explicando el 38% de la variabilidad de la comunidad de serpientes (Tabla 9). Los dos componentes principales juntos (CP1 y CP2) explican el 58% de la variabilidad. Los autovectores (e1 y e2) reportados muestran que el CP1 opone especies ovípara y anuales a aquellas que son vivíparas y bianuales, en cuanto a la dieta opone a las especies que consumen reptiles, aves, huevos de aves o peces con las que consumen sobre todo peces y de manera menos marcada con las que consumen anfibios y mamíferos (Tabla 9). En cuanto al CP2 podemos ver que correlaciona a las especies con mayor número de ventrales con las que consumen reptiles, agrupando así a *Paraphimophis rustica* con *Micrurus altirostris*, y oponiéndolas a las especies que consumen anfibios y a las que tienen valores más altos para las variables largo de cola y número de ventrales (Tabla 9). En la figura 30 podemos observar que se forma un grupo de serpientes fuertemente correlacionado con el modo de reproductivo vivíparo y con una frecuencia bianual de reproducción, formado por las especies *Helicops infrataeniatus*, *H. leopardinus*, *Thamnodynastes chaquensis*, *T. hypoconia* y *T. strigatus*, a su vez influenciados por el tipo de dieta basada en anfibios y peces. Las dos especies de *Bothrops* se correlacionan tanto con las variables reproductivas vivípara – bianual, como con el tipo de dieta basada en mamíferos.

Tabla 9. Análisis de componentes principales: autovalores y autovectores.

Lambda	Autovalores			Autovectores		
	Valor	Proporción	Proporción Acumulada	Variable	e1	e2
1	6,05	0,38	0,38	Ven	-0,22	-0,36
2	3,31	0,21	0,58	Sub	-0,12	0,44
3	2,62	0,16	0,75	LHC	-0,31	-0,02
4	1,76	0,11	0,86	LC	-0,25	0,38
5	1,12	0,07	0,93	Peso	-0,22	0,06
6	0,66	0,04	0,97	Peces	0,13	0,13
7	0,27	0,02	0,99	H. pez	-0,21	0,11
8	0,16	0,01	1	Anfibios	0,08	0,33
9	0,05	2,8 E-03	1	Reptiles	-0,2	-0,34
10	0,02	9,7 E-04	1	Aves	-0,29	0,29
11	8,9 E-04	5,6 E-05	1	H. ave	-0,14	0,34
12	2,2 E-04	1,4 E-05	1	Mamíferos	0,02	-0,23
13	0	0	1	Anual	-0,36	-0,08
14	0	0	1	Bianual	0,36	0,08
15	0	0	1	Ovípara	-0,36	-0,08
16	0	0	1	Vivípara	0,36	0,08

Figura 30. Biplot de los componentes principales de la comunidad de serpientes. Referencias: *Bothrops alternatus* (1), *B. diporus* (2), *Paraphimophis rustica* (3), *Erythrolamprus semiaureus* (4), *H. infrataeniatus* (5), *Helicops leopardinus* (6), *Hydrodynastes gigas* (7), *Leptophis ahaetulla* (8), *Micrurus altirostris* (9), *Philodryas patagoniensis* (10), *Thamnodynastes chaquensis* (11), *T. hypoconia* (12), *T. strigatus* (13), *Xenodon dorbingyi* (14), *X. merremii* (15), N° de escamas ventrales (Ven), N° de escamas subcaudales (Sub), Largo hocico – cloaca (LHC), Largo de la cola (LC), Huevos de peces (H. pez), Huevos de aves (H. ave).



Los análisis de CCA permiten extraer la variabilidad que es explicada por la filogenia. El análisis para evidenciar el efecto de la filogenia sobre la morfología arrojó los siguientes resultados. La variación total (inercia total) de la morfología fue 0,189 (100%), siendo el 98% (0,185) de esta variabilidad explicada por las relaciones filogenéticas, el 2% restante corresponde a la variabilidad no explicada (Tabla 10.1). Los dos primeros ejes explican el 97% de la variabilidad. En el biplot podemos apreciar algunas asociaciones altas y positivas entre especies y variables, por ejemplo *L. ahaetulla* con el número de subcaudales y el largo de la cola, *M. altirostris* con el número de ventrales e *Hydrodynastes gigas* con el peso. Además el largo del cuerpo y de la cabeza no producen asociaciones muy altas, observándose una nube de especies entre estas variables. Por otro lado las especies de *Helicops*, *Thamnodynastes* y *Xenodon* se asocian idénticamente a las variables morfológicas entre especies cogenéricas (Fig. 31). Cuando descomponemos la variabilidad

explicada por la filogenia en la morfología, podemos ver que el grupo que más aporta a ella es *Hydrodynastes* con el 70%; aunque no es estadísticamente significativo a un $\alpha = 0,05$ si lo es al 0,1% (Tabla 10.2). El modelo final propuesto por la selección automática de variables incorpora además a *Leptophis*, *Xenodontinae*, *Bothrops*, *Thamnodynastes*, *Helicops*, *Philodryas*, *alternatus* y *Xenodon*, aunque no todos estos grupos son estadísticamente significativos, e incluso algunos no aportan variabilidad (Tabla 10.2).

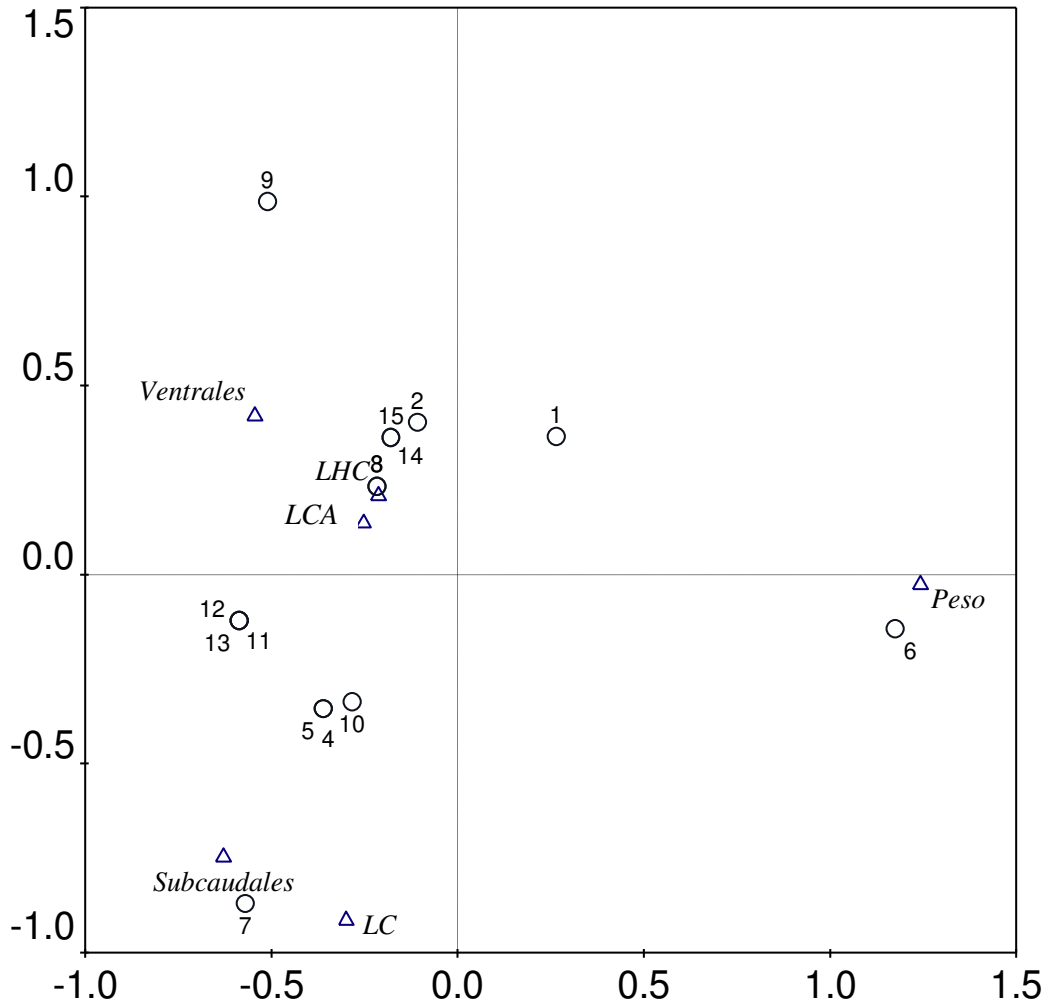
Tabla 10.1. Análisis Filogenético Canónico para la morfología.

Ejes	1	2	3	4	Inercia total
Eigenvalues	0,152	0,03	0,002	0,001	0,189
Correlaciones Morfología-Filogenia	0,991	0,994	0,934	0,733	
Variación porcentual acumulada					
de los datos de morfología	80,4	96,6	97,4	97,8	
de la relación Morfología-Filogenia	82,2	98,7	99,6	100	
Suma de todos los eigenvalues					0,189
Suma de todos los eigenvalues canónicos					0,185

Tabla 10.2. Análisis Filogenético Canónico para la morfología.

Taxa	Variación acumulada	Variación individual	Variación %	F	P
<i>Hydrodynastes</i>	0,13	0,13	70	31,48	0,067
<i>Leptophis</i>	0,15	0,02	10	4,52	0,045
<i>Xenodontinae</i>	0,16	0,01	5	4,74	0,014
<i>Bothrops</i>	0,17	0,01	5	4,25	0,02
<i>Thamnodynastes</i>	0,17	0	0	3,2	0,057
<i>Helicops</i>	0,18	0,01	5	2,73	0,086
<i>Philodryas</i>	0,18	0	0	4,44	0,06
<i>alternatus</i>	0,18	0	0	2,54	0,129
<i>Xenodon</i>	0,19	0,01	5	0,67	0,495

Figura 31. Biplot de la ordenación filogenética basada en un análisis de correspondencia canónico (CCA), relacionando las especies (círculos) con las variables morfológicas (triángulos). Las especies cercanas al centro del gráfico indican tanto una baja asociación con cualquiera de las variables, como una asociación positiva con una combinación específica de todas las variables. Las especies en la periferia del gráfico indican una alta asociación con una variable específica (Ter Braak y Smilauer, 2002). Referencias: *Bothrops alternatus* (1), *B. diporus* (2), *Paraphimophis rustica* (3), *H. leopardinus* (4), *Helicops infrataeniatus* (5), *Hydrodynastes gigas* (6), *Leptophis ahaetulla* (7), *Erythrolamprus semiaureus* (8), *Micrurus altirostris* (9), *Philodryas patagoniensis* (10), *Thamnodynastes chaquensis* (11), *T. hypoconia* (12), *T. strigatus* (13), *Xenodon dorbingyi* (14), *X. merremii* (15), N° de escamas ventrales (Ventrales), N° de escamas subcaudales (Subcaudales), Largo hocico – cloaca (LHC), Largo de la cola (LC), Largo de la cabeza (LCA).



En el análisis para conocer el efecto de la filogenia sobre la reproducción podemos observar que la variación total (inercia total) de la reproducción fue 0,172 (100%), siendo el 99% (0,17) de esta variabilidad explicada por las relaciones filogenéticas, el 1% restante

corresponde a la variabilidad no explicada (Tabla 11.1). También se evidencia que con solo dos ejes se explica toda la variación: el eje 1 está determinado por las variables ovíparas-anual hacia un extremo, y vivípara – bianual hacia el otro, explicando el 98% de la variabilidad (Tabla 11.1); mientras que el eje 2 está determinado por la fecundidad (Fig. 32). A su vez se puede descomponer esta variabilidad explicada por la filogenia en la reproducción, y evidenciar cuales grupos filogenéticos aportan más a ella. En la tabla 11.2 podemos ver que los grupos *Thamnodynastes* y *Helicops* son los que aportan mayor variabilidad (29% cada uno), seguido por *Bothrops*, *Xenodontinae* y *alternatus*, siendo todos significativos a un $\alpha = 0,05$. El modelo final propuesto por la selección automática de variables, incorpora además a *Hydrodynastes*, *Leptophis* y *Paraphimophis*, aunque estos grupos no aportan a la variabilidad total del modelo y solo *Hydrodynastes* es apenas significativa.

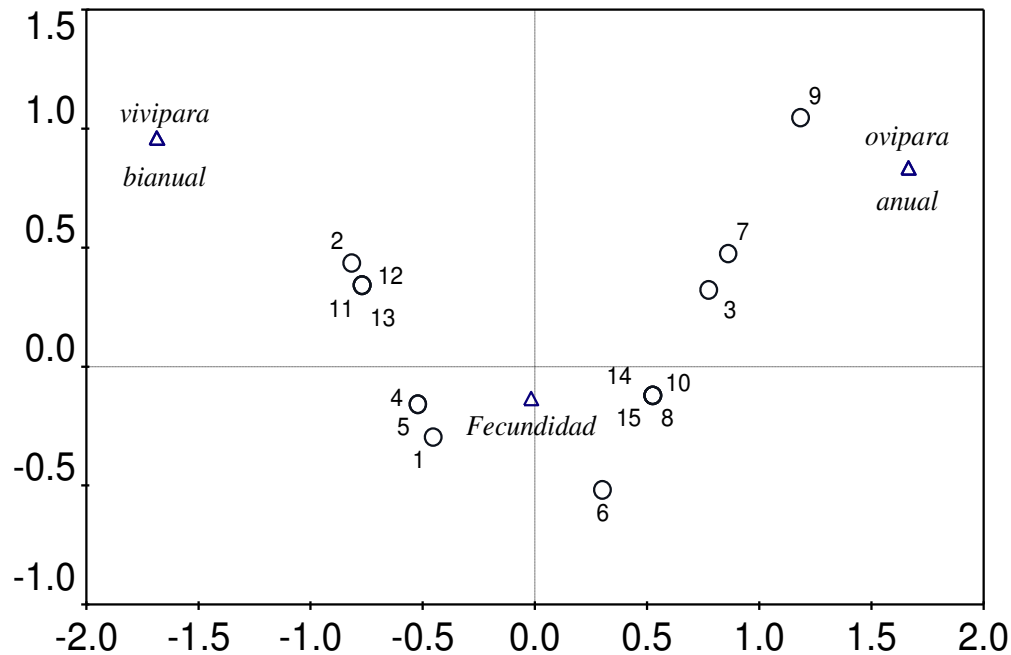
Tabla 11.1. Análisis Filogenético Canónico para la reproducción.

Ejes	1	2	3	4	Inercia total
Eigenvalues	0,154	0,016	0	0	0,172
Correlaciones Reproducción-Filogenia	0,996	0,960	0	0	
Variación porcentual acumulada					
de los datos de reproducción	89,1	98,5	0	0	
de la relación Reproducción-Filogenia	90,4	100	0	0	
Suma de todos los eigenvalues					0,172
Suma de todos los eigenvalues canónicos					0,170

Tabla 11.2. Análisis Filogenético Canónico para la reproducción.

Taxa	Variación acumulada	Variación individual	Variación %	F	P
<i>Thamnodynastes</i>	0,05	0,05	29	5,06	0,019
<i>Bothrops</i>	0,09	0,04	24	5,18	0,036
<i>Helicops</i>	0,14	0,05	29	23,05	0,002
<i>Xenodontinae</i>	0,16	0,02	12	8,88	0,005
<i>Hydrodynastes</i>	0,16	0	0	4,11	0,049
<i>alternatus</i>	0,17	0,01	6	5,18	0,017
<i>Paraphimophis</i>	0,17	0	0	3,5	0,098
<i>Leptophis</i>	0,17	0	0	3,6	0,091

Figura 32. Biplot de la ordenación filogenética basada en un análisis de correspondencia canónico (CCA), relacionando las especies (círculos) con las variables reproductivas (triángulos). Las especies cercanas al centro del gráfico indican tanto una baja asociación con cualquiera de las variables, como una asociación positiva con una combinación específica de todas las variables. Las especies en la periferia del gráfico indican una alta asociación con una variable específica (Ter Braak y Smilauer, 2002). Referencias: *Bothrops alternatus* (1), *B. diporus* (2), *Paraphimophis rustica* (3), *H. leopardinus* (4), *Helicops infrataeniatus* (5), *Hydrodynastes gigas* (6), *Leptophis ahaetulla* (7), *Erythrolamprus semiaureus* (8), *Micrurus altirostris* (9), *Philodryas patagoniensis* (10), *Thamnodynastes chaquensis* (11), *T. hypoconia* (12), *T. strigatus* (13), *Xenodon dorbingyi* (14), *X. merremii* (15), Ciclo reproductivo anual (anual), Ciclo reproductivo bianual (bianual).



El análisis para conocer el efecto de la filogenia sobre la dieta arrojó resultados diferentes. La variación total (inercia total) de la dieta fue 1,625 (100%), siendo el 98% (1,6) de esta variabilidad explicada por las relaciones filogenéticas, el 2% restante corresponde a la variabilidad no explicada (Tabla 12.1). Los dos primeros ejes explican el 98,5% de la variabilidad. En el biplot podemos ver que con el ítem presa peces tienen una asociación alta y positiva las dos especies de *Helicops* y *Erythrolamprus*, aunque esta última no tan fuertemente como las primeras. Con los reptiles se asocian alta y positivamente *Micrurus*, y en menor grado *Philodryas*, encontrándose *Paraphimophis* entre los reptiles y mamíferos. Con los mamíferos se asocian *B. alternatus* y en menor grado *B. diporus*. Con los anfibios se asocian las tres especies de *Thamnodynastes*, las dos especies de *Helicops* y *Leptophis*, aunque esta última está algo desplazada hacia los huevos de aves. Por último se ve a *Hydrodynastes* ubicada muy en el centro del gráfico, junto a aves y

huevos de aves, lo que sugiere una asociación positiva con una combinación específica de todas las variables (Fig. 33). Cuando descomponemos la variabilidad explicada por la filogenia en la dieta, podemos ver que los grupos que más aportan a ella son *Bothrops*, *Micrurus* y *Helicops* con el 21%, 22% y 17,5% respectivamente; además estos son los únicos grupos estadísticamente significativos a un $\alpha = 0,05$. El modelo final propuesto por la selección automática de variables incorpora además a *Paraphimophis*, *Philodryas*, *Erythrolamprus*, *Hydrodynastes*, *Leptophis*, *alternatus* y *Thamnodynastes*, explicando entre todos estos grupos el 41,5% restante de la variabilidad en la dieta por la filogenia, aunque no siendo grupos estadísticamente significativos (Tabla 12.2).

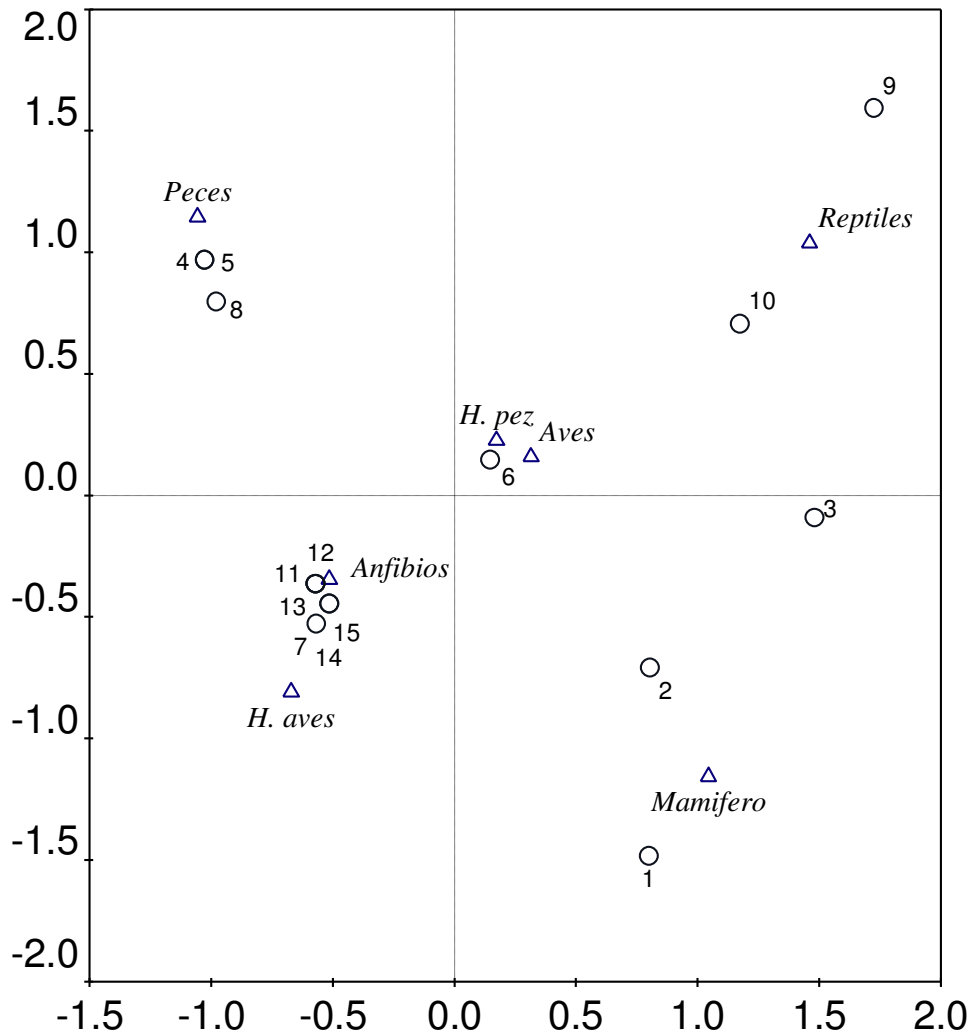
Tabla 12.1. Análisis Filogenético Canónico para la dieta.

Ejes	1	2	3	4	Inercia total
Eigenvalues	0,716	0,424	0,377	0,061	1,625
Correlaciones Dieta-Filogenia	0,999	0,993	0,978	0,996	
Variación porcentual acumulada					
de los datos de dieta	44,1	70,2	93,4	97,1	
de la relación Dieta-Filogenia	44,8	71,2	94,8	98,6	
Suma de todos los eigenvalues					1,625
Suma de todos los eigenvalues canónicos					1,601

Tabla 12.2. Análisis Filogenético Canónico para la dieta.

Taxa	Variación acumulada	Variación individual	Variación %	F	P
<i>Bothrops</i>	0,34	0,34	21,0	3,42	0,038
<i>Micrurus</i>	0,66	0,32	20,0	3,99	0,045
<i>Helicops</i>	0,94	0,28	17,5	4,39	0,021
<i>Paraphimophis</i>	1,14	0,2	12,5	4,08	0,072
<i>Philodryas</i>	1,32	0,18	11,0	5,23	0,075
<i>Erythrolamprus</i>	1,45	0,13	8,0	5,95	0,066
<i>Hydrodynastes</i>	1,51	0,06	4,0	3,99	0,135
<i>Leptophis</i>	1,57	0,06	4,0	6,44	0,082
<i>alternatus</i>	1,61	0,03	2,0	4,57	0,139
<i>Thamnodynastes</i>	1,61	0	0	0,63	0,554

Figura 33. Biplot de la ordenación filogenética basada en un análisis de correspondencia canónico (CCA), relacionando las especies (círculos) con la dieta (triángulos). Las especies cercanas al centro del gráfico indican tanto una baja asociación con cualquiera de las variables, como una asociación positiva con una combinación específica de todas las variables. Las especies en la periferia del gráfico indican una alta asociación con una variable específica (Ter Braak y Smilauer, 2002). Referencias: *Bothrops alternatus* (1), *B. diporus* (2), *Paraphimophis rustica* (3), *H. leopardinus* (4), *Helicops infrataeniatus* (5), *Hydrodynastes gigas* (6), *Leptophis ahaetulla* (7), *Erythrolamprus semiaureus* (8), *Micrurus altirostris* (9), *Philodryas patagoniensis* (10), *Thamnodynastes chaquensis* (11), *T. hypoconia* (12), *T. strigatus* (13), *Xenodon dorbingyi* (14), *X. merremii* (15), Huevos de peces (H. pez), Huevos de aves (H. aves).



El análisis para evidenciar el efecto de la filogenia sobre la reproducción, con el uso del hábitat como covariable arrojó resultados diferentes al análisis de solo la reproducción. La variación total (inercia total) de la reproducción fue 0,172 (100%), siendo el 70% (0,121) de esta variabilidad explicada por las relaciones filogenéticas, 29% (0,051) por el uso del hábitat que hacen las serpientes y el 1% restante corresponde a la variabilidad no explicada (Tabla 13.1). Sin embargo, al igual que en el otro análisis de CPO de la reproducción, los dos primeros ejes explican la totalidad de la variabilidad (Fig. 34). Cuando descomponemos la variabilidad explicada por la filogenia y el uso del hábitat en la reproducción, podemos ver que los grupos que más aportan a ella son *Thamnodynastes*, *Bothrops* y *Helicops* aportando 33%, 33% y 25% respectivamente. Aunque *Thamnodynastes* ($P = 0,061$) es significativa al $\alpha = 0,1$ (90% de nivel de confianza) pero *Bothrops* y *Helicops* se vuelven significativas solo después de entrar este primer grupo al modelo. El modelo final propuesto por la selección automática de variables incorpora además a *Micrurus*, *alternatus*, *Paraphimophis* e *Hydrodynastes* explicando solo *Bothrops* el 9% restante de la variabilidad en la dieta por medio de la filogenia y el uso del hábitat. Solamente *Micrurus* ($P = 0,051$) y *alternatus* ($P = 0,067$) son cercanos a la significancia con $\alpha = 0,05$ y significativos con $\alpha = 0,1$ (Tabla 13.2).

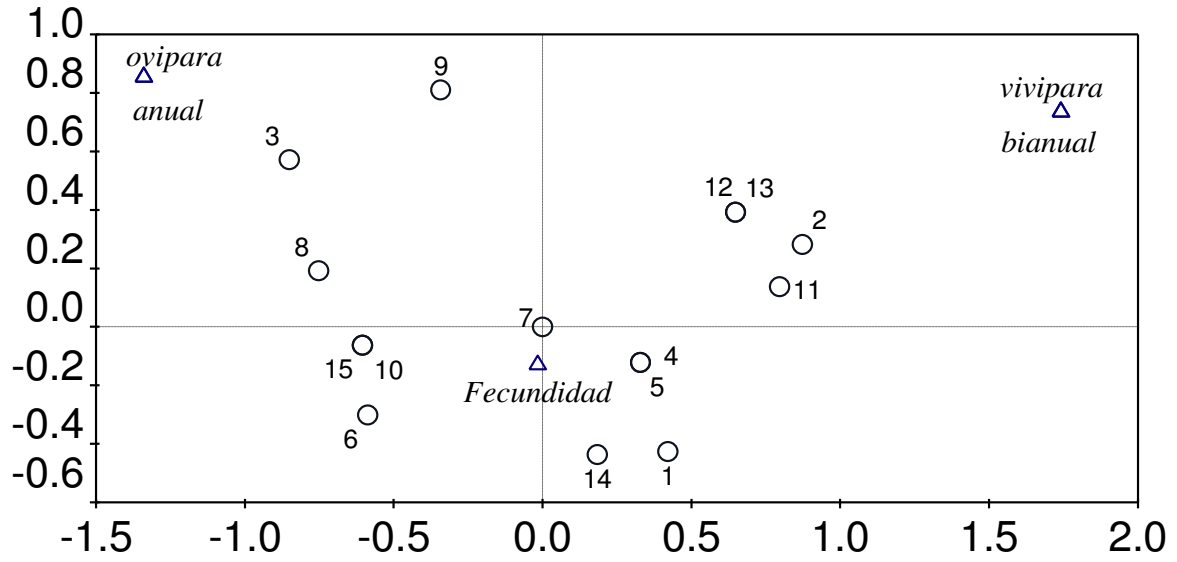
Tabla 13.1. Análisis Filogenético Canónico para la reproducción, con el uso de hábitat como covariable.

Ejes	1	2	3	4	Inercia total
Eigenvalues	0,11	0,011	0	0	0,172
Correlaciones Reproducción-Filogenia	0,995	0,959	0	0	
Variación porcentual acumulada					
de los datos de reproducción	89,6	98,4	0	0	
de la relación Reproducción-Filogenia	91	100	0	0	
Suma de todos los eigenvalues					0,123
Suma de todos los eigenvalues canónicos					0,121

Tabla 13.2. Análisis Filogenético Canónico para la reproducción, con el uso de hábitat como covariable.

Taxa	Variación acumulada	Variación individual	Variación %	F	P
<i>Thamnodynastes</i>	0,04	0,04	33	4,01	0,061
<i>Bothrops</i>	0,08	0,04	33	7,61	0,014
<i>Helicops</i>	0,11	0,03	25	15,78	0,001
<i>Micrurus</i>	0,11	0	0	3,54	0,051
<i>Alternatus</i>	0,12	0,01	9	3,64	0,067
<i>Paraphimophis</i>	0,12	0	0	3,62	0,104
<i>Hydrodynastes</i>	0,12	0	0	3,81	0,091

Figura 34. Biplot de la ordenación filogenética basada en un análisis de correspondencia canónico (CCA), relacionando las especies (círculos) con las variables reproductivas (triángulos), con el uso de hábitat como covariable. Las especies cercanas al centro del gráfico indican tanto una baja asociación con cualquiera de las variables, como una asociación positiva con una combinación específica de todas las variables. Las especies en la periferia del gráfico indican una alta asociación con una variable específica (Ter Braak y Smilauer, 2002). Referencias: *Bothrops alternatus* (1), *B. diporus* (2), *Paraphimophis rustica* (3), *H. leopardinus* (4), *Helicops infrataeniatus* (5), *Hydrodynastes gigas* (6), *Leptophis ahaetulla* (7), *Erythrolamprus semiaureus* (8), *Micrurus altirostris* (9), *Philodryas patagoniensis* (10), *Thamnodynastes chaquensis* (11), *T. hypoconia* (12), *T. strigatus* (13), *Xenodon dorbingyi* (14), *X. merremii* (15), Ciclo reproductivo anual (anual), Ciclo reproductivo bianual (bianual).



4. DISCUSIÓN

El litoral fluvial argentino alberga aproximadamente el 80% de la ofidiofauna Argentina, con un total actual de 106 taxones (Giraud et al. 2007). Esta región posee una notable diversidad de hábitats, lo que sumado a la convergencia de elementos de distintos Dominios y Provincias Biogeográficas y el efecto de los grandes ríos como corredores para serpientes tropicales, resulta en una comunidad ofídica compuesta por diferentes especies con diferentes requerimientos ecológicos (Arzamendia y Giraud, 2009). Comprender el significado adaptativo de la divergencia interespecífica en los rasgos de historia de vida sigue siendo un gran reto para los biólogos evolutivos. Algunas de las evidencias más fuertes en este sentido provienen de patrones empíricos de covariación entre morfología, biología reproductiva y ecología general (Pizzatto et al., 2007b). Estos patrones pueden permitir fuertes inferencias sobre las fuerzas selectivas que han dado forma a la diversidad de historia de vida (Williams, 1966; Rose y Lauder, 1996). Es decir, un rasgo que muestra una asociación consistente con algún otro rasgo ecológico, es probable que sea adaptativo a algún aspecto de esa condición ecológica, especialmente si tal asociación se repite en múltiples orígenes evolutivos independientes, (Harvey y Keymer, 1991). Por lo tanto, amplias comparaciones, con base filogenéticas, entre la historia de vida, la morfología y el medio ambiente ofrecen una poderosa técnica para identificar este tipo de asociaciones y sugerir hipótesis sobre las fuerzas selectivas que han generado la diversidad de historia de vida (Pizzatto et al., 2007b). Por otro lado las convergencias filogenéticamente independientes generan correlaciones entre la morfología, y los factores ecológicos; lo que ofrece interesantes oportunidades para aclarar las relaciones entre las variables reproductivas, la dieta y el uso de hábitats que realiza un animal, con su morfología y sus rasgos de historia de vida (Pizzatto et al., 2007b). En este sentido, los resultados obtenidos muestra una asociación importante entre diferentes rasgos de la historia de vida de la serpientes analizadas, por ejemplo fue evidente la relación entre la filogenia y uso del hábitat con las variables reproductivas de las serpientes, donde un 70% de la variación estuvo explicada por la filogenia (que condiciona también la morfología) y un 29 por el uso del hábitat, donde las especies de *Helicops* y *Thamnodynastes*, jugaron un rol significativo en el modelo, lo que indica que la viviparidad es muy probablemente un rasgo que le confiere ventajas adaptativas en los ecosistemas acuáticos. Esto puede relacionarse con dos

de las hipótesis planteadas sobre la viviparidad, una de ellas que ambientes variables (por inundaciones) favorecen la viviparidad, y la otra que los ambientes acuáticos en sí mismos (por la falta de sitios de postura) también lo hacen.

4.1 Morfología, madurez y dimorfismo sexual

La evidencia disponible indica que la edad de la madurez sexual en las hembras podría retrasarse respecto a la de los machos de la misma especie debido a los altos costes energéticos que significa la reproducción para estas (Shine, 1978, 1994). Por otro lado, el tamaño corporal de las hembras puede determinar el tamaño de camada sólo si estas pueden retrasar la reproducción hasta que tengan la energía suficiente para llenar su cavidad corporal con huevos o embriones (Shine, 2003). En acuerdo con estas premisas, las hembras de *B. alternatus*, *E. semiaureus*, *H. leopardinus*, *H. gigas*, *M. altirostris*, *P. patagoniensis*, *T. hypoconia*, *T. strigatus*, *X. dorbingyi* y *X. merremii* adquirieron la madurez sexual a mayores tamaños corporales (LHC) que sus machos coespecíficos. Este patrón ha sido reportado con anterioridad para Pseudoboini (Pizzatto, 2005), Xenodontini (Pizzatto et al., 2008b), Colubrinae (Leite et al., 2009b), y Crotalinae (Valdujo et al., 2002; Hartmann et al., 2005). Sin embargo los tamaños corporales de los individuos maduros más pequeños de las especies *B. diporus*, *P. rustica*, *H. infrataeniatus*, *L. ahaetulla* y *T. chaquensis* fueron similares para machos y hembras. Esto puede ser producto de una muestra no representativa de machos adultos de éstas últimas especies, salvo para *Leptophis ahaetulla* en que la muestra es lo suficientemente grande como para argumentar que ambos sexos adquieren la madurez sexual a tamaños similares.

Entre las variables morfológicas existe un patrón muy extendido en los ofidios, en el que los machos poseen colas más largas y mayor número de subcaudales, generalmente asociado a la presencia de los hemipenes, y las hembras tienen un cuerpo más largo (LHC) y mayor número de ventrales, asociado a una ventaja en la fecundidad (Shine, 2003). Siguiendo esta tendencia, una vez adultos, las hembras alcanzaron mayor tamaño corporal que los machos, con diferencias estadísticas significativas, en la mayoría de las especies. Las excepciones fueron *Paraphimophis rustica*, *Leptophis ahaetulla*, *Micrurus altirostris* y las tres especies de *Thamnodynastes*, en las que no se encontraron diferencias significativas entre el tamaño corporal que alcanzan las hembras y los machos, aunque en el caso de *M.*

altirostris pueda deberse a la acotada muestra de hembras o más probablemente a la existencia de combates entre los machos, lo que fue observado por nuestro grupo de trabajo con dos machos de *Micrurus altirostris* (Giraudó, obs. pers.). Se cree que las hembras más largas son favorecidas por la selección sexual debido a que pueden producir huevos más grandes (en longitud y masa) y / o mayor número de descendencia (Martins et al., 2002; Leite et al., 2009a). El patrón contrario, es decir, machos mayores que las hembras o ausencia de dimorfismo en el LHC, se cree que está asociado a serpientes en que los machos realizan combates o tienen interacciones antagonistas en la época nupcial (Shine, 1994). Sin embargo no se han registrado dichos comportamientos en los machos de las especies en las que no se obtuvo dimorfismo sexual en el largo corporal, con la excepción de *Micrurus altirostris*. Asociado al dimorfismo en el LHC, Fitch (1981) propone que existe una tendencia en que las hembras vivíparas de zonas templadas sean más largas que sus machos coespecíficos, comparada con las especies ovíparas. Es decir que el índice de dimorfismo sexual (SSD) sea más grande, y a favor de las hembras, en las especies vivíparas. Los resultados del SSD en las especies estudiadas no se condicen con esta teoría, ya que no se encontraron diferencias significativas para este índice entre las especies con diferente modo reproductivo. Además, si bien el SSD de las especies de *Bothrops* y *Helicops* es relativamente alto, el de las especies de *Thamnodynastes* es de los resultados más bajos. Por otro lado dos de las especies ovíparas mostraron un SSD relativamente alto (*Erythrolamprus semiaureus* SSD = 0,47; *P. patagoniensis* SSD = 0,31). En una revisión, con datos de 374 especies de serpientes, Shine (1994) tampoco encuentra diferencias significativas entre el SSD de serpientes ovíparas y vivíparas. Por otro lado, este mismo autor sostiene que el tamaño corporal de la madre tiene menos efecto en el tamaño de la descendencia que en el tamaño de camada (Shine, 2003). A pesar de esto, se encontró que la relación entre el número de embriones y el largo corporal de las hembra no fue significativa para ninguna de las 11 especies en que pudo realizarse este análisis (*Bothrops alternatus*, *E. semiaureus*, *Helicops infrataeniatus*, *H. leopardinus*, *H. gigas*, *Leptophis ahaetulla*, *Philodryas patagoniensis*, *T. chaquensis*, *T. hypoconia*, *T. strigatus*, *X. dorbinyi*), lo que sugiere que otros factores pueden estar influenciando el número de embriones, en vez de la ventaja en fecundidad asociada al mayor tamaño de la madre. Por ejemplo en *T. hypoconia* se encontró que la hembra grávida más larga (LHC = 646 mm)

tenía la mitad de huevos oviductales (4) que la hembra grávida más pequeña (LHC = 345 mm; 8 huevos).

Siguiendo el patrón más comúnmente registrado en serpientes, las hembras de 11 especies tuvieron mayor número de ventrales que sus machos coespecíficos, con diferencias significativas. Las excepciones a esta generalización fueron las tres especies de *Thamnodynastes* y *X. dorbingyi*, siendo los machos los que tuvieron mayor número de ventrales, con diferencias estadísticas significativas. En las variables de la cola (LC y número de subcaudales) el dimorfismo fue en general sesgado hacia los machos, también en acuerdo con el patrón más general en serpientes. Los machos de 12 de las especies estudiadas tuvieron mayor número de escamas subcaudales que sus hembras coespecíficas, siendo *Erythrolamprus semiaureus*, *Leptophis ahaetulla* y *Micrurus altirostris* las especies en las que ambos sexos no mostraron dimorfismo para esta variable. En cuanto al largo de la cola fueron 11 las especies con dimorfismo sesgado hacia los machos, siendo *Bothrops diporus* además de *Erythrolamprus semiaureus*, *Leptophis ahaetulla* y *Micrurus altirostris* las especies en las que ambos sexos no mostraron dimorfismo.

Aunque la mayoría de las especies estudiadas responden al patrón de dimorfismo sexual comúnmente registrado en serpientes, algunas de las excepciones pueden explicarse a la luz de las Hipótesis de Historia Profunda (HHP) y la Hipótesis de Competición-Predación (HCP). En el caso de las especies de *Thamnodynastes* siguen un patrón totalmente distinto y casi opuesto, en que los machos tienen mayor número de ventrales y subcaudales, y no existen diferencias entre los sexos en el tamaño corporal, lo que ya ha sido registrado para otras especies del género *Thamnodynastes* (Franco, 1999; Franco y Ferreira, 2002; Bailey et al., 2005). Además, cuando se observa el análisis filogenético se puede apreciar que las tres especies de *Thamnodynastes* se asocian idénticamente a las variables morfológicas analizadas. Todas estas evidencias sugieren la existencia de un conservadurismo filogenético para este tipo de dimorfismo sexual operando en el género *Thamnodynastes*, consistente con la HHP. Las dos especies de *Helicops* por un lado, y las dos de *Xenodon* por otro, también se asocian idénticamente a las variables morfológicas en observa el análisis de CPO, sugiriendo algún tipo de conservadurismo filogenético acorde con la HHP; sin embargo no ocurre esto mismo con las especies de *Bothrops* que se asocian distintamente. Esto puede deberse a que, mientras

las *Helicops*, *Thamnodynastes* y *Xenodon* pertenecen incluso a la misma tribu (Hydropsini, Thachymenini y Xenodontini respectivamente) (Grazziotin et al., 2012), las *Bothrops* no están tan estrechamente relacionadas ya que pertenecen a dos clados diferentes e incluso fueron propuestas como géneros diferentes por Fenwick et al. 2009 (*Rhinocerophis alternatus* y *Bothropoies neuwiedi*) (ver luego Carrasco et. al, 2012). En el caso de *Leptophis ahaetulla* podemos observar que tanto en el PCA como en CPO tiene una correlación positiva y alta con el largo de la cola y el número de ventrales, sus diferencias con el patrón general se pueden explicar si tenemos en cuenta que esta especie es arborícola. En un estudio previo, Pizzatto y colaboradores (2007b) encuentran que las serpientes arborícolas poseen colas relativamente más largas y mayor número de subcaudales que las especies acuáticas o terrestres. Estos autores sugieren que la evolución de arborealidad fue acompañada por un alargamiento de la cola con respecto al cuerpo y por lo tanto un aumento en el número de escamas subcaudales. Probablemente, esta tendencia a poseer colas más largas debido al modo de vida, lo diluya el dimorfismo sexual es esta parte del cuerpo en *L. ahaetulla*, estando esta correlación de arborealidad - colas largas más en línea con la HCP.

Las otras dos variables morfológicas medidas fueron el peso y el largo de la cabeza, sin embargo fueron solo 7 especies y 8 especies las que presentaron dimorfismo para estas variables respectivamente, siendo en ambos casos sesgado hacia las hembras. Las hembras más pesadas que sus machos coespecíficos (*B. alternatus*, *B. diporus*, *H. leopardinus* y *X. merremii*) también fueron las más largas, por lo que es lógico que porten más masa corporal. Sin embargo en las tres especies de *Thamnodynastes* también fueron las hembras las más pesadas pero no hubo diferencias significativas en el largo del cuerpo entre los sexos. En cuanto al largo de la cabeza existen dos teorías encontradas. Por un lado se cree que el tamaño de la cabeza no se encuentra bajo selección sexual (Shine, 1991), por lo que las diferencias se atribuyen a factores ecológicos como el consumo de presas de diferente tamaño (Vicent y Herrel, 2007). Sin embargo, Shine y colaboradores (2007) sugirieron que en los Elápidos el dimorfismo en el tamaño de la cabeza se debe a la selección sexual, teniendo los machos cabezas más grandes debido a los combates prenupciales que realizan. En este estudio no se encontró dimorfismo sexual para esta variable en *M. altirostris*, ni diferencias dietarias entre los sexos de esta especie con combates entre machos.

4.2 Reproducción

El ciclo de los machos es más difícil de estimar que el de las hembras debido a que no se puede obtener de manera directa como en estas, mediante la observación de sus gónadas, sino que se realiza de manera indirecta mediante el análisis del volumen testicular (Pizzatto et al., 2008b). Aunque los machos de algunas especies de serpientes tropicales tienen ciclos reproductivos estacionales, la producción de espermatozoides es por lo general energéticamente menos costosa que la producción de gametas femeninas, siendo esperable que los machos de zonas tropicales y templadas posean ciclos continuos y permanezcan reproductivamente activos durante todo el año (Pizzatto, 2005). En este trabajo se encontró que los ciclos reproductivos de los machos de todas las especies, salvo el de *T. hypoconia*, fueron continuos, sin diferencias significativas en el volumen testicular en las diferentes estaciones del año, y con túbulos deferentes enrollados durante todo el año. En contraposición, las hembras de todas las especies, tanto ovíparas como vivíparas, mostraron ciclos reproductivos estacionales, aunque variaron en la duración del mismo. Pizzatto et al. (2008b) sugirió que en los Xenodontinos sudamericanos la duración de los ciclos reproductivos femeninos puede ser conservador en muchos linajes. Las especies cogenéricas de *Bothrops*, *Helicops*, *Thamnodynastes* y *Xenodon* mostraron ciclos estacionales muy similares, sugiriendo que la duración del ciclo reproductivo es filogenéticamente conservado.

Cuando analizamos la frecuencia reproductiva surge una diferencia importante entre las hembras de especies con diferente modo reproductivo. Las especies ovíparas tuvieron una frecuencia anual de reproducción, es decir que un mismo individuo puede potencialmente reproducirse todos los años. En oposición, las hembras de las especies vivíparas tuvieron una frecuencia reproductiva de bianual a multianual, siendo prácticamente imposible que una misma hembra se reproduzca dos años consecutivos. Fitch (1981) sostiene que para compensar esta diferencia en la frecuencia reproductiva, el SSD sería más grande, y a favor de las hembras, en las especies vivíparas que en las ovíparas. Así, aunque las vivíparas se reproducen más espaciadamente pueden albergar más crías debido a su mayor tamaño. Sin embargo, como ya fue expuesto más arriba, los datos obtenidos en este estudio son contradictorios a la hipótesis de Fitch (1981), ya que índice de

dimorfismo sexual no fue disímil entre las especies con diferentes modos reproductivos, además de la falta de correlación entre un mayor largo corporal de la hembra con una producción superior de neonatos. En cambio, el potencial reproductivo si fue mayor en las especies ovíparas que en las especies vivíparas. Esto es lógico, ya que al reproducirse más frecuentemente, las serpientes ovíparas también aumentan el número potencial de neonatos que una hembra puede producir por año. Sin embargo la fecundidad media no fue diferente entre las especies con diferente modo reproductivo. Con estos resultados obtenidos se refuerza la hipótesis planteada sobre la frecuencia reproductiva, que sostiene que esta debería ser menor en especies vivíparas (periodos más largos entre un evento reproductivo y otro), respecto a especies ovíparas (períodos más cortos). Así *B. alternatus*, *B. diporus*, *H. infrataeniatus*, *H. leopardinus*, *T. hypoconia*, *T. strigatus* y *T. chaquensis* poseen ciclos bianuales-multianuales, lo que estaría relacionado con la limitación de reservar energía, en un período corto, para reproducirse. Estas especies paren sus crías en verano, entre enero y abril, por lo que el tiempo disponible para acumular energías antes del invierno es muy corto. Esto determina que en el comienzo del próximo evento reproductivo las hembras no dispongan de la suficiente energía como para llevarlo a cabo (Shine, 2003; Ibarguengoytía y Casalins, 2007). Por otro lado están las especies ovíparas, *Paraphimophis rustica*, *Erythrolamprus semiaureus*, *H. gigas*, *L. ahaetulla*, *M. altirostris*, *P. patagoniensis*, *X. dorbignyi* y *X. merremii*, que tienen un ciclo reproductivo más corto, con posturas en primavera, por lo que el tiempo para acumular energía para el siguiente período reproductivo es mucho más largo (desde enero a fines de otoño), posibilitando una postura anual de huevos.

Una de las hipótesis sobre la evolución de la viviparidad sugiere que se ha desarrollado en especies con cuidado parental de los huevos, ya que al retener los huevos las hembras podrían seguir alimentándose por un período más largo, sin embargo Shine (1985) la refuta argumentando que las hembras grávidas no se alimentan. En este estudio se encontró que en 8 de las 15 especies las hembras con huevos o crías oviductales se estaban alimentando. Esta evidencia podría reflatar esta hipótesis de la viviparidad, aunque no se conozcan casos de cuidado parental en estas especies o sus parientes más cercanos.

Otra de las hipótesis sobre la evolución de la viviparidad es la denominada de “ambientes impredecibles”, que indica que ambientes variables con condiciones cambiantes

podrían haber favorecido la retención de los huevos hasta que se den las condiciones adecuadas. De ser así es esperable que las especies vivíparas deberían presentar un mejor ajuste de su reproducción en relación con las variaciones hidrológicas características del río Paraná y los humedales regionales, en comparación con las especies ovíparas. La viviparidad puede proporcionar una solución eficaz a la dificultad que constituye oviponer en lugares secos en estos ambientes muy variables, y así evitar la pérdida de los huevos en las inundaciones (Giraudó et al., 2007). Estos últimos autores muestran evidencia sobre el ajuste de la reproducción de *Helicops leopardinus* (especie vivípara que tiene sus crías cuando el río está creciendo) y *P. patagoniensis* (que pone sus huevos en épocas de bajante). Además indican que en proporción, la comunidad de reptiles del Paraná Medio posee el doble de especies vivíparas (18%) (13 taxones vivíparos de un total de 71 especies) que los reptiles las especies vivíparas en Argentina (9%) (28 taxones vivíparos de un total de 313 especies). El máximo nivel hidrométrico histórico registrado para el río Paraná se da en el mes de marzo (Giraudó et al., 2007). En coincidencia con estos últimos autores, los datos obtenidos apoyan esta hipótesis ya que otra especie de *Helicops*, tres especies de *Thamnodynastes* y las dos *Bothrops*, todas vivíparas, parieron sus crías entre enero y abril, cuando el río comienza y desarrolla su período de creciente. Además, 5 de las 7 especies vivíparas estudiadas son especies acuáticas por lo que es probable que las hembras grávidas de estas serpientes y sus neonatos encuentren una mayor disponibilidad de ambientes acuáticos durante los períodos de inundación, optimizando así sus posibilidades de encontrar áreas de refugio y alimento. Por otro lado, las especies ovíparas, aquí analizadas, pusieron sus huevos entre noviembre y octubre, cuando el río Paraná está en aguas bajas, por lo que sus posturas podrían sufrir menores pérdidas y les da tiempo a los huevos a eclosionar antes de que suba el nivel del agua. Algunos autores han sugerido que los ciclos reproductivos estacionales podría ser una respuesta a la disponibilidad de presas potenciales (Marques et al., 2000; Valdujo et al., 2002). Esto fue cierto sobre todo para las especies batracófagas (*Erythrolamprus semiaureus*, *H. infrataeniatus*, *H. leopardinus*, *L. ahaetulla*, *T. hypoconia*, *T. strigatus*, *T. chaquensis*, *X. dorbignyi* y *X. merremii*) y las que consumieron reptiles en altas proporciones (*Paraphimophis rustica*, *M. altirostris* y *P. patagoniensis*), ya que estas presas son ectotermas y por tanto son muy

abundante en los meses cálidos, que son en los que ocurren las posturas y pariciones de estas especies de serpientes.

La frecuencia de reproducción, el potencial reproductivo y la sincronización de las pariciones y posturas con el ciclo hidrológico y la disponibilidad de presas para alimentar a los neonatos, están más en línea con la Hipótesis de Competición-Predación (HCP). Esta conclusión deviene de que independientemente del grupo filogenético al que pertenezcan estas serpientes, todas las especies que tienen el mismo modo reproductivo (ovíparas - vivíparas) se comportan de manera similar, por lo que sería este un indicio de que especies de diferentes clados ajustaron su reproducción a ciclos ambientales. Sin embargo es probable que la fecundidad media sea una característica con mayor influencia filogenética, y por tanto más acorde a la HHP. Esto surge de la observación de que, además de no apreciarse un patrón distintivo entre los diferentes modos reproductivos, los tamaños de camada de las especies cogenéricas (*Helicops*, *Thamnodynastes*, *Xenodon*) son muy similares, a excepción de las *Bothrops* en las que puede estar influyendo la diferencia de tamaño más marcada entre sus especies. Aunque en algunos casos también puedan existir factores ecológicos que determine el tamaño de camada. Por ejemplo Lillywhite y Henderson (1993) especularon que la forma del cuerpo delgado de las serpientes arbóreas puede limitar la capacidad de la hembra para llevar los huevos. Luego de controlar el efecto filogenético en especies emparentadas, ellos encontraron que las especies arbóreas tuvieron nidadas más pequeñas que las especies terrestres y acuáticas, sin embargo, el tamaño de la descendencia no difirió entre los grupos, lo que refleja un conservadurismo filogenético sobre el tamaño de las crías (Vitt 1986). La selección natural para la forma del cuerpo delgado en las serpientes podría imponer la selección en el tamaño de la camada (Pizzatto et al., 2007b). En este estudio *Leptophis ahaetulla*, la única especie arborícola, fue una de las dos especie con menor tamaño de camada; la otra fue *Micrurus altirostris*, en la que el bajo número de huevos también podría explicarse por el uso del hábitat que hace, ya que esta especie es fosorial y le favorecería poseer un cuerpo más delgado para desplazarse en cuevas y grietas.

4.3 Dieta

Los estudios sobre la dieta son de importancia central para nuestra comprensión de la ecología a nivel individual, poblacional y de la comunidad, y pueden dar una idea de la evolución y la dinámica contemporánea de los sistemas biológicos (Rodríguez-Robles, 2002). Esta información no solo es valiosa por acercarnos al conocimiento de la biología de las especies de serpientes, sino que aporta datos fundamentales para conocer el papel de estos depredadores en los ecosistemas naturales (Carreira, 2002). Por su función como depredadores, las serpientes merecen mayor atención por parte de ecólogos involucrados en el estudio de dinámica del ecosistema (Akani et al., 2003). Incluso, algunas especies como *Hydrodynastes gigas*, llegan a ser de los depredadores tope más importante en los ecosistemas en que habita en la región subtropical de Sudamérica, debido a que la mayoría de los grandes mamíferos como *Panthera onca* y *Pteronura brasiliensis* se han extinguido (Giraud et al., 2007). Además, la información sobre la alimentación es uno de los factores que incide en la determinación de la vulnerabilidad de una especie (Carreira, 2002). Sin embargo la mayoría de los estudios sobre la ecología de la alimentación de serpiente son generalizaciones y algunos autores han observado diferencias entre los estudios generales y los que analizan muestras representativas de especies (Giraud et al, 2004.; López y Giraud, 2004; Bellini et al.; 2013).

Entre las especies estudiadas encontramos diferentes grados de especialización en la dieta y en diferentes tipos de presas, estando correlacionada la alimentación más con el uso del hábitat y la historia filogenética, que con el modo reproductivo de las especies. Esto es particularmente evidente cuando se observa la superposición del nicho alimenticio entre las especies estudiadas. En el análisis a nivel de grandes grupos se ve que las mayores superposiciones se dan entre especies que comparten el mismo hábitat, dándose incluso superposición entre especies terrestres y fosoriales por un lado, y acuáticas y arborícola por otro. Las especies cogenéricas también se superponen en este nivel debido a que hacen uso del mismo tipo de hábitat. El análisis a nivel de familia muestra sin embargo resultados muy distintos, con poca superposición en general, siendo los valores más altos entre distinto géneros, salvo en un caso de dos especies cogenéricas (*Thamnodynastes*). Estos resultados apoyan la hipótesis de Vitt y Pianka (2005), que sugiere que el efecto histórico es mayor y la interacción entre especies es menor entre especies filogenéticamente lejanas,

mientras que los efectos históricos son menores y las interacciones entre especies se ven potenciadas entre especies filogenéticamente cercanas que comparten el mismo ambiente. Adicionalmente, Pianka (1974) afirmó que las especies simpátricas con altos niveles de superposición a lo largo de una dimensión del nicho, a menudo se superponen relativamente poco a lo largo de otra de las dimensiones, reduciendo la sobreposición global efectiva de nicho. Por ejemplo, aunque *L. ahaetulla* se superpone altamente con dos especies de *Thamnodynastes*, incluso al nivel de familia, no comparten el mismo tipo de hábitat. Por otro lado, este mismo autor, sugirió que si un recurso no es escaso, dos organismos pueden compartirlo sin perjudicar uno al otro. Los anuros, que son el grupo que consumen en mayor proporción las especies que se superponen a nivel de familias, son un recurso abundantes en los humedales de la región.

Las especies terrestres se alimentaron principalmente de mamíferos y reptiles (*B. alternatus*, *B. diporus*, *P. rustica* y *Philodryas patagoniensis*) aunque en diferentes proporciones, siendo solo una especialista en anfibios (*X. merremii*). Ambas especies de *Bothrops* se alimentan de mamíferos, sin embargo, mientras *B. alternatus* es especialista, la dieta de *B. diporus* está compuesta en un 50% por otros tipos de presas, por lo que se la considera una especie generalista. Estudios que analizaron un elevado número de individuos de *B. alternatus*, indican una dieta especializada en mamíferos (roedores y marsupiales) (Martins et al., 2002; Nunes, 2006; Giraudo et al., 2008), sin embargo en este estudio se registró un anfibio en el estómago de un juvenil. Si bien *alternatus* pertenece a un sub-clado con especies principalmente especializadas en mamíferos, este dato muestra cierta capacidad de ingerir anfibios (abundantes en sus hábitat), un carácter considerado ancestral y ampliamente distribuido filogenéticamente en el género *Bothrops* (Martins et al., 2002).

Las especies acuáticas se alimentaron principalmente de peces (*E. semiaureus*, *H. infrataeniatus*, *H. leopardinus*) y anfibios (*T. chaquensis*, *T. hypoconia*, *T. strigatus*), siendo *H. gigas* la única especie generalista, lo cual esté asociado probablemente a su gran tamaño corporal, que le posibilita consumir todo tipo de presas. A su vez la mayoría de presas identificadas para esta última especies son exclusivamente acuáticas o semiacuáticas, lo que se correlaciona que el tipo de hábitat que usa (ver para mayor detalle: López y Giraudo, 2004). La única especie arborícola consumió casi exclusivamente

anfibios arborícolas (*Hyla* y *Scinax*) y algunas aves y huevos. Por último las especies fosoriales se alimentaron de reptiles alargados (*M. altirostris*) y anfibios terrestres (*X. dorbinyi*).

4.4 Conclusiones

A la luz de todos los resultados encontrados en este estudio, las hipótesis sobre las influencias filogenéticas (HHP) cobra mayor peso. Queda demostrado que las serpientes relacionadas filogenéticamente tienen morfología, estrategias reproductivas y alimentarias más similares entre sí, en relación con especies de diferentes linajes que comparten sus hábitats. Por ejemplo, *H. gigas* y las dos especies de *Helicops*, y las tres de *Thamnodynastes*, a pesar de compartir el tipo de hábitat (son todas especies acuáticas), no tienen el mismo modo ni fenología reproductiva (*H. gigas* ovípara, *Helicops* y *Thamnodynastes* vivíparas), ni el mismo tipo de dieta que varía en relación con los géneros, siendo *Thamnodynastes* batracófaga, *Helicops* principalmente piscívora e *Hydrodynastes* omnívoros.

Por otro lado, la influencia ecológica sobre algunos atributos de las serpientes pudo ser observada. Algunas serpientes que comparten los mismos hábitats mostraron ciertas convergencias, particularmente en las estrategias alimenticias, por ejemplo *E. semiaureus* y las dos especies de *Helicops*, que son acuáticas, incluyeron peces (y en menor proporción anfibios) como parte importante de sus dietas, mientras que la mayoría de las especies de *Erythrolamprus* (antes *Liophis*), tienen una dieta basada casi exclusivamente en anfibios (Giraud et al., 2007); sin embargo el rol de la filogenia sigue siendo el mayor determinante en la estructuración de esta comunidad de ofidios. Acorde a esto, se puede agregar que, aunque los análisis de influencia filogenética en la morfología, reproducción y dieta muestran que prácticamente la totalidad de la variación de estos atributos puede ser explicada mediante las relaciones filogenéticas de las especies, cuando realizamos un análisis con la covariación de otra matriz ecológica como el uso del hábitat, se puede apreciar que este último atributo influye (aunque en mucho menor medida) en las características reproductivas de una especie. Estudios anteriores han sugerido que las principales características ecológicas de las serpientes (por ejemplo, la dieta, el modo de reproducción, uso de hábitat) han cambiado durante la historia de la evolución del clado

(Martins et al., 2002). Aunque algunos de estos rasgos han experimentado pocos cambios durante la historia de un linaje, lo que resulta en un grupo de serpientes con poca variación contemporánea en estos caracteres, otros rasgos son menos conservadores y difieren ampliamente entre un clado (Pizzatto et al., 2008a). Como se había esperado, las características reproductivas son en su mayoría conservativas y están más en línea con la HHP, salvo la frecuencia y el momento de las posturas y pariciones que lo están más con la HCP. La dieta también fue conservativa, explicándose mediante la HHP, aunque mostró un poco más de flexibilidad dentro de las especies cogenéricas, como se mostró para *Bothrops*, *Helicops*, *Thamnodynastes* y *Xenodon*. Conociendo que la estructura de una comunidad refleja tanto las interacciones ecológicas de los individuos que la componen, como la historia de los linajes que la integran (Vitt et al., 2003; França et al., 2008; Colston et al., 2010), podemos explicar que ciertos rasgos morfológicos o atributos ecológicos de la dieta y reproducción de las especies estudiadas estén más en línea con la HPC, mientras que otros se explican mejor bajo la HHP. Como indica França *et al.* (2008) estas hipótesis no son mutuamente excluyentes.

Ahora podemos responder por lo menos en parte la pregunta que se hicieron Cadle y Greene (1993) sobre qué es lo que determina la organización de una comunidad en el tiempo y en el espacio, indicando que en la comunidad estudiada un efecto filogenético profundo explica la mayor parte de la variación de la morfología y de los atributos reproductivos y alimentarios, aunque el uso del hábitat influye (en menor medida) en algunas características reproductivas y dietarias de algunas especies.

5. Bibliografía

- Aguiar, L.F.S., y M. Di-Bernardo. 2004. Diet and feeding behavior of *Helicops infrataeniatus* (Serpentes: Colubridae: Xenodontinae) in Southern Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 39: 7-14.
- Akani, G.C., Eniang E.D., Ekpo I.J., Angelici F.M. y L. Luiselli. 2003. Food habits of the snake *Psammophis phillipsii* from the continuous rain- forest region of southern Nigeria (West Africa). *Journal of Herpetology* 37: 208-211.
- Alvarez, B.B., Aguirre M.L., Céspedes J., Hernando A.B. y M.E. Tedesco. 2003. Herpetofauna del Iberá. Pp: 99-178. En: Alvarez, B.B. (Ed.). *Fauna del Iberá*. Eudene, Buenos Aires, 375 pp.
- Amoroso, E.C., Heap R.B. y M.B. Renfree. 1979. Hormones and the evolution of viviparity. Pp: 925-989. En Barrington (Ed.), *Hormones and Evolution*, Vol. 2, Academic Press, London.
- Arnold, S.J. 1993. Foraging Theory and Prey- Size – Predator – Size Relations in Sankes. Chapter 3. En: Seigel, A.R. y J.T. Collins. *Snakes, Ecology and Behavior*. McGraw-Hill, Inc.
- Arzamendia, V. y A.R. Giraud. 2002. Lista y distribución de los ofidios (Reptilia: Serpentes) de Santa Fe, Argentina. *Cuadernos de Herpetología* 16: 15-32.
- Arzamendia V. y A.R. Giraud. 2004. Usando patrones de biodiversidad para la evaluación y diseño de áreas protegidas: las serpientes de la provincia de Santa Fe (Argentina) como ejemplo. *Revista Chilena de Historia Natural* 77: 335-348.
- Arzamendia, V., y A.R. Giraud. 2009. Influence of large South American rivers of the Plata Basin on distributional patterns of tropical snakes: A panbiogeographical analysis. *Journal of Biogeography* 36: 1739-1749.
- Arzamendia, V. y A.R. Giraud. 2012. A panbiogeographical model to prioritize areas for conservation along large rivers. *Diversity and Distributions* 18: 168-179.
- Ávila, R.W., Ferreira V.L. y J.O. Arruda, 2006. Natural history of the South American water snake *Helicops leopardinus* (Colubridae: Hydropsini) in the Pantanal, Central Brazil. *Journal of Herpetology* 40: 274-279.
- Bailey, J.R., Thomas, R.A. y Silva, N.J. 2005. A revision of the South American snake genus *Thamnodynastes* Wagler, 1830 (Serpentes, Colubridae, Tachymenini). I. Two new species of *Thamnodynastes* from Central Brazil and adjacent areas, with a redefinition of and neotype designation for *Thamnodynastes*. *Phyllomedusa* 4: 83-101.

- Barron, J.N. y G.M. Andraso. 2001. The influence of Fall Foraging Success on Follicle Number in the Northern Water Snake, *Nerodia sipedon*. *Journal of Herpetology* 35: 504-507.
- Bellini, G.P., Arzamendia V. y A.R. Giraudó. 2013. Ecology of the viviparous snake *Thamnodynastes hypoconia* (Dipsadidae: Tachymenini) in Subtropical-temperate South America. *Herpetologica* 69: 67-79.
- Bizerra, A., Marques O.A.V. y I. Sazima. 2005. Reproduction and feeding of colubrid snake *Tomodon dorsatus* from south-eastern Brazil. *Amphibia-Reptilia* 26: 33-38.
- Blackburn, D.G. 1982. Evolutionary origins of viviparity in the Reptilia. I. Sauria. *Amphibia-Reptilia* 3: 185-205.
- Blackburn, D.G. 1985. Evolutionary origins of viviparity in the Reptilia. II. Serpentes, Amphisbaenia, and Ichthyosauria. *Amphibia-Reptilia* 6: 259-291.
- Blackburn, D.G. 2000. Reptilian viviparity: past research, future directions, and appropriate models. *Comparative Biochemistry and Physiology. Molecular and Integrative Physiology* 127: 391-409.
- Blackburn, D.G. 2006. Squamate reptiles as model organisms for the evolution of viviparity. *Herpetological monographs* 20: 131-146.
- Bonnet, X., Naulleaut G., Shine R y O. Lourdais. 2000. Reproductive versus ecological advantages to larger body size in female snakes, *Vipera aspis*. *Oikos* 89: 509-518.
- Brown, G. P., Shine R. y T. Madsen. 2002. Responses of three sympatric snake species to tropical seasonality in northern Australia. *Journal of Tropical Ecology* 18: 549-568.
- Burkart, A. 1957. La vegetación del delta del río Paraná. *Darwiniana*, 11: 457- 460.
- Cabrera, A.L. 1994. Regiones fitogeográficas argentinas. *Encicl. Arg. Agric. Jard.*, 2: 1-85.
- Cadle, J.E. 1985. The Neotropical colubrid snake fauna (Serpentes: Colubridae): Lineage components and biogeography. *Systematic Zoology*, 34: 1-20.
- Cadle, J.E., y H.W. Greene. 1993. Phylogenetic patterns, biogeography, and the ecological structure of neotropical snake assemblages. Pp. 281-293. En: Ricklefs, R.E. y D. Schluter (Eds.). *Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives*. University of Chicago Press, USA.

- Campbell, H.W. y S.P. Christman. 1981. Field Techniques for Herpetofaunal Community Analysis. Pp: 193-200. En: Scott, N. J. Jr. (Ed.). Herpetological Communities. U. S. Depart. Int. Fish Wild. Serv. Wild. Reserarch Report 13.
- Carrasco, P.A., Mattoni C.I., Leynaud G.C. y G.J. Scrocchi. 2012. Morphology, phylogeny and taxonomy of South American bothropoid pitvipers (Serpentes, Viperidae). *Zoologica Scripta*, 41: 109–124.
- Carreira, S. 2002. Alimentación de los Ofidios del Uruguay. Asociación Herpetológica Española, Monografías de Herpetología 6:1–126.
- Castoe, T.A., Smith E.N., Brown R.M. y C.L. Parkinson. 2007. Higher-level phylogeny of Asian and American coralsnakes, their placement within the Elapidae (Squamata), and the systematic affinities of the enigmatic Asian coralsnake *Hemibungarus calligaster* (Wiegmann, 1834). *Zoological Journal of the Linnean Society* 151: 809-831.
- Chiaraviglio, M. 2006. The effects of reproductive condition on thermoregulation in the Argentine boa constrictor (*Boa constrictor occidentalis*) (Boidae). *Herpetological Monographs* 20: 172-177.
- Clutton-Brock, T. H., y P. H. Harvey. 1977. Primate ecology and social organization. *J. Zool.* 183: 1-39.
- Colston, T.J., Costa G.C. y L.J. Vitt. 2010. Snake diets and the deep history hypothesis. *Biological Journal of the Linnean Society* 101: 476-486.
- Dinerstein, E., Olson D.M., Graham D.J, Webster A.L, Primm S.A., Bookbinder M.P. y G. Ledec. 1995. A conservation assessment of the terrestrial ecoregions of Latin América and Caribbean. The World Bank & World Wildlife Foundation, Washington, D. C. 9 Maps + 129 pp.
- Di Rienzo, J.A., Robledo C.W., Balzarini, M.G., Casanoves F., Gonzalez, L. y M. Tablada. 2005. InfoStat Software Estadístico. Argentina: Universidad Nacional de Córdoba.
- Di Bernardo, M. 1998. História natural de uma comunidade de serpentes da borda oriental do planalto das araucárias, Rio Grande do Sul, Brasil. Ph.D. Dissertation, Universidade Estadual Paulista, Brazil.
- Di Bernardo, M., Martins M.B.B., Oliveira R.B. y G.M.F. Pontes. 2006. Taxocenoses de serpentes de regiões temperadas do Brasil. Pp. 222-263. En: Nascimento, L.B. y M.E. Oliveira (Eds.). *Herpetología no Brasil II*. Sociedade Brasil. de Herpetología. 354 pp.
- Felsenstein J. 1985. Phylogenies and the comparative method. *American Naturalist* 125: 1-15.

- Fenwick, A.M., Gutberlet Jr R.L., Evans J.A. y C.L. Parkinson 2009. Morphological and molecular evidence for phylogeny and classification of South American pitvipers, genera *Bothrops*, *Bothriopsis*, and *Bothrocophias* (Serpentes: Viperidae). *Zoological Journal of the Linnean Society* 156: 617-640.
- Fenwick, A.M., Greene, H.W. y C.L. Parkinson. 2012. The serpent and the egg: unidirectional evolution of reproductive mode in vipers? *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 50: 59-66.
- Fitch, H.S. 1970. Reproductive cycles in lizards and snakes. University of Kansas Museum of Natural History Miscellaneous Publications 52: 1-247.
- Fitch, H.S. 1975. A demographic study of the Ring Neck Snake (*Diadophis punctatus*) in Kansas. Miscellaneous publication of the Museum of Natural History, University of Kansas 62: 1-53.
- Fitch, H.S. 1981. Sexual size differences in reptiles. Miscellaneous publication of the Museum of Natural History, University of Kansas 70: 1-72.
- França, F.G.R., Mesquita D.O., Nogueira C.C. y A.F.B. Araújo 2008. Phylogeny and Ecology Determine Morphological Structure in a Snake Assemblage in the Central Brazilian Cerrado. *Copeia* 1: 23-38.
- Franceschi, E.A., y J.P. Lewis. 1979. Notas sobre la vegetación del valle santafesino del río Paraná (República Argentina). *Ecosur* 6: 55-82.
- Franco, F. L. 1999. Relações filogenéticas entre os gêneros da tribo Tachymenini Bailey (1967) (Serpentes; Colubridae). Ph.D. Dissertation. Brazil: Universidade de São Paulo.
- Franco, L.F. y Ferreira, L.G. 2002. Descrição de uma nova espécie de *Thamnodynastes* Wagler, 1830 (Serpentes, Colubridae) do nordeste brasileiro, com comentários sobre o gênero. *Phyllomedusa* 1: 57-74.
- Gans, C. 1974. *Biomechanics: An Approach to Vertebrate Biology*. J.P. Lippincott, Philadelphia, PA.
- Giannini, N.P. 2003. Canonical Phylogenetic Ordination. *Systematic Biology* 52: 684-695.
- Giraudó, A.R. 2001. Diversidad de Serpientes de la Selva Paranaense y del Chaco Húmedo. *Taxonomía, Biogeografía y Conservación. Literature of Latin America, Argentina*.

- Giraudó, A. R. 2004. Diversidad de Serpientes de la selva paranaense y del Chaco húmedo. Taxonomía, biogeografía y conservación. 2ª Edición. Literature of Latin América, Buenos Aires.
- Giraudó, A.R. y V. Arzamendia. 2004. ¿Son las planicies fluviales de la Cuenca del Plata, corredores de biodiversidad? Los vertebrados amniotas como ejemplo. Pp: 157-170. En: Neiff JJ (Ed.) Humedales de Iberoamérica, Editado por el CYTED, Programa Iberoamericano de Ciencia y Tecnología para el Desarrollo, Cuba.
- Giraudó, A.R., Arzamendia V. y M.S. López. 2004. Ofidios del litoral de Argentina (Reptilia: Serpentes): Biodiversidad y síntesis sobre el estado actual de conocimiento. *Insugeo*, Miscelánea 12: 5-12.
- Giraudó, A.R., Arzamendia V. y M.S. López. 2007. Reptiles. En: Parma, J., Paggi J.C. y M. Iriondo (Eds.). *The Middle Paraná River: Limnology of a subtropical wetland*. Springer, Berlin Heidelberg New York.
- Giraudó, A.R., Arzamendia V., Lopez S.M., Quaini R., Prieto Y., Leiva L.A., Regner S.A. y J.M. Urban. 2008. Serpientes venenosas de Santa Fe, Argentina: conocimientos sobre su historia natural aplicados para la prevención de ofidismo. *Revista FABICIB* 12:69-89.
- Giraudó A.R., Duré M., Schaefer E., Lescano J.N., Etchepare E.G., Akmentins M.S., Natale G.S., Arzamendia V., Bellini G.P., Ghirardi R. y M. Bonino. 2012. Revisión de la metodología utilizada para categorizar especies amenazadas de la herpetofauna Argentina. *Cuadernos de Herpetología* 26: 117-130.
- Gotelli, N.J. y G.L. Entsminger. 2001. *EcoSim: Null models software for ecology*. Version 7.0. Acquired Intelligence Inc. & Kesey-Bear.
<http://homepages.together.net/~gentsmin/ecosim.htm>.
- Grazziotin, F.G., Zaher H., Murphy R.W., Scrocchi G., Benavides M.A., Zhang Y. y S.L. Bonatto. 2012. Molecular phylogeny of the New World Dipsadidae (Serpentes: Colubroidea): A reappraisal. *Cladistics* 1: 1-23.
- Gudynas, E. 1981. Confirmación de la viviparidad en la Culebra Sepia *Thamnodynastes strigilis* (Serpentes: Colubridae). *Contribuciones en Biología del Centro Educativo Don Orión* 5: 1-7.
- Guillette, L.J., Jones R.E., Fitzgerald K.T. y H.M. Smith. 1980. Evolution of viviparity in the lizard genus *Sceloporus*. *Herpetologica* 36: 201-215.

- Hartmann, M.T., Hartmann P.A., Cechin S.Z. y M. Martins. 2005. Feeding habits and habitat use in *Bothrops pubescens* (Viperidae, Crotalinae) from southern Brazil. *Journal of Herpetology* 39: 664-667.
- Harvey, P.H., y M.D. Pagel. 1991. *The comparative Method in Evolutionary Biology*. Oxford University Press, Oxford.
- Harvey, P.H. y A.E. Keymer. 1991. Comparing life histories using phylogenies. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 332: 31-39.
- Henderson, R.W., Dixon J. y P. Soini. 1979. Resource partitioning in Amazonian snake communities. *Milwaukee Public Museum. Contributions in Biology and Geology* 22:1-11.
- Huey, R.B. 1982. Temperature, physiology, and the ecology of reptiles. Pp: 12:25–91. En: Gans C. y F.H. Pough (Eds.). *Biology of the Reptilia*, London: Academic, 536 p.
- Ibarguengoytia, N.R. y L.M. Casalins. 2007. Reproductive biology of the southernmost gecko *Homonota darwini*: Convergent life-history patterns among southern hemisphere reptiles living in harsh environments. *Journal of Herpetology* 41: 72-80.
- Kawashita-Ribeiro R.A., Avila R.W. y D.H. Morais. 2013. A new snake of the genus *Helicops* Wagler, 1830 (Dipsadidae, Xenodontinae) from Brazil. *Herpetologica*, 69: 80-90.
- Leite, P.T., Kaefer I.L. y S.Z. Cechin. 2009a. Diet of *Philodryas olfersii* (Serpentes, Colubridae) during hydroelectric dam flooding in southern Brazil. *North-Western Journal of Zoology* 5: 53-60.
- Leite, P.T., Nunes S.F., Kaefer I.L. y S.Z. Cechin. 2009b. Reproductive biology of the Swamp Racer *Mastigodryas bifossatus* (Serpentes: Colubridae) in subtropical Brazil. *Zoologia* 26: 12-18.
- Lepš, J. y P. Šmilauer. 1999. *Multivariate Analysis of Ecological Data* Faculty of Biological Sciences, University of South Bohemia České Budějovice, 1999.
- López, M.S. y A.R. Giraudo. 2004. Diet of the large water snake *Hydrodynastes gigas* (Colubridae) from northeast Argentina. *Amphibia–Reptilia* 25: 178-184.
- López, M.S. y A.R. Giraudo. 2008. Ecology of the snake *Philodryas patagoniensis* (Serpentes, Colubridae) from Northeast Argentina. *Journal of Herpetology* 42: 474-480.

- Losos, J. B. 1996. Phylogenetic perspectives on community ecology. *Ecology* 77: 1344-1354.
- Lynch, V.J. y G.P. Wagner. 2009. Did egg-laying boas break Dollo's law? Phylogenetic evidence for reversal to oviparity in sand boas (*Eryx*: Boidae). *Evolution* 64: 207-216.
- Madsen, T. y R. Shine. 1993. Phenotypic plasticity in body sizes and sexual size dimorphism in European grass snakes. *Evolution* 47: 1-4.
- Marques, O.A.V., Eterovic A. y W. Endo. 2000. Seasonal activity of snakes in the Atlantic forest in southeastern Brazil. *Amphibia-Reptilia* 22: 103-111.
- Martins, M.R.C., Marques O.A.V. y I. Sazima. 2002. Ecological and phylogenetic correlates of feeding habits in neotropical Pitvipers of the genus *Bothrops*. Pp: 307-328. En: Schuett, G.W., Höggren M. y H.W. Greene (Eds.). *Biology of the Vipers*. Biological Sciences Press, USA.
- Menalled, F.D., y J.M. Adamoli. 1995. A quantitative phytogeographic analysis of species richness in forest communities of the Paraná River Delta, Argentina. *Vegetatio* 120: 81-90
- Neiff, J.J. 1986. Sinopsis ecológica y estado actual del chaco oriental. *Ambiente Subtropical* 1: 5-35.
- Nunes, S.F. 2006. Dieta e biologia reprodutiva da cruzeira, *Bothrops alternatus* (Serpentes – Viperidae), na região sul do Brasil. Dissertacao de mestrado. Universidade Federal de Santa Maria.
- Oliveira, R.B., Di-Bernardo M., Funk Pontes G.M., Maciel A.P. y L. Krause. 2001. Dieta e comportamento alimentar da cobra-nariguda, *Lystrophis dorbignyi* (Duméril, Bibron & Duméril, 1854), no litoral norte do rio grande do sul, Brasil. *Cuadernos de herpetología* 14: 117-122.
- Ornelas, J.F. 1998. Filogenias y método comparativo: identificación y evaluación de hipótesis evolutivas y establecimientos para conservar especies en riesgo. *Acta Zoológica Mexicana* 74: 5-42.
- Paoli, C., Iriondo M. y N. García. 2000. Características de las cuencas de aporte. Pp. 27-68 in C. Paoli, and M. Schreider (Eds.), *El río Paraná en su tramo Medio. Contribución al conocimiento y prácticas ingenieriles en un gran Río de Llanura*. Centro de Publicaciones, Secretaría de Extensión, Universidad Nacional del Litoral, Argentina.

- Paradis, E. 2006. Analysis of phylogenetics and evolution with R. Springer Science+Business Media, LLC.
- Pianka, E.R. 1973. The structure of lizard communities. Annual Review of Ecology and Systematics 4: 53-74.
- Pianka, E.R. 1974. Niche overlap and diffuse competition. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 71: 2141-2145.
- Pizzatto, L. 2005. Body size, reproductive biology and abundance of the rare pseudoboini snakes genera *Paraphimophis* and *Boiruna* (Serpentes, Colubridae) in Brazil. Phyllomedusa 4: 111-122.
- Pizzatto, L., Almeida-Santos S.M. y O.A.V. Marques. 2007a. Biología reproductiva de serpientes Brasileiras. Pp: 201-221. En: Nascimento, L.B. y M.E. Oliveira (Eds.). Herpetologia no Brasil II. Sociedade Brasileira de Herpetologia, Brasil.
- Pizzatto, L., Almeida-Santos S. M. y R. Shine. 2007b. Life-history adaptations to arboreality in snakes. Ecology 88: 359-66.
- Pizzatto, L., Cantor M., Lima De Oliveira J., Marques O.A.V., Capovilla V. y M. Martins. 2008a. Reproductive ecology of Dipsadine snakes, with emphasis on South American species. Herpetologica 64: 168-179.
- Pizzatto, L., Jordao R.S. y O.A.V. Marques. 2008b. Overview of reproductive strategies in Xenodontini (Serpentes: Colubridae: Xenodontinae) with new data for *Xenodon neuwiedii* and *Waglerophis merremii*. Journal of Herpetology 42: 153-162.
- Pleguezuelos, J.M. y M. Feriche. 1999. Reproductive ecology of the horseshoe snake (*Coluber hippocrepis*) in the Iberian Peninsula. Journal of Herpetology 33: 202-207.
- Pough, F.H. y J.D. Groves. 1983. Specializations of the body form and food habits of snakes. Amer. Zool. 23: 443-454.
- Prado, D.E. 1993. What is the Gran Chaco Vegetatio in South America? II. A redefinition. Contribution of the study of the flora and vegetation of the Chaco. Candollea 48: 615-629.
- Rodríguez-Robles, J.A. 2002. Feeding ecology of North American gopher snakes (*Pituophis catenifer*, Colubridae). Biological Journal of the Linnean Society 77: 165-183.

- Rodriguez-Robles, J.A., Bell C.J. y H.W. Greene. 1999. Gape size and evolution of diet in snakes: feeding ecology of Erycine boas. *J. Zool. Lond.* 248: 49-58.
- Rose, M.R. y G.V. Lauder. 1996. *Adaptation*. Academic Press, New York, New York, USA.
- Sawaya, R.J., Marques O.A.V. y M. Martins. 2008. Composition and natural history of a Cerrado snake assemblage at Itirapina, Saõ Paulo State, southeastern Brazil. *Biota Neotropica* 8: 127-149.
- Schoener, T.W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science* 185: 27-38.
- Scott n. J. JR. Complete Species Inventories. 1994. Pp. 78-79. En Heyer, R. W., Donnelly M.A., McDiarmid R.W., Hayk L.A.C. y M.S. Foster (Eds.). *Measuring and monitoring biological diversity standard methods for amphibians*. Smithsonian Inst. Washington. USA.
- Seigel, R.A. y H.S. Fitch. 1985. Annual variation in reproduction in snakes in a fluctuating environment. *Journal of animal ecology* 54: 497-505.
- Shine, R. 1978. Sexual size dimorphism and male combat in snakes. *Oecologia* 33: 269-278.
- Shine, R. 1985. The evolution of viviparity in reptiles: an ecological analysis. Pp: 605-694. En: Gans B.C. y F. Billet (Eds.). *Biology of the Reptilia*, Vol 15, Development John Wiley and Sons, Inc., New York.
- Shine, R. 1983. Reptilian reproductive modes: the oviparity-viviparity continuum. *Herpetologica* 39: 1-8.
- Shine, R. 1991. Intersexual dietary divergence and the evolution of sexual dimorphism in snakes. *American Naturalist* 138: 103-22.
- Shine, R. 1994. Sexual dimorphism in snakes revisited. *Copeia* 1994: 326-356.
- Shine, R. 2003. Reproductive strategies in snakes. *Proceedings of the Royal Society: Biological Sciences* 270: 995-1004.
- Shine, R. y J.J. Bull. 1979. The evolution of live-bearing in lizards and snakes. *The American Naturalist* 113: 905-923.
- Shine, R., Reed R.N., Shetty S. y H.G. Cogger. 2002. Relationships between sexual dimorphism and niche partitioning within a clade of sea-snakes (Laticaudinae). *Oecologia* 133: 45-53.

- Shine, R., Branch W.R., Webb J.K., Harlow P.S., Shine T. y J.S. Keogh. 2007. Ecology of cobras from Southern Africa. *Journal of Zoology* 272: 183-193.
- Spellerberg, I.F. 1976. Adaptations of reptiles to cold. En: Bellairs A. y C.B. Cox (Eds.) *Morphology and Biology of Reptiles*. Linn. Soc. Symp. Ser. 3: 261-285.
- Ter Braak, C.J. 1986. Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology* 67: 1167-1179.
- Ter Braak, C.J.F., y P. Smilauer. 1998. *CANOCO Reference Manual and User's Guide to Canoco for Windows: Software for Canonical Community Ordination (Version 4)*. Microcomputer Power, Ithaca, New York.
- Braak, C. T., & Šmilauer, P. (2002). *CANOCO reference manual and CanoDraw for Windows user's guide: software for canonical community ordination (version 4.5). Section on Permutation Methods*. Microcomputer Power, Ithaca, New York.
- Tinkle, D.W. y J.W. Gibbons. 1977. The distribution and evolution of viviparity in reptiles. *Miscellaneous Publications, Museum of Zoology, University of Michigan* 154: 1-55.
- Uetz, P., Goll J. y J. Hallermann. 2012. The JCVI reptile database. <http://www.reptile-database.org>. Archived by WebCite at <http://www.webcitation.org/69H2nyMb3> on 19 July 2012.
- Valdujo, P.H., Nogueira C. y M. Martins. 2002. Ecology of *Bothrops neuwiedi paoloensis* (Serpentes: Viperidae: Crotalinae) in the Brazilian Cerrado. *Journal of Herpetology* 2: 169-176.
- Vincent, S.E. y A. Herrel. 2007. Functional and ecological correlates of ecologically-based dimorphisms in squamate reptiles. *Integrative and Comparative Biology* 47: 172-88.
- Vitt, L.J. 1983. Ecology of an anuran-eating guild of terrestrial tropical snakes. *Herpetologica* 39: 52-66.
- Vitt, L.J. y L.D. Vangilder. 1983. Ecology of a snake community in northeastern Brazil. *Amphibia-Reptilia* 4: 273-296.
- Vitt, L.J., Pianka E.R., Cooper W.E. y K. Schwenk. 2003. History and the global ecology of squamate reptiles. *The American naturalist* 162: 44-60.
- Vitt, L.J. y E.R. Pianka. 2005. Deep history impacts present-day ecology and biodiversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 102: 7877-7881.
- Webb, C.O., Ackerly D.D., Mcpeck M.A. y M.J. Donoghue. 2002. Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33: 475-505.

- Weekes, H.C. 1935. A review of placentation among reptiles, with particular regard to the function and evolution of the placenta. *Proceedings of the Zoological Society of London* 2: 625-645.
- Williams, G. C. 1966. *Adaptation and natural selection*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.
- Winemiller, K.O. y E.R. Pianka. 1990. Organization in natural assemblages of desert lizards and tropical fishes. *Ecology Monographs* 60: 27-55.
- Yanosky, A.A., Dixon J. R. y C. Mercolli. 1996. Ecology of the snake community at El Bagual Ecological Reserve, northeastern Argentina. *Herp. Nat. Hist.* 4: 97-110.
- Yaron, Z. 1985. Reptilian placentation and gestation: Structure, function and endocrine control. Pp: 527-603. En: Gans, C. y F. Billett (Eds.). *Biology of the Reptilia*, Vol. 15. New York: Wiley.
- Zaher, H., Graziotin F.G., Cadle J.E., Murphy R.T.W., Moura-Leite J.C. y S.L. Bonato. 2009. Molecular phylogeny of advanced snakes (Serpentes, Caenophidia) with an emphasis on South American Xenodontines: A revised classification and descriptions of new taxa. *Papeis Avulsos de Zoologia* 49: 115-153.