



CENTRO DE INVESTIGACIONES BIOLÓGICAS
DEL NOROESTE, S.C.

Programa de Estudios de Posgrado

ECOLOGÍA TÉRMICA DE LA SERPIENTE DE
CASCABEL *Crotalus ruber lucasensis*

TESIS

Que para obtener el grado de

Maestro en Ciencias

Uso, Manejo y Preservación de los Recursos Naturales
(Orientación en Ecología en Zonas Áridas)

P r e s e n t a

Erandi Pañeda Ramírez

La Paz, Baja California Sur, noviembre 2019

ACTA DE LIBERACIÓN DE TESIS

En la Ciudad de La Paz, B. C. S., siendo las 10 horas del día 15 del mes de noviembre del 2019, se procedió por los abajo firmantes, miembros de la Comisión Revisora de Tesis avalada por la Dirección de Estudios de Posgrado y Formación de Recursos Humanos del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C., a liberar la Tesis de Grado titulada:

"Ecología térmica de la serpiente de cascabel *Crotalus ruber lucasensis* "

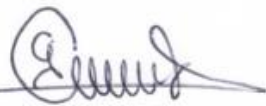
presentada por la alumna:

ERANDI PAÑEDA RAMÍREZ

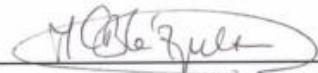
Aspirante al grado de MAESTRO EN CIENCIAS EN EL USO, MANEJO Y PRESERVACIÓN DE LOS RECURSOS NATURALES CON ORIENTACIÓN EN **Ecología en Zonas Áridas**

Después de intercambiar opiniones los miembros de la Comisión manifestaron su **APROBACIÓN DE LA TESIS**, en virtud de que satisface los requisitos señalados por las disposiciones reglamentarias vigentes.

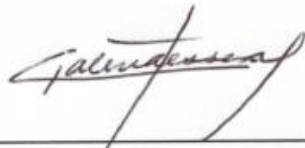
LA COMISIÓN REVISORA



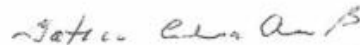
Dr. Gustavo Arnaud Franco
Director de Tesis




Dra. María del Carmen Blázquez Moreno
Co-Tutor



Dra. Patricia Galina Tessaro
Co-Tutor



Dra. Ana Bertha Gatica Colima
Co-Tutor



Dra. Gracia Alicia Gómez Anduro,
Directora de Estudios de Posgrado y
Formación de Recursos Humanos.

Conformación de Comités

Comité Tutorial

Dr. Gustavo Alberto Arnaud Franco
Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste
Director de tesis

Dra. María del Carmen Blázquez Moreno
Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste
Co-Tutora

Dra. Patricia Galina Tessaro
Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste
Co-Tutora

Dra. Ana Bertha Gatica Colima
Universidad Autónoma de Ciudad Juárez
Co-Tutora

Comité Revisor de Tesis

Dr. Gustavo Alberto Arnaud Franco
Dra. María del Carmen Blázquez Moreno
Dra. Patricia Galina Tessaro
Dra. Ana Bertha Gatica Colima

Jurado del examen

Dr. Gustavo Alberto Arnaud Franco
Dra. Patricia Galina Tessaro
Dra. Ana Bertha Gatica Colima

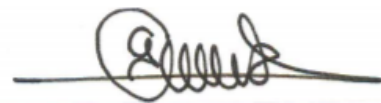
Suplente

Dra. María del Carmen Blázquez Moreno

Resumen

Los estudios que integran aspectos de ecología térmica en reptiles son fundamentales porque permiten conocer la manera en que aprovechan la oferta térmica del hábitat a través de la termorregulación y su respuesta ante la variación diaria y estacional de la temperatura ambiental. En este estudio se seleccionó a la serpiente de cascabel *Crotalus ruber lucasensis* de Baja California Sur para describir la variación diaria y estacional de su temperatura corporal, horas de actividad y la calidad térmica de su hábitat. Siguiendo el protocolo descrito por Hertz *et al.*, (1993), se registraron datos de temperatura corporal, temperaturas ambientales y se calcularon los índices de termorregulación. Se determinó que la temperatura corporal en actividad de *Crotalus ruber lucasensis* es de 24.9 °C (± 0.46), el rango de temperatura en el que se encontraron individuos activos fue de 12.7-37.0 °C. Se encontró una correlación positiva con la temperatura del sustrato ($R^2 = 0.98$, $R = 0.99$, $p < 0.001$) y con la temperatura del aire ($R^2 = 0.91$, $R = 0.95$, $p < 0.001$) debido a que la temperatura corporal varía a la par de estas dos temperaturas durante el día. El periodo de actividad que se registró para la especie fue de 19:00 a 1:00 hrs. La hora con más actividad fue a las 20:00 hrs. Respecto a la relación de la termorregulación y la calidad térmica del hábitat, en general *Crotalus ruber lucasensis* es poco precisa para alcanzar y mantener su temperatura corporal dentro de su intervalo preferido y no es eficiente para termorregular, estos resultados sugieren que se comporta mayormente como especie termoconformista. Sin embargo, en la estación denominada como Secas los individuos fueron más eficientes para termorregular, comportandose como termorreguladora activa en este período, a diferencia de las otras dos estaciones. A pesar de que la calidad térmica del hábitat no resultó favorable, la temperatura corporal que los individuos exhiben en campo podría estarles permitiendo llevar a cabo sus procesos funcionales de una manera adecuada, sin embargo, son necesarios más estudios para corroborar este punto.

Palabras clave: *Crotalus ruber lucasensis*, termorregulación, horario de actividad, termoconformista, estacionalidad.

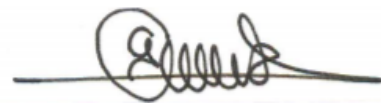


Vo.Bo. Dr. Gustavo Arnaud Franco

Summary

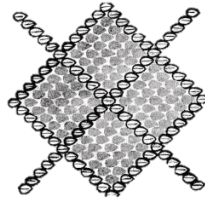
Integrative thermal ecology studies in reptiles are important because they explain the way this animals are able to take advantage of the habitat thermal characteristics through thermoregulation behavior, and how the reptiles respond to daily and seasonal variation of environmental temperatures. This study described the daily and seasonal variation in body temperature, hours of activity and the thermal quality of the habitat, of the rattlesnake *Crotalus ruber lucasensis*. The results showed that the average body temperature in activity of the rattlesnakes was $29.4^{\circ}\text{C} (\pm 0.46)$, with a range of $12.7\text{-}37.0^{\circ}\text{C}$. There was a positive correlation between body and environmental temperatures (vs. substrate: $R^2= 0.98$, $R= 0.99$, $p < 0.00$; vs. air: $R^2= 0.91$, $R= 0.95$, $p < 0.001$). Therefore, it can consider the species as tigmotherm. The main activity period for the snake was between 19:00 to 1:00 hours. It can be considered as nocturnal. According to the relation between thermoregulation and the thermal quality of the habitat, the species is a thermoconformer during most of the year. However, in the dry season it seems to be more efficient to thermoregulate, becoming an active thermoregulator during the hottest period of the year. Although the thermal quality of the habitat was not favorable, the body temperatures that individuals' exhibit in the field allows them to perform their functional processes, but further research is necessary to better understand their adaptations to the thermal quality of the habitat.

Keywords: *Crotalus ruber lucasensis*, thermoregulation, activity period, thermoconformity, seasonality.



Vo.Bo. Dr. Gustavo Arnaud Franco

Dedicatoria



Para los antiguos Mayas en el *ajau can* (cascabel) de la serpiente se guardaba el secreto de la vida, y en su piel se mostraba el *canamayté*, un patrón matemático y geométrico que representaba la cosmovisión sobre la formación del cielo y la Tierra a partir de cuatro esquinas o cuatro lados. Hoy se sabe que la serpiente de cascabel y el *canamayté* fueron de gran importancia dentro de la geometría y arquitectura de la civilización Maya.

Para Rosalba, Heriberto y Emiliano.

Agradecimientos

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por otorgar la beca No. 635012 para poder realizar mis estudios de posgrado y al Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste (CIBNOR) por permitirme cursar la Maestría en Ciencias en el Uso, Manejo y Preservación de los Recursos Naturales.

Al Dr. Gustavo Arnaud por dirigir esta investigación, brindarme su amistad, consejo, conocimiento y confianza, también por permitirme conocer cuatro sorprendentes islas de esta península y trabajar con las serpientes que ahí habitan. A mis tutoras la Dra. Carmen Blázquez, Dra. Patricia Galina y Dra. Ana Gatica por sus consejos, aportaciones y atención para con este trabajo de investigación.

Al Dr. Rafael Lara Reséndiz por sus valiosos consejos, revisiones y sugerencias en esta investigación y al Dr. Raúl Martínez Rincón por su importante apoyo en la parte estadística del trabajo.

Al equipo que me ayudó en los monitoreos de campo: Dr. Gustavo Arnaud, Fernando Pozas, Rafael Cruz, Ernesto Pérez, Ana Gisel, Sofía Méndez, Mario H., Tania Pérez Fiol, por las desveladas, compañía, toma de datos, historias compartidas en el desierto y convivencia.

Al personal de los Laboratorios de Ecología Animal, Ecología del Comportamiento y del Laboratorio de Mastozoología del CIBNOR en especial al Dr. Sergio Ticul Álvarez Castañeda y a los Técnicos: Patricia Vázquez Correa, Abelino Cota Castro y Mayra de La Paz Cuevas.

A mi familia, Rosalba Ramírez Rosales, Heriberto Pañeda Macías y Emiliano Pañeda Ramírez, por su apoyo y cariño.

A Rodrigo Cadena Hernández por su cariño y apoyo durante la etapa final de este trabajo.

Un agradecimiento muy especial a mis amigos y compañeros de la maestría, por el cariño, las buenas anécdotas, risas y abrazos durante estos dos años.

Contenido

| | |
|--|------|
| Resumen | i |
| Summary | ii |
| Dedicatoria | iii |
| Agradecimientos | iv |
| Contenido | v |
| Lista de figuras | vii |
| Lista de tablas | viii |
| 1. INTRODUCCIÓN | 1 |
| 2. ANTECEDENTES | 3 |
| 2.1 BIOLOGÍA TÉRMICA DE REPTILES: GENERALIDADES | 3 |
| 2.1 BIOLOGÍA Y TÉRMICA DEL GÉNERO <i>Crotalus</i> | 4 |
| 2.2 EFICIENCIA TERMORREGULADORA Y CALIDAD TÉRMICA DEL HÁBITAT | 5 |
| 2.3 TEMPERATURA CORPORAL Y HORARIO DE ACTIVIDAD..... | 7 |
| 3. JUSTIFICACIÓN | 9 |
| 4. HIPÓTESIS | 10 |
| 5. OBJETIVOS | 11 |
| 5.1 OBJETIVO GENERAL..... | 11 |
| 5.2 OBJETIVOS PARTICULARES | 11 |
| 6. METODOLOGÍA | 12 |
| 6.1 MODELO BIOLÓGICO DE ESTUDIO..... | 12 |
| 6.2 ÁREA DE ESTUDIO | 13 |
| 6.3 ACONDICIONAMIENTO DE LAS ÁREAS DE EXCLUSIÓN..... | 13 |
| 6.4 TRABAJO EN CAMPO | 15 |
| 6.4.1 TEMPERATURA CORPORAL (T_c), DEL AIRE (T_a) Y SUSTRATO (T_s) | 16 |
| 6.4.2 TEMPERATURAS OPERATIVAS (T_o)..... | 17 |
| 6.4.3 HORARIO DE ACTIVIDAD..... | 18 |
| 6.5 TRABAJO EN LABORATORIO: TEMPERATURAS SELECCIONADAS (T_{sel}) | 19 |
| 6.6 ÍNDICES DE TERMORREGULACIÓN..... | 20 |
| 6.7 ANÁLISIS ESTADÍSTICOS | 21 |

| | |
|--|----|
| 7. RESULTADOS | 22 |
| 7.2 TRABAJO EN CAMPO | 22 |
| 7.2 VARIACIÓN DIARIA Y ESTACIONAL DE LA TEMPERATURA CORPORAL | 23 |
| 7.3 TEMPERATURAS OPERATIVAS (T_o)..... | 27 |
| 7.4 HORARIO DE ACTIVIDAD..... | 29 |
| 7.5 TEMPERATURA SELECCIONADA (T_{sel})..... | 31 |
| 7.6 ÍNDICES DE TERMORREGULACIÓN..... | 33 |
| 8. DISCUSIÓN | 34 |
| 9. CONCLUSIONES | 41 |
| 10. LITERATURA CITADA | 43 |

Lista de figuras

| | |
|---|----|
| Figura 1. Ejemplar macho adulto de <i>Crotalus ruber lucasensis</i> | 12 |
| Figura 2. Área de estudio..... | 13 |
| Figura 3. Áreas de exclusión | 14 |
| Figura 4. Microhábitats presentes dentro de cada área de exclusión..... | 14 |
| Figura 5. Regresión lineal simple: temperatura superficial vs. temperatura cloacal | 16 |
| Figura 6. Calibración del modelo biofísico para <i>Crotalus ruber lucasensis</i> | 17 |
| Figura 7. Regresión lineal simple: temperatura del modelo vs. temperatura de la serpiente | 18 |
| Figura 8. A) Estructura para el gradiente térmico. B) Individuo de <i>C. ruber lucasensis</i> durante el registro de Tsel..... | 19 |
| Figura 9. Variación diaria de la temperatura corporal de <i>Crotalus ruber lucasensis</i> | 24 |
| Figura 10. Variación diaria promedio de la temperatura del sustrato a un lado de la serpiente, del suelo desnudo y del aire. | 24 |
| Figura 11. Variación mensual y estacional de la temperatura corporal de <i>Crotalus ruber lucasensis</i> | 25 |
| Figura 12. Relación de la temperatura corporal de <i>Crotalus ruber lucasensis</i> con la temperatura del sustrato y del aire. | 26 |
| Figura 13. Distribución de la T_o promedio durante el día y los meses para <i>Crotalus ruber lucasensis</i> | 27 |
| Figura 14. Distribución de la temperatura operativa promedio por mes y estaciones para <i>Crotalus ruber lucasensis</i> | 29 |
| Figura 15. Actividad diaria de <i>Crotalus ruber lucasensis</i> | 29 |
| Figura 16. Actividad de <i>Crotalus ruber lucasensis</i> durante las estaciones. | 30 |
| Figura 17. Se muestra la probabilidad de encontrar en el área de estudio, individuos activos de <i>Crotalus ruber lucasensis</i> durante los meses | 30 |
| Figura 18. Distribución de la temperatura corporal promedio (T_c) en actividad | 32 |
| Figura 19. Distribución de la temperatura operativa (T_o) | 32 |

Lista de tablas

| | |
|--|----|
| Tabla I. Meses de muestreo | 15 |
| Tabla II. Diseño del monitoreo en semicautiverio de nueve machos de <i>C. r. lucasensis</i> . .. | 15 |
| Tabla III. Datos de los individuos monitoreados en el gradiente térmico..... | 20 |
| Tabla IV. Índices de termorregulación calculados para <i>C. r. lucasensis</i> | 20 |
| Tabla V. Diseño del muestreo en campo | 22 |
| Tabla VI. Medidas promedio de longitud hocico-cloaca (LHC), cola (LC) y peso (g) de los nueve individuos de <i>C. ruber lucasensis</i> monitoreados | 22 |
| Tabla VII. Temperatura promedio del sustrato a un lado de la serpiente, del suelo desnudo y del aire, por mes y estación..... | 25 |
| Tabla VIII. Comparación múltiple por pares (prueba de Dunn) | 28 |
| Tabla IX. Índices de termorregulación de <i>C. r. lucasensis</i> | 33 |

I. INTRODUCCIÓN

En los reptiles, la temperatura ambiental está estrechamente ligada a su temperatura corporal debido a su condición de animales ectotermos. Variables como la humedad, temperatura del sustrato, temperatura del aire (Hertz *et al.*, 1993), y factores bióticos (presas, depredadores, competidores y parejas), influyen en la temperatura corporal que exhibe un organismo (Peterson *et al.*, 1993). Por otra parte, el intercambio de calor entre el ambiente y un reptil varía diaria y estacionalmente a través del año, ya que la temperatura ambiental no siempre es constante pues cambia ligera o abruptamente a diferentes escalas (Huey y Bennett, 1990; Peterson *et al.*, 1993; Angilletta, 2009). Dentro de esta heterogeneidad ambiental, se encuentran las temperaturas operativas, definidas como las temperaturas corporales que podría experimentar un reptil en equilibrio térmico con el ambiente, en ausencia de generación de calor metabólico y evaporación; estas temperaturas están disponibles en una diversidad de sitios en el hábitat, los cuales pueden ser seleccionados por el reptil (Hertz *et al.*, 1993; Blouin-Demers y Weatherhead, 2001; Shine y Kearney, 2001; Dzialowski, 2005).

Con el fin de obtener una temperatura corporal óptima en un ambiente cambiante y aprovechar la oferta térmica que el hábitat les brinda, los reptiles han desarrollado estrategias de termorregulación: como modificaciones en su comportamiento (asolearse, adoptar ciertas posturas, cambios entre periodos de sol y sombra) y selección de hábitat (uso de distintos sustratos) (Peterson *et al.*, 1993; Webb *et al.*, 2004; Angilletta, 2009). Esto les permite llevar a cabo un desempeño óptimo de los procesos funcionales fisiológicos (tasa metabólica, digestión, crecimiento, reproducción), de comportamiento (rastreo, velocidad de ataque, huida y defensa) y ecológicos (distribución, horas de actividad, selección de microhábitat, captura de presas, depredación) (Huey, 1982; Hertz *et al.*, 1993). Además, una temperatura corporal adecuada es clave para el inicio y duración del periodo de actividad (Putman y Clark, 2017).

El período de actividad es el horario (diurno, crepuscular y nocturno) en que un individuo realiza actividades como termorregular, cazar, desplazarse, alimentarse, buscar pareja, utilizar y seleccionar un hábitat. En los organismos ectotermos estas horas de actividad ocurren dentro de un rango de temperatura corporal (Reinert, 2001), en este sentido, al existir una relación entre la temperatura corporal del individuo y la ambiental, las horas de actividad podrían estar sujetas a variaciones estacionales a lo largo del año (Murillo, 2009).

Debido a la importante relación entre la temperatura corporal de un reptil y la temperatura ambiental, además de la influencia de la temperatura corporal en procesos fisiológicos, de comportamiento y ecológicos, se han desarrollado diversas metodologías para su estudio como el protocolo diseñado por Hertz *et al.*, (1993), el cual busca evaluar la eficiencia termorreguladora de un individuo con base en la calidad térmica del hábitat. Este tipo de estudios se han desarrollado principalmente en lagartijas, sobre todo en especies que habitan climas templados (Blouin-Demers y Weatherhead, 2001).

Los estudios de ecología y la calidad térmica del hábitat en reptiles son menos frecuentes en serpientes y particularmente escasos en crotálicos; por ello se seleccionó como modelo de estudio a la serpiente de cascabel *Crotalus ruber lucasensis* para estudiar aspectos de su ecología térmica. En este trabajo se describe la variación diaria y estacional de su biología térmica, las horas de actividad y la calidad térmica de un hábitat de matorral sarcocaula donde habita. La especie tiene una amplia distribución en toda la península de Baja California (Grismer, 2002), es abundante de acuerdo con registros en colecciones científicas y muestreos (Com. Pers. Arnaud, 2019), se encuentra sujeta a protección especial (Pr) dentro de la NOM-059-SEMARNAT-2014. La subespecie se ha reportado que habita en una variedad de ecorregiones dentro de su rango de distribución en Baja California Sur, desde Loreto hasta Los Cabos (Grismer, 2002), además, se ha observado que esta subespecie no hiberna, a diferencia de otras serpientes de cascabel que habitan desiertos (Murillo, 2009).

2. ANTECEDENTES

2.1 BIOLOGÍA TÉRMICA DE REPTILES: GENERALIDADES

El calor es una fuente de energía, utilizada para llevar a cabo procesos biológicos en los vertebrados (Navarro-García *et al.*, 2008). Este grupo ha desarrollado evolutivamente dos estrategias para la obtención de calor: de manera endógena, a través de procesos metabólicos (en endotermos) y exógena a partir del medio ambiente (en ectotermos). Los reptiles al ser ectotermos aprovechan el calor del medio ambiente para regular su temperatura corporal, la cual es una medida cuantitativa para determinar la capacidad de intercambio de calor con el medio ambiente, (Peterson *et al.*, 1993; Angilletta, 2009). Dicho intercambio se realiza mediante diferentes vías: radiación, conducción y convección (Angilletta, 2009). A los individuos que principalmente obtienen el calor mediante la radiación solar, se les conoce como heliotermos (e.g. algunas lagartijas diurnas) y los que consiguen el calor del sustrato a través de la conducción, se les denomina Tigmotermos, como reptiles crepusculares o nocturnos (Vitt y Caldwell, 2014).

Otros aspectos implicados en el intercambio de calor individuo-medioambiente, son los morfológicos, como el tamaño, forma y color corporal. Reptiles con tonalidades oscuras absorben la radiación solar más rápido, obteniendo calor y temperatura corporal en menor tiempo, a diferencia de los individuos con colores más claros (Gibson *et al.*, 1989). También, el tamaño y la forma corporal determinan la superficie para el intercambio y pérdida de calor. En el caso de las serpientes, el tener un cuerpo alargado y sin extremidades, les proporciona una mayor superficie para obtener el calor por radiación solar o a través del sustrato; asimismo, pueden controlar el volumen de su superficie corporal, aplanándose, estirándose o al enroscarse (Peterson *et al.*, 1993).

La termorregulación en reptiles se divide en dos estrategias: 1) termoconformismo, que se refiere a la ausencia de regulación térmica activa, en esta estrategia la temperatura corporal del reptil es similar a la del ambiente (Huey y Slatkin, 1976; Shine y Lambeck, 1985), es

común en especies tropicales o nocturnas (Huey, 1982), las cuales generalmente pasan la mayor parte del tiempo en refugios, evitando las altas temperaturas hasta que se presenta la temperatura adecuada para sus horas de actividad (como en algunas especies de reptiles en el desierto) (Cowles y Bogert, 1944; Blouin-Demers y Weatherhead, 2001). 2) Termorregulación activa, estrategia en la cual, a pesar de los cambios en la temperatura ambiental, los individuos buscan mantener su temperatura corporal constante, a través de la regulación térmica fisiológica o por medio del comportamiento (Hertz *et al.*, 1993), entre los que se encuentran: adoptar diferentes posturas, asolearse, selección de microhábitats, periodos de actividad e intercalar entre sol y sombra (Huey, 1982; Peterson *et al.*, 1993; Angilletta, 2009)

2.1 BIOLOGÍA Y TÉRMICA DEL GÉNERO *Crotalus*

Los estudios de biología térmica en el género *Crotalus* han proporcionado información sobre aspectos como:

Termoconformismo y termorregulación activa

Especies que habitan desiertos como *C. ruber lucasensis* y *C. catalinensis* se han reportado como serpientes termoconformistas (Murillo, 2009; Arnaud *et al.*, 2018) por que durante el día su temperatura corporal varía conforme la temperatura ambiental. Por el contrario. *C. mitchelli* durante la primavera y el otoño se comporta como termorreguladora activa debido a la actividad diurna que exhibe en estas dos estaciones (Moore, 1978).

Tigmotermia y heliotermia

Dependiendo de la forma en que las serpientes obtienen el calor del ambiente se les divide en dos grupos: las que obtienen el calor principalmente del sustrato por conducción se les llama tigmotermas y las que lo obtienen al asolearse son heliotermas; se ha reportado que la temperatura corporal de *C. ruber* (Murillo, 2009) *C. catalinens* (Arnaud *et al.*, 2018), *C. lepidus*, *C. pricei pricei* y *C. triseriatus* (Bryson *et al.*, 2008) está influida por la temperatura del sustrato, por lo que se les considera como especies tigmotermas. En cambio,

la temperatura corporal de *C. morulus* y *C. pricei miquihuanus* está más relacionada con la temperatura del aire (Bryson *et al.*, 2008).

Termorregulación en especies simpátricas

Especies de crotálicos que están en simpatría, pueden presentar diferencias en la temperatura corporal, como *C. mitchellii* y *C. cerastes* del desierto del Colorado que hibernan durante de diciembre a febrero, comenzando su actividad en marzo. Una vez que emergen *C. mitchellii* presenta una Tc promedio de 31.2 °C, mientras que la Tc de *C. cerastes* es de 25.8 °C. Esta preferencia de temperatura, más la diferencia entre los patrones de actividad de estas dos especies evitan que exista una competencia entre ellas (Moore, 1978).

Termorregulación y desempeño

En la especie *Crotalus oreganus* se ha reportado que mientras la temperatura diaria del aire incrementa, la actividad y eficiencia en la cacería nocturna disminuye mientras que el número de movimientos y distancia por día incrementan. También, el inicio de la embestida y el éxito se realizan dentro de un amplio rango de temperatura (Putman y Clark, 2017).

2.2 EFICIENCIA TERMORREGULADORA Y CALIDAD TÉRMICA DEL HÁBITAT

Con el fin de comprender la fisiología, ecología y distribución de los reptiles en relación con el hábitat en que se encuentran, los estudios sobre termorregulación son de gran importancia (Huey, 1982; Shine y Kearney, 2001; Shawn *et al.*, 2002, Navarro-García *et al.*, 2008). Hertz *et al.*, 1993 desarrollaron un protocolo (principalmente enfocado en lagartijas) para evaluar la eficiencia termorreguladora de una especie con base en la calidad térmica del hábitat. Como parte de la metodología del protocolo, es necesario registrar en condiciones naturales la temperatura corporal de individuos de la especie de estudio (Tc), la temperatura del sustrato (Ts) y del aire (Ta) donde se encuentre el individuo, así como las temperaturas operativas (To). También es necesario registrar las temperaturas seleccionadas

de los mismos individuos bajo condiciones de laboratorio usando un gradiente térmico, para posteriormente calcular los índices de termorregulación con la información antes obtenida.

La temperatura operativa (T_o), es definida metodológicamente como "la temperatura de un objeto inanimado con capacidad calórica cero, que tiene el mismo tamaño, forma y propiedades radiativas que un animal expuesto en el mismo ambiente" (Bakken y Gates, 1975; Bakken, 1992). Para su registro se emplean modelos biofísicos que son colocados en los distintos microambientes disponibles, para conocer cuál es la temperatura disponible en ese microambiente (Bakken y Gates, 1975). Los primeros modelos que se utilizaron fueron de cobre, debido a su conductividad térmica (Hertz *et al.*, 1993). Actualmente se utilizan modelos de diversos materiales, que son rellenos en su interior y con colores externos (Dziawloski, 2005). Se propone que los modelos sean calibrados, para evitar errores durante el registro de la temperatura operativa (Bakken y Agilletta, 2014). El protocolo propuesto por Hertz *et al.* (1993) también incluye trabajo en laboratorio, en donde se registran las temperaturas seleccionadas de los individuos (T_{sel}). Para esto se utiliza un área con un gradiente de temperatura, donde no exista ningún costo para termorregular, con el fin de obtener las temperaturas a las cuales se asume que los procesos fisiológicos se llevan a cabo de manera óptima (Blouin-Demers y Weatherhead, 2001).

Con el conjunto de datos de temperaturas obtenidas en campo y laboratorio se calculan tres índices: 1) calidad térmica del hábitat (de), para conocer en qué medida el hábitat le permite térmicamente al individuo obtener su temperatura corporal dentro del rango óptimo; 2) precisión (db), que tan exacto es para obtener y mantener la temperatura óptima; 3) la eficiencia termorregulatoria (E), que permite saber si el individuo es termoconformista o termorregulador activo (Hertz *et al.*, 1993).

El protocolo desarrollado por Hertz *et al.* (1993) ha permitido evaluar la termorregulación y ha proporcionado información sobre lagartijas en temas como uso de hábitat (Lara-Reséndiz *et al.*, 2014), rendimiento fisiológico (Huey y Stevenson, 1979), cambio climático

y riesgo de extinción (Sinervo *et al.*, 2010; Lara-Resédiz, 2015), termorregulación y ontogenia (Ramírez, 2018), termorregulación en especies fosoriales (López *et al.*, 2002; Valle, 2018) y estacionalidad (Navarro *et al.*, 2008).

En estudios con serpientes, el protocolo de Hertz *et al.*, (1993) ha sido poco utilizado, comparado con los llevados a cabo con lagartijas. Blouin-Demers y Weatherhead (2001) evaluaron en serpientes *Pantherophis obsoletus*, el uso de algunos índices de termorregulación propuestos por Christian y Weavers (1996) y Brown y Weatherhead (2000), además también usaron el protocolo y los índices sugeridos por Hertz, *et al* (1993) para estudiar aspectos sobre la termorregulación en esta especie. Al final, sugirieron una modificación al índice de eficiencia termorregulatoria propuesto por Hertz, proporcionando además recomendaciones para el uso de los índices de termorregulación, principalmente en especies de serpientes que habitan climas extremos. También se ha empleado este protocolo para evaluar las implicaciones del cambio climático en aspectos de la ecología térmica de serpientes, particularmente en la culebra ratonera *Pantherophis obsoleta* (Weatherhead *et al.*, 2012) y para evaluar la calidad térmica del hábitat de la serpiente de cascabel *Crotalus horridus* (Hoekstra, 2015).

Cuando se registra la T_c en serpientes, se deben tener ciertas consideraciones si se toma de una sola región del cuerpo (Dill, 1972). Por la forma alargada de las serpientes, se puede presentar una variación de temperatura a lo largo del cuerpo (Peterson *et al.*, 1993; Roark y Dorcas, 2000). Esta heterotermia puede ser explicada por las diferencias al momento de asolearse (Gregory, 1990), por diferencias físicas entre las regiones del cuerpo y por las funciones fisiológicas de estas (Pough, 1980).

2.3 TEMPERATURA CORPORAL Y HORARIO DE ACTIVIDAD

La temperatura corporal preferida está relacionada con el horario de actividad de las serpientes, y ambas pueden cambiar diaria y estacionalmente. Se ha reportado que algunas especies de cascabeles cambian su horario de actividad, mientras que en primavera y otoño

son diurnas, en verano cambian a nocturnas, en contraste, otras especies mantienen un patrón unimodal a lo largo de todo el año (Beck, 1995; Moore, 1978). La hora a la que empiezan y terminan su actividad diaria también pueden cambiar dependiendo la estación del año (Murillo, 2009; Arnaud *et al.*, 2018).

3. JUSTIFICACIÓN

Los estudios sobre aspectos de la biología térmica de las serpientes permiten comprender procesos funcionales fisiológicos, ecológicos, de comportamiento y distribución de las especies. Los que integran la termorregulación y la calidad térmica del hábitat, proporcionan información sobre en qué medida el hábitat permite a la serpiente obtener y mantener su temperatura corporal dentro del rango óptimo para sus procesos funcionales (Huey, 1976; Huey y Bennett, 1990; Hertz *et al.*, 1993; Navarro *et al.*, 2008; Blouin-Demers y Weatherhead, 2001). Por otro lado, evaluar la respuesta térmica de los individuos y el patrón de sus horas de actividad, ante las variaciones térmicas ambientales diarias y estacionales, proporciona información que permitirá advertir sobre posibles riesgos frente a cambios ambientales (e.g. extinción), y desarrollar medidas de conservación (Sinervo *et al.*, 2010; Lara-Resédiz, 2015).

Particularmente, en ambientes extremos como los desiertos donde la temperatura máxima puede ser muy alta ($>40^{\circ}\text{C}$, Whitford, 2002; Ramírez, 2018) a la par de los cambios de temperatura durante el día y la actividad de los individuos se puede ver restringida durante el día o a lo largo del año (Cowles y Bogert, 1944).

Crotalus ruber lucasensis es una especie con amplia distribución desde Loreto hasta Los Cabos en Baja California Sur, en la mayor parte de su rango de distribución habita en un ambiente desértico, se puede encontrar en una variedad de ecorregiones dentro de su rango de distribución (Campbell y Lamar, 2004; Grismer, 2002; Murillo, 2009). Estudiar aspectos de la termorregulación de esta especie nos permitirá generar más conocimiento sobre su biología térmica, conocer como aprovecha el recurso térmico del ambiente y su respuesta a la variación ambiental, para así poder prever los riesgos frente a cambios ambientales.

4. HIPÓTESIS

De acuerdo con la información que se tiene sobre la biología térmica y periodos de actividad de especies desérticas del género *Crotalus*, particularmente especies filogenéticamente emparentadas con *C. r. lucasensis* (*C. catalinensis* y *C. mitchellii*) y sabiendo que la temperatura corporal de una serpiente está ligada al ambiente térmico, que varía diaria y estacionalmente influyendo en las horas de actividad, se espera que:

- *C. ruber lucasensis*, registre una temperatura corporal dentro del rango que presentan sus parientes filogenéticos, y que al igual que esas especies, la temperatura del sustrato esté relacionada con su temperatura corporal y se comporte como termoconformista.
- Que, durante el verano, el horario de actividad se restrinja a las horas de menor temperatura (durante la noche), mientras que en invierno su actividad se presente en un rango de temperatura que permita una actividad diurna y nocturna.
- La calidad térmica del hábitat sea favorable para la serpiente.

5. OBJETIVOS

5.1 OBJETIVO GENERAL

Estimar la variación diaria y estacional de la biología térmica, horas de actividad de la serpiente de cascabel *Crotalus ruber lucasensis*, bajo condiciones de semicautiverio, y evaluar la calidad térmica de un hábitat de matorral sarcococle en Baja California Sur.

5.2 OBJETIVOS PARTICULARES

- Determinar las temperaturas corporales y operativas de *C. r. lucasensis* en relación con las temperaturas ambientales.
- Identificar el horario de actividad de la serpiente.
- Registrar la temperatura seleccionada de la especie en laboratorio.
- Calcular los índices de termorregulación para *C. r. lucasensis* (precisión, eficiencia termorregulatoria y calidad térmica del hábitat).

6. METODOLOGÍA

6.1 MODELO BIOLÓGICO DE ESTUDIO

Crotalus ruber lucasensis. Van Denburgh 1920 (Squamata: Viperidae) (Fig. 1).

Se distribuye en el estado de Baja California Sur, desde Loreto hasta Cabo San Lucas. Su longitud alcanza los 1,700 mm (longitud hocico cloaca, LHC). Presenta 28 o más escamas dorsales y dos escamas loreales (Campbell y Lamar, 1989, 2004; Grismer, 2002), estos caracteres taxonómicos la diferencian de la subespecie *C. ruber ruber*, además, estudios filogenéticos corroboran la presencia de dos poblaciones que sustentan la división de subespecies (Harrington *et al.*, 2018). Se alimenta principalmente de pequeños mamíferos (conejos y roedores), los juveniles tienden a alimentarse de pequeños ratones y lagartijas. Los apareamientos ocurren de marzo a mayo y los nacimientos se registran al final del verano y comienzo del otoño (Grismer, 2002). Se ha registrado que su temperatura corporal media es de 24.9 ° C, con un rango de 20-34 ° C y que se comporta como termoconformista, es de hábitos crepusculares y nocturnos, su horario de actividad abarca desde las 18:00 hrs hasta las 24:00 hrs siendo las 20:00 la hora promedio con mayor actividad (Murillo, 2009).



Figura 1. Ejemplar macho adulto de *Crotalus ruber lucasensis*. Fotografía: Erandi Pañeda-Ramírez

6.2 ÁREA DE ESTUDIO

El área de estudio está ubicada a 17 Km al noroeste de la ciudad de La Paz, B.C.S, en “Estación Biológica Dra. Laura Arriaga Cabrera” del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, en el predio “El Comitán”, B.C.S. (Fig. 2).



Figura 2. Área de estudio. Fuente: Google maps.

La vegetación predominante del sitio es matorral sarcocaulé, el cual se caracteriza por la presencia de especies de tallo grueso y voluble, y crasicaulé de tallo succulento (León de la Luz *et al.*, 1996; González-Abraham *et al.*, 2010). El clima es cálido muy seco (BW (h') hw (e)), la temperatura promedio más baja es de 18 °C y la más alta de 30 °C. Con una temperatura media anual de 24-25 °C. La precipitación anual es de 183.6 mm (León de la Luz *et al.*, 1996).

6.3 ACONDICIONAMIENTO DE LAS ÁREAS DE EXCLUSIÓN

En el sitio de estudio se delimitaron tres áreas de exclusión de 10x10 m (100 m²) (Fig. 3), cercadas con malla galvanizada de alambre con criba de 0.5 cm, con una altura de 80 cm enterrada 15 cm en el suelo, tensada con alambre y con una inclinación de 75° hacia el interior del cerco. Cada una de las áreas está separada entre sí por aproximadamente 15 m.

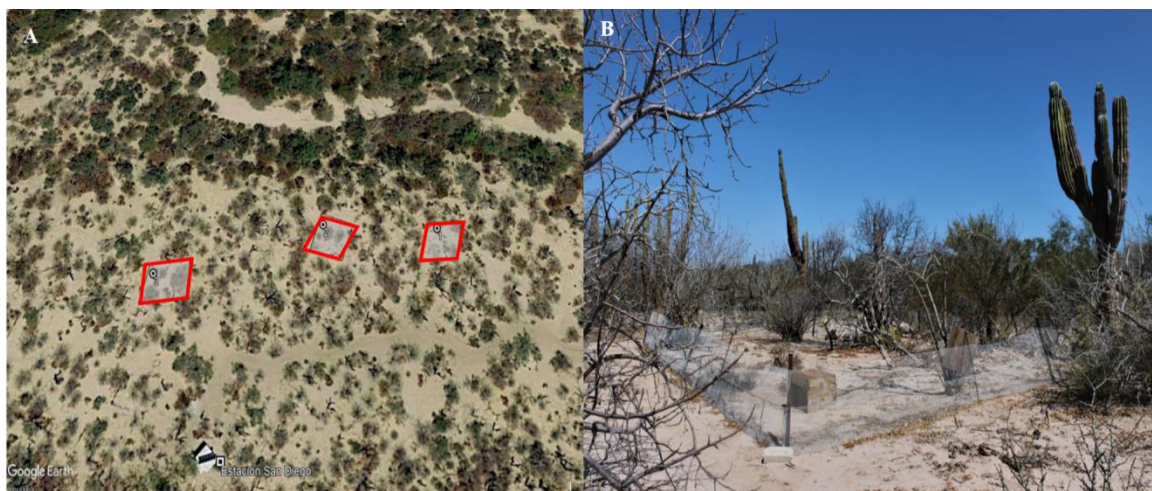


Figura 3. Áreas de exclusión. A) Vista aérea de la posición de los tres cercos. B) Vista lateral de un cerco, se aprecia la vegetación nativa del hábitat dentro del cerco.

Cada área de exclusión cuenta con cuatro diferentes microhábitats (Fig. 4): A) áreas con cobertura vegetal (CV), B) montículo de rocas de más de 30 cm de diámetro, con huecos por donde puede entrar la serpiente (R), C) hibernáculo, un cubo de madera con una entrada en uno de sus lados, recubierto con placas de poliestireno como aislante térmico (H) y D) área sin cobertura vegetal (Suelo Desnudo, SD).

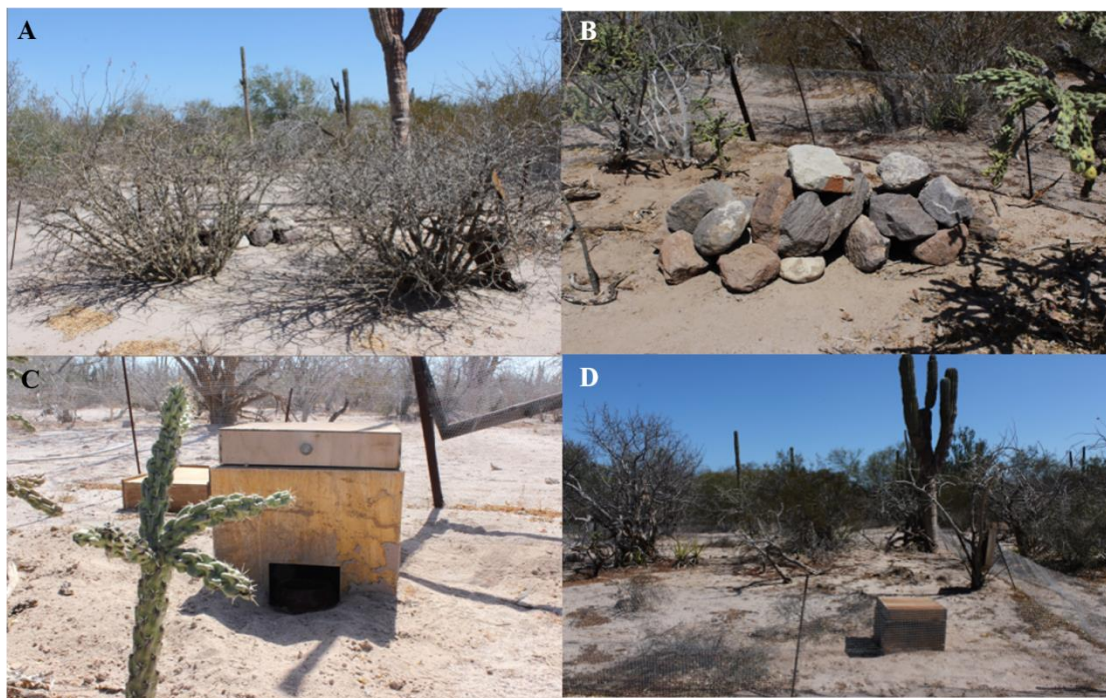


Figura 4. Microhábitats presentes dentro de cada área de exclusión. A) Cobertura vegetal. B) Montículo de rocas. C) Hibernáculo. D) Suelo desnudo.

6.4 TRABAJO EN CAMPO

En Baja California Sur se distinguen tres épocas del año en función de los periodos de lluvia: temporada seca (marzo- junio), lluvias de verano (julio-octubre) y lluvias de invierno (noviembre-febrero) de acuerdo con Salinas *et al.*, (1990); la toma de datos se llevó a cabo durante estas tres épocas del año y se realizaron tres muestreos de 24 hrs cada uno por estación en los meses marcados en verde (Tabla I y II).

Tabla I. Meses de muestreo (en verde) seleccionados de acuerdo a las estaciones propuestas por Salinas *et al.*, 1990.

| Temporada seca | | | | Lluvias de verano | | | | Lluvias de invierno | | | |
|----------------|-----|-----|-----|-------------------|-----|-----|-----|---------------------|-----|-----|-----|
| Mar | Abr | May | Jun | Jul | Ago | Sep | Oct | Nov | Dic | Ene | Feb |

Tabla II. Diseño del monitoreo en semicautiverio de nueve machos de *C. r. lucasensis* durante tres estaciones. También se muestran las medidas de longitud hocico-cloaca (LHC), longitud cola (LC) y el peso.

| Id serpiente | LHC (cm) | LC (cm) | Peso (gr) | Secas | | Lluvias de verano | | Lluvias de invierno | |
|--------------|----------|---------|-----------|-------------|--------------------------|-------------------|--------------------------|---------------------|--------------------------|
| | | | | N° encierro | Fecha | N° encierro | Fecha | N° encierro | Fecha |
| Cr07012017 | 94.9 | 7.3 | 633 | 1 | 27/05/2018 24/06/2018 | 1 | 23/09/2018 | 1 | 21/01/2019 |
| Cr06012016 | 84.4 | 4.5 | 433 | 2 | 27/05/2018 24/06/2018 | 2 | 23/09/2018 | 3 | 21/01/2019 |
| Cr03022018 | 98.5 | 7.8 | 600 | 3 | 27/05/2018 24/06/2018 | 3 1 | 23/09/2018 31/10/2018 | 3 | 29/01/2019 |
| Cr04012018 | 84.2 | 7.5 | 518 | - | - | 3 | 31/10/2018 | 1 | 29/01/2019 |
| Cr10012018 | 106.5 | 8.0 | 703 | 2 | 06/05/2019 | 1 | 14/10/2018 | 3 | 19/02/2019 |
| Cr04022018 | 112 | 8.8 | 1008 | 3 | 06/05/2019 | 3 | 14/10/2018 | - | - |
| Cr05012018 | 80.4 | 6.1 | 358 | - - | - - | 2 2 | 14/10/2018 31/10/2018 | 2 1 | 29/01/2019 19/02/2019 |
| Cr12012018 | 79.5 | 6.5 | 409 | - - | - - | - - | - - | 2 2 | 21/01/2019 19/02/2019 |
| Cr04012019 | 99 | 8.1 | 637 | 1 | 06/05/2019 | - | - | - | - |

Las serpientes utilizadas para el registro de temperaturas se capturaron dentro de su área de distribución y se trasladaron al Laboratorio de Comportamiento del CIBNOR, donde se mantuvieron hasta el momento de llevarlas a las áreas de exclusión.

6.4.1 TEMPERATURA CORPORAL (T_c), DEL AIRE (T_a) Y SUSTRATO (T_s)

Cada muestreo consistió en llevar a tres serpientes a las áreas de exclusión (una por área) 24 hrs antes del registro de datos para su aclimatación. La temperatura corporal se registró utilizando un termómetro infrarrojo (Raytek-Fluke 62-MAX). Esta herramienta se ha utilizado previamente para medir la temperatura corporal de reptiles (Shine *et al.*, 2002; Herczeg *et al.*, 2006; Hare *et al.*, 2007; Besson y Cree, 2010; Bouazza *et al.*, 2016). Para corroborar que la temperatura corporal registrada con el termómetro infrarrojo era la adecuada, se comparó con temperaturas cloacales de una ejemplar de *C. r lucasensis*. Se registró simultáneamente la temperatura de la serpiente con un termómetro digital cloacal y el infrarrojo por intervalos de cinco minutos durante una hora, en tres diferentes condiciones: en sombra, mosaico sol-sombra y en la noche. Los datos del termómetro cloacal y el infrarrojo fueron comparados mediante un análisis de regresión lineal (Fig. 5) para establecer la similitud entre la temperatura interna (cloacal) y la superficial. Se obtuvo una alta similitud entre las temperaturas ($R^2= 0.97$, $n=39$) por lo que el uso del termómetro infrarrojo se consideró adecuado.

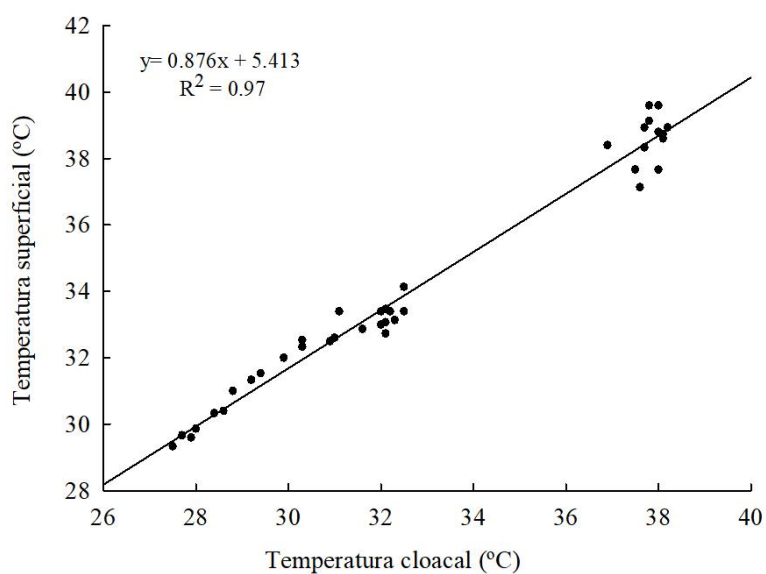


Figura 5. Regresión lineal simple: temperatura superficial vs. temperatura cloacal. Se muestra la ecuación y el coeficiente R^2 .

De cada serpiente se registró la T_c en tres regiones del cuerpo: cabeza, parte media y cola. También se tomaron datos de la temperatura del sustrato a un lado de la serpiente y del sustrato de cada uno de los microhábitats dentro del cerco. Adicionalmente se registró la temperatura del aire y porcentaje de humedad con un higrómetro a un metro de altura. Estas temperaturas se registraron en intervalos de una hora durante 24 hrs. Al término del muestreo los ejemplares se regresaron a sus terrarios en el laboratorio donde se mantuvieron todo el año que duró el experimento.

6.4.2 TEMPERATURAS OPERATIVAS (T_o)

La T_o se determinó utilizando modelos biofísicos que asemejan a *C. ruber lucasensis* en tamaño y absorción de calor. Con base en la metodología de trabajos previos (Shine y Kearney, 2001; Shine *et al.*, 2002; Dzialowski, 2005) y haciendo algunas modificaciones, se elaboraron cuatro modelos de PVC de 1" de 60 cm de largo, pintados de color beige y un patrón color café, rellenos de espuma de poliuretano y sellados en ambos extremos. La calibración del modelo de PVC consistió en colocarlo junto a la serpiente en una superficie blanca y bajo una fuente de calor (foco de 100 watts) para que ambos estuvieran bajo las mismas condiciones de intercambio de calor (Fig. 6). Se registró simultáneamente la temperatura del modelo y de la serpiente cada 5 minutos utilizando un termómetro digital de lectura rápida Fluke 52 II y dos microtermocuplas: una insertada en la cloaca del individuo asegurada con cinta micropore y la otra dentro del modelo.

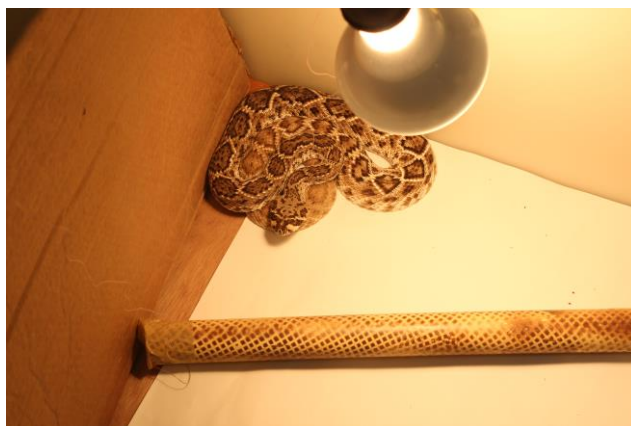


Figura 6. Calibración del modelo biofísico para *C. r. lucasensis*.

Se compararon los datos obtenidos para el modelo y la serpiente mediante un análisis de regresión lineal (Fig. 7). El valor de R^2 fue de 0.92 lo que indicó alta similitud en la absorbancia de calor del modelo y del individuo, por lo tanto, se consideraron buenos modelos para medir la T_o .

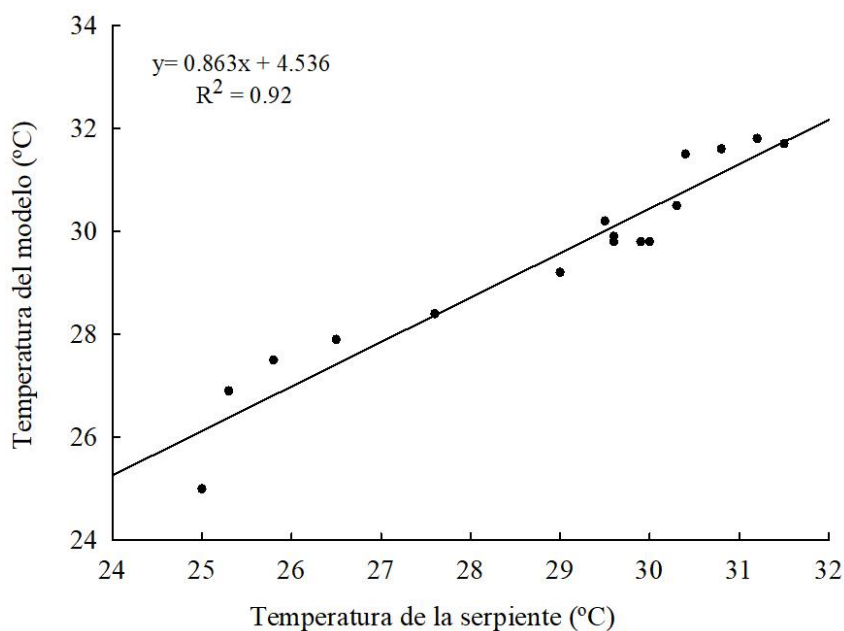


Figura 7. Regresión lineal simple: temperatura del modelo vs. temperatura de la serpiente. Se muestra la ecuación y el coeficiente R^2 .

Los modelos se colocaron en el suelo dentro de una de las áreas de exclusión, uno por microhábitat: a) debajo de cobertura vegetal, b) dentro del hibernáculo, c) en suelo desnudo y d) debajo del montículo de rocas. En cada muestreo la temperatura de cada modelo se registró en cuatro puntos a lo largo de este, en intervalos de una hora durante 24hrs.

6.4.3 HORARIO DE ACTIVIDAD

Durante los muestreos se registró la hora en que la serpiente salió de su refugio y mientras se encontró activa (desplazándose, venteando) hasta la hora en que regresó a su refugio.

6.5 TRABAJO EN LABORATORIO: TEMPERATURAS SELECCIONADAS (Tsel)

El registro de la temperatura seleccionada de la especie se realizó en un área cerrada del Laboratorio de Mastozoología de CIBNOR, con una temperatura ambiental de 18 °C y 50% de humedad. Ahí se construyó una estructura con tablaroca y madera con dimensiones de 150cm x 60cm x 90 cm, una tapadera de malla y dividido en dos carriles de 45 cm de ancho y 60 cm de alto cada uno. Como sustrato se colocó una capa de 1 cm de arena. Para crear el gradiente de temperatura (18°C a 45°C), se colocaron en cada carril dos focos rojos (75 watts) a 15 y 25 cm de altura sobre el sustrato situados en un extremo del gradiente (Fig.8A).

En cada muestreo se colocaron dos serpientes, una por carril, 2 horas antes de la toma de datos para que se aclimataran. Posteriormente se registró la temperatura de los ejemplares cada hora durante un periodo de 24 horas, con el termómetro infrarrojo en tres regiones del cuerpo: cabeza, parte media y cola (Fig. 8B y Tabla III). Con los datos registrados se obtuvo el intervalo de temperatura preferida (Tsel), utilizando el primer (25%) y tercer (75%) cuartil. El valor de Tsel promedio se calculó con el 50% central de los datos.

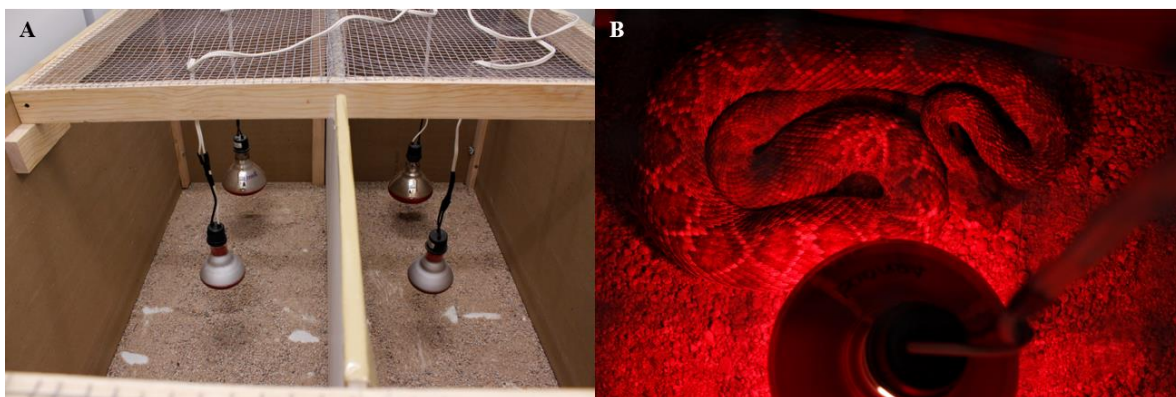


Figura 8. A) Estructura para el gradiente térmico. B) Individuo de *C. ruber lucasensis* durante el registro de Tsel.

Tabla III. Datos de los individuos monitoreados en el gradiente térmico.

| Id serpiente | LHC (cm) | LC | Peso (g) |
|---------------------|-----------------|-----------|-----------------|
| Cr06012016 | 84.8 | 4.5 | 433 |
| Cr07012017 | 94.9 | 7.3 | 633 |
| Cr03022018 | 98.5 | 7.8 | 600 |
| Cr04012018 | 84.2 | 7.5 | 518 |
| Cr04022018 | 112 | 8.8 | 1008 |
| Cr05012018 | 80.4 | 6.1 | 358 |
| Cr10012018 | 106.5 | 8.0 | 703 |
| Cr04012019 | 99 | 8.1 | 637 |

6.6 ÍNDICES DE TERMORREGULACIÓN

Con los datos de la temperatura corporal promedio de cada serpiente y todos los datos de la temperatura operativa obtenidos en campo, además de la temperatura seleccionada registrada en laboratorio se calcularon los índices propuestos por Hertz *et al.* (1993) (Tabla IV): la eficiencia para termorregular (E), que es la relación entre la precisión (db) para alcanzar y mantener la temperatura preferida con respecto a calidad térmica del hábitat (de). Adicionalmente también se calculó el índice de eficiencia termorregulatoria para serpientes propuesto por Blouin-Demers y Weatherhead, (2001).

Tabla IV. Índices de termorregulación calculados para *C. r. lucasensis*. Se muestra el índice, fórmula y la interpretación del resultado. Temperatura corporal (T_c) y temperatura operativa (T_o) y temperatura seleccionada (T_{sel}).

| Índice | Fórmula | Resultado |
|---|----------------------|---|
| Precisión para termorregular | $db = T_c - T_{sel}$ | Si es cercano a 0 = muy preciso para alcanzar su temperatura preferida |
| Calidad térmica del hábitat | $de = T_o - T_{sel}$ | Si es cercano a 0 = buena calidad térmica del hábitat. |
| Eficiencia para termorregular (Hertz) | $E = 1 - (db/de)$ | Cercano a 0 = termoconformista. Cercano a 1 = termorregulador activo |
| Eficiencia para termorregular (Blouin-Demers y Weatherhead) | $E = de - db$ | Si es cercano a 0 = termoconformismo Si es > 0 en número positivos = termorregulación en cierta medida. |

El valor de db indica que tan diferente es la T_c (campo) de la T_{sel} (laboratorio) y el valor de de muestra que tan distinta es la temperatura del ambiente (T_o) con respecto T_{sel} . A db y de se les asignó un valor de cero cuando los datos de T_c y T_o registrados estuvieron dentro del intervalo de T_{sel} , en cambio, sí estuvieron por encima del intervalo, se calcularon de la siguiente manera: $de = T_c - T_{sel_{sup}}$ y $de = T_o - T_{sel_{sup}}$. Por el contrario, cuando T_c y T_o se encontraron por debajo del intervalo, entonces: $db = T_c - T_{sel_{inf}}$ y $de = T_o - T_{sel_{inf}}$. En ambos casos solo se utilizaron valores absolutos (Hertz *et al.* 1993; Ramírez-Enríquez, 2018).

6.7 ANÁLISIS ESTADÍSTICOS

Se realizaron pruebas de normalidad (Shapiro-Wilk) y homogeneidad de varianzas (Fligner-Killeen) a las variables de temperatura (corporal, sustrato, aire y operativas) con el software Statistica 7. La variación diaria y estacional de la temperatura corporal y la actividad de la especie se analizaron mediante Modelos Generales Lineales Mixtos (GLMM) que permitieron tomar en cuenta las pseudoreplicas durante el muestreo de la temperatura corporal en campo, el análisis se realizó en el software R versión 1.1.463. Se efectuaron pruebas de regresión lineal simple para observar la relación entre $T_c - T_s$ y $T_c - T_a$, posteriormente se obtuvieron los coeficientes de determinación y correlación para corroborar si T_a y T_s influyen de manera significativa en la T_c de *C. r. lucasensis*. Los datos obtenidos de las temperaturas operativas se promediaron y compararon entre modelos, meses de muestreo y estaciones, mediante análisis de Kruskal-Wallis en el software SigmaPlot versión 11.0.

7. RESULTADOS

7.2 TRABAJO EN CAMPO

Se realizaron en total nueve muestreos con una duración de 24 horas cada uno, a lo largo de un año: tres muestreos por cada estación (secas, lluvias de verano y lluvias de invierno) durante los meses de mayo, junio, septiembre y octubre del 2018, enero y febrero del 2019, las nueve serpientes monitoreadas en Secas se remuestrearon en las otras dos estaciones. (Tabla V). Se obtuvieron un total de 648 registros de temperatura corporal de nueve individuos adultos machos de *Crotalus ruber lucasensis* (Tabla VI).

Tabla V. Diseño del muestreo en campo.

| Estación | Secas | | Lluvias de verano | | Lluvias de invierno | |
|--------------------------------|-------|-----|-------------------|-----|---------------------|-----|
| | May | Jun | Sept | Oct | Ene | Feb |
| Mes muestreado | | | | | | |
| Nº de muestreos de 24 hrs c/u. | 2 | 1 | 1 | 2 | 2 | 1 |
| Nº de serpientes monitoreadas | 6 | 3 | 3 | 6 | 6 | 3 |

Tabla VI. Medidas promedio de longitud hocico-cloaca (LHC), cola (LC) y peso (g) de los nueve individuos de *C. ruber lucasensis* monitoreados. Se muestra la Media y Desviación estándar.

| Especie | N | Sexo | LHC (cm) | LC (cm) | Peso |
|----------------------------|---|------|-----------|---------|-------------|
| <i>C. ruber lucasensis</i> | 9 | M | 93.3±11.7 | 7.1±1.2 | 588.7±196.2 |

7.2 VARIACIÓN DIARIA Y ESTACIONAL DE LA TEMPERATURA CORPORAL

Los individuos de *C. r. lucasensis* monitoreados a lo largo del año, registraron una T_c promedio de actividad de 24.9 °C (± 5.6 , $n=148$). La temperatura mínima y máxima voluntaria fue 12.7 °C y 37 °C respectivamente. No se encontraron diferencias significativas de temperatura entre las regiones corporales: cabeza, parte media y cola ($H=0.0162$, $p > 0.05$).

Con respecto a la variación diaria de la temperatura corporal promedio de *C. ruber lucasensis*, el modelo lineal general mixto (GLMM) ($y = \alpha + \beta_1 * Hora$, $r^2 = 0.64$, $p = < 2.2e-16$, $N.^\circ$ de observaciones: 648) indica que la temperatura comienza a aumentar a partir de las 7:00 hrs, alcanzando el pico máximo a las 15:00 hrs cuando las temperaturas ambientales fueron las siguientes: sustrato a un lado de la serpiente, 34.6 °C; suelo desnudo (sin cobertura vegetal), 48 °C y temperatura del aire, 31.5 °C (Figs. 9 y 10). Por el contrario, a las 6:00 horas se registra la mínima temperatura corporal (16.7 °C) cuando la temperatura del sustrato, suelo y aire son muy similares, 16.6, 15.3 y 17.7 °C respectivamente (Figs. 9 y 10). Además, se observó que de 8:00 a 9:00 hrs ocurrió el mayor incremento de temperatura corporal de una hora a otra (de 19.9 °C a 25.8 °C), a la par de las temperaturas ambientales.

El GLMM ($y = \alpha + \beta_1 * Mes + \beta_2 * Estacionalidad$, $r^2 = 0.64$, $p = < 2.2e-16$, $N.^\circ$ de observaciones: 648) de la variación mensual y estacional (Fig.11) muestra que en el mes de febrero se registró la T_c más fría ($T_c=18.2$ °C) coincidiendo con las temperaturas ambientales más bajas (Tabla VII), presenta un incremento de 9.8 °C en el mes de mayo y en la gráfica se observa que continúa aumentando conforme pasa junio alcanzando el pico máximo en septiembre ($T_c= 31$ °C), para posteriormente descender en el mes de octubre (Fig. 11A). Esta fluctuación en la temperatura corporal es similar a la de las temperaturas ambientales a través de los meses (Tabla VII). En la estación denominada como lluvias de invierno se registró una temperatura corporal promedio de 20.2 °C (Fig. 11B), posteriormente se observa un aumento de 6.9 °C en secas y 7.2 °C en lluvias de verano con respecto a la temperatura de lluvias de invierno. En cuanto a las temperaturas ambientales

por estación, en Secas se registraron las mayores temperaturas ambientales, seguido por lluvias de verano y lluvias de invierno (Tabla VII).

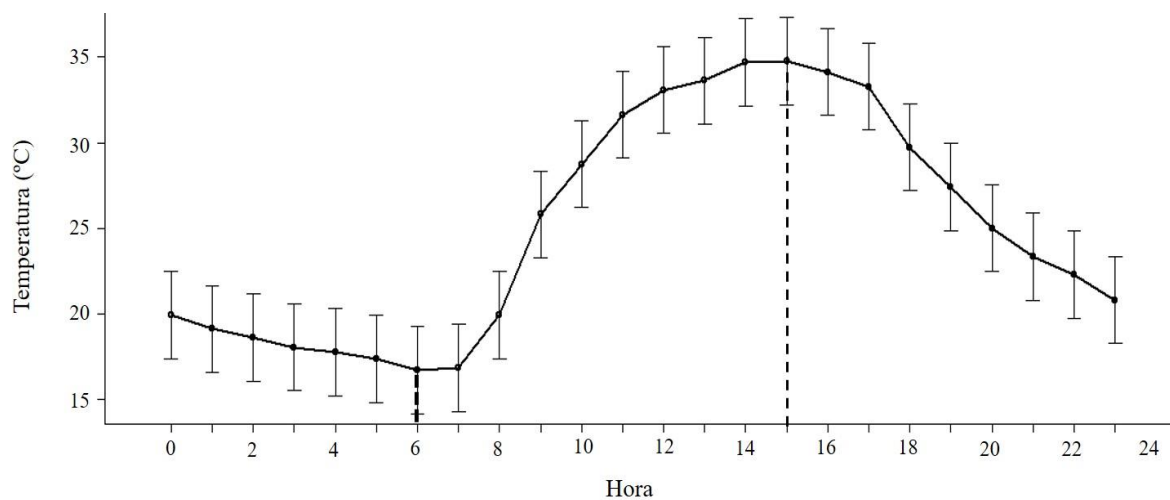


Figura 9. Variación diaria de la temperatura corporal de *Crotalus ruber lucasensis*. Las líneas discontinuas indican la hora del día en el que se registró la mínima y máxima temperatura corporal. Se muestra el coeficiente estimado y el error estándar.

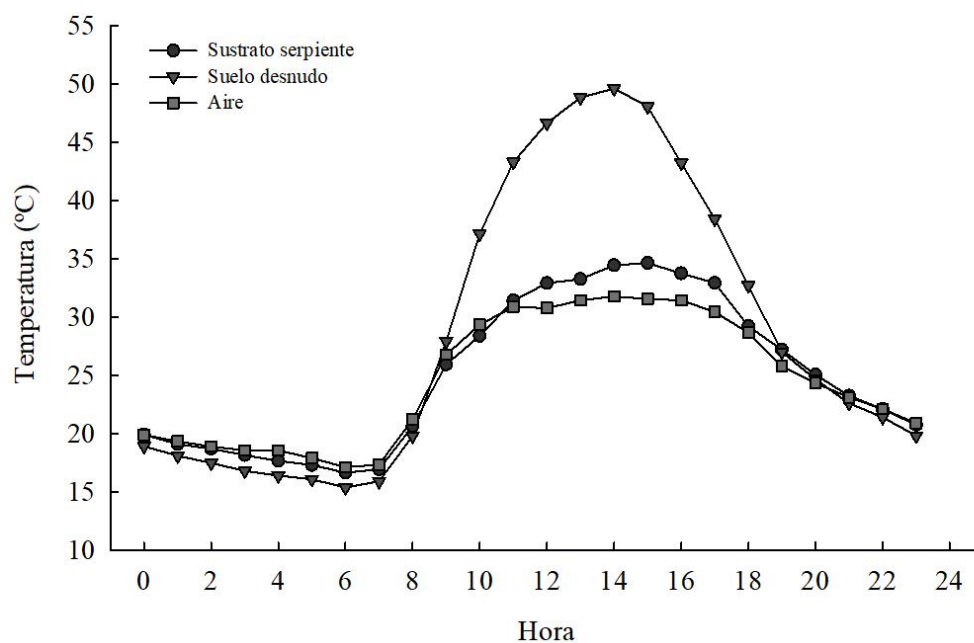


Figura 10. Variación diaria promedio de la temperatura del sustrato a un lado de la serpiente, del suelo desnudo y del aire.

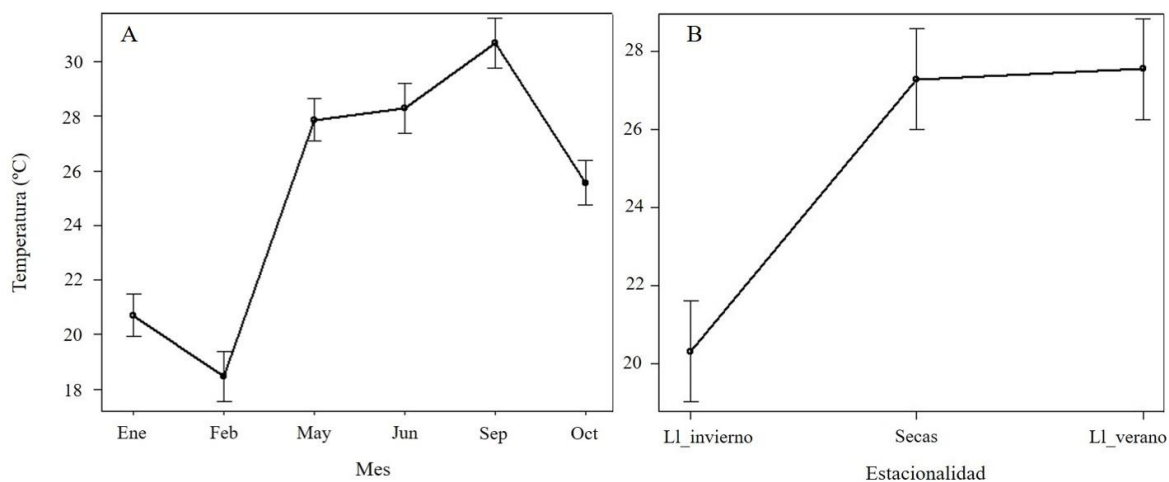


Figura 11. Variación mensual y estacional de la temperatura corporal de *Crotalus ruber lucasensis*. Se muestra la media y el error estándar.

Tabla VII. Temperatura promedio del sustrato a un lado de la serpiente (n=648), del suelo desnudo (n=648) y del aire (n=648), por mes y estación. Se muestra la media \pm desviación estándar.

| Mes | T° sustrato serpiente | T° suelo desnudo | T° aire |
|---------------------|-----------------------|------------------|----------------|
| Enero | 20.8 \pm 7.6 | 21.4 \pm 10.7 | 21.3 \pm 6.4 |
| Febrero | 18.3 \pm 5.2 | 21.0 \pm 10.2 | 18.6 \pm 2.8 |
| Mayo | 28.2 \pm 8.7 | 33.9 \pm 16.9 | 26.3 \pm 7.4 |
| Junio | 28.9 \pm 6.7 | 35.4 \pm 15.4 | 28 \pm 5.9 |
| Septiembre | 30.9 \pm 4.3 | 34.4 \pm 9.2 | 30 \pm 4.1 |
| Octubre | 24.6 \pm 5.9 | 27.7 \pm 11.7 | 24.1 \pm 5.5 |
| Estación | | | |
| Lluvias de invierno | 20.0 \pm 7.0 | 21.5 \pm 10.5 | 20.4 \pm 5.5 |
| Secas | 28.4 \pm 8.1 | 34.4 \pm 16.4 | 26.8 \pm 6.9 |
| Lluvias de verano | 26.7 \pm 6.2 | 29.9 \pm 11.4 | 26.3 \pm 5.8 |

La temperatura corporal conjunta de todos los individuos de *C. r. lucasensis* muestreados presentó una relación positiva y fuerte correlación con la temperatura del sustrato ($R^2 = 0.98$, $R = 0.99$, $p < 0.001$, $n = 648$) y la temperatura del aire ($R^2 = 0.91$, $R = 0.95$, $p < 0.001$, $n = 648$) (Fig.12).

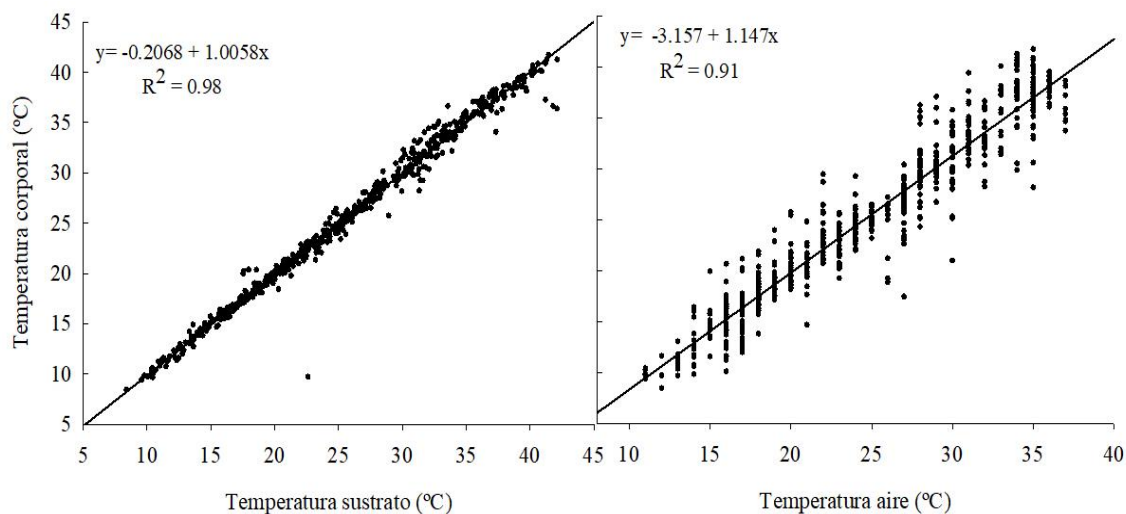


Figura 12. Relación de la temperatura corporal de *C. ruber lucasensis* con la temperatura del sustrato y del aire. Se muestra la ecuación de la recta y el coeficiente de correlación (R^2).

7.3 TEMPERATURAS OPERATIVAS (To)

La To obtenida de los cuatro modelos biofísicos (colocados en cuatro diferentes microhábitats), no presentaron diferencias significativas entre ellos durante el día ($H=1.199$, $g.l.=3$, $p > 0.05$, $n=96$), los meses ($H=1.427$, $g.l.=3$, $p > 0.05$, $n=24$) y la estacionalidad ($H=1.667$, $g.l.=3$, $p > 0.05$, $n=12$). La temperatura operativa combinada de todos los modelos y estaciones ($n=576$) tuvo un intervalo de 8.3 °C hasta 61 °C, con una media de 25.9 °C \pm 9.3. La distribución diaria de la To (Fig. 13A) muestra que la temperatura registrada por los modelos CV, H, y R es muy similar, particularmente en algunas horas (8:00 y 18:00 hrs) donde se puede observar que la diferencia de la To entre los cuatro modelos es mínima. El suelo desnudo (SD) registró la To más fría durante la noche y madrugada, posteriormente aumenta hasta 9 °C por hora a partir de las ocho de la mañana, alcanzando el pico máximo de temperatura (46.9 °C) a las 13:00 hrs. La diferencia entre la To registrada por los cuatro modelos es mínima en el mes de enero (Fig. 13B). Mientras que los modelos CV, H, R registraron temperaturas muy similares durante mayo, junio y julio, el modelo SD registró las temperaturas más altas. Posteriormente, la To desciende en octubre.

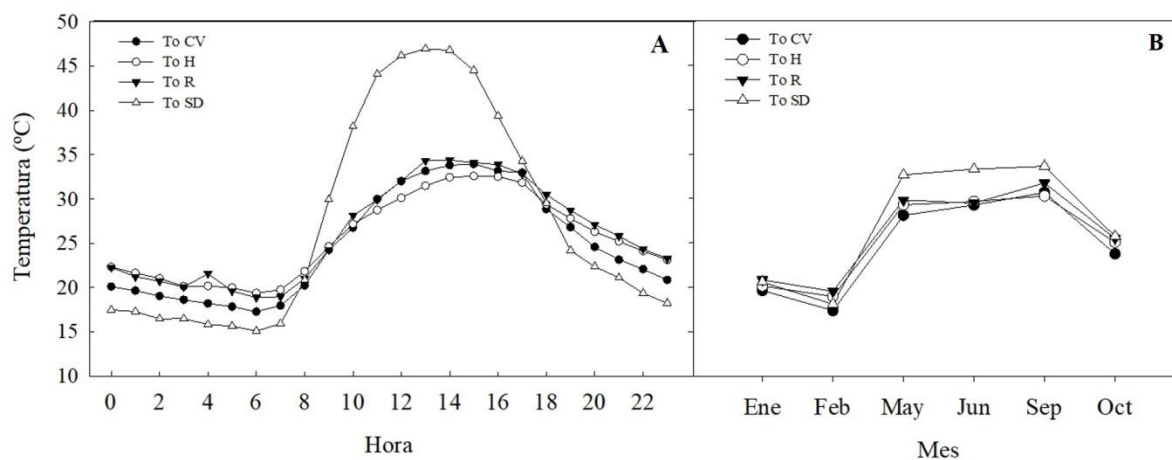


Figura 13. Distribución de la To promedio durante el día y los meses para *Crotalus ruber lucasensis*. CV= cobertura vegetal, H= hibernaculo, R= rocas y SD= suelo desnudo.

También se obtuvo la T_o promedio de los modelos, presentando diferencias significativas (Tabla VIII) entre los meses ($H=194.876$, $g.l. = 5$, $p < 0.001$, $n=576$) y las estaciones ($H=160.998$, $g.l.=2$, $p < 0.001$, $n= 576$) (Fig.14).

Tabla VIII. Comparación múltiple por pares (prueba de Dunn) a posteriori de la T_o entre meses y estaciones.

| Comparación | Diferencia de rangos | Q | p < 0.05 |
|---------------------------|----------------------|-------|--------------------------|
| Sep vs. Feb | 265.5 | 11.1 | Si |
| Sep vs. Ene | 227.0 | 9.5 | Si |
| Sep vs. Oct | 133.2 | 5.5 | Si |
| Sep vs. May | 62.2 | 2.6 | No |
| Sep vs. Jun | 44.5 | 1.9 | No testeado ¹ |
| Jun vs. Feb | 221.0 | 9.2 | Si |
| Jun vs. Ene | 182.5 | 7.6 | Si |
| Jun vs. Oct | 88.8 | 3.7 | Si |
| Jun vs. May | 17.7 | 0.7 | No testeado ¹ |
| May vs. Feb | 203.3 | 8.5 | Si |
| May vs. Ene | 164.8 | 6.9 | Si |
| May vs. Oct | 71.0 | 3.0 | Si |
| Oct vs. Feb | 132.3 | 5.5 | Si |
| Oct vs. Ene | 93.8 | 3.9 | Si |
| Ene vs. Feb | 38.5 | 1.6 | No |
| Secas vs. Ll_invierno | 192.9 | 11.3 | Si |
| Secas vs. Ll_verano | 13.2 | 0.78 | No |
| Ll_verano vs. Ll_invierno | 179.6 | 10.57 | Si |

Notas: ¹No se encontró diferencia significativa entre la comparación. No se procedió con la prueba de Dunn.

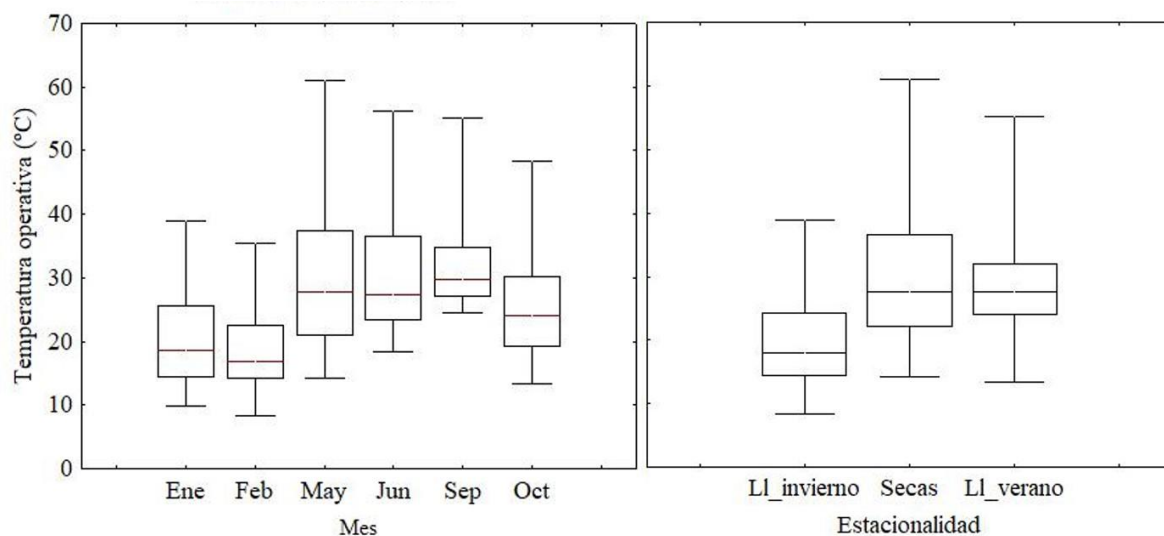


Figura 14. Distribución de la temperatura operativa promedio por mes y estaciones para *Crotalus ruber lucasensis*.

7.4 HORARIO DE ACTIVIDAD

Durante los muestreos, los individuos estuvieron principalmente activos durante la noche. El periodo de mayor actividad que se registró fue de 19:00 a 1:00 hrs (más del 40% de observaciones) ver figura 15.

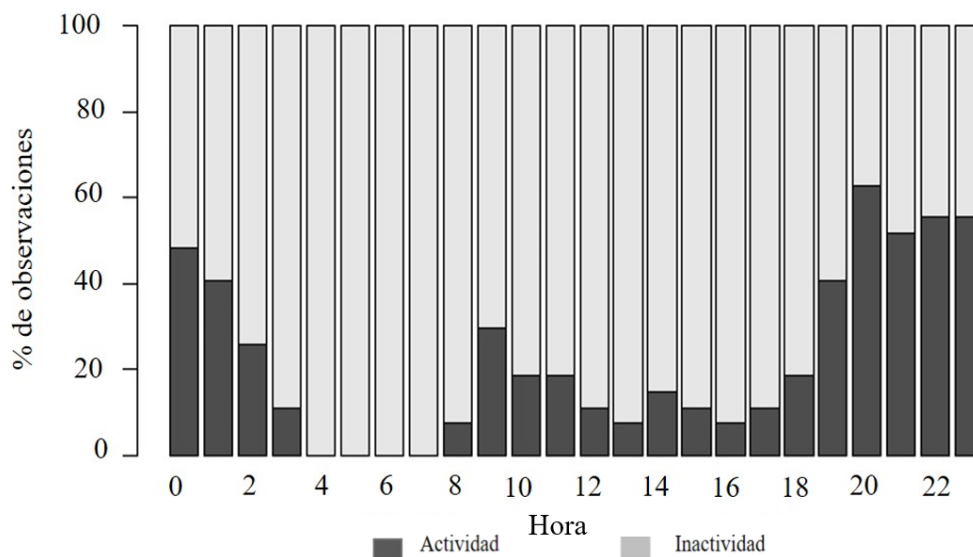


Figura 15. Actividad diaria de *Crotalus ruber lucasensis*.

La hora con más actividad fue a las 20:00 hrs. Durante el periodo de secas se registró un mayor porcentaje de actividad, seguido de lluvias de invierno y lluvias de verano (Fig. 16).

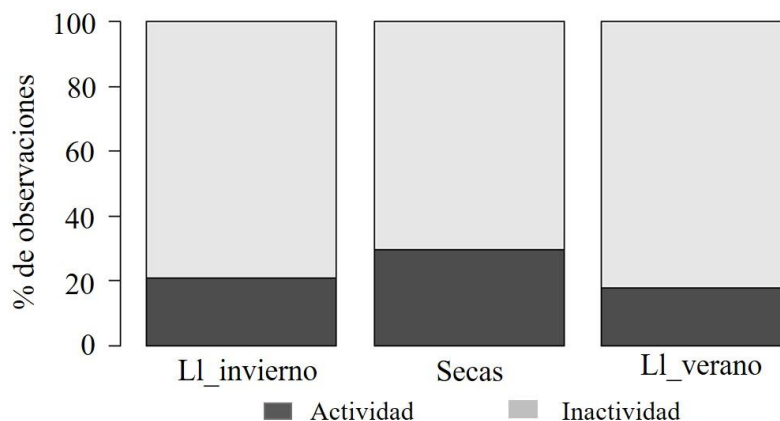


Figura 16. Actividad de *Crotalus ruber lucasensis* durante las estaciones.

De acuerdo con el GLMM ($Y_{\text{binomial}} = \alpha + \beta_1 * \text{Mes}$), en el mes de junio y septiembre es más probable encontrar individuos activos de *C. r. lucasensis* que en los otros meses estudiados (Fig. 17). La probabilidad de encontrarlos activos en octubre es mínima.

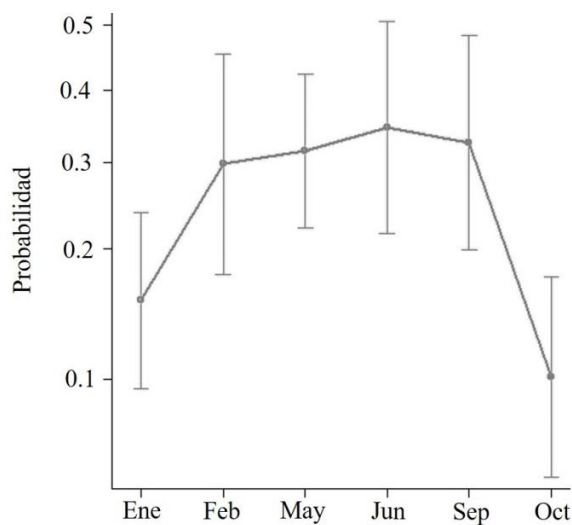


Figura 17. Se muestra la probabilidad de encontrar en el área de estudio, individuos activos de *Crotalus ruber lucasensis* durante los meses. La probabilidad va de cero a uno.

7.5 TEMPERATURA SELECCIONADA (Tsel)

Se determinó la temperatura seleccionada de ocho individuos de *C. r. lucasensis* (mismos individuos que se muestrearon en campo anteriormente, ver Anexo 1). Con los datos de temperatura obtenidos únicamente durante el periodo de actividad establecido previamente (19:00 – 1:00 hrs), se calculó la media y el intervalo de temperatura seleccionada (Tsel): $27.1\text{ °C} \pm 2.51$, 26 - 28.4 °C (cuartiles: 25% y 75%), n= 336. Al comparar la distribución de Tc en actividad y la Tsel (Fig. 18) se puede observar que el 69.8 % de Tc se encuentra por debajo del intervalo de Tsel, únicamente el 11.1 % de Tc estuvo dentro del intervalo. No se registró alguna Tc por encima de Tsel. En cuanto a la distribución de la To de los modelos con respecto a la Tsel de las serpientes (Fig. 19), el 69.8 % de To están por debajo del intervalo, 13% está dentro del rango y 17 % es superior Tsel.

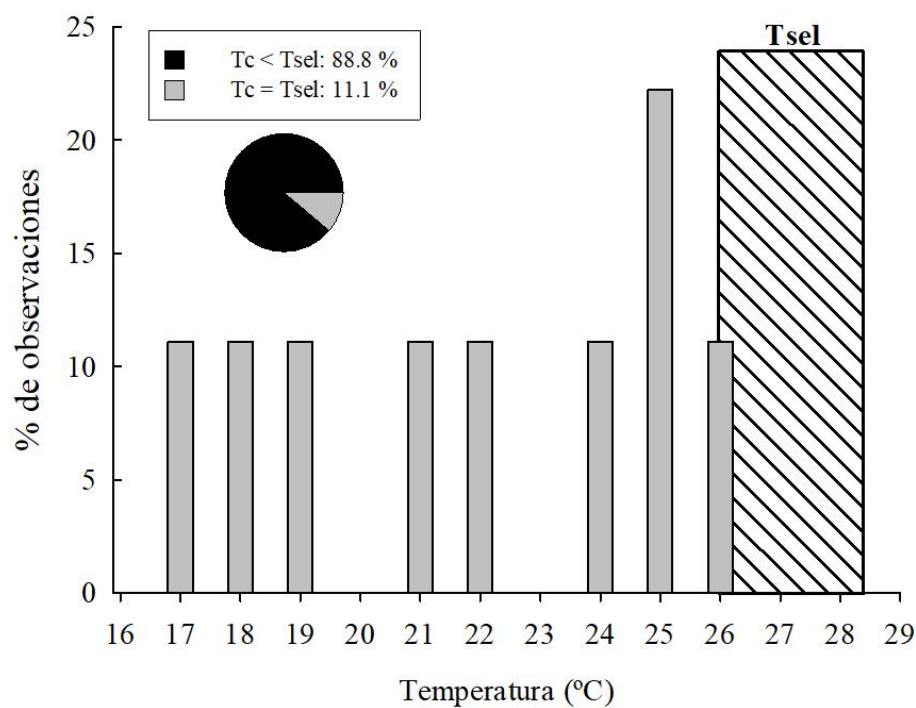


Figura 18. Distribución de la temperatura corporal promedio (T_c) en actividad, el 100% está representado por el total de observaciones (9 serpientes). El intervalo de T_{sel} está representado por una franja con rayas diagonales. La gráfica de pastel indica el porcentaje de T_c que está por debajo, dentro o encima del intervalo de T_{sel} .

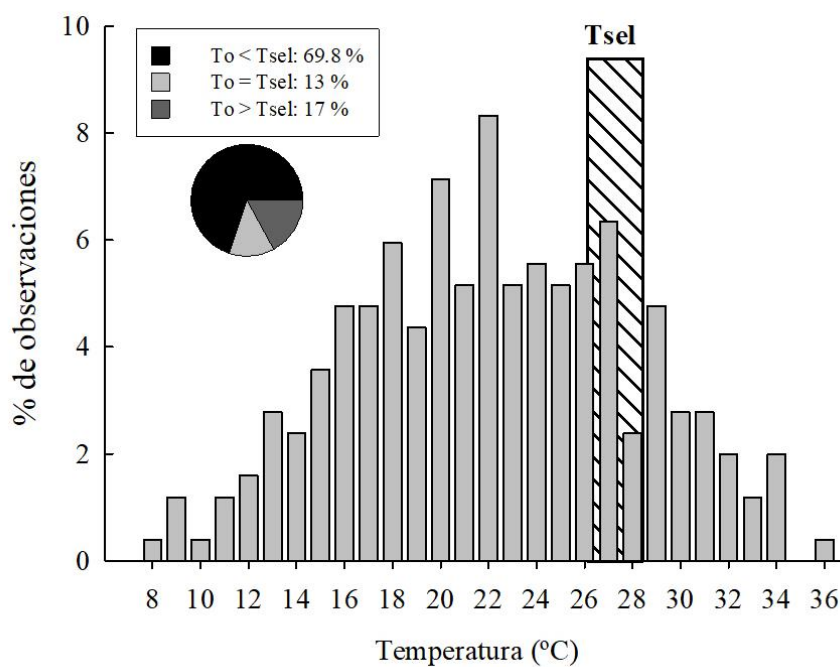


Figura 19. Distribución de la temperatura operativa (T_o). El intervalo de T_{sel} está representado por una franja con rayas diagonales. La gráfica de pastel indica el porcentaje de T_o que está por debajo, dentro o encima del intervalo de T_{sel} .

7.6 ÍNDICES DE TERMORREGULACIÓN

Con el intervalo de Tsel obtenido en laboratorio, la temperatura corporal (Tc) y la temperatura operativa registradas en campo, se obtuvieron los valores de los índices de termorregulación para *Crotalus ruber lucasensis* en general y por estación. Se encontraron diferencias significativas entre estaciones de la precisión para termorregular (*db*) ($f= 35.8$, $g.l. = 2$, $p < 0.001$) y la calidad térmica del hábitat (*de*) ($H=94.9$, $g.l.= 2$, $p < 0.001$). En ambos índices la estación de lluvias de invierno fue la que mostró diferencias con respecto a las otras dos estaciones (Tabla IX).

Tabla IX. Índices de termorregulación de *Crotalus ruber lucasensis*.

| Índice | General | Lluvias de invierno | Secas | Lluvias de verano |
|---|-----------|---------------------|-----------|-------------------|
| Precisión para termorregular (<i>db</i>) | 3.4 ± 3.2 | 8.8 ± 2.7 | 0.5 ± 0.6 | 2.2 ± 1.4 |
| Calidad térmica del hábitat (<i>de</i>) | 4.9 ± 4.2 | 9.4 ± 2.6 | 2.5 ± 2.3 | 2.5 ± 2.6 |
| Eficiencia para termorregular (<i>E</i>) | 0.3 | 0.1 | 0.8 | 0.1 |
| Eficiencia para termorregular (<i>de-db</i>) | 1.5 | 0.6 | 2.0 | 0.4 |

8. DISCUSIÓN

El uso del termómetro infrarrojo (Raytek- *Fluke 62-MAX*) resultó ser eficaz y confiable para medir la temperatura corporal de los ejemplares de *Crotalus ruber lucasensis* ya que la temperatura superficial registrada fue similar a la temperatura interna registrada con un termómetro cloacal. Este es un método no invasivo que permite registrar la temperatura sin la necesidad de capturar al animal y así evitar modificar su temperatura al manipularlo. Esta herramienta también ha sido utilizada eficientemente para medir la temperatura corporal en pequeñas lagartijas, tuátaras (Herczeg *et al.*, 2006; Hare *et al.*, 2007; Besson y Cree, 2010, Gasden *et al.*, 2015) y serpientes (Shine *et al.*, 2002; Murillo, 2009; Arnaud *et al.*, 2018). Otra ventaja de esta herramienta es que proporciona seguridad al momento de registrar la temperatura de reptiles venenosos. De igual forma se recomienda calibrar su uso dependiendo la especie objeto de estudio.

Al momento de medir la temperatura corporal en serpientes se debe considerar la posible variación de la temperatura en diferentes regiones corporales, debido al tamaño y forma alargada (Peterson *et al.*, 1993). En esta investigación no se encontraron diferencias significativas entre regiones corporales (cabeza, parte media y cola), lo cual contrasta con lo descrito para culebras del género *Thamnophis* (*T. sirtalis* y *T. elegans*) de acuerdo con Gregory, 1990) o *Pantherophis guttatus* (Roark y Dorcas, 2000) donde las temperaturas orales fueron frecuentemente más elevadas que las cloacales. La diferencia de resultados con respecto a *C. r. lucasensis* puede atribuirse a las herramientas empleadas para medir la temperatura corporal (implantes termo-sensitivos, termómetro digital y termómetro infrarrojo respectivamente), además, la heterotermia corporal generalmente se atribuye a mecanismos de comportamiento como la termorregulación (Gregory, 1990) o puede deberse a las diferencias físicas del cuerpo (Pough, 1974), el de los colúbridos es delgado, ligero y pueden alcanzar grandes tallas, mientras que el cuerpo de *C. r lucasensis* es más robusto y pesado. Asimismo, los mecanismos fisiológicos pueden determinar o no que las serpientes exhiban heterotermia corporal (Webb y Heatwole, 1971).

La temperatura corporal en actividad que se registró en este estudio para *C. ruber lucasensis* (24.9 °C) fue igual a lo reportado para la especie en otro estudio (Murillo, 2009) y similar a otras especies del género *Crotalus* de hábitats desérticos como *Crotalus catalinensis* con una T_c de 25.9 °C (Arnaud *et al.*, 2018), *C. cerastes* 25.8 °C (Moore, 1978), *Crotalus viridis* 24.8 °C (Gannon y Secoy, 1985) y también es similar a dos cascabeles de montaña *C. morulus* y *C. triseriatus*, 24.7 °C y 24.1 °C respectivamente (Bryson *et al.*, 2008).

El intervalo de temperatura en el cual se encontraron activos los individuos de *C. r. lucasensis* registró un mínimo de 12.7 °C y un máximo voluntario de 37 °C. La temperatura máxima voluntaria es la que la serpiente exhibe antes de moverse a buscar un sitio con menor temperatura para evitar el sobrecalentamiento, además de que esta temperatura dicta el límite de su rango de actividad en la naturaleza (Cowles y Bogert, 1944; Heatwole y Firth, 1982; Putman y Clark, 2017). *Crotalus ruber lucasensis* podría considerarse una especie euritérmica debido a que el intervalo de temperatura de actividad es relativamente amplio, lo mismo se ha reportado para *C. cerastes* (Moore, 1978) por el rango de temperatura que exhibe en actividad, 13.6 – 40.8 °C. El intervalo exhibido por *C. ruber lucasensis* (12.7 °C–37 °C) difiere en siete grados por debajo del mínimo voluntario y tres por encima del máximo voluntario al reportado previamente para la especie (19 °C – 34 °C) (Murillo, 2009). Por otro lado, el intervalo de *C. r. lucasensis* es similar al registrado para su especie *C. catalinensis* (13.6 °C – 38.2 °C) (Arnaud *et al.*, 2018). Al encontrarse activas dentro de un intervalo de temperaturas amplio puede proporcionarles la ventaja de tener una gran variedad de sitios a seleccionar con el fin de realizar sus actividades, sin comprometer su temperatura corporal.

La fluctuación simultánea de la temperatura corporal con la temperatura del sustrato a un lado de la serpiente y la del aire, durante el día (ver figura 9 y 10), los meses y las estaciones (ver figura 11 y tabla VII), además de la alta correlación de estas dos temperaturas ambientales con la T_c (T_c vs. T_s : $R^2 = 0.98$; T_c vs. T_a : $R^2 = 0.98$), sugieren que *C. r. lucasensis* es una especie termoconformista, este resultado coincide con el índice de

eficiencia para termorregular calculado en este estudio, que también indica que es una serpiente termoconformista ($E= 0.03$, Hertz et al., 1993). La correlación con el sustrato también sugiere que obtiene el calor principalmente del sustrato a través de la conducción. Lo anterior es similar a lo reportado para otras especies de desierto como *C. catalinensis* (Arnaud et al., 2018), *C. mitchellii* durante primavera y otoño, *C. cerastes* durante todo el año (Moore, 1978) y las cascabeles de montaña, *C. lepidus*, *C. pricei* y *C. morulus* (Bryson et al., 2008). Además, los individuos evitaron la temperatura del suelo desnudo durante el día, particularmente esto se ha observado en especies de reptiles que habitan climas muy calurosos y extremos ya que durante el día se resguardan en refugios para evitar las altas temperaturas, el sobrecalentamiento e incluso limitan su actividad a las horas nocturnas (Cowles y Bogert, 1944; Moore, 1978; Webb et al., 2004), como es el caso de la especie de este estudio.

Los individuos de *Crotalus ruber lucasensis* de este estudio registraron mayormente actividad nocturna, de las 19:00-1:00 horas, no obstante, en la estación de lluvias de invierno estuvo activa en algunas horas del día, posiblemente porque en esta temporada la temperatura del suelo desnudo no es muy alta en comparación con las otras dos estaciones (ver figura 15 y tabla VII), aun así, mantiene actividad nocturna durante esta estación. En general el horario de actividad nocturno de esta serpiente inició cuando la temperatura del suelo desnudo descendió a 27 °C. Este periodo de actividad también ocurre cuando: a) la temperatura operativa de los cuatro microhábitats va de los 17 °C a los 28 °C, lo cual está dentro del intervalo de temperaturas corporales de actividad de esta serpiente y b) las temperaturas operativas de los microhábitats son relativamente similares entre sí ya que no se encontraron diferencias significativas. Lo anterior sugiere que el horario de actividad de esta serpiente está determinado por la temperatura del suelo desnudo y la temperatura disponible en los microhábitats. La actividad nocturna le proporciona a esta serpiente la ventaja de tener temperaturas más adecuadas durante la noche. Se ha reportado que una de las razones de la actividad nocturna en serpientes es sincronizar su actividad con la de su presa o alternativamente, reducir el riesgo de depredación estando activas cuando su depredador no lo está (Marques y Puerto, 1998; Dorcas y Peterson, 1998; Sperry et al.,

2013). Las aves que son potenciales depredadores de *C. ruber lucasensis* en el área de estudio son *Accipiter cooperii* (gavilán de Cooper), *Parabuteo unicinctus* (aguililla rojinegra) y *Geococcyx californianus* (correcamino norteño) aves de actividad diurna, algunas extienden su actividad hasta que se oculta el sol (Ayala-Islas *et al.*, 2005; Roldán-Velasco, 2008; Montalvo *et al.*, 2014; Reyes-Sánchez, 2018).

Las serpientes de este estudio tuvieron mayor actividad durante la estación denominada como Secas, lo cual podría estar relacionado con el periodo reproductivo de la especie reportado por Grismer (2002), que en el mes de mayo observó apareamientos, además se ha reportado que, en la zona de estudio durante el mes de junio, hay alta disponibilidad de roedores del género *Chaetodipus* (Guerra-Huitrón, 2019) presas potenciales de *Crotalus ruber lucasensis*. Durante las lluvias de invierno fue la segunda estación donde se registró mayor actividad, coincidiendo con Murillo (2009) quién reportó para esta misma especie este pico de actividad, haciendo referencia a que la precipitación pluvial de esta temporada permite la actividad de *C. ruber lucasensis*, ya que la precipitación es uno de los factores asociados con la distribución de *C. ruber* (Halama *et al.*, 2008).

A pesar de que esta serpiente se mantiene activa durante todo el año (Murillo, 2009), en octubre hay menos probabilidad de encontrar individuos activos (ver figura 17). Una particularidad de esta especie en la región es que no hiberna, a diferencia de otras especies del mismo género que habitan desiertos como *Crotalus viridis* (Jacob y Painter, 1980), que hiberna de noviembre a principios de abril en Nuevo México, mientras que *Crotalus mitchellii* y *Crotalus cerastes* en el desierto de Colorado hibernan de diciembre a abril (Moore, 1978).

Los valores obtenidos de la temperatura seleccionada (Tsel) en laboratorio para *Crotalus ruber lucasensis* son los primeros registros para una especie del género *Crotalus* en el noroeste de México y de los pocos que se reportan para el país. Se obtuvo una media de Tsel de $27.1\text{ }^{\circ}\text{C} \pm 2.51$, rango $26^{\circ}\text{C} - 28.4\text{ }^{\circ}\text{C}$. El valor medio de la Tsel de *C.r. lucasensis* es cercano inferior al reportado para otras serpientes como *Glydius shedaoensis*, ($28.9\text{ }^{\circ}\text{C} \pm$

1.63, 24.6-32.0 °C) (Shine *et al.*, 2002), *Pantherophis obsoletus* de Illinois (28.7 ± 0.67 °C) y Ontario (28.31 °C) (Weatherhead *et al.*, 2012) y lo obtenido por Blouin-Demers y Weatherhead, (2001) para machos de *Pantherophis obsoletus* (27.4 ± 0.94 , 25.5-29.6 °C). Difiere a su vez en tres grados centígrados menos respecto a la media reportada para la cascabel de montaña *Crotalus polystictus* (30.9 °C \pm 4.9) por Figueroa-Huitrón *et al.*, (2019). El rango de temperatura preferida (Tsel) obtenido en este estudio resultó ser estrecho (26 – 28.4 °C) igual que el reportado para *Lampropeltis triangulum* (29.0 - 31.0 °C) (Row y Blouin-Demers, 2006) y para *Bothrops insularis* en el invierno (20.4 - 21.7 °C) y en verano (24.9 – 26.3 °C) (Bovo *et al.*, 2012). Además, este rango se encuentra por debajo del registrado para *Crotalus polystictus* (29 – 34.3 °C) (Figueroa-Huitrón *et al.*, 2019) y es más corto que el reportado para *Crotalus oreganus* (24.6 – 32.0 °C) por (Shine *et al.*, 2002). Haber obtenido un rango de Tsel muy estrecho puede deberse a que el número de individuos sometidos al experimento en el gradiente térmico fueran pocos (n=8). Por otra parte, el diseño tradicional del gradiente térmico propuesto por Hertz *et al.*, (1993) posiblemente no es el adecuado para obtener la Tsel en serpientes, ya que los individuos podrían estar seleccionando temperaturas subóptimas debido al estrés causado por el encierro, llevándolos a elegir altas temperaturas para hacer más efectiva su defensa antidepredatoria, dejando de lado una termorregulación eficiente. Por esta razón Figueroa-Huitrón *et al.*, (2019) proponen un nuevo diseño de gradiente térmico que registre las temperaturas seleccionadas en semicautiverio.

De acuerdo con los valores generales de los índices de termorregulación, *Crotalus ruber lucasensis* es una especie poco precisa para termorregular ($db = 3.4$), únicamente el 11.1% de Tc estuvo dentro del intervalo de Tsel. Además, la calidad térmica del hábitat de matorral sarcocaulé donde habita es desfavorable, ($de = 4.9$), ya que solo el 13% de las To estuvieron dentro del intervalo de Tsel. Ambos índices se mostraron en mayor porcentaje por debajo de Tsel. Por último, el valor del índice de eficiencia para termorregular sugiere que *Crotalus ruber lucasensis* es una especie termoconformista (Hertz *et al.*, $E = 0.3$) sin embargo, termorregula en cierta medida (Blouin-Demers $E = 1.5$).

Esta especie puede estar exhibiendo valores de T_c en campo, inferiores al intervalo registrado en laboratorio, además de un rango en campo mucho más amplio que el registrado en laboratorio, porque en el hábitat de matorral sarcocaula estudiado, las temperaturas operativas disponibles a seleccionar en los cuatro microhábitats también son inferiores a este intervalo de T_{sel} , otro factor que determina la temperatura corporal de una serpiente, por ejemplo, es la cacería. A diferencia de algunas serpientes diurnas que demandan relativamente más energía que otras para su actividad (e.g. colúbridos) (Capula *et al.*, 2015; DeGregorio *et al.*, 2015) y que requieren una temperatura mínima para iniciar la búsqueda, persecución y ataque de su presa (Aubret *et al.*, 2015), las especies nocturnas que además son cazadoras al acecho como las serpientes de cascabel suelen encontrarse activas y cazar en temperaturas corporales que se considerarían subóptimas, debido a que la temperatura corporal es determinada por el sitio que ha seleccionado para la cacería, mientras se mantiene quieta acechando (Ayers y Shine, 1997; Dorcas y Peterson, 1998; Aubret *et al.*, 2015), posteriormente después de alimentarse optan por temperaturas más altas y estables (Shine *et al.*, 2002). El inicio del ataque y el éxito de cacería ocurren a través de un amplio rango de temperaturas (Putman y Clark, 2017). Incluso se ha reportado que serpientes que cazan al acecho como las de cascabel llegan a tolerar un rango de temperaturas más amplio que las serpientes que son forrajeras activas (Secor y Nagy, 1994). Pero conforme va aumentando la temperatura, acercándose al máximo voluntario, la actividad se va limitando en tiempo, en microhábitats disponibles y el éxito de cacería va disminuyendo (Rugiero *et al.*, 2013; Putman y Clark, 2017).

Otro factor que podría estar determinando la T_c en campo de los individuos estudiados, es la presencia de potenciales depredadores de *C. ruber lucasensis* en el área como *Canis latrans* (coyote), *Urocyon cinereoargenteus* (zorra gris), *Lynx rufus* (gato montés) y *Bubo virginianus* (tecolote) (Reyes-Sánchez, 2018, Guerra-Huitrón, 2019) éstas especies se encuentran activas en la noche dentro del mismo horario que *C. ruber lucasensis* y para evitarlos seleccionan hábitats que les permitan cazar aun cuando sean temperaturas subóptimas pero que a la vez les permitan evitar el riesgo de ser depredados.

Al analizar los índices de termorregulación (ver tabla IX) se puede observar que *C. ruber lucasensis* es una especie mayormente termoconformista, sin embargo, al considerar los índices por estación se puede distinguir que esta serpiente es más precisa para alcanzar su T_{sel} ($db=0.5$) y eficiente para termorregular ($E= 0.8$), comportándose como termorreguladora activa durante la estación de secas en comparación con las otras dos estaciones. Este cambio estacional en la termorregulación se ha reportado previamente en *Boa constrictor occidentalis* (Chiaraviglio *et al.*, 2003), *Lampropeltis triangulum* (Row y Blouin-Demers, 2006) y *Bothrops insularis* (Bovo *et al.*, 2012) siendo más efectivas para termorregular cuando la calidad del hábitat es desfavorable. En todas las estaciones de este estudio la calidad térmica del hábitat para *C. ruber lucasensis* resultó desfavorable principalmente en lluvias de invierno, por lo tanto, el cambio en la eficiencia de la termorregulación puede deberse a que, en climas térmicamente desafiantes como los desiertos, el termoconformismo puede ser una desventaja, principalmente en periodos donde la temperatura ambiental es muy alta y por consiguiente se puede tener una temperatura corporal muy elevada lo cual reduce el rendimiento fisiológico del individuo (Bovo *et al.*, 2012) y en esta investigación la estación Secas registró las temperaturas ambientales promedio más elevadas (ver tabla VII).

9. CONCLUSIONES

Crotalus ruber lucasensis registró una temperatura corporal media de 24.9 °C y un intervalo de 12.7 – 37 °C, por lo que es una especie euritérmica por la amplitud del rango.

Por la forma en que obtiene el calor del sustrato es una especie tigmoterma. Las temperaturas del sustrato y aire están fuertemente correlacionadas con la temperatura corporal de la serpiente.

En la región meridional de Baja California Sur, su horario de actividad es de 19:00 a 1:00 horas, teniendo el pico máximo de actividad a las 20:00 hrs.

Durante la estación de lluvias de invierno se le puede encontrar activa durante algunas horas del día.

La temperatura del sustrato es el principal determinante para el inicio del periodo de actividad.

Hay más probabilidades de encontrar individuos activos durante los meses de junio y septiembre.

En el periodo de lluvias de invierno reducen su actividad, sin embargo, no hibernan.

Su temperatura media preferida es de 27.1 ° C y un rango de 26- 28.4 ° C.

La temperatura corporal y operativa registrada en campo fue menor a la obtenida en el gradiente térmico del laboratorio.

De acuerdo con los índices de termorregulación:

Crotalus r. lucasensis se comporta mayormente como una especie termoconformista.

En temporada de secas es más eficiente para termorregular y se comporta como termorreguladora activa a diferencia de las otras dos estaciones.

La calidad térmica, el hábitat de matorral sarcocaulé es desfavorable para *C. r. lucasensis* en las tres estaciones, principalmente en lluvias de invierno, sin embargo, la temperatura que exhibe en campo le podría permitir desempeñar sus procesos funcionales exitosamente.

10. LITERATURA CITADA

Angilletta, M. J. 2009. Thermal Adaptation: a theoretical and empirical analysis. Primera edición. Oxford University Press. Indiana. 345p.

Arnaud, G., S. Sandoval, J. G. Escobar-Flores, V. M. Gómez-Muñoz, J. L. Burguete. 2018. Thermal ecology of the Rattlesnake *Crotalus catalinensis* from Santa Catalina Island, Gulf of California. *Acta Universitaria*, 28: 1-8.

Aubret, F., M. Tort, T. Sarraunde. 2015. Evolution of alternative foraging tactics driven by water temperature and physiological constraints in amphibious snake. *Biol. J. Linn. Soc.* 115: 411-422.

Ayala-Islas, D., R. Rodríguez-Estrella, B. Granados. 2005. Ficha técnica de *Accipiter cooperii*. En: Escalante, P. (compilador). "Fichas sobre las especies de Aves incluidas en el Proyecto de Norma Oficial Mexicana PROY-NOM-ECOL-2000. Parte 2". Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Bases de datos SNIB-Conabio. Proyecto W042. México. D.F.

Ayers, D. Y., R. Shine. 1997. Thermal influences on foraging ability: body size, posture and cooling rate of an ambush predator, the python *Morelia spilota*. *Funct. Ecol.* 11: 342-347.

Bakken, G. S. 1992. Measurement and application of operative and standard operative temperatures in ecology. *Amer. Zool.* 32:194-216.

Bakken, G. S., M. J. Angilletta. 2014. How to avoid errors when quantifying thermal environments. *Funct. Ecol.* 28: 96-107.

Bakken, G.S., D. M. Gates. 1975. Heat-transfer analysis of animals: some implications for field ecology, physiology, and evolution. *Perspectives of Biophysical Ecology* (eds D. M. Gates y R. B. Schmerl). Springer, New York. pp. 255–290.

Beck, D. D. 1995. Ecology and energetic of three sympatric rattlesnake species in the Sonoran Desert. *J. of Herpetol.* 29(2): 211-223.

Besson, A. A., A. Cree. 2010. A cold-adapted reptile becomes a more effective thermoregulator in a thermally challenging environment. *Oecologia.* 163:571-581.

Blouin-Demers, G., P.J. Weatherhead. 2001. Thermal ecology of black rat snakes (*Elaphe obsoleta*) in a thermally challenging environment. *Ecol.*, 82: 3025-3043.

Bouazza, A., T. Slimani, H. El Mounden, G. Blouin-Demers, O. Lourdais. 2016. Thermal constraints and the influence of reproduction on thermoregulation in a high-altitude gecko (*Quedenfeldtia trachyblepharus*). *J. Zool.* 300:36-44.

Bovo, R. P., O. A. V. Marques, D. V. Andrade. 2012. When basking is not an option: thermoregulation of a viperid snake endemic to a small island in the South Atlantic of Brazil. *Copeia.* 2012(3): 408-418.

Brown, G. P., P. J. Weatherhead. 2000. Thermal ecology of northern water snakes, *Nerodia sipedon*: population patterns and variation in relation to sexual size dimorphism. *Ecol. Monog.* 70:311–330.

Bryson Jr., R. W., J. M. Mueller, D. Lazcano. 2008. Observations on the thermal ecology of montane Mexican rattlesnakes. En: W. K. Hayes, K. R. Beaman, M. D. Cardwell, S. P. Bush (ed.). *The Biology of Rattlesnakes*. Loma Linda University Press. 287-290.

Campbell, J., W. W. Lamar. 1989. The venomous reptiles of Latin America. Cornell University Press. Londres. 425p.

Campbell, J., W. W. Lamar. 2004. The venomous reptiles of the western hemisphere. Cornell University Press. Nueva York. 528p.

Capula, M. L. Rugiero, D. Capizzi, D. Franco, G. Milana, L. Luiselli. 2015. Long-term, climate-change-related shifts in feeding frequencies of a Mediterranean snake population. *Ecol. Res.* 31: 49-55.

Chiaraviglio, M., M. Bertona, M. Sironi, S. Lucino. 2003. Intrapopulation variation in life history traits of *Boa constrictor occidentalis* in Argentina. *Amphibia-Reptilia.* 24:65-157.

Christian, K. A., B. W. Weavers. 1996. Thermoregulation of monitor lizards in Australia: an evaluation of methods in thermal biology. *Ecol. Monog.* 66:139–157.

Cowles, R. B., C. M. Bogert. 1944. A preliminary study of the thermal requirements of desert reptiles. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 83: 263-296.

DeGregorio, B.A., J. D. Westervelt, P. J. Weatherhead, J. H. Sperry. 2015. Indirect effect of climate change: shifts in ratsnake behavior alter intensity and timing of avian nets predation. *Ecol. Model.* 312: 239-246.

Dill, C. D. 1972. Reptilian core temperatures: variation within individuals. *Copeia.* 1972: 577-579.

Dorcas, M. E., C. R. Peterson. 1998. Daily body temperature variation in free-ranging Rubber Boas. *Herpetologica.* 54: 88-103.

Dzialowski, E. M. 2005. Use of operative temperature and standard operative temperature models in thermal biology. *J. Therm. Biol.* 30(4): 317-334.

Figueroa-Huitrón, R., H. A. Pérez-Mendoza, A. H. Díaz de la Vega, F. R. Méndez-De la Cruz, L. M. Ochoa-Ochoa. 2019. The effect of thermal gradient design on the evaluation of thermoregulation in snakes. *Herpetol. J.* 29: 138-145.

Gannon, V. P. J., D. M. Secoy. 1984. Seasonal and daily patterns in Canadian population of the prairie rattlesnake, *Crotalus viridis viridis*. *Can. J. Zool.* 63(1): 86-91.

Gasden, H., G. Castañeda, R. I. O. Rodríguez. 2015. *Xantusia extorris* (Durango Night Lizard). Field and preferred body temperature. *Herpetol. Rev.* 46(3): 440-441.

Gibson, A., R. Smucny., D. A. Kollar, J. 1989. The effects of feeding and ecdysis on temperature selection by young garter snakes in a simple thermal mosaic, *Can. J. Zool.*, 67:19-23.

González-Abraham, C. E., P. P. Garcillán; E. Ezcurra. 2010. Ecorregiones de la península de Baja California: Una síntesis. *Bol.Soc.Bot.Méx.* 87: 69-82.

Gregory, P. T. 1990. Temperature differences between head and body in garter snakes (*Thamnophis*) at a den in central British Columbia. *J. Herpetol.* 24: 241-245.

Grismer, L. 2002. Amphibians and reptiles of Baja California, including its pacific islands and the islands in the Sea of Cortés. University of California Press. 409p.

Guerra-Huitrón, L. K. 2019. Patrones de coexistencia de tres especies de carnívoros en un matorral xerófilo de Baja California Sur, México. Tesis (Maestría en Ciencias). Baja California Sur, México. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste. 104 p.

Halama, K. J., A.J. Malisch, M. Aspell, J.T. Rottenberry, M.F. Allen. 2008. Modeling the landscape niche characteristics of red diamondback rattlesnakes (*Crotalus ruber*): implications for biology and conservation. En: The biology of rattlesnakes. Loma linda Univ. Press. California. pp 463-472.

Hare. R. J., E. Whitworth, A. Cree. 2007. Correct orientation of a hand-held infrared thermometer is important for accurate measurement of body temperatures in small lizards and tuatara. *Herpetol. Rev.* 38(3):311-316.

Harrington, S.M., T.W. Reeder, B.D. Hollingsworth, T.E. Higham. 2018. Pleistocene climatic fluctuations drive insolation and secondary contact in the red diamond rattlesnake (*Crotalus ruber*) in Baja California. *J. Biogeogr.* 45:64-75.

Herczeg. G., A. Gonda, J. Saarikivi, J. Merilä. 2006. Experimental support for the cost-benefit model of lizard thermoregulation. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 60: 405-414.

Hertz, P. E., R. B. Huey., R. D. Stevenson. 1993. Evaluating temperature regulation by field-active ectotherms: the fallacy of the inappropriate question. *Am. Nat* 142: 796-818.

Huey R. B. 1982. Temperature, physiology and the ecology of reptiles. En: Gans, C., F. H. Pough(ed.). *Biology of the Reptilia*, vol. 12, Academic Press, Primera edición. Londres. pp 25-92.

Huey, R. B., A. F. Bennett. 1990. Physiologicla asjustments to fluctuating thermal enviroments: An ecological and evolutionary perspective. En: Morimoto, R. I., A. Tissieres, C. Georogopoulos, (ed.). *Stress Proteins in Biology and Medicine*. Cold Spring Harbor Lab. Press. Nueva York, pp. 37-59.

Huey, R. B., M. Slatkin. 1976. Cost and benefi ts of lizard thermoregulation. *Quart. Rev. of Biol.* 51:363-384.

Huey, R. B., R. D. Stevenson. 1979. Integrating thermal physiology and ecology of ectotherms: a discussion of approaches. *Amer. Zool.* 19:357-366.

Jacob, S. J., C. W. Painter. 1980. Overwinter thermal ecology of *Crotalus viridis* in the north-central plains of New Mexico. *Copeia.* 4: 799-805.

Lara-Reséndiz, R. A., B. C. Larraín-Barrios, A. H. Díaz de la Vega-Pérez, F. R. Méndez-De la Cruz. 2014. Calidad térmica a través de un gradiente altitudinal para una comunidad de lagartijas en la sierra del Ajusco y el Pedregal de San Ángel, México. *Rev. Mex. de Biodiv.* 85: 885-897.

Lara-Reséndiz, R. A., H. Gadsden, P. C. Rosen, B. Sinervo, F. R. Méndez-de la Cruz. 2015. Thermoregulation of two sympatric species of horned lizards in the Chihuahuan Desert and their local extinction risk. *J. Therm. Biol.* 48:1-10.

León de la Luz, J. L., R. C. Benet, M. C. Estrada. 1996. Fenología floral de una comunidad arido-tropical de Baja California Sur, México. *Act. Botán. Mex.* 35: 45-64.

López, P., J. Martin. 2002. Body temperature regulation in the amphisbaenian *Trogonophis wiegmanni*. *Can. J. Zool.* 80:42.

Marques, O., G. Puerto. 1998. Feeding, reproduction and growth in the Crowned snake *Tantilla melanocephala* (Colubridae), from southeastern Brazil. *Amphibia-Reptilia.* 19: 311-318.

Montalvo, A. E., D. Jr. Ransom, R. R. López. 2014. Modeling greater roadrunners` (*Geococcyx californianus*) habitat use in West Texas. *Wilson. J. Ornithol.* 126(2): 359-366.

Moore, R.G., 1987. Seasonal and daily activity patterns and thermoregulation in the Southwestern Specked Rattlesnake (*Crotalus mitchelli pyrrhus*) and the Colorado Desert Sidewinder (*Crotalus cerastes laterorepens*). *Copeia* 3:439-442.

Murillo, Q. R. 2009. Uso de hábitat de la víbora de cascabel (*Crotalus ruber*) en un matorral xerófilo de La Paz, Baja California Sur, México. Tesis (Maestría). México. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste. 117p.

Navarro-García, J. C., A. García, F. R. Méndez de la Cruz. 2008. Estacionalidad, eficiencia termorreguladora de *Aspidoscelis lineatissima* (Sauria: Teiidae) y la calidad térmica del bosque tropical caducifolio en Chamela, Jalisco, México. *Rev. Mex. Biodiv.* 79: 413- 419.

Peterson, C. R., A. R. Gibson, M. E. Dorcas. 1993. Snake thermal ecology: the causes and consequences of body-temperature variation. En Seigel, R. A., J. T. Collins. 1993. *Snakes: Ecology & Behavior*. (pp. 241-314). United States of America: McGraw Hill.

Pough, F. H. 1974. Prefacio "A preliminary study of thermal requirements of desert reptiles". *Iguana*. 13(1):53-60.

Pough, F. H. 1980. The advantages of ectothermy for tetrapods. *Amer. Nat.*, 115: 92-112.

Putman, J. B., R. W. Clark. 2017. Behavioral thermal tolerances of free-ranging rattlesnakes (*Crotalus oreganus*) during the summer foraging season. *J. Therm. Biol.* 65:8-15.

Ramírez, Y. E. 2018. Variación ontogénica de la ecología térmica en lagarto cornudo del Cabo, *Phrynosoma coronatum* (Squamata: Phrynosomatidae). Tesis (Maestría). México. Baja California Sur. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste. 60p.

Reinert, H.K. 2001. Habitat selection in snakes. En: En Seigel, R. A., J. T. Collins. 1993. Snakes: Ecology & Behavior. (pp. 201-240). The Blackburn Press.

Reyes-Sánchez, D.C. 2018. Depredación en serpientes de cascabel, en función del tamaño corporal. Tesis (Licenciatura en Biología). Baja California Sur, México. Benemérita Universidad Autónoma de Puebla. 41 p.

Roark, A. W., M. E. Dorcas. 2000. Regional body temperature variation in corn snakes measured using temperature-sensitive passive integrated transponders. J. Herpetol. 34(3): 481-485.

Roldán-Velasco, F. E. 2008. Ficha técnica de *Parabuteo unicinctus*. En: Escalante-Pliego, P. (compilador). "Fichas sobre las especies de Aves incluidas en el Proyecto de Norma Oficial Mexicana PROY-NOM-ECOL-2000. Parte 2". Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Bases de datos SNIB-CONABIO. Proyecto No. W042. México. D.F.

Row, J. R., G. Blouin-Demers. 2006. Thermal quality influences effectiveness of thermoregulation, habitat use, and behaviour in milk snakes. Oecologia. 148: 1-11.

Salinas, Z.C., A. C. Leyva., D.B. Llunch., E.R. Díaz. 1990. Distribución geográfica y variabilidad climática de los regímenes pluviómetros de Baja California Sur México. Atmósfera. 3:217-237.

Secor, S. M., K. A. Nagy. 1994. Bioenergetic correlates of foraging mode for the snakes *Crotalus cerastes* and *Masticophis flagellum*. Ecology. 75: 1600-1614.

Shawn, S., J. Sartorius, P. S. do Amaral, R. D. Durtsche, C. M. Deen, W. I. Lutterschmidt. 2002. Thermoregulatory accuracy, precision, and effectiveness in two sand-dwelling lizards under mild environmental conditions. Can. Journ. of Zoo. 80:1966-1976.

Shine, R., Li-Xin. Sun, M. Kearney, M. Fitzgerald. 2002. Thermal correlates of foraging-site selection by Chinese pit-vipers (*Gloydius shedaoendii*, Viperidae). *J. Therm. Biol.* 27:405-412.

Shine, R., M. Kearney. 2001. Field studies of reptile thermoregulation: How well do physical models predict operative temperatures? *Funct. Ecol.* 15: 282-288.

Shine, R., R. Lambeck. 1985. A radiotelemetric study of movements, thermoregulation and habitat utilization of Arafura filesnakes (Serpentes, Acrochordidae), *Herpetologica*, 41:351-361.

Sinervo, B., F. Méndez-De la Cruz, D. B. Miles, B. Heulin, E. Bastiaans, M. Villagrán-Santa Cruz, R. Lara-Reséndiz, N. Martínez-Méndez, M. L. Calderón-Espinosa, R. N. Meza- Lázaro, H. Gadsden, L. J. Avila, M. Morando, I. J. De la Riva, P. V. Sepulveda, C. F. D. Rocha, N. Ibarguengoytía, C. A. Puntriano, M. Massot, V. Lepetz, T. A. Oksanen, D. G. Chapple, A. M. Bauer, W. R. Branch, J. Clobert, J. W. Sites. 2010. Erosion of lizard diversity by climate change and altered thermal niches. *Science* 328:894-899.

Sperry, J. H., M. P. Ward, P. J. Weatherhead. 2013. Effects of temperature, moon phase, and prey on nocturnal activity in ratsnakes: an automated telemetry study. *J. of Herpetol.* 47(1): 105-111.

Valle, F. I. J. 2018. Ecología térmica de *Bipes biporus* (Squamata: Amphisbaenia) en Baja California Sur. Tesis (Maestría). México. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste. 46p.

Vitt, L. J., J. P Caldwell. 2014. *Herpetology: an introductory biology of amphibians and reptiles*. Academic press. Cuarta edición. Londres. Reino Unido. 776p.

Weatherhead, P. J., J. H. Sperry, G. L. F. Carfagno, G. Blouin-Demers. 2012. Latitudinal variation in thermal ecology of North American ratsnakes and its implications for the effect of climate warming on snakes. *J. Therm. Biol.* 37: 273-281.

Webb, G. H. Heatwole. 1971. Patterns of heat distribution within the bodies of some australian pythons. *Copeia*. 1971(2). 209-220.

Webb, J. K., R. M. Pringle, R. Shine. 2004. How do nocturnal snakes select diurnal sites? *Copeia*. 4:919-925.

Whitford, W. G. 2002. Ecology of desert systems. Academic Press. Primera Edición. Londres. Reino Unido. 343p.