



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES ZARAGOZA
ECOLOGIA

REPRODUCCIÓN Y DIMORFISMO SEXUAL EN LA VÍBORA DE CASCABEL

Crotalus ravus

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

Mixtli Crisóstomo Pérez

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: Dr. Manuel Fera Ortiz
Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, UNAM
COMITÉ TUTOR: Dr. Isaías Hazarmabeth Salgado Ugarte
Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, UNAM
Dr. Fausto Roberto Méndez de la Cruz
Instituto de Biología, UNAM

MÉXICO, D.F. FEBRERO, 2016



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES ZARAGOZA
ECOLOGIA

REPRODUCCIÓN Y DIMORFISMO SEXUAL EN LA VÍBORA DE CASCABEL

Crotalus ravus

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

Mixtli Crisóstomo Pérez

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: Dr. Manuel Fera Ortiz
Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, UNAM
COMITÉ TUTOR: Dr. Isaías Hazarmabeth Salgado Ugarte
Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, UNAM
Dr. Fausto Roberto Méndez de la Cruz
Instituto de Biología, UNAM

MÉXICO, D.F. FEBRERO, 2016



Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que el subcomité de Biología Evolutiva y Sistemática, del Posgrado en Ciencias Biológicas, en su sesión ordinaria del día 23 de noviembre de 2015, aprobó el jurado para la presentación del examen para obtener el grado de **MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** del alumno, **CRISÓSTOMO PÉREZ MIXTLI** con número de cuenta **305229265** con la tesis titulada "**Reproducción y Dimorfismo Sexual en la Víbora de Cascabel. *Crotalus ravus***", realizada bajo la dirección del **DR. MANUEL FERIA ORTIZ**:

Presidente: DR. DAVID NAHUM ESPINOSA ORGANISTA
Vocal: DR. HIBRAIM ADÁN PÉREZ MENDOZA
Secretario: DR. FAUSTO ROBERTO MÉNDEZ DE LA CRUZ
Suplente: DR. ANDRÉS GARCÍA AGUAYO
Suplente: DR. ISAÍAS HAZARMABETH SALGADO UGARTE

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 28 de enero de 2016.



DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDÍ ARRIAGA
COORDINADORA DEL PROGRAMA

c.c.p. Expediente del (la) interesado (a)

Agradecimientos

Deseo expresar mi agradecimiento al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México, por permitirme ser parte del mismo

Agradezco también al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca otorgada con el número de (CVU/Becario) 545210/294498 y por el servicio médico al cual tuve derecho.

Agradezco a mi comité tutor Dr. Manuel Feria Ortiz, Dr. Isaías Hazarmabeth Salgado Ugarte y al Dr. Fausto Roberto Méndez de la Cruz, por aceptar ser parte de mi comité tutor y el apoyo recibido durante todo el desarrollo de este trabajo

Agradecimientos a Título Personal

Agradezco profundamente a mis padres y hermana por el apoyo que me brindaron durante la realización de mis estudios superiores de maestría

Quiero agradecer sinceramente a aquellas personas que compartieron sus conocimientos conmigo para hacer posible la conclusión de esta tesis.

Agradezco al Dr. Manuel Feria y a mis compañeros de la Colección Herpetologica de la FES Zaragoza, por el apoyo otorgado durante el trabajo de campo

También agradezco a todos los integrantes del Museo de Zoología de la FES Zaragoza UNAM por su comprensión y apoyo durante este estudio

INDICE

Resumen.....	1
Abstract.....	2
Introducción.....	3
Organismo de estudio.....	6
Objetivos.....	9
Antecedentes.....	10
Método.....	11
Resultados.....	18
Discusión.....	36
Conclusiones.....	41
Literatura citada.....	42

INDICE DE TABLAS Y FIGURAS

Tablas

Tabla 1: Promedio \pm 1ES (mínimo - máximo) de las medidas registradas a las crías nacidas en laboratorio. (pág.19).

Tabla 2: Tabla 2: Promedios \pm 1E (mínimo - máximo) para jóvenes y adultos de ambos sexos. (pág. 22).

Tabla 3: Componentes gaussianos calculados (pág. 23)

Tabla 4: Resultados de los análisis Kolmogórov–Smirnov. (pág. 25.).

Tabla 5: Resultados de los ANCOVA (pág. 25).

Tabla 6: Tasa de éxito de la función discriminante obtenida con base en los valores de LHC, LCOL, ACAB, LCAB y DIO (pág. 26).

Tabla 7: Tasa de éxito de la función discriminante obtenida con base en los valores de LCOL y DIO (pág.27)

Tabla 8: Longitudes de distintas especies de serpientes de cascabel, *Crotalus* y *Sistrurus* (tomadas de Campbell y Lamar 2004). (pág. 40).

Figuras

Figura 1: Área de distribución potencial de *Crotalus ravus* (pág. 6)

Figura 2: Lugar de origen de los organismos de *C. ravus* (pág. 7).

Figura 3: Promedios de precipitación y temperatura para el municipio de Ixtacamaxtitlán, Puebla. (pág. 8).

Figura 4: Tubos de acrílico transparente donde se colocaron las serpientes y un ejemplar de *Crotalus ravus* durante su medición (pág. 12)

Figura 5: Medidas morfométricas registradas en *C. ravus*. (pág. 14).

Figura 6: LHC de los organismos de acuerdo al mes de captura (pág.20).

Figura 7: Componentes gaussianos de las distribuciones mezcladas de las medidas morfométricas. (pág.24)

Figura 8: Diagrama de dispersión que muestra las dos variables con el mayor poder discriminatorio (distancia interocular y longitud de la cola). (pág.27).

Figura 9: Graficas de relación entre la LHC con la altitud y la temperatura promedio anual de las zonas de origen de cada organismo. (pág. 29)

Figura 10: Patrón de escala alométrica para los adultos en las variables LCOL ACAB y DIO (pág. 31).

Figura 11: Patrón de escala alométrica de la ACAB y LHC aplicado a los organismos adultos (pág. 34).

Resumen

Se describió el dimorfismo sexual y se proporcionaron algunos datos reproductivos de *Crotalus ravus*. Se registraron cinco medidas morfométricas (LHC = longitud hocico-cloaca, LCOL = Longitud de la Cola, ACAB = Ancho de la Cabeza, LCAB = Longitud de la Cabeza, y DIO = Distancia Inter Ocular) a un total de 69 individuos (30 machos y 39 hembras). Para evaluar el dimorfismo sexual se utilizó una prueba ANMUCOVA. Se utilizaron pruebas ANCOVA para detectar en que variables hubo dimorfismo sexual. Finalmente se realizó un análisis discriminante, buscando la combinación que mejor separara a los sexos. Se evaluaron las trayectorias de crecimiento mediante regresiones por ejes máximos reducidos (EMR). Se registraron nacimientos y se diseccionaron ejemplares de museo para conocer el tamaño de camada y esfuerzo reproductor.

La madurez sexual se estimó en 387 mm de longitud hocico cloaca para machos y hembras. Se registraron nacimientos en el mes de julio en la época de lluvias, al igual que en otras especies de *Crotalus*. Se encontró un tamaño de camada de entre cinco y siete crías, con una correlación positiva del 85% entre el tamaño de la madre y el número de crías. La masa relativa de la camada fue de 42%.

Los machos presentan una mayor distancia interocular. Esto puede deberse a la diferencia de dieta entre sexos para evitar la competencia. También, se encontró que los machos presentan una cola más larga que las hembras. Esto puede deberse a la presencia de hemipenes.

En cuanto a las trayectorias de crecimiento solo se encontraron que la los machos jóvenes presentan una mayor velocidad de crecimiento en la cola.

Palabras clave: morfometría, tamaño de camada, Viperidae

Abstract

Sexual dimorphism and some reproductive data were provided and described in *Crotalus ravus*. Five morphometric measures (SVL = snout-vent length, LCOL = tail length, ACAB = Head width, LCAB = Length Head and DIO = distance between the eyes) from a 69 individuals (30 males and 39 females) were recorded. To assess sexual dimorphism, a MANCOVA test was applied. An ANCOVA tests was used to identify variables whit no sexual dimorphism. Finally, a discriminant analysis was performed, searching for the combination that best separate the sexes. Growth trajectories were evaluated by reduced maximum axis regressions (EMR). Births were registered and museum specimens are dissected to determine the litter size and reproductive effort.

Sexual maturity was estimated at 387 mm from snout vent length for males and females. Births were registered in the month of July in the rainy season, as in other species of *Crotalus*. Litter size between five and seven pups, with an 85% positive correlation between the size of the mother and the number of offspring was found. The relative mass of the layer was 42%.

Males have a larger head size to the extent of the interocular distance. This may be due to the difference in diet between sexes to avoid competition. Also it found that males have a longer tail than females. This may be due to the presence of hemipenes.

As growth trajectories only found that young males have a higher growth rate in the queue.

Keywords: morphometry, litter size, Viperidae

Introducción

México tiene la mayor diversidad de serpientes de cascabel en el mundo ya que alberga a 29 de las 34 especies reconocidas a nivel mundial 29 de *Crotalus* y una de *Sistrurus* (Gatica-Colima y Jiménez-Castro 2009). La distribución del género abarca todo el territorio nacional (Gatica Colima y Jiménez-Castro 2009). Las serpientes de cascabel han llamado la atención desde la época precolombina y es precisamente *Crotalus* el género de reptiles mejor representado en los glifos prehispánicos (Martín del Campo y Sánchez 1937), lo que hace de estos animales parte de la identidad nacional.

El nombre del género *Crotalus* deriva del griego “*Krotalon*” que significa “cascabel” (Campbell y Lamar 2004). El cascabel es la principal característica de este grupo de serpientes venenosas. También presentan otras características que comparten otros grupos de serpientes, tales como la presencia de escamas quilladas, colmillos retráctiles, pupilas verticales y fosetas receptoras de calor. Existen en una gran variedad de tamaños, desde *Crotalus cerastes* donde los adultos miden alrededor de 50 cm hasta especies como *Crotalus basiliscus*, la cual ha llegado a superar los 2 m de longitud o *Crotalus adamanteus* la cual alcanza tallas que rondan los 2.5 m (Campbell y Lamar 2004).

Las serpientes de cascabel son depredadores de una gran variedad de organismos que abarcan artrópodos, lagartijas, anfibios y mamíferos. Sin embargo, al llegar a la edad adulta se alimentan principalmente de mamíferos (Campbell y Lamar 2004). En particular, junto con otros depredadores, las serpientes de cascabel controlan el crecimiento de poblaciones de roedores, incluyendo a las plagas de cultivos. En consecuencia, también reducen el riesgo de transmisión de enfermedades a los humanos (Young *et al.* 2015).

Dimorfismo sexual

El dimorfismo sexual (di= dos; morph = forma) es la diferencia sistemática entre individuos de diferente sexo en la misma especie (Kratochvil y Frynta 2002). Está presente en casi todas las especies de animales con reproducción sexual, incluyendo reptiles (Hedrick y Temeles 1989). También

es común en las serpientes (Shine 1994). Los machos y las hembras pueden diferir en aspectos tales como forma del cuerpo, patrón de coloración, la presencia o ausencia de estructuras morfológicas o mayor desarrollo de alguna estructura. En *Boa constrictor* por ejemplo, los machos presentan un espolón más desarrollado que las hembras (Lee 1996).

Existen diferentes explicaciones sobre la presencia del dimorfismo sexual en las serpientes. La selección por fecundidad, propone que las hembras presentan un mayor tamaño debido a que así pueden albergar un mayor número de crías (Seigel y Ford 1987, y Shine 1994). Existe una relación entre el tamaño de la madre y el tamaño de las crías, en la cual, a mayor tamaño de la madre mayor tamaño de las crías (Shine 1994).

Darwin (1871) propuso que el mayor tamaño de los machos aumenta las oportunidades de apareamiento, ya que pelean entre ellos por el acceso a las hembras. En distintas familias de serpientes Shine (1994) relaciona el combate entre machos por el acceso a las hembras. En género *Crotalus*, se ha documentado peleas entre machos en varias especies como *Crotalus horridus* (Sutherland 1958) y *Crotalus lepidus* (Carpenter *et al.* 1976). La familia presenta una tendencia general en la diferencia sexual del tamaño corporal, en la cual los machos son más grandes (Cox *et al.* 2007) aunque existen algunos casos donde las hembras son de mayor tamaño.

En cuanto al dimorfismo sexual en la cabeza, la hipótesis más utilizada es la diferencia en la dieta, al tragar enteras a sus presas las serpientes ven limitado el tamaño de los organismos que pueden ingerir debido al tamaño de su cabeza. Esto, en algunas especies se ha mencionado, que machos y hembras evitan la competencia por alimento al cazar distintos tipos de presas, (Grudzien *et al.*, 1992, Houston y Shine 1993, Forsman 1996, Shawn *et al.* 2004).

El crecimiento de las serpientes está influenciado por distintos factores, que incluyen la temperatura ambiente, la alimentación, la heterogeneidad del ambiente, la actividad humana (Wittenberg 2012). Las proporciones de tamaño de las distintas partes del cuerpo, en relación con el tamaño del cuerpo como un todo, no es la misma en todas las etapas de desarrollo de los organismos

(Shingleton 2010). El dimorfismo sexual puede aparecer desde el nacimiento o desarrollarse durante alguna de las etapas del crecimiento (Bonnet *et al.* 2011). En ocasiones, el dimorfismo sexual no está originado por la selección sexual, la demanda de nutrientes requerida por la vitelogénesis provoca una reducción en la tasa de crecimiento de las hembras. Al no verse sujetos a las restricciones de nutrientes, los machos alcanzan tallas más grandes (Bonnet *et al.* 2011). La evaluación del crecimiento mediante la ecuación de alometría nos permite conocer cómo el dimorfismo sexual se desarrolla durante la vida de los organismos, comparando mediante el índice de alometría la proporción a la cual crecen las distintas partes corporales.

BIOLOGÍA REPRODUCTIVA

Los caracteres más directamente relacionados con la adecuación de los organismos son aquellos relacionados con la reproducción, tales como el tamaño en la madurez sexual, la frecuencia de crianza y el tamaño de camada. La selección natural favorece las características que aumenten la adecuación de los organismos, modificando de este modo los cuerpos de los mismos. Por lo general la selección por fecundidad tiende hacia un mayor tamaño corporal en las hembras, ya que pueden aumentar simultáneamente su supervivencia, tamaño de la camada y su atractivo para los machos (Shine 2000).

Dentro de los reptiles, la frecuencia de puesta, en especies ovíparas tiende a ser mayor que la frecuencia de parto en vivíparas (Dunham 1978). También, considerando especies de tamaño similar, el tamaño de camada tiende a ser mayor en especies ovíparas que en vivíparas. Sin embargo, esto puede compensarse por una mayor supervivencia de los descendientes de especies vivíparas, como de *Crotalus* (Shine 1994). Se han encontrado especies como *Crotalus durissius* donde, a mayor tamaño de la hembra mayor número de crías por parto (Solórzano y Cerdas 1988). También se ha reportado una relación entre los nacimientos de las víboras de cascabeles con la llegada de la temporada de lluvias. Un ejemplo claro es *Crotalus durissius* que al comparar una población de Costa Rica (Solórzano y Cerdas 1988) y una de Brasil (Barros *et al.* 2012) presentan nacimientos en meses distintos, pero sincronizados a la época del año con mayor precipitación en donde se ubican las poblaciones.

Organismo de estudio

La serpiente de cascabel *Crotalus ravus* (Cope 1865), denominada cascabel pigmea, Cascabel de nueve placas o Sorcuate, es un vipérido endémico de México, cuya distribución abarca varios estados de la República Mexicana (Guerrero, Puebla, Oaxaca, México, Distrito Federal, Morelos, Veracruz y Tamaulipas), en el centro-oriente del Eje Neovolcánico transversal y la Sierra Madre Oriental (Figura 1). Es relativamente abundante en los lugares que habita. Sin embargo, en algunas áreas las actividades humanas (fragmentación del hábitat y muerte directa por considerarse de peligro) han afectado negativamente a sus poblaciones. Tal es el caso de la población que habita en los alrededores del poblado de Oyametepec, Ixtacamxtitlán. Las personas tienden a matar a estas serpientes por ser venenosas. Esto y la fragmentación del hábitat a causa de las actividades humanas (construcción de viviendas, áreas de cultivos, etc.) han disminuido marcadamente el tamaño de la población. A diferencia de otras áreas en esta zona es más difícil encontrar serpientes.



Figura 1: Área de distribución potencial *Crotalus ravus* (Conabio 2013)

Se trata de una serpiente relativamente pequeña que en edad adulta mide alrededor de 60 cm de longitud. Esta habita en lugares montañosos con elevaciones de moderadas a altas. Se encuentra en lugares de prados rodeados de zacatón, bosque de pino y abeto, también es posible encontrarla en lugares con vegetación xerófila, incluyendo yucas, agaves, además de distintas especies de cactáceas (Campbell y Armstrong 1979).

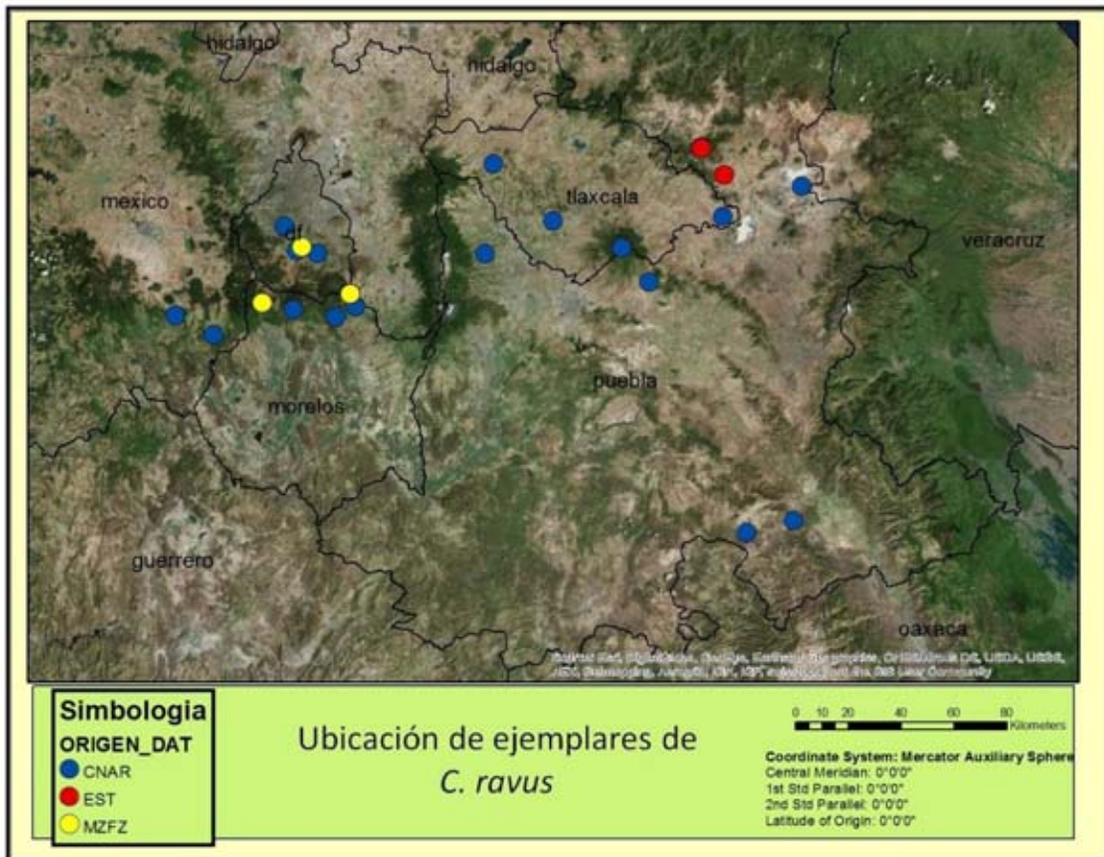


Figura 2: Lugar de origen de los organismos de *C. ravus* utilizados en este estudio En Azul CNAR los ejemplares de la colección nacional de anfibios y reptiles del instituto de biología UNAM En rojo EST los ejemplares capturados durante este estudio En amarillo MZFZ los ejemplares de la colección herpetológica de la FES Zaragoza UNAM

Zona de estudio

La zona de colecta se ubica en los alrededores del poblado de Oyamatepec ubicado entre las coordenadas $19^{\circ} 33'27.25''$ N, $97^{\circ}45'42.27''$ O y $19^{\circ} 33'42.10''$ N, $97^{\circ}45'39.45''$ O. (Figura: 2) A su vez, el poblado de Oyamatepec forma parte del municipio de Ixtacamaxtitlán, ubicado en el norte del Estado de Puebla y se encuentra en la región del eje neovolcánico transversal; presenta un clima semifrío subhúmedo con lluvias en verano, con una precipitación media anual de 600 – 900 mm (Figura: 3). En la zona dominan los terrenos de cultivo, pastizales delimitados por magueyes con fragmentos de bosque de coníferas

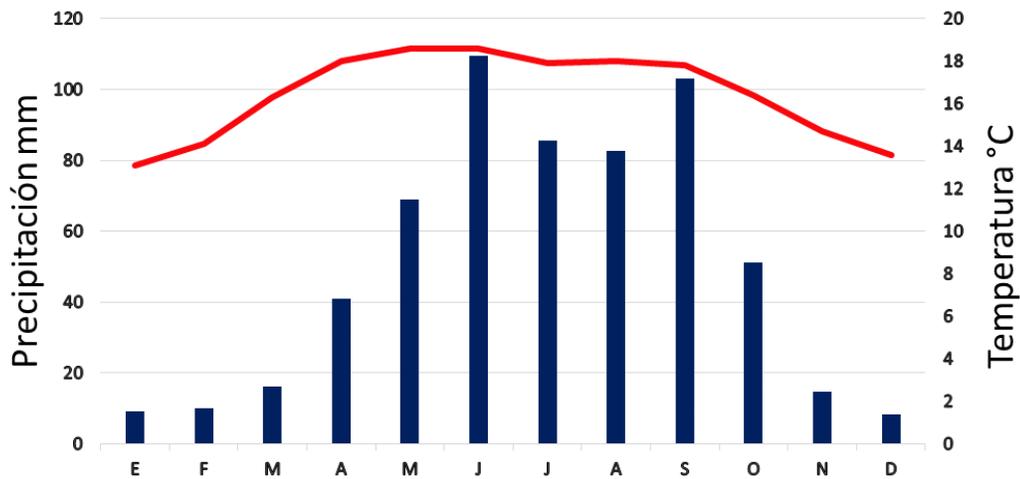


Figura 3: Promedios de precipitación y temperatura para el municipio de Ixtacamaxtitlán, Puebla. Los valores son promedios de 1951 - 2010. Datos obtenidos del Servicio Meteorológico Nacional. Estación 00021047. En color rojo se muestra la temperatura promedio mensual y con barras en azul la precipitación promedio mensual.

Objetivos:

- Determinar si en la serpiente de cascabel *Crotalus ravus* existe dimorfismo sexual.
- Evaluar si las diferencias o similitudes sexuales en la forma del cuerpo (cabeza y/o cola) se deben a trayectorias de crecimiento diferencial o si estas diferencias se presentan desde tempranas etapas de desarrollo.
- Contribuir al conocimiento sobre la biología reproductiva de *Crotalus ravus*.

Antecedentes

No existen estudios puntuales sobre la reproducción y/o dimorfismo sexual de *C. ravus*, sin embargo existen reportes de datos relacionados sobre esta especie. Gloyd (1978) reporto el número de escamas ventrales, registrando entre 139-152, en machos entre, 144- 149, en hembras, las escamas caudales, de 28 a 31, en machos y de 19 a 25 en hembras. Posteriormente en 2004 Campbell y Lamar reportaron el número de escamas ventrales es similar tanto en machos como en hembras, siendo entre 136 a 150 y de 138 a 149, escamas, respectivamente. En ambos casos el número similar de escamas puede ser un reflejo del tamaño en esta especie.

Uribe-Peña *et al.* (1999) En un trabajo sobre los anfibios y reptiles de las serranías del Distrito Federal, reportan que machos y hembras de *C. ravus* tienen tamaños similares (LHC = 475 y 485 mm, respectivamente), donde aparentemente el dimorfismo sexual no es evidente en esta especie. Contrastando con la generalidad de la familia *Viperidae* en donde los machos presentan mayores dimensiones del cuerpo (Cox *et al* 2007). La explicación más socorrida a este fenómeno es la lucha por acceso a las hembras (Shine 1994). Otra estructura donde se presenta el dimorfismo sexual en serpientes es en el tamaño y forma de la cabeza. En la familia *Viperidae* se ha logrado relacionar con la diferencia en la alimentación, en lo sexos como es el caso de *Agkistrodon piscivorus* (Shawn *et al* 2004). Debido a que los datos que se tiene de la especie provienen de estudios herpetofaunísticos donde solo se reporta dimorfismo en cuanto a la longitud de los organismos sin explorar las posibles diferencias sexuales en la cabeza, por lo que es importante estudiar el caso de *Crotalus ravus*.

En cuanto a la biología reproductiva de esta especie solo se tienen los registros de Armstrong y Murphy (1979). En donde se reporta el nacimiento de tres camadas de *C. ravus*. Los tamaños de camada fueron tres, siete y siete crías. Los dos primeros nacimientos ocurrieron en mayo de 1974 mientras que el tercero fue en junio de 1975. Las tres hembras procedieron de Huitzilac, Morelos. Debido a la escasa información de esta especie es importante contribuir al conocimiento sobre su biología reproductiva

Método

Se realizaron 12 salidas a la zona de estudio, de agosto de 2013 a noviembre de 2014, con una duración de tres días. Se buscaron serpientes durante las horas de luz natural. Se revisaron todos los sitios que potencialmente podían albergar serpientes (debajo magueyes, rocas, troncos caídos, etc.). Se buscó en zonas de cultivo y en áreas de vegetación nativa.

Si bien se recolectó un buen número de ejemplares (cerca de 40), muchos de ellos fueron pequeños e inadecuados como para inferir adecuadamente el grado de dimorfismo presente en la población. Además, hubo una variación notable en el tamaño de los adultos. En consecuencia, con el fin de aumentar el tamaño de muestra, también se examinaron los ejemplares de la Colección Nacional de Anfibios y Reptiles del Instituto de Biología y el material alojado en la colección herpetológica de la FES Zaragoza. Algunos de los ejemplares de museo procedieron de un área distinta a la zona de estudio (Morelos, Distrito Federal y México).

Trabajo de laboratorio

Toma de medidas

Los ejemplares capturados se transportaron al Museo de Zoología dentro de bolsas hechas con tela flexible y relativamente gruesa. Con el fin de disminuir al máximo el riesgo de una mordedura, antes de registrar las medidas corporales correspondientes se sedó al organismo con cloroformo. Se utilizó una cantidad moderada del anestésico (0.05 ml) para no dañar a la serpiente y mantenerla sedada por alrededor de 10 minutos. En seguida se le introdujo en un tubo de acrílico marca Olmec (Figura 4). Las medidas correspondientes se realizaron mientras el organismo se encontraba sedado.



Figura 4 Tubos de acrílico transparente donde se colocaron las serpientes y un ejemplar de *Crotalus ravus* en durante su medición

Durante su permanencia en el museo (hasta la siguiente salida al campo) las serpientes se mantuvieron en terrarios separados (80 x 40 x 40 cm). Se les proporcionó luz y calor artificial con focos de 200 watts y se mantuvo un ciclo de luz oscuridad de 12 x 12 horas. También se les proporcionó agua y se les alimentó con ratas adultas o lactantes (en el caso de serpientes pequeñas). Posteriormente los ejemplares se devolvieron al área de estudio.”

Sólo una de las serpientes hembras transportadas al museo se encontraba preñada. Esta serpiente se manejó de manera similar a las otras. La serpiente dio a luz 15 días después de ser transportada al laboratorio. Con el fin de asegurar el buen estado del ejemplar, después del parto, se le mantuvo durante un mes en laboratorio bajo las mismas condiciones que los demás ejemplares. Excepto la hembra preñada, la cual permaneció en laboratorio por más tiempo, todos los demás organismos fueron regresados a la zona de estudio una o dos semanas después del registro de datos.

A cada ejemplar, de campo o de museo, se le registraron las siguientes medidas corporales (Figura 5) (i) longitud hocico cloaca (LHC), medida de la punta del hocico a la cloaca , (ii) longitud de la cola (LCOL), de la cloaca al inicio del cascabel , (iii) ancho de la cabeza (ACAB), medida en la parte más ancha de la misma, (iv) longitud de la cabeza (LCAB), medida de la punta del hocico a la parte posterior del mismo, (v) distancia inter ocular (DIO), la

distancia entre las escamas pre oculares y peso corporal (PC) para este caso se omitiendo ejemplares de museo). La LHC se tomó con la ayuda de una cinta métrica flexible graduada en mm. Las demás dimensiones corporales se registraron con un vernier graduado en décimas de mm. El peso se registró con la ayuda de una bolsa de lona (previamente pesada) la cual contuvo a la serpiente y una balanza digital portátil con precisión de 0.001 gr.

En la mayoría de las especies de serpientes los machos tienen la base de la cola más ancha que la de las hembras. También poseen colas más largas. Sin embargo, si no se tienen ejemplares del mismo tamaño es difícil conocer con seguridad el sexo de una serpiente. Por esta razón, se determinó el sexo de jóvenes y adultos con la ayuda de una sonda. Simplemente se introdujo una sonda lubricada en la cloaca de la serpiente. En las hembras la sonda penetró solo superficialmente mientras que en los machos se introdujo hacia dentro de la cavidad hemipeneal. En el caso de las crías se distinguieron los sexos al presionar ligeramente con el pulgar la región cloacal. En los machos emergió uno o los dos hemipenes de su cavidad hemipeanal.

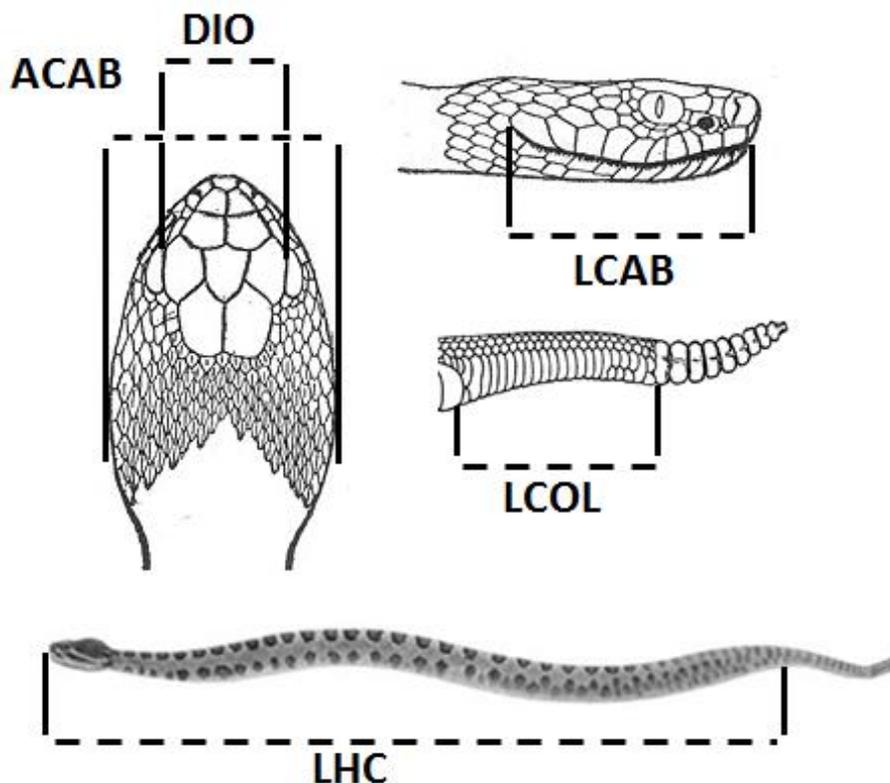


Figura 5. Medidas morfométricas registradas en la serpiente de cascabel *Crotalus ravus*. ACAB = Ancho de la Cabeza, DIO = Distancia Inter Ocular, LCAB = Longitud de la Cabeza, LCOL = Longitud de la Cola y LHC = Longitud Hocico Cloaca.

Se disectaron las hembras de museo que se encontraban preñadas. Los datos que se registraron fueron: (i) fecha de captura, (ii) longitud hocico cloaca de la hembra y (iii) tamaño de camada. Estos mismos datos (además de la fecha de parto) se registraron para el caso de la hembra que tuvo crías en cautiverio. También, con el fin de conocer si el dimorfismo sexual presente en adultos está o no presente en las crías, a cada neonato se le tomaron las mismas medidas que a los adultos (ver arriba).

La LHC de la hembra preñada más pequeña se consideró como la talla a la que se alcanza la madurez sexual. Dado el bajo número de hembras preñadas examinadas la estimación de esta talla es tentativa. No obstante, ante la ausencia de datos más precisos, se consideró este valor para distinguir entre adultos y jóvenes y considerar únicamente a los primeros en la evaluación del dimorfismo sexual.

Análisis Estadísticos

Las serpientes adultas variaron ampliamente en tamaño. Por otro lado, la suavización de histogramas por medio de estimadores de densidad por Kernel (EDKs) sugirió que algunas variables morfométricas podrían alejarse sustancialmente de la normalidad (la mayoría de las variables surgieron como multimodales). Se utilizó el método de Bhattacharya que está diseñado para estimar los componentes gaussianos en distribuciones mezcladas (Salgado-Ugarte *et al.* 2005). Debido a que el número de componentes gaussianos entre los sexos no fue homogéneo no pudieron compararse. No obstante, una comparación de matrices de varianza covarianza demostró la existencia de homocedasticidad en las variables. Ante esta perspectiva se decidió realizar diferentes pruebas estadísticas con el fin de detectar objetivamente la presencia o ausencia de dimorfismo sexual. La detección de diferencias sexuales significativas en alguna variable por dos o más pruebas se consideró como evidencia de dimorfismo sexual.

Se compararon las distribuciones de cada variable (ACAB, DIO, LCAB, LCOL y LHC) de machos y hembras mediante pruebas de Kolmogórov-Smirnov. También se realizó un análisis multivariado de covarianza (ANMUCOVA) considerando al sexo como variable categórica. La variable continua fue la LHC y las dependientes fueron el ACAB, el DIO, la LCAB y la LCOL. En seguida se realizaron análisis de covarianza univariados con el fin de detectar qué variables difieren entre los sexos.

Finalmente se realizó un análisis discriminante para conocer que variables separaban mejor a los sexos. Primero se corrió el análisis discriminante utilizando todas las variables morfométricas (ACAB, DIO, LCAB, LCOL y LHC). Para encontrar la combinación que mejor discrimine a los sexos, se corrieron los análisis omitiendo distintas variables. Se usaron las combinaciones obtenidas utilizando cuatro, tres y dos variables.

A las variables donde se detectó el dimorfismo sexual se les aplicó el índice de dimorfismo sexual, propuesto por Lovich y Gibbons (1992) para

cuantificar el nivel de dimorfismo sexual en las variables, se usaron los promedios de los organismos adultos en la siguiente fórmula.

$$IDS = \frac{\text{longitud del sexo mas grande}}{\text{longitud del sexo mas pequeño}} - 1$$

Con la finalidad de conocer si existe una relación entre el tamaño de los organismos y los factores ambientales que dominan en las diferentes zonas de origen de estos. Se calcularon coeficientes de determinación (R^2 ajustada) entre la LHC con la altitud y la temperatura promedio anual de las zonas de procedencia de las serpientes. Los datos climáticos de temperatura promedio se obtuvieron de Wordclim versión 1.4 (Hijams *et al* 2005) estos fueron cruzados con las coordenadas para obtener un perfil climático.

Con el fin de examinar el patrón de crecimiento de las dimensiones corporales que pudiesen resultar sexualmente dimórficas, se utilizó la ecuación alométrica $Y = \alpha X^\beta$. En esta ecuación Y es la variable cuyo patrón de crecimiento se desea investigar (por ejemplo, el ancho de la cabeza) y X la variable predictiva, en este estudio la LHC. Los parámetros α y β son constantes. El parámetro que nos permite inferir el patrón de crecimiento del rasgo involucrado es β y puede considerarse como un cociente de tasas o velocidades de crecimiento (tasa de crecimiento de Y/tasa de crecimiento de X). Por lo tanto, un valor de β igual a 1.0 sugiere que el crecimiento de la variable examinada (Y) es isométrico (crece a la misma velocidad que la variable predictiva). Un valor de $\beta > 1.0$ sugiere similarmente alometría positiva y un valor de $\beta < 1.0$ alometría negativa.

Se utilizó la regresión lineal por ejes máximos reducidos (EMR). Se transformaron los datos a logaritmo base 10 y posteriormente se hizo la regresión EMR, con la cual se obtuvo la pendiente (índice de alometría) y la ordenada de origen. Como último paso se compararon las pendientes (índice de alometría) con pruebas de t modificadas para igualdad de pendientes, con el fin de determinar si existen diferencias significativas entre los índices de alometría de los sexos. Esto se realizó de manera independiente para los adultos y para los jóvenes.

Todas las pruebas se realizaron con un nivel de significancia del 0.05 con el programa STATA v.11 StataCorp.

Reproducción

Para poder distinguir adultos de jóvenes es necesario conocer la talla a la que se alcanza la madurez sexual. En las serpientes de cascabel es extremadamente difícil estimar confiablemente la talla a la que se alcanza la madurez sexual, si no se tienen organismos desde su nacimiento, ya que el crecimiento de las serpientes de cascabel es variable en función de la adquisición de recursos y la eficiencia de conversión, adicionalmente, puede ser influenciado por factores ambientales como la temperatura (Jørgensen y Nicholson 2007), como en el caso de *C. willardi* (Holycross y Goldberg 2001). No existen estudios donde se determine la talla a la que se alcanza la madurez sexual en *C. ravus*. En este estudio, la hembra preñada más pequeña obtuvo una medida de LHC de 387 mm. Ésta medida fue el parámetro para segregar hembras y machos adultos de los organismos jóvenes.

Se calculó un coeficiente de determinación entre la LHC y el número de crías, con el fin de conocer si entre mayor sea el tamaño de la madre mayor es el número de crías. Adicionalmente se estimó la masa relativa de la camada de la hembra. Este índice se define como el peso de las crías entre el peso de la hembra sin las crías (Shine 1992).

Resultados

Se revisó un total de 69 organismos este el estudio (30 machos, 36 hembras). Los organismos capturados en campo fueron 39 ejemplares, (23 machos y 16 Hembras). Los organismos de colecciones científicas fueron 30. De éstos, 20 procedieron de la CNAR IB, UNAM (siete machos y 13 hembras) y 10 del MZFZ FES Zaragoza, UNAM (tres machos y siete hembras).

Reproducción

En cuanto a la reproducción se analizaron cinco hembras preñadas (una capturada y 4 ejemplares de museo). Las hembras gestantes tuvieron un promedio de LHC de 463.69 mm (387.6 - 512) de LHC. Tamaño de la camada encontrado fue de 6 ± 0.316 crías por camada, variando entre cinco y siete. Se encontró una correlación positiva de $R^2 \text{ Aju.} = 0.747$ $p = 0.037$ entre la LHC y el número de crías. Es decir, hembras más grandes gestan más crías.

Se encontró sólo una hembra gestante, capturada el 12 de junio de 2014, la cual dio a luz el 1 de Julio de 2014. Tuvo un total de cinco crías (dos machos y tres hembras) más un huevo con una serpiente pobremente desarrollada. Los resúmenes estadísticos de los caracteres registrados se muestran en la Tabla 1.

La LHC de la madre fue 445.18 mm con un peso corporal de 71.814 g. Se calculó la masa relativa de la camada y se obtuvo un valor de $= 0.4295$.

Tabla 1: Promedio \pm 1ES (mínimo - máximo) de las medidas registradas a las crías nacidas en laboratorio. LHC = longitud hocico-cloaca, LCOL = Longitud de la Cola, LT = Longitud Total y PC = Peso Corporal n = tamaño de muestra

Sexo	LHC	LCOL	LT	PC	N
Machos	166.63 \pm 3.16 (163.4 – 169.8)	17.86 \pm 1.33 (16.53 – 19.2)	184.5 \pm 4.5 (16.53 – 6.36)	5.93 \pm 0.53 (5.39 – 6.47)	2
Hembras	157.98 \pm 0.43 (157.31 – 158.8)	13.98 \pm 0.41 (13.2 – 14.6)	172.06 \pm 0.17 (171.8 – 172.4)	5.63 \pm 0.08 (5.49 – 5.8)	3

Al comparar la LHC con el mes en que fueron capturadas las serpientes, encontramos que la mayor cantidad de organismos con medidas similares a las nacidas en el laboratorio, se concentran en el mes agosto (Figura 6) el cual es uno de los meses con mayor precipitación en la zona de estudio (Figura 3)

Dimorfismo Sexual

Con 37 organismos adultos (13 machos y 24 hembras) en el análisis de EDKs se encontró que las distribuciones de la LHC, LCOL y LCAB fueron multimodales, debido a esto los promedios de las variables no son buenos parámetros de comparación, (Tabla 2) Una distribución multimodal se considera como una mezcla de distribuciones. Es posible considerar que cada moda representa un grupo más o menos homogéneo con distribución gaussiana. Por lo anterior se utilizó el método de Bhattacharya para calcular los componentes gaussianos de las distribuciones mezcladas (Tabla 3) (Figura 7). Debido a la heterogeneidad número de componentes entre machos y hembras no fue posible la comparación de los mismos. Al realizar la comparación de dos matrices de covarianza no se encontraron diferencias significativas en la prueba de χ^2 con $\chi^2 = 7.260$ $p = 0.997$ $Gl = 15$. Por lo que se aplicaron pruebas de Kolmogórov – Smirnov en las que solo se encontró diferencias en ACAB (Tabla 4)

Dimorfismo Sexual

Tabla 2: Promedios \pm 1E (mínimo - máximo) para jóvenes y adultos de ambos sexos. LHC = longitud hocico-cloaca, LCOL = Longitud de la Cola, ACAB = Ancho de la Cabeza, LCAB = Longitud de la Cabeza, y DIO = Distancia Inter Ocular. n = tamaño de muestra. El paréntesis adicional en la columna correspondiente a PC indica el número de organismos a los que se les registró el peso fresco.

Grupo	LHC(mm)	LCOL(mm)	ACAB(mm)	LCAB(mm)	DIO(mm)	PC(g)	n
Machos Adultos	560.35 \pm 28.30 (389 - 696)	53.59 \pm 3.13 (36.7 - 71.61)	20.61 \pm 1.25 (13.78 - 29.32)	28.09 \pm 1.09 (21.7 - 35.42)	10.35 \pm 0.38 (7.42 - 12.14)	169.49 \pm 40.86 (46.24 - 347)(7)	13
Machos Jóvenes	260.01 \pm 16.31 (169 - 364)	23.16 \pm 1.76 (12.59 - 37)	10.75 \pm 0.50 (7.44 - 14.58)	16.85 \pm 0.62 (11.74 - 21.26)	7.84 \pm 0.25 (5.58 - 9.57)	22.41 \pm 7.10 (3.586 - 98.5)(14)	20
Hembras Adultas	482.29 \pm 15.05 (387 - 621)	38.64 \pm 2.34 (25.55 - 75.36)	16.95 \pm 0.56 (11.35 - 21.95)	25.71 \pm 0.63 (20.95 - 31.28)	8.94 \pm 0.21 (6.89 - 12.27)	75.31 \pm 27.70 (56.78 - 209)(6)	24
Hembras jóvenes	239.36 \pm 23.01 (168.17 - 372.55)	21.67 \pm 1.35 (12.69 - 26.69)	11.97 \pm 0.81 (8.36 - 16.28)	15.37 \pm 1.38 (10.01 - 22.73)	7.40 \pm 0.19 (6.7 - 8.5)	13.85 \pm 5.78 (8.06 - 19.64)(2)	10

Tabla 3: Componentes gaussianos calculados de las variables morfométricas registradas.

Sexo	# Componente	\bar{X}	D. Stdr.	n
Longitud Hocico Cloaca				
Hembras	Componente 1	443.45	61.64	11
	Componente 2	581.31	39.41	6
	Componente 3	668.84	43.43	7
Machos	Componente 1	470.31	66.01	5
	Componente 2	633.53	70.43	8
Longitud de la Cola				
Hembras	Componente 1	29.79	6.73	16
	Componente 2	46.21	7.60	7
	Componente 3	71.97	5.68	1
Machos	Componente 1	40.02	7.28	5
	Componente 2	51.28	6.07	2
	Componente 3	63.59	8.83	7
Distancia Inter Ocular				
Hembras	Componente 1	8.90	1.01	24
	Componente 2	12.26	0.52	1
Machos	Componente 1	8.03	0.93	1
	Componente 2	10.93	1.09	11
Ancho de la Cabeza				
Hembras	Componente 1	10.70	1.34	2
	Componente 2	15.77	1.89	16
	Componente 3	19.74	1.71	6
Machos	Componente 1	13.46	1.86	1
	Componente 2	19.76	3.43	11
	Componente 3	28.93	2.29	2
Longitud de la Cabeza				
Machos	Componente 1	28.56	3.87	13
Hembras	Componente 2	25.71	3.10	24

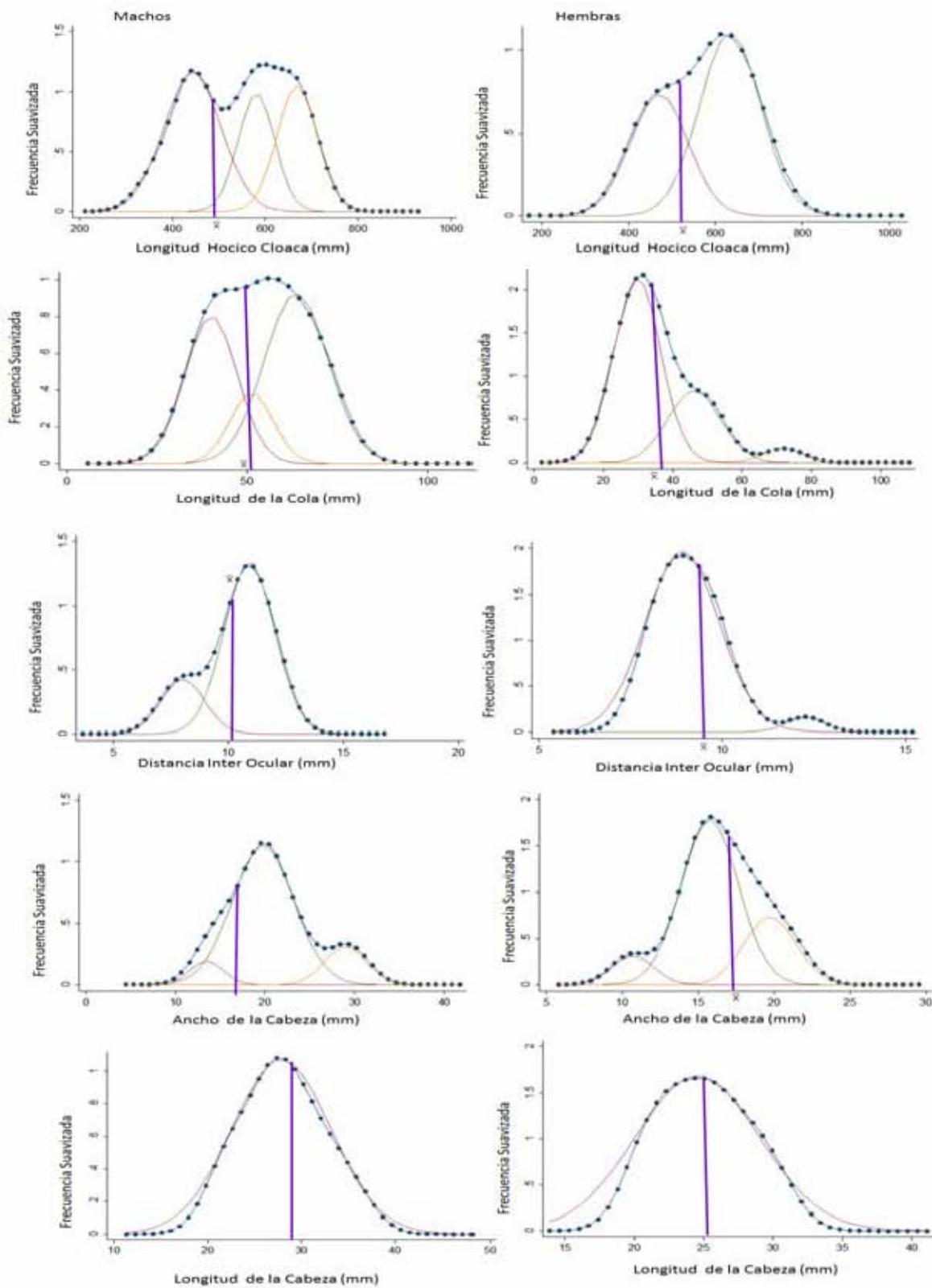


Figura 7 Componentes gaussianas de las distribuciones mezcladas de las medidas morfométricas. Línea azul con círculos es la distribución mezclada de las variables, las líneas sencillas verdes guindas y amarillas son los componentes gaussianos estimados, de morado la media

Tabla 4: Resultados de los análisis Kolmogórov–Smirnov. LHC = longitud hocico-cloaca, LCOL = Longitud de la Cola, ACAB = Ancho de la Cabeza, LCAB = Longitud de la Cabeza, y DIO = Distancia Inter Ocular. Si $D \geq D_{\alpha} (*)$ se consideró que las distribuciones de la variable involucrada fueron sexualmente diferentes. Para el cálculo de D_{α} se consideró $\alpha = 0.05$

Variable	D	D_{α}
LHC	0.0361	0.4676
LCOL	0.2050	0.4676
ACAB(*)	0.2341	0.0172
LCAB	0.1104	0.4676
DIO	0.2450	0.4676

Se realizó un análisis ANMUCOVA, en el cual se encontraron diferencias significativas entre los sexos ($F = 3.40$ $p = 0.0204$). Cuando se encontraron diferencias significativas, se realizaron pruebas ANCOVA a cada variable (Tabla 5) en donde se encontraron diferencias significativas en la LCOL.

Tabla 5: Resultados de los ANCOVA. LCOL = Longitud de la Cola, ACAB = Ancho de la Cabeza, LCAB = Longitud de la Cabeza, y DIO = Distancia Inter Ocular.

Variable	F	P
LCOL(*)	5.077	0.030
ACAB	1.813	0.187
LCAB	0.004	0.944
DIO	3.773	0.060

Análisis discriminante

En los distintos análisis de función discriminante se utilizaron todas las medidas registradas (Tabla 6) Las variables Longitud de la Cola y la Distancia Inter Ocular resultaron ser las que presentan un mayor éxito en la función discriminante para separar a los sexos (Tabla 7) (Figura 8)

Tabla 6: Tasa de éxito de la función discriminante con las medidas LHC, LCOL, ACAB, LCAB y DIO.

Sexo Real		Clasificado		Total
		Machos	Hembras	
Machos	n	10	3	13
	%	76.92	23.08	100
Hembras	n	3	21	24
	%	12.50	87.50	100
Total	n	13	24	37
	%	35.14	64.86	100

Tabla 7: Tasa de éxito de la función discriminante obtenida con base en los valores de LCOL y DIO.

Sexo	Clasificado		Total
	Machos	Hembras	
Machos	n	11	13
	%	84.62	100
Hembras	n	4	24
	%	16.67	100
Total	n	15	37
	%	40.54	100

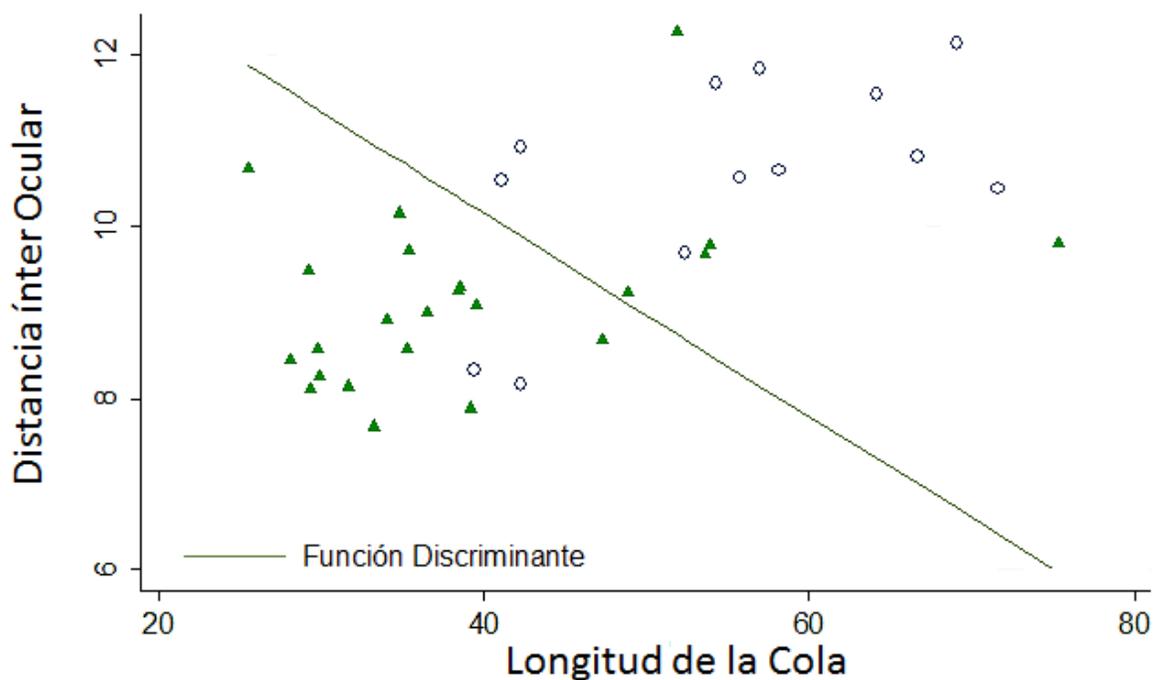


Figura 8: Diagrama de dispersión que muestra las dos variables con el mayor poder discriminatorio (distancia interocular y longitud de la cola). Hembras = triángulos verdes, machos = círculos claros.

El análisis Kolmogórov- Smirnov mostró diferencias significativas en cuanto al ancho de la cabeza, (Tabla 4) pero este resultado no se repitió con los análisis ANCOVA y análisis discriminante. En el análisis de ANCOVA (Tabla 5), la LCOL mostró diferencias significativas, mientras que la DIO, su valor crítico estuvo muy cerca de mostrar diferencias significativas. Las medidas morfométricas de Longitud de la cola y distancia inter ocular son las variables que presentan dimorfismo sexual, en el análisis discriminante (Figura 7) Por lo tanto la LCOL y la DIO son las variables en las que se encontró dimorfismo sexual.

La Distancia inter ocular tuvo un índice de dimorfismo sexual de 0.157, lo que significa que los machos son un 15% más grandes que las hembras, en cuanto a la distancia inter ocular.

Para la Longitud de la Cola, el índice de dimorfismo sexual resultó de 0.386 lo que significa que los machos son 38% más grandes que las hembras, en cuanto a la longitud de la cola.

En la búsqueda de una relación, entre el tamaño de los organismos y factores ambientales en las zonas de origen de estos. En cuanto a la LHC y la altitud se encontró una correlación negativa moderada y altamente significativa (Pearson= -0.4044 y $p = 0.000$ $n = 65$) lo cual indica que a mayor altitud menor la LHC. En contraste la relación entre la LHC y las temperaturas promedio, se encontró una moderada correlación, altamente significativa (Pearson= 0.4410 y una $p = 0.000$ $n = 64$) (Figura 9)

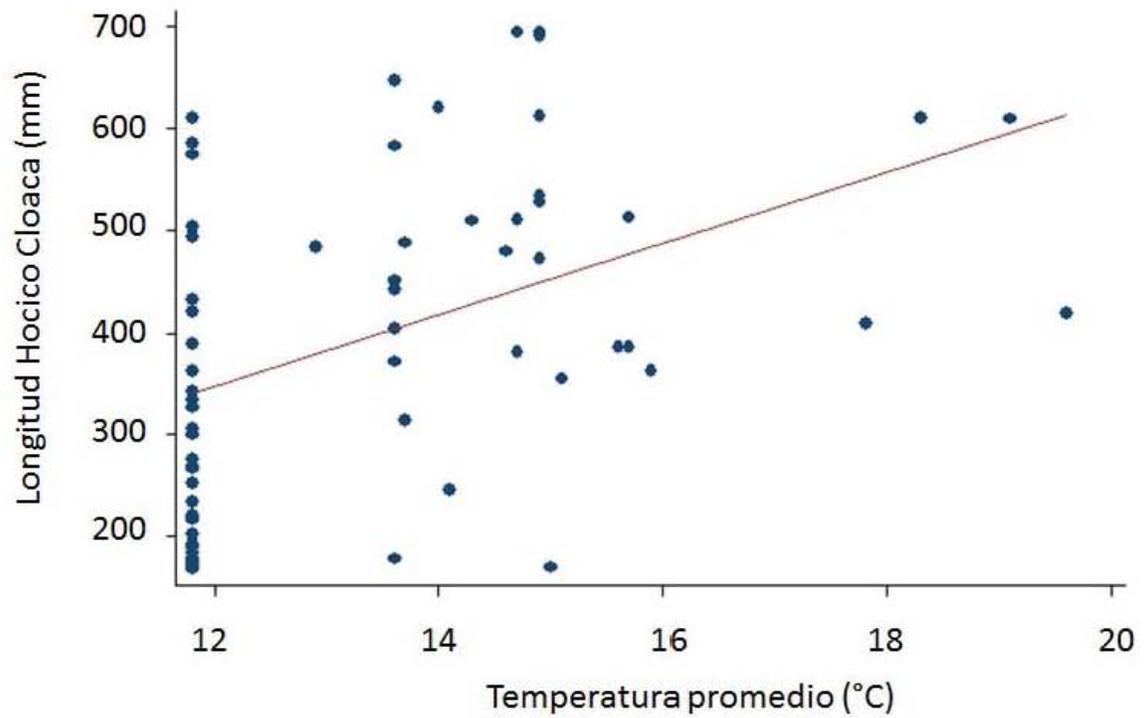
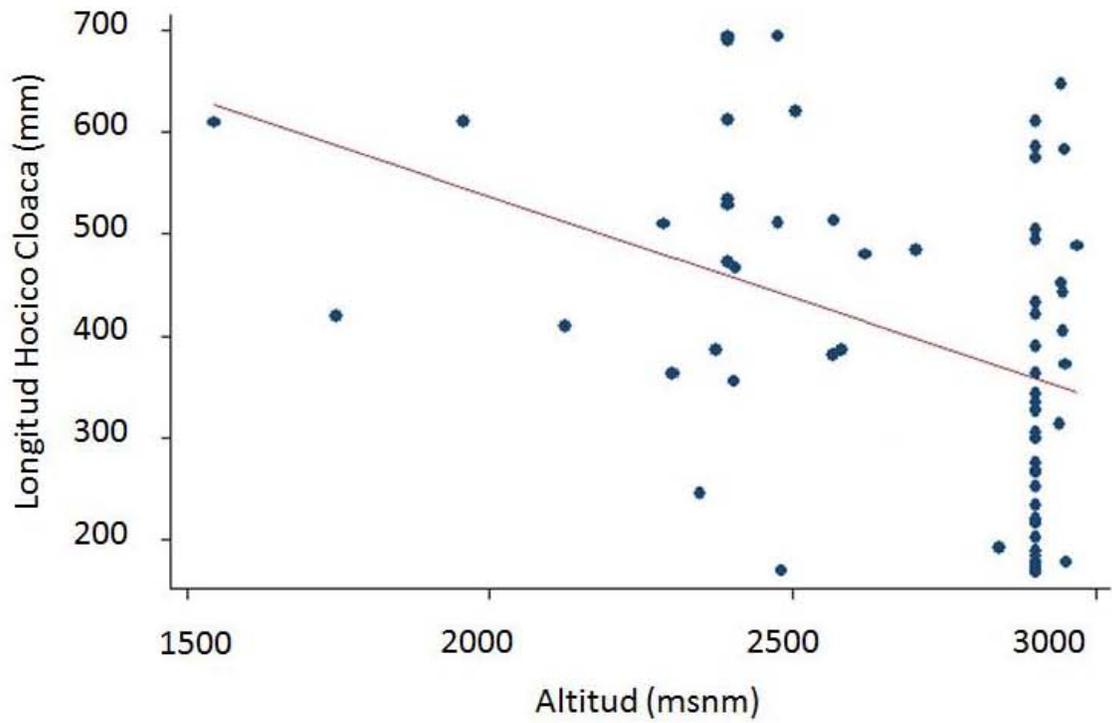


Figura 9: Graficas de relación entre la LHC con la altitud y la temperatura promedio anual de las zonas de origen de cada organismo.

Patrones de escala alométrica.

En la evaluación de escala alométrica de la LCOL en los adultos, la regresión (EMR) arrojó para las hembras una pendiente de $m = 1.739$, con un intervalo de confianza de 1.679 a 1.798 y ordenada de origen de $b = -3.087$, En el caso de los machos arrojó una pendiente de $m = 1.205$ con un intervalo de confianza 1.023 a 1.386 y una ordenada de origen de $b = -1.588$. (Figura 10). Se les realizó una prueba de t de student modificada para comparar las pendientes entre machos y hembras, con el fin de conocer si las trayectorias de crecimiento son distintas, pero no se encontraron diferencias significativas con valores $t = 1.15$ y $p = 0.129$.

Ancho de la Cabeza

Esta el caso del ACAB, la regresión (EMR) arrojó como resultado, en los machos, una pendiente $m = 1.240$, con un intervalo de confianza de 1.110 a 1.369, y una ordenada de origen $b = -2.099$. Para las hembras se obtuvo una pendiente $m = 1.127$, con un intervalo de confianza de 1.082 a 1.171 y $b = -1.794$, (Figura: 10). Al realizar la prueba de t para comparar las pendientes, no se encontraron diferencias significativas entre los sexos con valores de $t = 0.583$ y $p = 0.281$

Distancia Inter Ocular

Para el caso de la DIO, la regresión arrojó como resultado para los machos una pendiente $m = 0.708$, con un intervalo de confianza de 0.601 a 0.814 y una ordenada de origen de $b = -0.926$. En las hembras se obtuvo una pendiente $m = 0.695$, con intervalo de confianza de 0.641 a 0.748 y una ordena de origen $b = -0.903$ (Figura 10). Se realizó una prueba t para comparación de pendientes, pero no se encontraron diferencias significativas con valores de $t = 0.060$ y $p = 0.476$.

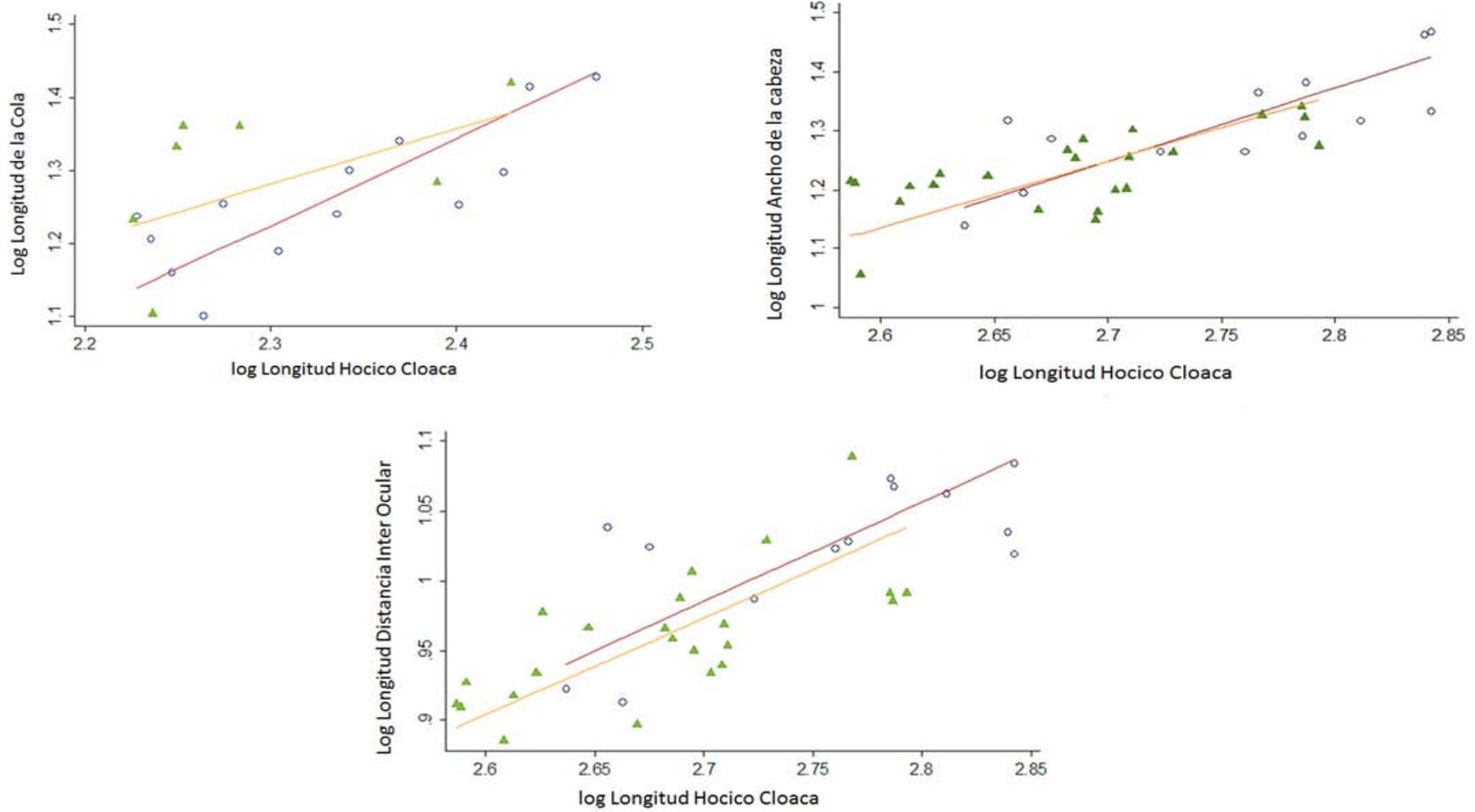


Figura 10. Relaciones entre la longitud hocico cloaca y la longitud de la cola, el ancho de la cabeza y la distancia interocular en hembras y machos adultos de *Crotalus ravus*. Las líneas moradas indican machos y las anaranjadas hembras. Hembras = triángulos verdes, machos = círculos claros.

Jóvenes

Además se realizaron regresión EMR y comparaciones de pendientes entre sexos con los organismos que aún no alcanzan la madurez sexual.

En el caso de la LCOL, la regresión por EMR arrojó como resultado para los machos una pendiente $m = 1.195$, con un intervalo de confianza de 1.111 a 1.278, con una ordenada de origen $b = -1.524$. Para las hembras se obtuvo una pendiente $m = 0.764$, con un intervalo de confianza de 0.473 a 1.054 y una ordenada de origen $b = -0.476$ (Figura 11). Se realizó una prueba t de igualdad de pendientes, donde se encontraron diferencias significativas con valores de $t = 2.77$ y $p = 0.004$.

Distancia Inter Ocular

En la regresión la DIO dió como resultado para los machos, una pendiente de $m = 0.499$, con un intervalo de confianza de 0.440 a 0.557 y una ordenada de origen $b = -0.315$. Para el caso de las hembras se obtuvo una pendiente $m = 0.273$ con un intervalo de confianza de 0.072 a 0.473, y una ordenada de origen $b = 0.224$ (Figura 11). Se realizó una prueba t para comparar pendientes, pero no se encontraron diferencias significativas con valores de $t = 0.886$ y $p = 0.317$.

Ancho de la Cabeza

Se realizó la regresión entre la LHC y el ACAB. En los machos se obtuvo una pendiente $m = 0.742$ con un intervalo de confianza de 0.677 a 0.806, con una ordenada de origen $b = -0.758$. Para las hembras se obtuvo una pendiente $m = 0.719$ con un intervalo de confianza 0.486 a 0.951, con una ordenada de origen $b = -0.629$ (Figura 11). No se encontraron diferencias significativas al realizar pruebas de igualdad entre pendientes con valores de $t = 0.010$ y $p = 0.495$

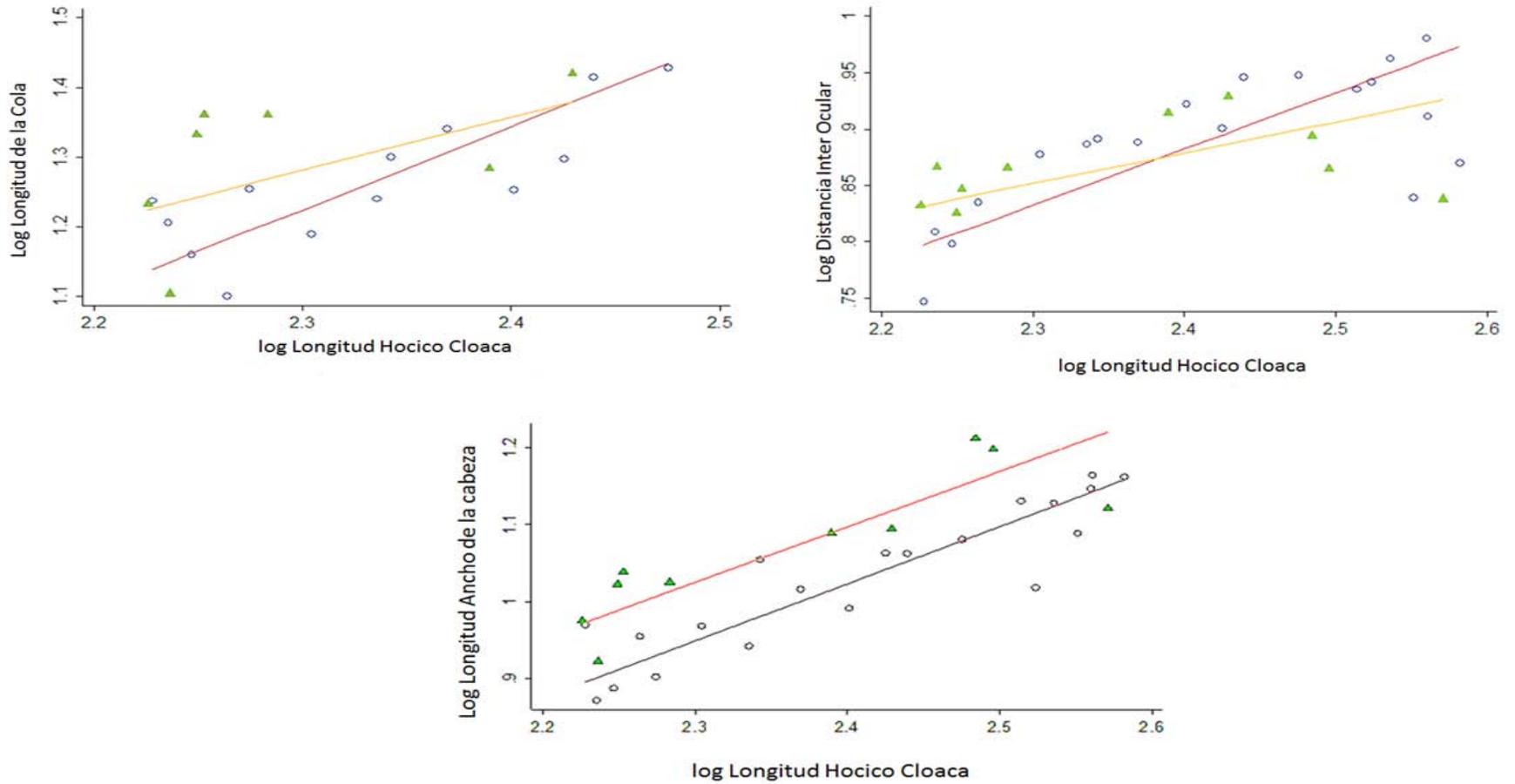


Figura 11: Patrón de escala alométrica entre los machos y hembras jóvenes con valores transformados mediante log (10). Con la letra (A): regresión entre LCOL y LHC, (B) regresión entre DIO y LHC, (C) regresión LCAB y LHC. Hembras = triángulos verdes, machos = círculos claros.

Las medidas morfométricas mostraron distribuciones mezcladas las cuales se compararon con pruebas de Kolmogórov - Smirnov donde, sólo las distribuciones del acho de la cabeza resultaron diferentes.

El análisis ANMUCOVA mostró diferencias significativas entre los sexos. En los análisis individuales de covarianza solo se encontró que la longitud de la cola mostró diferencias significativas.

El análisis discriminante mostró que las variables que mejor muestran diferencias entre los sexos son la longitud de la cola y la distancia inter ocular, en las cuales los machos presentaron un mayor tamaño en una proporción de 38% y 15% respectivamente.

En cuanto al crecimiento de las partes corporales, sólo se encontraron diferencias significativas en el crecimiento relativo de la longitud de la cola en los organismos jóvenes, teniendo los machos una pendiente mayor y por lo tanto un crecimiento mayor de la cola en comparación de las hembras.

Discusión

Crotalus ravus presenta nacimientos al principio del mes de julio, durante la época de lluvias al igual que *C durissus* (Barros *et al* 2012, Solórzano y Cerdas 1988), *C catalinensis*, (Aranud *et al*, 2008) y *C atrox*, (Taylor y Denardo 2005), *C willardi* (Holycross y Golberg 2001). Es posible que estos vipéridos nazcan en la época de mayor humedad, por la mayor disponibilidad de alimento durante esta época del año, ya que en las serpientes durante sus primeras etapas de vida, los artrópodos son parte importante de su dieta.

La masa relativa de la camada que se obtuvo de *C. ravus* fue de 0.42. Esto representa un esfuerzo de casi la mitad del peso de la madre dedicado a la reproducción. El tamaño de la camada varía entre cinco y siete individuos, un intervalo similar al reportado por Gloyd (1978) el cual fue entre tres y nueve crías, en los años de 1974 y 1975. Se encontró una correlación positiva entre el tamaño de la madre y el número de crías. Las crías nacen con una LHC promedio de 161.44 mm y un peso promedio de 5.75 gramos.

Dimorfismo sexual

Los pocos ejemplares involucrados no permitieron evaluar la presencia de variación geográfica en el dimorfismo sexual. De este modo, y debido a que no es común que el dimorfismo sexual se manifieste de manera diferente en distintas poblaciones de una misma especie, se decidió considerar a todos los ejemplares de museo en los análisis. Por lo tanto, si bien esto permitió respaldar estadísticamente los resultados respecto la presencia de dimorfismo, debe considerarse con reserva la estimación respecto al grado en el que se presenta

En *Crotalus ravus* el dimorfismo sexual no es evidente. Algunos autores han mencionado que aparentemente no se presenta dimorfismo sexual en esta serpiente (Uribe-Peña *et al* 1999, Campbell y Lamar 2004). En este estudio se encontró dimorfismo sexual en la distancia interocular y en la longitud de la

cola. No se encontró diferencia en el tamaño del cuerpo siendo este el rasgo más comúnmente reportado como dimórfico.

Se encontró dimorfismo sexual en la longitud de la cola. Este carácter representa el mejor carácter que muestra el dimorfismo sexual evidente en *C. ravus*. Se encontró que los machos tienen colas 38% más grandes que las hembras. Las rectas de crecimiento mostraron diferencias en el crecimiento relativo de la cola, los machos presentaron un mayor crecimiento en esta parte corporal durante su juventud. En cambio, durante el crecimiento hasta el estado maduro esta diferencia de los organismos desaparece. La presencia de esta característica dimórfica regularmente se le atribuye a los hemipenes. Este fenómeno encontrado en *C. ravus* se ha encontrado en otras serpientes de cascabel como es el caso de *Sistrurus miliaris* (Bishop *et al* 1996).

La distancia inter ocular y el ancho de la cabeza son dos medidas que evalúan las proporciones de la cabeza en relación con el cuerpo. El hecho de que ambas medidas no hayan se comportado de la misma manera puede deberse a la fisiología de los vipéridos, ya que los sacos de veneno se encuentran en la parte posterior de la cabeza causando una enorme variación en este aspecto. Por otra parte la diferencia de la parte frontal de la cabeza presentó dimorfismo sexual, siendo los machos 15% más grandes que las hembras. Al realizar las trayectorias de crecimiento tanto adultos como en jóvenes no se encontraron diferencias sexuales significativas en las tasas de crecimiento.

Al dimorfismo sexual de la cabeza de los vipéridos se le ha dado distintas explicaciones, la más común es por una diferencia en la dieta de los sexos para reducir la competencia por el alimento (Shawn *et al.* 2004). Una de las explicaciones del dimorfismo es que en los ofidios, el tamaño de las presas que pueden engullir se ve limitado por el tamaño de su cabeza (Shine 1994). Mientras que otros autores mencionan que la manipulación y la ingestión de la presa en las serpientes depende de más factores que sólo el ancho de la cabeza. (Frazzetta 1966, Houston y Shine, 1993, Forsman 1996) Ellos han resaltado la importancia de la interacción de los elementos del cráneo. Adicionalmente se ha documentado que el dimorfismo sexual en el ancho de la cabeza está determinado por un factor genético y no por la plasticidad motora de las serpientes (Hena-Duque y Ceballos 2013) eliminado así un gran factor de

variación. La diferencia en el ancho de la cabeza tampoco se le puede atribuir a la lucha de los machos para aparearse, ya que, de acuerdo con ese análisis de combate entre machos, en *C lepidus*, la cabeza no tiene ninguna función durante la lucha (Carpenter *et al*, 1976). Otra posible razón del dimorfismo sexual en la cabeza puede ser debida a una recientemente descubierta variable, dimorfismo sexual en el veneno, donde las hembras presentan un veneno más potente en actividades de letalidad y mayor concentración de enzimas hialurolidas (Furtado *et al*, 2006). Este efecto presente en los venenos de las todas las serpientes causa la degradación de la matriz extracelular, (Chippaux *et al* 1991), además de otras enzimas que podrían afectar a la integridad de la presa y su posible influencia en el dimorfismo sexual en la cabeza. La composición del veneno también cambia en relación con el desarrollo ontogenético (Gutiérrez *et al* 1980, Gutiérrez *et al* 1990)

Por lo general se ha explicado que el dimorfismo sexual en el tamaño de los organismos es el resultado de la selección natural que opera de manera distinta en los cuerpos de los machos y las hembras, dado que sufren adaptaciones independientes de acuerdo a su rol sexual (Bulter *et al*, 2000). Algunas de las explicaciones más citadas sobre la evolución del dimorfismo son, selección sexual, selección natural y selección para aumentar la fecundidad (Anderson 1994). Pero en el caso de las serpientes de cascabel, algunos autores como Taylor y Denardo (2005) y Bonnet *et al* (2011) mencionan que el dimorfismo en tamaño puede estar originado por una diferencia en los nutrientes provocada por la vitelogénesis causando que los machos alcancen mayores dimensiones.

Al parecer el que las hembras no tengan un mayor tamaño no representa ninguna desventaja reproductiva, incluso tener un mayor tamaño corporal podría representar una desventaja, dado el mantenimiento de su cuerpo y el almacenamiento de grasa corporal para la reproducción (Gibbons 1972). En cambio en los machos, el mayor tamaño tendría una función de desincentivo para los depredadores, y no tendría un gran costo energético (Gibbons 1972).

Para el caso de *Crotalus ravus* aún no se puede determinar la razón biológica del dimorfismo sexual. En los componentes gaussianos se encontraron grupos de distintos tamaños, pero no es posible saber, con los datos

actuales, si los grupos de mayor tamaño tienen la misma edad. Debido a que las serpientes siguen creciendo toda su vida, es posible que exista una mayor mortalidad hacia un sexo, lo que pudiese provocar indirectamente, que los organismos de un sexo alcancen mayores dimensiones reduciendo el dimorfismo en el tamaño del cuerpo, o mostrándolo solo aparentemente, ya que en el género *Crotalus* es común el dimorfismo sexual en el tamaño del cuerpo.

La gran variación en el intervalo de medidas que se encuentran en este trabajo se le puede dar distintas explicaciones. Una de las fuentes de variación es la presencia de organismos con diferentes edades mezclados en las poblaciones; esta es la interpretación que generalmente se le da a los componentes gaussianos derivados del método de Bhattacharya (Gallardo-Cabello 1986, Ibáñez-Aguirre *et al.* 1995 Jiménez-Badillo y García 1995), este método de diferencias de grupos de edad que se aplica los peces, no puede aplicarse a los reptiles, dado que estos se ven afectado su crecimiento por factores como, alimentación (Bonnet *et al.* 2001, Forsman 1996, Scudder-Davis y Burghardt 1996) y la temperatura (Taylor y Denardo 2005). Otro factor de variación importante es la población de origen, es decir, la variación geográfica, los organismos analizados provienen de distintas poblaciones (Figura 1).

Al analizar la correlación entre la LHC con la altitud y la temperatura de las zonas de procedencia, concuerda con un la regla inversa de Bergmann, (Figura 9) la cual menciona que a mayor altitud menor tamaño corporal. Igualmente la temperatura concuerda con este patrón, a mayor temperatura mayor es el tamaño de los organismos encontrados. Este fenómeno es común en el grupo Squamata (Ashton y Feldman 2003). En el análisis de la regla de Bergmann en *Crotalus viridis*, se expone que la posible causa de la diferencia de tamaño, se debe a diferentes tasas de mortalidad en las poblaciones Ashton (2001). Para el caso de *C. ravus* es posible que con condiciones más adversas, las serpientes mueran más jóvenes, provocando que las poblaciones que habitan en lugares más cálidos alcancen mayores tallas.

Otra fuente de variación reportada es la heterogeneidad del ambiente provocada por la actividad humana, sumada a la mortalidad de estos organismos causada por los humanos, es decir, la actividad humana varia la dieta y la

sobrevivencia de las serpientes (Wittenberg 2012) es una importante fuente de variación ya que *C. ravus* se distribuye en el eje Neovolcánico transversal la región más poblada y más perturbada del país.

Existe una gran amplitud de los intervalos de tamaño en diferentes especies de serpientes de cascabel, tanto de *Crotalus* como *Sistrurus*, a pesar de que se han reportado intervalos de variación de alrededor de 10 cm en adultos. También existen reportes de organismos que superan en gran medida los intervalos reportados. En este caso *C. ravus* presenta un intervalo de variación similar al que presentan las serpientes del género *Sistrurus* (Tabla 8).

Tabla 8: Longitudes de distintas especies de serpientes de cascabel, *Crotalus* y *Sistrurus* (tomadas de Campbell y Lamar 2004).

Especie	Sexo	Longitud total Intervalo (cm)	Máximo reportado (cm)
<i>C. basiliscus</i>	-	150	204
<i>C. cerastes</i>	-	50-80	-
<i>C. durissius</i>	Machos	140-160	-
<i>C. intermedius</i>	Machos	50-60	-
<i>C. mitchelli</i>	Machos	90-100	136.6
<i>C. oreganus</i>	Machos	88.8	162.6
	Hembras	69.2	
<i>C. polysticus</i>	-	79-80	-
<i>C. pricei</i>	-	50-60	-
<i>C. ravus</i>	-	40-65	70
<i>C. ravus</i> *	Machos	37 -69.6	69.6
	Hembras	38 – 62.1	62.1
<i>C. ruver</i>	-	140-150	162
<i>C. simus</i>	-	140-160	180
<i>S. catenatus</i>	-	50-70	95.2
<i>S. miliarus</i>	-	78.8	-

Conclusiones

La serpiente de cascabel *Crotalus ravus* presenta dimorfismo sexual en la longitud de la cola y en la distancia inter ocular. Éstas son las únicas medidas morfométricas en las que se muestra el dimorfismo sexual de manera comprobable. La longitud de la cola es la mejor representante del dimorfismo sexual: los machos poseen colas de mayor tamaño, con un promedio de 47.33 mm. En comparación la longitud promedio en las hembras es de 37.09mm. En cuanto a la cabeza, la distancia inter ocular promedió es de 9.80 mm, en los machos, y de 8.94 mm, en las hembras.

Crotalus ravus presentó un tamaño de camada de entre cinco a siete organismos, con una correlación positiva entre el número de crías y el tamaño del cuerpo de la madre. Presenta un esfuerzo reproductivo de 0.42 lo que implica que las hembras destinan cerca de la mitad de su peso corporal a la reproducción. Las serpientes miden al nacer un promedio de 16 cm.

Literatura citada

Anderson M. 1994. *Sexual Selection*. Princeton University Press, New Jersey, USA. 624 pp.

Arnaud G., M. Martins, L. Burguete-Trujillo, L. Hernández-Rodríguez, H. Ávila-Villegas, R. Murillo-Quero y A. Quijada Mascareñas. 2008. Historia Natural de la Serpiente de Cascabel *Crotalus catalinensis*, Endémica de las Isla Santa Catalina, Golfo de California, México. Pp 93-100. *En: Estudios de las Islas del Golfo de California*. Universidad Autónoma de Sinaloa-Gobierno del Estado de Sinaloa-Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, México, 252 pp.

Ashton, K.G. 2001. Body Size Variation Among Mainland Populations of the Western Rattlesnake (*Crotalus viridis*). *Evolution* 55: 2523–2533.

Ashton K.G. y C.R. Feldman 2003. Bergmann's Rule in Nonavian Reptiles: Turtles Follow it, Lizards and Snakes reverse it. *Evolution*. 57:1151-63

Barros A.B., L. Ruiz Sueiro y S.M. Almeida-Santos. 2012. Reproductive Biology of the Neotropical Rattlesnake *Crotalus durissus* from Northeastern Brazil: a Test of Phylogenetic Conservatism of Reproductive Patterns. *Herpetological Journal* 22: 97-104.

Bishop L.A., T.M. Farrell y P.G. May. 1996. Sexual Dimorphism in a Florida Population of the Rattlesnake *Sistrurus miliaris*. *Herpetologica* 52: 360-364.

Bonnet X.S.L., D. Pearson, F. Aubret, D. Bradshaw y V.D.T. Fauvel. 2011. Which Proximate Factor Determines Sexual Size Dimorphism in Tiger Snakes? *Biological Journal of the Linnean Society* 103: 668–680.

Bonnet X.S.L., R. Shine, G. Naulleau y T. Christian. 2001. Plastic Vipers: Influence of Food Intake on the Size and Shape of Gaboon Vipers (*Bitis gabonica*). *Journal of Zoology (London)* 255: 341-351.

Bulter M.A., T.W. Schoener, y J.B. Losos. 2000. The Relationship Between Sexual Size Dimorphism and Habitat use in Greater Antillean *Anolis* lizards, *Evolution* 54: 259-272.

Campbell J.A. y W.W. Lamar. 2004. *The Venomous Reptiles of the Western Hemisphere*. Vol. II. Cosmotoc. Publishing Associates y Cornell University Press, Ithaca. New York. U.S.A, 870 pp.

Campbell J.A. y B.L. Armstrong. 1979. Geographic Variation in the Mexican Pygmy Rattlesnake, *Sistrurus ravus*, With the Description of a New Subspecies, *Herpetologica* 35: 304-317.

Carpenter C.C., J.C. Gillingham y J.B. Murphy. 1976. The Combat Ritual of the Rock Rattlesnake (*Crotalus Lepidus*), *Copeia* 4: 764-780.

Conabio. 2015. *Sistrurus catenatus* (Víbora cascabel pigmea norteña). Área de Distribución Potencial Catálogo de Metadatos Geográficos. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Disponible Online en la URL: http://www.conabio.gob.mx/informacion/metadatos/gis/sist_categw.xml?_httpcache=yes&_xsl=/db/metadatos/xsl/fgdc_html.xsl&_indent=no.

Cox R.M., M.A. Butler y H.B. John-Alder. 2007. The Evolution of Sexual Size Dimorphism In *Reptiles, in Sex, Size and Gender Roles: Evolutionary Studies of Sexual Size Dimorphism*. Edited by D.J. Fairbairn, T. Szekely, and W.U. Blanckenhorn Oxford University Press, pp. 38-49.

Chippaux J.P., V. Williams y J. White. 1991. Snake Venom Variability: Methods of Study Results and Interpretation. *Toxicon* 19: 1279-1303.

Darwin, C.R. 1871. *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex*. London U.K. Volumen 2, 339 pp.

Dunham A.E. 1978. Food Availability as a Proximate Factor Influencing Individual Growth Rates in the Iguanid Lizard, *Sceloporus merriami*. *Ecology* 59: 770-778.

Forsman A. 1996. An Experimental Test for Food Effects on Head Size Allometry in Juvenile Snakes. *Evolution* 50: 2536–2542.

Frazetta T.H. 1966. Studies on the Morphology and Function of the Skull in the Boidae (Serpentes). 2. Morphology and Function of the Jaw Apparatus in *Python sebae* and *Python molurus*. *Journal of Morphology* 118: 217–296.

Furtado M.F.D., S.R. Travaglia-Cardoso y M.M.T. Rocha. 2006. Sexual Dimorphism in Venom of *Bothrops jararacá* (Serpentes: Viperidae). *Toxicon* 48: 401-410.

Gallardo-Cabello M. 1984. Análisis de las Frecuencias de Tallas por Medio de los Métodos de Petersen, Cassie y Bhattacharya, para la Determinación de la Edad de la Brotola physis blennoides (Brunnich 1768) en el Mediterraneo Occidental (Pisces: Gadidae). *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología UNAM*. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología. Contribución 480 del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología UNAM.

Gatica-Colima A. y A. Jiménez-Castro. 2009. Serpientes de Cascabel: Percepción por Algunos Pobladores del Desierto Chihuahuense en el Estado de Chihuahua. *Revista Latinoamericana de Recursos Naturales* 5: 198-204.

Gibbons J.W. 1972. Reproduction, Growth, and Sexual Dimorphism in the Canebrake Rattlesnake. (*Crotalus horridus atricaudatus*). *Copeia* 2: 222-226.

Gloyd H. K. 1978. The Rattlesnakes, Genera *Sistrurus* and *Crotalus*. *Chicago Academy of Sciences Special Publication* 4: 1- 200.

Grudzien T.A., B.J. Huebner, A. Cvetkovic y G.R. Joswiak. 1992. Multivariate Analysis of Head Shape in *hamnophis sirtalis* (Serpentes: Colubridae) Among Island and Mainland Populations from Northeastern Lake Michigan. *American Midland Naturalist* 127: 339–347.

Gutiérrez J.M. y F. Chávez, R. Bolaños. 1980. Estudio Comparativo de Venenos de Ejemplares Recién Nacidos y Adultos de *Bothrops asper*. *Revista de Biología Tropical* 28: 341-351.

Gutiérrez J.M., C. Ávila, Z. Camacho y B. Lomonte. 1990. Ontogenic Changes in Venom of the Snake *Lachesis muta stenophrys* (Bushmaster) from Costa Rica. *Toxicon* 28: 419-426.

Heanao- Duque A.M. y C.P. Ceballos. 2013. Sex- Related Head Size and Shape Dimorphism in Mapaná Snakes (*Bothrops asper*) kept in Captivity. *Revista de Ciencias Precuarias* 26: 201-210.

Hedrick A.V. y E.J. Temeles. 1989. The Evolution of Sexual Dimorphism in Animals: Hypotheses and Test. *Tree* 4: 136-138.

Hijmans, R.J., S.E. Cameron, J.L. Parra, P.G. Jones and A. Jarvis, 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25: 1965-1978.

Holycross A.T. y S.R. Goldberg. 2001. Reproduction in Northern Populations of the Ridgenose Rattlesnake *Crotalus willardi* (Serpentes: Viperidae). *Copeia* 2: 473-481.

Houston D. y R. Shine. 1993. Sexual Dimorphism and Niche Divergence: Feeding Habits of the Arafura File Snake. *Journal of Animal Ecology* 62: 737-748.

Ibáñez-Aguirre A.L., M. Gallardo-Cabello y M.P. Sánchez-Rueda. 1995. Estimación de la Edad de la lisa *Mugil cepalus* y la lebrancha *M curema* por Métodos indirectos. *Hidrobiológica* 5: 105-111.

Jiménez-Badillo Ma. De L. y G.A. García. 1995. Evaluación de la Pesquería Multiespecífica de Charales (*Chirosoma* spp Pisces Atherinidae) del Lago de Pátzcuaro, Michoacán México. *Anales del Instituto de Biología*. (UNAM. Serie Zoológica) 66: 205-231.

Keenlyne K.D. 1978. Reproductive Cycles in Two Species of Rattlesnakes. *American Midland Naturalist*. 100: 368-375.

Klauber L.M. 1972. Rattlesnakes: Their Life History, Habitats and Influence on Mankind. Berkeley, University of California Press.

Kratochvil L. y D. Frynta. 2002. Body Size Male Combat and the Evolution of Sexual Dimorphism in Eublepharid Geckos (Squamata: Eublepharidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 2002: 303-314.

Lee J.C. 1996. *The Amphibians and Reptiles of the Yucatan Peninsula*. Comstock Publishing Associates Cornell University Press. Ithaca, Nueva York.

Lovich J.E. y J.W. Gibbons. 1992. A Review of Techniques for Quantifying Sexual Size Dimorphism. Growth. *Development & Aging* 56: 269-281.

Martín del Campo R. y R. Sánchez. 1937. Los Batracios y Reptiles Según los Códices y Relatos de los Antiguos Mexicanos. *Anales del Instituto de Biología* (UNAM, Serie Zoológica) 7: 489-512.

Salgado-Ugarte I.H., J.L. Gómez-Márquez y B. Peña-Mendoza. 2005. *Métodos Actualizados para Análisis de Datos Biológico-Pesqueros*. FES-Zaragoza, UNAM. 240 pp.

Salgado-Ugarte I.H. 2013. *Métodos Estadísticos Exploratorios y Confirmatorios para Análisis de Datos. Un Enfoque Biométrico*. FES-Zaragoza, UNAM. 307 pp.

Scudder-Davis, R. M. y G.M. Burghardt. 1996. Ontogenetic Hanges in Growth Efficiency in Laboratory-reared Water Snakes of the Genus *Nerodia*. *The Snake* (27) 75-84

Seigel R.A. y N.B. Ford. 1987. Reproductive Ecology, In: R. A. Seigel, J. T. Collins, and S. S. Novak (eds.) *Snakes: Ecology and Evolutionary Biology*. Macmillan, New York, New York, 210-252.

Servicio Meteorológico Nacional. Comisión Nacional Del Agua 2014 (29 de Noviembre). Datos de Estaciones Meteorológicas. Estacion: 00021047 Ixtacamxtitlan (CFE). Disponible Online en l url: http://smn.cna.gob.mx/index.php?option=com_content&view=article&id=42&Itemid=75

Shawn E.V., A. Herrel y D.J. Irschick. 2004. Sexual Dimorphism in Head Shape and Diet in the Cottonmouth Snake (*Agkistrodon piscivorus*). *Journal of Zoology (London)* 264: 53–59.

Shine R. 1992. Relative clutch mass and body shape in lizards and snakes: is reproductive investment constrained or optimized? *Evolution* 46:828-83.

Shine R. 1994. Sexual Size Dimorphism in Snakes Revisited. *Copeia* 2: 326–346.

Shine R. 2000. Vertebral Numbers in Male and Female Snakes: the Roles of Natural, Sexual and Fecundity Selection. *Journal of Evolutionary Biology* 13: 455–465.

Shingleton A. 2010 Allometry: The Study of Biological Scaling. *Nature Education Knowledge* 3:2.

Solórzano A., y L. Cerdas. 1988. Biología Reproductiva de la Cascabel Centroamericana *Crotalus durissus durissus* (Serpentes: Viperidae) en Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 36: 221-226.

Sutherland I.D.W. 1958. The “Combat Dance” of the Timber Rattlesnake. *Herpetologica* 14: 23-24.

Taylor E.N. y F.D. Denardo. 2005. Sexual Size Dimorphism and Growth Plasticity in Snakes: an Experiment on the Western Diamond-Backed Rattlesnake (*Crotalus atrox*). *Journal of Experimental Zoology* 303A: 598–607.

Uribe-Peña Z., A. Ramírez-Bautista, y G. Casas. 1999. Anfibios y Reptiles de las Serranías del DF, México, *Cuadernos del Instituto de Biología UNAM* 32: 119.

Wittenberg R.D. 2012. Foraging Ecology of the Timber Rattlesnake (*Crotalus horridus*) In a *Fragmented landscape*, *Herpetological Conservation and Biology* 7:449–461.

Young H.S., D.J.McCauley, R. Dirzo, J.R. Goheen, B. Agwanda, C. Brook, E. Otárola-Castillo, A.W. Ferguson, S. N. Kinuya, M.M. McDonough, T.M.Palmer, R.M. Pringle, T.P.Young, y K.M. Helgen. 2015 Context-dependent Effects of Large-Wildlife Declines on Small-mammal Communities in Centra Kenya. *Ecological Applications* 25: 348-360