

ACTIVIDAD DE RASTREO EN *BOA CONSTRICTOR OCCIDENTALIS* (SERPENTES: BOIDAE), UN MECANISMO DE LOCALIZACIÓN DE LA ESPECIE

RAQUEL SILMARA CERVANTES & MARGARITA CHIARAVIGLIO

Cátedra de Diversidad Animal II, Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Universidad Nacional de Córdoba. Av. Vélez Sársfield 299 (5000) Córdoba, Argentina. E-mail: mchiara@eco.uncor.edu

RESUMEN. En el presente trabajo se experimentó sobre la habilidad de *Boa constrictor occidentalis* para discriminar y seguir olores feromonales conespecíficos y heteroespecíficos. Las hembras presentaron elevada frecuencia de extrusiones de lengua hacia los estímulos de olor de piel de macho, piel de hembra y glándula de hembra, mostrando un mayor desplazamiento hacia el estímulo piel de hembra. Los machos respondieron con un incremento en el número de lengüeteos y búsqueda activa de los rastros frente a las secreciones de macho. Ambos sexos manifestaron preferencia por los olores conespecíficos aumentando la intensidad del lengüeteo y el seguimiento activo de rastros, mientras que exhibieron una marcada disminución de la frecuencia de extrusiones de lengua y escaso desplazamiento frente al estímulo heteroespecífico. Los resultados sugieren la estrecha relación existente entre la identificación de un estímulo mediante el lengüeteo y la actividad de rastreo.

Palabras claves: feromona, rastro, conespecífico, heteroespecífico.

ABSTRACT. The ability in adult *Boa constrictor occidentalis* to discriminate between species and sexes and follow pheromonal trails was tested. Females presented elevated tongue flick rate (T.F.R.) to male skin odor, female skin odor and female cloacal secretion. Trailing activity was higher to female skin odor. Males answered with elevated T.F.R. and exhibited active movements and searching of trails to their own secretions –male skin and male cloacal musk-. Both sexes had preferences to conespecific stimuli showing higher T.F.R. and active trailing while they were not interested in heterospecific trails presenting lower T.F.R. and limited movements. Results suggest the relationship between stimuli recognition by tongue flicking and trailing activity.

Key words: pheromone, trail, conespecific, heterospecific.

INTRODUCCIÓN

La habilidad de producir, percibir y seguir rastros feromonales es importante en muchos aspectos del comportamiento social de las serpientes (Ford, 1982). La capacidad de distinguir individuos conespecíficos de heteroespecíficos, a través de mensajes de olor feromonal, ha sido evaluada en distintas especies como *Crotalus horridus* (Brown & Mc Lean, 1983), *Elaphe guttata* (Weldon *et al.*, 1990), *Pituophis melanoleucus saji* (Smith & Iverson, 1993), *Thamnophis spp.* (Ford, 1982;

Ford & Low, 1984; Ford & O'Bleness, 1986; Ford & Schofield, 1984), y *Waglerophis merremii* (Chiaraviglio, 1993; Chiaraviglio & Gutiérrez, 1994).

Las feromonas sexuales permiten el reconocimiento de los sexos y estimulan el cortejo. La feromona que interviene en la actividad reproductiva de *Thamnophis* es una lipoproteína exudada por la piel, sintetizada en el hígado, transportada vía el sistema vascular dermal hasta la epidermis (Garstka & Crews, 1981). Las secreciones de la piel son también depositadas como rastros feromonales usados por los

ESTIMULOS	MEDIA extr. lengua /min.	ERROR ESTANDAR	RANGO
Control	58.737	1.655	50-66
Piel H.***	75.000	2.592	66-85
Glánd. H ***	73.307	1.292	68-77
Conesp.	63.415	2.463	55-72
Piel M. **	59.945	2.495	51-69
Glánd. M	51.750	1.416	48-56
Heteroesp.**	25.000	4.204	0-50

TABLA 1: Valores promedio de extrusiones de lengua/minuto (T.F.R.) para hembras de *Boa constrictor occidentalis* frente a los diferentes rastros de olor presentados. Los asteriscos indican diferencias significativas (**, $p < 0.01$) y altamente significativas (***, $p < 0.001$).

machos para localizar a las hembras durante el período reproductivo (Ford, 1982, 1986; Ford & Low, 1984; Garstka & Crews, 1981). La lengua de una serpiente que se encuentra siguiendo un rastro recoge los estímulos olorosos depositados por la serpiente precedente y esta feromona es transportada al epitelio vomeronasal para su análisis (Cooper & Burghardt, 1990; Duvall, 1981; Ford, 1986).

En boídeos, se han realizado estudios químicos comparativos de las secreciones de la piel y glándulas cloacales en diez especies del género *Epicrates* en el Caribe, encontrándose interesantes diferencias sexuales (Tolson, 1987). En *Epicrates cenchria alvarezii*, se abarcaron aspectos funcionales de las secreciones en un contexto social mediante la presentación de estímulos de olor y experiencias de rastreo (Briguera *et al.*, 1994, 1997).

Bajo la hipótesis de que la comunicación feromonal es primordial en la vida social y sexual de *Boa constrictor occidentalis* se propusieron como objetivos: determinar si existe discriminación entre el rastro feromonal conoespecífico y el heteroespecífico en los adultos de *B. c. occidentalis*; establecer si los individuos efectúan seguimiento de rastro feromonal conoespecífico con reconocimiento de sexos y evaluar si las fuentes de olor (piel y glándulas) actúan independiente o sinérgicamente.

Boa constrictor occidentalis está incluida en el Apéndice I de CITES (1997) y en Argentina está protegida por la Ley Nacional de Conservación de la Fauna 22.421, 1981, Decreto 24/86, SAGP y Ley Provincial 4046/58,

Córdoba. En el marco de un proyecto mayor sobre su historia natural, el presente estudio realiza un aporte al conocimiento de este boídeo contribuyendo así a la futura implementación de pautas que garanticen la supervivencia de las poblaciones naturales.

MATERIALES Y MÉTODOS

Los estudios se realizaron en la Reserva Experimental Horco Molle de la Facultad de Ciencias Naturales e Instituto Miguel Lillo (U.N.T.) en la provincia de Tucumán (Argentina). Se utilizaron 3 machos y 3 hembras adultos de *Boa constrictor occidentalis* considerándose éste el número mínimo necesario para el diseño experimental empleado según los criterios recomendados por Animal Behaviour (1995) para estudios de comportamiento animal. Los individuos fueron mantenidos en un terrario en condiciones naturales de temperatura y fotoperíodo. Las experiencias se realizaron diariamente durante los meses de abril y mayo de 1995 con una temperatura media de 22°C durante las horas de mayor actividad registradas para los ejemplares (de 10:00 hs a 16:00 hs).

Se utilizó un área experimental cubierta, con piso de baldosas, ventilación y luz natural, de 5 x 3 m dividida en 15 cuadrículas de 1 x 1 m siendo este diseño adaptado de Duvall *et al.* (1990). Sobre cada cuadrícula se colocó un obstáculo plástico de 22 cm de diámetro x 14 cm de altura de manera que brindaran al ani-

ESTIMULOS	MEDIA % cuad. Visitadas	ERROR ESTANDAR
Control	51.110	3.780
Piel H ***	96.665	1.536
Piel M	70.000	1.534
Glánd. H	68.890	2.901
Conesp.	66.667	0
Glánd M	63.335	4.062
Heteroesp. **	50.000	5.092

TABLA 2: Número de cuadrículas visitadas promedio expresadas en porcentaje para hembras de *Boa constrictor occidentalis* frente a los distintos rastros de olor presentados. Los asteriscos indican diferencias significativas (**, $p < 0.01$) y altamente significativas (***, $p < 0.001$).

mal puntos de apoyo para desplazarse en el área y permitieran la deposición de olores feromonales (Ford & Low, 1984; Ford, 1986). Cinco de los recipientes fueron impregnados con los distintos estímulos feromonales obteniéndose así una proporción de 1/3 del área total correspondiente al rastro presentado. En cada situación experimental cada ejemplar efectuaba la libre exploración del área durante 20 minutos. Se estableció un sitio de inicio en donde se colocaba a cada individuo para la iniciación de las experiencias. El sitio de prueba y los obstáculos fueron lavados después de cada experiencia.

Las variables dependientes consideradas fueron: tiempo de latencia (tiempo que tarda el animal en encontrar el rastro de olor, Duvall *et al.*, 1990), número de cuadrículas con y sin olor feromonal exploradas por el animal, número de extrusiones de lengua por minuto (T.F.R.: tongue flicks rate) efectuadas sobre los obstáculos con y sin olor feromonal. Se registró como variable adicional la temperatura ambiente para cada experiencia.

Los estímulos presentados fueron: a) control (agua), b) olor de piel de machos, c) olor de piel de hembras, d) olor de glándulas cloacales de machos, e) olor de glándulas cloacales de hembras, f) rastro completo de *Boa constrictor occidentalis* (olor de piel y glándulas cloacales), y g) rastro completo de *Epicrates cenchria alvarezii* (olor de piel y glándulas cloacales).

Los cinco recipientes impregnados se colocaron formando un rastro continuo. Se eligie-

ron al azar cuatro combinaciones posibles de las cuadrículas para cada olor (b, c, d, e) (Figura 1). La asignación del estímulo de olor correspondiente a cada rastro fue al azar. Las secreciones utilizadas como estímulos provenían de 9 machos y 6 hembras de *Boa constrictor occidentalis*, obtenidos en el NO de la provincia de Córdoba. Para los estímulos f y g los diseños de los rastros no fueron predeterminados. Se liberaba previamente un individuo de sexo contrario al del animal experimental durante 20 minutos, para que depositara su olor.

Debido a que el estrés puede afectar al comportamiento (Ford, 1995), antes de las experiencias, cada individuo era trasladado desde el terrario a un contenedor permaneciendo allí durante 20 minutos en el nuevo ambiente.

Se utilizó un diseño de bloques completamente aleatorizado para incrementar la precisión de los efectos de los tratamientos permitiendo la utilización de muestras chicas (Ford, 1995). Para estudiar posibles diferencias entre los estímulos con el control, para las variables número de extrusiones de lengua por minuto y número de cuadrículas visitadas, los datos obtenidos fueron analizados conforme a un modelo lineal generalizado asumiendo una distribución de Poisson. El análisis estadístico se realizó para machos y hembras por separado. Se trabajó con un total 3 individuos de cada sexo y 7 tratamientos. Se aplicó un modelo de análisis de la varianza con dos factores de clasificación (bloques= diferentes individuos; y tratamientos= control + 6 diferentes estímulos) que permitió estimar los efectos de los di-

ESTIMULOS	MEDIA extr. lengua/min.	ERROR ESTANDAR	RANGO
Control	46.350	1.624	40-55
Piel H	63.833	2.088	50-76
Conesp.	61.500	1.261	59-67
Glánd. M ***	57.915	2.158	51-65
Piel M ***	53.375	2.164	47-60
Glánd. H	43.635	3.669	25-63
Heteroesp.**	12.500	2.452	4-21

TABLA 3: Valores promedio de extrusiones de lengua/minuto (T.F.R.) para machos de *Boa constrictor occidentalis* con sus correspondientes errores estándares y rangos. Los asteriscos indican diferencias significativas (**, $p < 0.01$) y altamente significativas (***, $p < 0.001$).

ferentes tratamientos y sus respectivas medidas de precisión para cada sexo. El análisis también asume una distribución de Poisson para el error, con una función de enlace recíproca para el valor esperado y un predictor lineal para el modelo de análisis de la varianza.

Las variables categóricas sexo y tratamientos fueron analizadas en relación al número de cuadrículas visitadas mediante una Tabla de Contingencia 2×7 . Se realizó un Test de Cociente de Verosimilitud para detectar la independencia de las mencionadas variables. Además, se efectuó un Análisis de Correlación entre todas las variables consideradas (número de extrusiones de lengua/minuto, número de cuadrículas visitadas, tiempo de latencia y temperatura). A posteriori se efectuaron contrastes entre los diferentes pares de tratamientos tanto para la variable T.F.R. como para el número de cuadrículas visitadas.

RESULTADOS

La frecuencia de extrusiones de lengua por minuto (T.F.R.) y el número de cuadrículas visitadas expresaron dependencia entre sí, reflejando la relación entre la identificación de los diferentes estímulos mediante el lengüeteo y el desplazamiento activo efectuado por los animales para seguir esos rastros de olor. El Análisis de Correlación entre todas las variables registradas detectó un valor significativo en la estimación del respectivo coeficiente, sólo para el número de cuadrículas visitadas y el

T.F.R. ($r = 0.48$; $p = 0.0107$). Las respuestas (T.F.R. y número de cuadrículas visitadas) de machos y hembras no se vieron influenciadas por efectos de la temperatura ni por el tiempo de latencia.

Los animales de ambos sexos mostraron la misma capacidad para buscar y seguir rastros feromonales. Las variables categóricas sexo y tratamientos fueron analizadas en relación al número de cuadrículas visitadas. Los resultados del Test de Cociente de Verosimilitud indicaron independencia ($p = 0.85$).

Al estimar los posibles efectos de los diferentes tratamientos, el T.F.R. de las hembras fue mayor para el caso de los estímulos piel de macho ($p < 0.01$), piel de h ($p < 0.001$), y glándula de hembra ($p < 0.001$), respecto del control y de los restantes olores (Tabla 1). El número de cuadrículas visitadas por las hembras fue mayor para el estímulo piel de hembra ($p < 0.001$), observándose diferencias altamente significativas en comparación con el control y los restantes olores feromonales (Tabla 2). Los contrastes realizados entre los diferentes pares de estímulos ponen de manifiesto la correlación existente entre el T.F.R. y n° de cuadrículas visitadas, resultando altamente significativas las respuestas hacia los estímulos piel de hembra ($p < 0.001$) y glándula de hembra ($p < 0.001$) (Tabla 5).

Los machos presentaron mayor T.F.R. para los estímulos piel de macho ($p < 0.001$) y glándula de macho ($p < 0.001$) encontrándose diferencias altamente significativas respecto del control y los demás olores (Tabla 3). Los

ESTIMULOS	MEDIA % cuad. Visitadas	ERROR ESTANDAR
Control	46.667	2.830
Piel M ***	83.335	1.536
Conesp.	80.000	0
Piel H	73.330	2.582
Glánd. M ***	66.665	2.171
Heteroesp.**	60.000	3.070
Glánd. H	50.000	1.534

TABLA 4: Número de cuadrículas visitadas promedio expresados en porcentajes para machos de *Boa constrictor occidentalis* ante los diferentes rastros de olor presentados. Los asteriscos expresan diferencias significativas (**, $p < 0.01$) y altamente significativas (***, $p < 0.001$).

estímulos en los que se observaron mayores desplazamientos y búsqueda activa de los rastros (número de cuadrículas visitadas) fueron: piel de macho ($p < 0.001$) y glándula de macho ($p < 0.001$), siendo las diferencias altamente significativas respecto del control y los restantes olores (Tabla 4). Los contrastes efectuados para los diferentes pares de estímulos muestran la correlación existente entre el T.F.R. y el número de cuadrículas visitadas. Se encontraron diferencias altamente significativas para los estímulos piel de macho ($p < 0.001$) y glándula de macho ($p < 0.001$) (Tabla 6).

Ambos sexos identificaron el olor heteroespecífico mediante el lengüeteo pero exhibieron inhibición o desinterés manifestado en la marcada disminución del T.F.R. y escaso desplazamiento. Esto se verificó para ambas variables registradas (Tabla 1 y 3) y número de cuadrículas visitadas (Tabla 2 y 4). Se encontraron diferencias significativas ($p < 0.01$) respecto de los tratamientos conoespecífico de rastro completo y control.

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Los resultados obtenidos sugieren que tanto las hembras como los machos de *Boa constrictor occidentalis* discriminan y siguen los rastros de olor conoespecíficos. Los individuos manifestaron una marcada reducción en el T.F.R. y en el desplazamiento frente al rastro heteroespecífico y se limitaron a explorar el área brevemente. En todos los casos se diri-

gieron hacia los extremos opuestos a los que había explorado *Epicrates cenchria alvarezi*. La respuesta diferencial especie-específica parece ser un mecanismo común de aislamiento reproductivo en serpientes, disminuyendo la chance de cruzamientos híbridos y ahorrando la energía de los machos en rastrear hembras heteroespecíficas (Ford, 1982, 1986; Ford & Schofield, 1984). Asimismo, debido a que la época de apareamiento puede ser breve y las hembras receptivas ser pocas y estar ampliamente distribuidas, la búsqueda eficiente por parte de los machos minimiza los costos por apareamiento potencial (Duvall & Schuett, 1997).

Los machos exhibieron incremento en los lengüeteos y seguimiento de rastro hacia el olor de piel del propio sexo, lo que podría explicarse como una respuesta de competencia intraespecífica. En *Python molurus* existen combates rituales entre machos que comienzan con el reconocimiento del oponente a través de lengüeteos mientras se aproximan elevando la cabeza (Barker *et al.*, 1979). En *Thamnophis spp*, el olor de la piel de la hembra transmite un mensaje de tipo sexual e informaría al macho sobre la condición reproductiva de aquella (Ford, 1982; Ford & Burghardt, 1993; Ford & Low, 1984; Garstka & Crews, 1981). Con respecto a la menor respuesta observada en machos de *B. c. occidentalis* frente al olor de la piel de hembras, es posible que la misma se halle enmascarada por la época del año (otoño), el cautiverio, o bien, el tamaño de la muestra haya sido insufi-

CONTRASTES	Nº DE EXTR. LENGUA/MIN.	Nº DE CUAD. VISITADAS
Piel H vs. Piel M	p< 0.001	p< 0.001
Glánd. H vs. Glánd. M	p< 0.001	N.S.
Piel M vs. Conespecífico (rastros completos).	N.S.	N.S.
Piel H vs. Conespecífico (rastros completos).	p< 0.001	p< 0.001

TABLA 5: Contrastes realizados entre las variables T.F.R. y número de cuadrículas visitadas por hembras de *Boa constrictor occidentalis*. En negrita se indican los estímulos preferidos de cada par en los que se encontraron diferencias altamente significativas ($p < 0.001$), N.S. indica diferencias no significativas.

ciente para detectar estas diferencias.

El reconocimiento de las hembras hacia el olor de la piel de los machos coincide con lo observado por Briguera *et al.* (1994) para *Epicrates cenchria alvarezii*. Barker *et al.* (1979) determinaron la existencia de una jerarquía entre los machos de *Python molurus*, y proponen que las hembras reconocerían este estatus controlando el acceso de aquellos a la cópula mediante su reconocimiento. En *B. c. occidentalis* las hembras exhibieron intensos lengüeteos y se desplazaron activamente frente al olor de piel del propio sexo, este mecanismo podría favorecer la agregación. En nu-

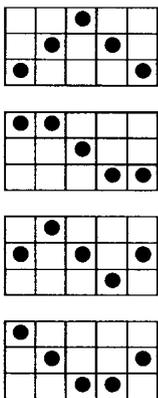


FIGURA 1: Diseños de rastros utilizados para las experiencias. Se observan las cuatro combinaciones de las cuadrículas elegidas al azar para la presentación de los estímulos aislados (a,b,c,d). Los puntos negros representan los obstáculos impregnados con olor feromonal colocados en el centro de cada cuadrícula.

merosas especies de ofidios esta conducta estaría relacionada con la búsqueda de refugios adecuados para mejor termoregulación durante la gestación (Ford & Burghardt, 1993; Graves & Duvall, 1995). En *Crotalus horridus*, Brown y Mc Lean (1983) obtuvieron evidencia experimental de las agrupaciones que se producen entre hembras grávidas y del papel crucial que tienen los rastros de olor para guiar a los individuos que conformarán el hibernáculo y a los neonatos. En el caso de *B. c. occidentalis*, en el Departamento Pocho (prov. de Córdoba), se observaron agrupaciones de individuos machos y hembras en las bocas de sus cuevas (vizcacheras) durante los meses de mayo y junio de 1995, abril de 1996 y julio del 97 (Chiaraviglio *et al.*, obs pers).

Tanto machos como hembras de lampalagua respondieron con mayor intensidad a los estímulos de olor de glándulas cloacales de su propio sexo pero las respuestas fueron de menor magnitud que las exhibidas ante el olor de piel. Esto coincide con lo observado por Briguera *et al.* (1994) en *Epicrates cenchria alvarezii*. Gartska y Crews (1986) niegan una función sexual de las secreciones glandulares en *Thamnophis sirtalis parietalis* mientras que en *Waglerophis merremii* se comprobó lo contrario (Chiaraviglio, 1993). En *B. c. occidentalis*, los machos respondieron con igual intensidad a los olores depositados en rastro completo y a los de piel de hembras. Considerando que el rastro completo englobaría los mensajes de las glándulas cloacales y de piel,

CONTRASTES	Nº DE EXTRUS. LENGUA/MIN.	Nº DE CUADR. VISITADAS
Piel H vs. Piel M	N.S.	N.S.
Glánd H vs. Glánd M	p< 0.001	p< 0.001
Piel M vs. Conespecífico (rastros completo).	p< 0.001	p< 0.001
Piel H vs. Conespecífico (rastros completo).	N.S.	N.S.

TABLA 6: Contrastes realizados entre las variables T.F.R. y número de cuadrículas visitadas por machos de *Boa constrictor occidentalis*. En negrita se indican los estímulos preferidos de cada par en los que se encontraron diferencias altamente significativas (p< 0.001), N.S. indica diferencias no significativas.

las secreciones glandulares tendrían una función menos evidente en el seguimiento del rastro. Muchos autores sostienen que la feromona depositada en el rastro proviene exclusivamente de la piel (Ford, 1982, 1986; Ford & Low, 1984; Ford & Schofield, 1984).

Sobre la base de los resultados obtenidos se plantea que en *Boa constrictor occidentalis* el mensaje de piel tendría un papel relevante en lo que hace al seguimiento de la especie, mientras que las glándulas cloacales podrían intervenir en el reconocimiento del sexo, revelando la naturaleza distinta de ambos mensajes.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a nuestros compañeros Mariano Sironi y Miguel Bertona. que colaboraron y nos apoyaron en este trabajo. A los herpetólogos del Instituto Miguel Lillo. A la Dirección de la Reserva Experimental Horco Molle, personal y guardafaunas y de la Residencia Universitaria de Horco Molle. Este trabajo fue realizado con apoyo del subsidio AIF CONICOR: 1179/95.

LITERATURA CITADA

- ANIMAL BEHAVIOUR (EDS.). 1995. Guidelines for the treatment of animals in behavioural research and teaching. 49 (1): I-VII.
- BARKER, D.G.; J.B. MURPHY & K.W. SMITH. 1979. Social behaviour in a captive group of indian python, *Python molurus* (Serpentes: Boidae) with a conformation of a linear social hierarchy. *Copeia* 1979 (3): 466-471.
- BRIGUERA, V.C.; M. CHIARAVIGLIO & M. GUTIERREZ. 1994. Comunicación química en la boa arcoiris *Epicrates cenchria alvarezii* (Serpentes: Boidae). *Cuad. Herp.* 8 (2): 173-176.
- BRIGUERA V.C.; M. CHIARAVIGLIO & M. GUTIERREZ. 1997. Experiencias de seguimiento de por los machos de boa arco iris *Epicrates cenchria alvarezii* (Serpentes: Boidae) mediado por mensajes químicos. *Cuad. Herp.* 11 (1-2): 7-12.
- BROWN, W.S. & F.M. Mc LEAN. 1983. Conespecific scent-traling by newborn timber rattlesnakes *Crotalus horridus*. *Herpetologica* 39 (4): 430-436.
- CHIARAVIGLIO, M. 1993. Señales químicas de comunicación emitidas por las glándulas anales de *Waglerophis merremii* (Wagler), (Serpentes:Colubridae). Tesis Doctoral. F.C.E.F. y N. (U.N.C.), 124 pp. (inédito).
- CHIARAVIGLIO, M. & M. GUTIERREZ. 1994. Reconocimiento de olor feromonal conespecífico en *Waglerophis merremii* (Serpentes:Colubridae), influencia estacional y hormonal. *Cuad. Herp.* 8 (1): 126-130.
- CITES. 1997. Convención sobre el Comercio

- Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres, Apéndice I, 34 pp.
- COOPER JR. W.E. & G.M. BURGHARDT. 1990. Vomeroolfaction and vomodor. *J. Chem. Ecol.* 16 (1): 103-105.
- DUVALL, D. 1981. Western Fence Lizard (*Sceloporus occidentalis*) Chemical Signal. II. A replication with naturally breeding adults and a test of the Cowles and Phelan Hypothesis of Rattlesnake olfaction. *J. Exp. Zool.* 218: 351-361.
- DUVALL, D. & G. SHUETT. 1997. Straight-line movement and competitive mate searching in prairie rattlesnakes, *Crotalus viridis viridis*. *Anim. Behav.* 54: 329-334.
- DUVALL, D.; D. CHISZAR; W.K. HAYES; J.K. LEONHARDT & M.J. GOODE. 1990. Chemical and behavioral ecology of foraging in prairie rattlesnakes (*Crotalus viridis viridis*). *J. Chem. Ecol.* 6 (1): 87-101.
- FORD, N.B. 1982. Species specificity of sex feromone trails of sympatric and allopatric garter snake (*Thamnophis*). *Copeia* (1): 10-13.
- FORD, N.B. 1995. Experimental design in studies of snake behaviour. *Herp. Mon.* 9: 130-139.
- FORD, N.B. & G.M. BURGHARDT. 1993. Perceptual mechanisms and the behavioral ecology of snakes. En: Snakes: Ecology and Behavior. Siegel R.A. & J.T. Collins (eds.) New York: Mc Graw-Hill, 117-164.
- FORD, N.B. & J.R. LOW. 1984. Sex feromone source location by garter snakes: A mechanism for detection of direction in non-volatile trails. *J. Chem. Ecol.* 10 (8): 1193-1199.
- FORD, N.B. & M.L. O'BLENESS. 1986. Species and sexual specificity of pheromone trails of the garter snake, *Tamnophis marcianus*. *J. Herp.* 20: 259-262.
- FORD, N.B. & C.W. SCHOFIELD. 1984. Specie specificity of sex pheromone trails in the plains garter snake, *Tamnophis radix*. *Herpetologica* 40: 51-55.
- GARSTKA, W.R. & D. CREWS. 1981. Female sex pheromone in the skin and circulation of a garter snake. *Science* 214: 681-683.
- GARSTKA, W.R. & D. CREWS. 1986. Pheromone and reproduction in the garter snake. In D. Duvall, D. Muller-Schuarze and R.M. Silverstein (eds.). Chemical Signals in Vertebrates 4. Plenum Publishing Corporation: 243-260.
- GRAVES, B.M. & D. DUVALL. 1995. Aggregation of squamate reptiles associated with gestation, oviposition and parturition. *Herp. Mon.* 9: 102-119.
- SMITH, G.R. & J.B. IVERSON. 1993. Reaction to odor trails in Bullsnares. *J. Herp.* 27 (3): 335-337.
- TOLSON, P.J. 1987. Phylogenetics of the boid snakes genus *Epicrates* and caribbean vicariance theory. *Occ. Pap. Mus. Zool. Univ. Michigan* 715. 68 pp.
- WELDON, P. J.; N.B. FORD & J.J. PERRY-RICHARDSON. 1990. Responses by corn snake (*Elaphe guttata*) to chemicals from heterospecific snakes. *J. Chem. Ecol.* 16 (1): 37-44.