



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA  
DE MÉXICO

---

---

FACULTAD DE CIENCIAS

Comparación de tres modelos de crecimiento para estimar la edad de tres especies de serpientes de cascabel (*Crotalus molossus*, *Crotalus scutulatus* y *Crotalus aquilus*)

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE

B I Ó L O G A

P R E S E N T A

PALOMA CORTÉS GASCA



DIRECTOR DE TESIS:  
DR. VICTOR HUGO REYNOSO ROSALES

Cd. Universitaria, D.F. 2014



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.

## Hoja de Datos del Jurado

1. Datos del alumno  
Apellido paterno Cortés  
Apellido materno Gasca  
Nombre (s) Paloma  
Teléfono 56114555  
Universidad Autónoma de México  
Facultad de Ciencias  
Carrera Biología  
Número de cuenta 404051769
  
2. Datos del tutor  
Grado Doctor  
Nombre (s) Víctor Hugo  
Apellido paterno Reynoso  
Apellido materno Rosales
  
3. Datos del sinodal 1  
Grado Doctor  
Nombre (s) Luis  
Apellido paterno Medrano  
Apellido materno González
  
4. Datos del sinodal 2  
Grado M. en C.  
Nombre (s) José Ignacio  
Apellido paterno Fernández  
Apellido materno Méndez
  
5. Datos del sinodal 3  
Grado M. en C.  
Nombre (s) Juana Margarita  
Apellido paterno Garza  
Apellido materno Castro
  
6. Datos del sinodal 4  
Grado M. en C.  
Nombre (s) Israel  
Apellido paterno Solano  
Apellido materno Zavaleta
  
7. Datos del trabajo escrito.  
Título Comparación de tres modelos de crecimiento para estimar la edad de tres especies de serpientes de cascabel (*Crotalus molossus*, *Crotalus scutulatus* y *Crotalus aquilus*)  
  
Número de páginas 73  
Año 2014

## ÍNDICE

<b>RESUMEN</b> .....	3
<b>INTRODUCCIÓN</b> .....	3
<b>ANTECEDENTES</b> .....	7
Crecimiento.....	7
Modelos de crecimiento .....	8
<i>Crotalus</i> : serpientes de cascabel .....	12
Justificación .....	16
Objetivo general.....	18
<b>MATERIAL Y MÉTODO</b> .....	18
<b>RESULTADOS</b> .....	27
Longitud.....	27
Peso.....	39
<b>DISCUSIÓN</b> .....	44
<b>CONCLUSIONES</b> .....	55
<b>BIBLIOGRAFÍA</b> .....	56
<b>ANEXO II</b> .....	67
<b>ANEXO II</b> .....	70

## **AGRADECIMIENTOS**

A mi tutor, el Dr. Víctor Hugo Reynoso Rosales por darme la oportunidad de realizar este trabajo y por el apoyo que me brindó en todo momento.

Al M. en C. José Ignacio Fernández Méndez, por su paciencia y dedicación para compartir conmigo sus conocimientos y por apoyarme a lo largo de todo el proyecto.

A la M. en C. Margarita Garza Castro y al Dr. Luis Medrano González por el interés y disposición que mostraron en esta tesis y la invaluable ayuda que me dieron en su consolidación.

A Guillermo Gil Alarcón, por su apoyo con los ejemplares para las fotografías y por no dejarme tirar la toalla.

Le doy gracias a mis padres, Paty y David, por apoyarme siempre, por los valores que me han inculcado y por haberme dado la oportunidad de tener una excelente educación en el transcurso de mi vida.

A mis hermanos David y Chris, por la historia de vida que tenemos juntos, porque soy quien soy gracias a ellos.

A mis amigos, Ernesto Zavala por acompañarme y ayudarme incondicionalmente; a Miguel Vega, que se preocupa siempre por mí y por mis proyectos; a Ernesto Hurtado, por las largas charlas que me han dejado mucho; a Shere, por su cariño y motivación, y a Sonia, por haber compartido conmigo tantas aventuras.

Si este trabajo llegó a buen puerto fue gracias a Aldo. Gracias por impulsarme y apoyarme siempre. Gracias por creer en mí.

Parte de este proyecto se realizó con apoyo del Fondo Mixto de Fomento a la Investigación Científica y Tecnológica, CONACyT-Gobierno del Estado de Guanajuato (Clave de registro FONINV GTO-04-C02-112; Convenio 04-07-A-052).

## RESUMEN

Se ajustaron tres modelos de crecimiento (von Bertalanffy, Gompertz y logístico) a los datos de crecimiento en peso y longitud de tres especies de serpientes de cascabel, *Crotalus molossus*, *Crotalus scutulatus* y *Crotalus aquilus* del Municipio de San Luis de la Paz, Guanajuato. Se colectaron organismos de diferentes tamaños y se dejaron crecer durante 18 meses en cautiverio registrando las medidas a las que se ajustarían las curvas de crecimiento para estimar la edad con base en la longitud y el peso. Se estimaron los parámetros de crecimiento, las tasas de crecimiento, la longitud y el peso asintóticos. Para *Crotalus molossus* el modelo que mejor ajusta es el de Gompertz para la longitud y von Bertalanffy para el peso. Para *C. scutulatus* ajusta mejor el modelo de von Bertalanffy para longitud y Gompertz para peso y para *C. aquilus*, en ambas categorías ajusta mejor el modelo de von Bertalanffy. Para la selección de los modelos se utilizó el Criterio de Información de Akaike.

Los modelos predicen que de las tres especies, la tasa de crecimiento mayor es de *C. molossus* aunque *C. scutulatus* adquiere una mayor longitud en periodos de tiempo más largos. La tasa de crecimiento de *C. aquilus* es tan rápida como la de *C. molossus*, sin embargo esta serpiente llega a su talla máxima temprano, al ser de talla chica. En todas las serpientes se observó que a los cinco años de edad aproximadamente, se alcanzan la asintótica, que se relaciona con la madurez sexual. Las tres especies ganaron peso a lo largo del experimento, sin embargo no es una buena forma de estimar la edad pues durante el experimento el peso y el incremento de éste fluctuó de forma notable mientras que la longitud.

## INTRODUCCIÓN

Una población biológica es un grupo de individuos que tiene atributos intrínsecos a ella, como son: abundancia, estructura de edad y sexo, tasa de inmigración y emigración, comportamiento, distribución espacial y crecimiento (Haddon, 2011). La dinámica de la población se relaciona con los cambios en estas propiedades a través del tiempo y éstas a su vez se ven sujetas, en cierta medida, a los cambios en el ambiente en el que se desenvuelven los individuos, como la variación en temperatura, humedad, abundancia de alimento, competencia y número de depredadores (De Roos, 2011).

La entidad fundamental de la dinámica de una población es cada organismo que pertenece a ella; el nacimiento, la muerte, la inmigración y la emigración son cambios demográficos que ocurren en los individuos y que dirigen esta dinámica. La adecuación de cada miembro, está relacionada estrechamente con el tamaño que presenten los individuos (De Roos, 2011), por eso es importante estudiar el crecimiento de los organismos pertenecientes a una población determinada.

El crecimiento es el resultado de procesos bioquímicos, fisiológicos, citológicos y morfológicos que derivan en el incremento en tamaño y peso de un organismo a través del tiempo (Urban, 2000). Inicia después de fecundado el óvulo, y termina cuando el organismo alcanza el peso y talla adulta, con la conformación propia de la especie (Urban, 2000).

El aumento en tamaño se propicia por tres procesos: hiperplasia, que es la multiplicación celular, hipertrofia, que es el aumento del tamaño de las células y metaplasia que es la transformación de las células (Bertalanffy, 1957). El crecimiento animal es una respuesta celular a factores internos y externos a él. Si no hay presencia de

un factor que inhiba el crecimiento, normalmente el organismo sigue un mecanismo de multiplicación constante de las células, seguido de hipertrofia (Gamito, 1998). El factor interno que determina la forma de crecer es el genotipo, mientras que el externo se conforma por el medio ambiente y los factores tróficos a los que se enfrentan los organismos de una población (Sparre et al., 1997).

El crecimiento es la consecuencia de que haya más síntesis que degradación en un organismo; esto es, más anabolismo que catabolismo (Bertalanffy, 1957). Existen muchos ritmos metabólicos, así como existen muchas formas de crecer. Estas formas se reflejan en distintos aspectos de la historia de vida de las especies, por ejemplo, las que tienen vidas largas tienden a crecer lento, mientras que las especies de vida corta crecen con más rapidez (Haddon, 2011). Las diversas formas de desarrollo de las especies se distinguen en las curvas generales de crecimiento observadas para cada especie.

Hay aspectos que se pueden analizar cuantitativamente para poder generar conexiones entre metabolismo y crecimiento. El crecimiento animal puede ser descrito por funciones matemáticas que predicen su cambio en peso y longitud a través del tiempo (Heart et al., 2009). En general, la tasa metabólica ( $\mu$ ) es una función alométrica de la masa ( $m$ ) de la forma:

$$\mu = Cm^\alpha$$

Donde  $C$  es una constante que relaciona las unidades de  $\mu$  y  $m$  y  $\alpha$  es el exponente alométrico que relaciona el modo de cambio entre  $\mu$  y  $m$ . Si definimos la tasa metabólica de síntesis (anabolismo) como  $A = am^\alpha$  y la tasa de degradación (catabolismo) como  $B = bm^\beta$ , el crecimiento deriva de la diferencia de ambos (Bertalanffy, 1957) esto es:

$$\frac{dm}{dt} = am^\alpha - bm^\beta$$



Este conocimiento puede ser muy útil biológica y económicamente hablando, pues casi cada aspecto de la biología de un organismo está correlacionado con su tamaño corporal. Ejemplos de esto son: la edad a la primera reproducción, la eficacia en la reproducción, la longevidad, la susceptibilidad a la depredación y su habilidad para competir con otros individuos. Tener la información de la edad de los individuos es útil para construir tablas de vida, con las que se obtiene una medida de la adecuación de los individuos y del crecimiento poblacional (Pauly, 1984). Además, las estimaciones de peso y longitud son útiles para comparar dos poblaciones entre sí, pues se puede detectar si la diferencia en talla entre ambas se debe a una diferencia en la tasa de crecimiento por algún factor ambiental como la calidad de alimento, o sólo se debe a una diferencia en estructura de edades (Forsman, 1991). Estimar la edad y el tamaño a la madurez sexual, o conocer el momento en que los organismos han llegado a su nivel máximo de productividad, en términos reproductivos y de biomasa, permite obtener el mayor rendimiento económico de la población (Haddon, 2011). Se conocen diversos modelos para estimar el crecimiento y los más utilizados son: von Bertalanffy, Gompertz, y logístico. Cada uno tiene sus propiedades estadísticas y no todos los modelos representan un grupo específico de datos con la misma efectividad (Malhaldo et al., 2007).

La literatura acerca del crecimiento y su modelación matemática es vasta en especies de importancia económica, principalmente en peces, pero también en reses, moluscos y crustáceos (Hernández et al., 2004). Así mismo en temas de conservación de tiburones y mamíferos marinos como ballenas y delfines (Xiao, 1994). En cuanto a reptiles, los patrones de desarrollo no han sido tan estudiados pero se conoce que son disímiles al resto de los grupos antes mencionados. Dos características fundamentales de

los reptiles tienen profundas consecuencias ecológicas y fisiológicas que impactan en sus patrones de crecimiento. A saber, son ectotermos que termoregulan mediante el comportamiento, controlando la tasa en la que la energía es absorbida o disipada y mantienen un gasto metabólico bajo a comparación de aves y mamíferos de la misma talla, pudiendo reducir aún más la tasa metabólica como una adaptación a la escasez o acelerándola en momentos de abundancia (Avery, 1994). Ambas cualidades conllevan a curvas de crecimiento discontinuas (Andrews, 1982). Explorar la forma en la que crecen los reptiles es útil para entender gran parte de la biología de estos organismos.

Un cotejo entre el promedio de las tasas de crecimiento de los diferentes taxones de reptiles, muestra que existen diferencias entre ellos. Aunque esta comparación es reduccionista, da un panorama general en los patrones de desarrollo. Ordenados de mayor a menor velocidad en la tasa de crecimiento lineal se ordenan de la siguiente manera: serpientes: cocodrilos: lagartijas: tortugas, con los valores 1:0.5:0.4:0.2 respectivamente (Avery, 1994).

Las serpientes en particular, crecen de manera indeterminada; esto es que si encuentran los recursos suficientes, continúan creciendo aún después de haber alcanzado la madurez sexual (Andrews, 1982; Klauber, 1972). El tamaño corporal determina el tamaño máximo que puede tener una presa, la tasa de crecimiento del individuo, el costo de mantenimiento y su éxito reproductivo (Charnov, 2008).

## ANTECEDENTES

### **Crecimiento**

El crecimiento de un organismo depende de la combinación de dos factores generales. El factor intrínseco está limitado por la información genética que marca el tamaño máximo y la velocidad a la cual una especie puede crecer, siempre y cuando el factor extrínseco, formado por los recursos y las condiciones del medio, sean favorables (De Roos, 2011). Así, las fluctuaciones de disponibilidad de alimento, el acceso al agua y los cambios en el clima pueden afectar la tasa de crecimiento de los individuos (Andrews, 1982).

Existen dos estrategias de crecimiento en el reino animal; la determinada y la indeterminada (Shine, 1992; Masden et al., 2000). La primera estrategia propicia que con los recursos adecuados, el organismo crezca y alcance su longitud máxima rápidamente. Cuando la ha alcanzado deja de crecer e invierte esta energía enfocada en el desarrollo, en la reproducción sexual (Loudrais, 2002). Estos organismos suelen reproducirse frecuentemente y suelen tener vidas cortas. La segunda estrategia, utilizada por la mayoría de los reptiles, es la indeterminada, en la cual el desarrollo de los organismos es lento, la madurez sexual se alcanza al final del primer tercio de la curva de crecimiento (Bertalanffy, 1957) y los individuos siempre están creciendo, aunque al final este crecimiento sea imperceptible. Es decir que la energía que en un principio se invierte en el desarrollo, gradualmente cambia y se enfoca en la reproducción, pero parte sigue ocupándose del crecimiento (Loudrais, 2002). Estos organismos suelen ser longevos, tardan años en alcanzar la madurez sexual y se reproducen de una a tres veces al año (Klauber, 1997).

## **Modelos de crecimiento**

El crecimiento individual se ancla en los procesos fisiológicos y es el resultado de dos procesos opuestos, el catabolismo y el anabolismo. Para evaluar una población se utilizan expresiones matemáticas del promedio del crecimiento individual (Katsanevakis, 2008). Los modelos que se utilizan en este trabajo tienen un sustento biológico, pues ligando el proceso anabólico y catabólico de los organismos. El modelo de von Bertalanffy (Bertalanffy, 1957) es el más estudiado y aplicado pero no es el único. Existen otros modelos, derivados del modelo de von Bertalanffy, que suelen describir el crecimiento absoluto, en ocasiones de mejor manera. El de Gompertz (Gompertz, 1825) o el logístico (Ricker, 1975) son dos ejemplos.

Para seleccionar el modelo que mejor se ajusta a los datos, se utiliza frecuentemente el criterio de información de Akaike, AIC, (Akaike, 1981). Este criterio selecciona el modelo que provee la mejor aproximación a la información que dan los datos buscando el más parsimonioso; es decir, el modelo con el menor número de parámetros y con una representación adecuada de los datos (Caballero, 2001).

Se puede encontrar literatura sobre el crecimiento de las serpientes. Estudios acerca del desarrollo embrionario muestran que embriones de la familia Viperidae crecen en longitud de manera lineal, mientras que el incremento en peso y en consumo de oxígeno es exponencial (Dmi'el, 1970). La velocidad de crecimiento en la etapa juvenil, tiene un impacto a largo plazo en la reproducción y la sobrevivencia. Se ha documentado que el acceso al alimento es esencial para un óptimo crecimiento de los individuos, además que el estrés afecta negativamente al incremento en tamaño (Lazcano et al.,

2011). El ambiente tiene una importancia sobresaliente en el crecimiento de las serpientes, más aún que la propia genética de los organismos. Se realizó un estudio con ejemplares de *Crotalus atrox*, donde se observa que las serpientes en condiciones de laboratorio, aumentan sus tasas de crecimiento muy por encima de las mantenidas en su ambiente natural; asimismo, el dimorfismo sexual observado en el campo, desaparece en el laboratorio, demostrando que este es un atributo plástico en esta especie (Denardo et al., 2005). En particular, al respecto de curvas de crecimiento en serpientes, la información es poca. Se realizó un estudio de edad a la madurez reproductiva y tamaño asintótico de *Sistrurus muliarius* utilizando el modelo de von Bertalanffy y el modelo logístico (May, 2012). Se estudió el crecimiento enfocado al dimorfismo sexual en una población de *Crotalus viridis oreganus* en Idaho durante nueve años; la edad inicial de las serpientes estudiadas, era conocida (Lowell et al., 2002).

### **Las serpientes de cascabel**

Las serpientes de cascabel pertenecen a la familia Viperidae y subfamilia Crotalinae (Oppel, 1811). Se distinguen de las demás familias por la presencia de fosetas termo-sensibles, colmillos envainados móviles sin surco externo, cráneo cinético, cabeza triangular distinguible del cuello y ojo con pupila vertical y elíptica (Pough et al., 1998; Valencia et al., 2006). Este grupo taxonómico presenta un cascabel en la parte más distal del cuerpo; esta estructura consiste en una serie de segmentos que se encuentran unidos uno dentro del otro. Cada segmento se forma al finalizar una muda y se originan a partir de un botón proveniente de la primera muda. El número de segmentos varía, hay serpientes que mudan tres veces en un año y ejemplares que sólo mudan una vez en el

mismo periodo, además son frágiles y se rompen, por eso no todas las serpientes mantienen los segmentos de cada una de sus mudas. Normalmente organismos más longevos presentan de cinco a diez segmentos (Armstrong, 1979). Se piensa que las serpientes utilizan el cascabel como instrumento de advertencia, haciendo vibrar la cola y provocando que los segmentos choquen entre sí rápidamente (Mattison, 2007).

El género *Crotalus* comparte con los demás vipéridos la forma triangular de la cabeza, dada por las glándulas de veneno que se localizan detrás de los ojos. Debido a que cazan por emboscada, dependen en gran parte del camuflaje para poder capturar a su presa. Las tonalidades y los patrones de colores en las escamas hacen que sea difícil detectarlas en su medio (Mattison, 2007). De cualquier manera, cada especie presenta un patrón que, aunque no es muy diferente entre las especies, sí es característico de cada una.

El veneno de estas serpientes está formado por citotoxinas, cardiotoxinas y neurotoxinas que le sirven para paralizar su alimento además de enzimas digestivas como las lipasas y peptidasas, que son necesarias para su digestión (Halliday et al., 2007).

De las 2500 especies conocidas de serpientes, el género *Crotalus* cuenta con 37 especies conocidas, distribuidas en el hemisferio occidental; estas serpientes ocupan una variedad de ecosistemas, desde el sur de Canadá al centro de Sudamérica, a alturas que van del nivel del mar a los 3,050 metros (Flores-Villela, 2004). México es el primer país en diversidad de serpientes de cascabel, con un alto grado de endemismo (Uetz, 2010). De las 39 especies que conforman al género *Crotalus*, 36 están en México y 24 son endémicas (Flores- Villela, 1993). Suelen vivir en ambientes de pino encino, matorral xerófilo y bosque mesófilo de montaña, en México se distribuyen a lo largo de la Sierra

Madre Occidental, y en el altiplano mexicano (Campbell y Lamar, 1989). Debido a su amplia distribución, es posible encontrar a más de una especie compartiendo el mismo territorio (Campbell et al., 1989). Los crotalinos forman parte de tramas tróficas y actúan como control biológico de poblaciones de especies consideradas plaga como los roedores (Campbell, 2004). Culturalmente, son importantes por el simbolismo que las culturas prehispánicas le atribuyeron (Jáuregui, 2001). La relación entre serpientes y humanos se basa en las consecuencias sanitarias de la mordedura (Ramírez et al., 2010), también son buscadas por el efecto curativo que se les adjudica contra la enfermedad del cáncer. Su carne se consume en algunos estados de la República y se utiliza su piel en la industria peletera (Ramírez, 2002).

### ***Crotalus molossus* Baird y Girard, 1853**

Tamaño máximo promedio de la especie: 127 cm (Figura 1).

Esta especie se caracteriza por tener una coloración oscura en la parte anterior y posterior, mientras que en la parte dorsal es amarilla oscura con manchas en forma de rombos grandes y opacos, bordeados por escamas claras. Presentan una franja parda que se extiende por debajo de los ojos hasta el ángulo de la mandíbula. Su distribución abarca el Altiplano Mexicano a lo largo de la Sierra Madre Occidental y hasta la parte Norte de Oaxaca (Smith y Taylor, 1945).

La edad aproximada a la madurez sexual y la primera reproducción se da a los cinco años. Se reproducen anual o bianualmente (Klauber, 1997) y el número de crías promedio por reproducción es de 10 (Campbell et al., 2004). Habita principalmente zonas rocosas con pendiente y tiene un ámbito hogareño de 3.49 hectáreas (Beck, 1995).



Figura 1. Ejemplar de *Crotalus molossus*.

***Crotalus scutulatus* (Kennicott 1861)**

Tamaño máximo promedio de la especie:  
123 cm (Figura 2).

La coloración de la especie varía en distintas tonalidades de amarillo, verde olivo y café grisáceo (Smith y Taylor, 1945). En el dorso presenta de 27 a 44 parches en este rango de colores, bordeados por escamas claras formando patrones hexagonales. En la cabeza se aprecia un par de parches oscuros (Smith y Taylor, 1945).



Figura 2. Ejemplar de *Crotalus scutulatus*.



Esta víbora se distribuye desde la parte sur de Nevada y sureste de California extendiéndose hasta el Sur a través del norte de Sonora y el este de la Sierra Madre Occidental hasta Puebla y la parte suroeste de Veracruz (Vázquez et al., 2005; Lemos et al., 2007).

Su hábitat es mayormente matorral xerófito, mezquital y bosques de pino encino (Campbell et al., 1989). Se conoce poco sobre su reproducción, pero existe un trabajo donde se registró a una hembra que parió ocho crías en el mes de julio (Van Devender et al., 1977).

### ***Crotalus aquilus* Klauber 1952**

Tamaño máximo promedio de la especie: 68 cm (Figura 3).

Esta especie es endémica de México, específicamente de la meseta central y partes de la Sierra Madre Oriental (Smith y Taylor, 1945). Su coloración es café grisáceo, en las hembras y en los machos se notan tonalidades de verde. Ambos sexos presentan parches dorsales color café oscuro a lo largo del cuerpo. Se aprecia un par de manchas pardas en la región occipital de la cabeza. En la región preocular y supraocular presenta unas franjas opacas bordeadas de escamas claras que terminan en las escamas supralabiales (Smith y Taylor, 1945). Se distribuye principalmente en el centro del país (Vázquez, 2005). Ésta es una especie cuya identidad se ha reconocido recientemente (Campbell, 1992), por lo que es necesaria la realización de más estudios en cuanto a su historia de vida.



Figura 3. Ejemplar de *Crotalus aquilus*.

En México, *C. molossus* y *C. scutulatus* están catalogadas como especies no endémicas sujetas a protección especial, mientras que *C. aquilus* está catalogada como serpiente endémica, sujeta a protección especial, por la NOM-059-SEMARNAT-2010. La alta diversidad de víboras de cascabel en territorio mexicano hace que sea probable encontrar distintas especies de este género compartiendo el mismo territorio (Valencia, 2006) A las tres especies se les ha visto en corrientes rocosas, flujos de lava, planicies, pastizales y matorrales xerófitos. A *C. molossus* se le ha visto también encima de los árboles buscando alimento (Campbell et al., 1989; Degenhardt 1996). *C. scutulatus* y *C. aquilus* tienen una distribución menos amplia que *C. molossus*, pero a diferencia de ésta, se les ha visto en bosques de pino encino y mezquitales (Ramírez, 2004). Las tres especies tienen hábitos diurnos, crepusculares y nocturnos, aunque a *C. aquilus* es difícil encontrarla activa de noche, probablemente para evitar ser presa en lugar de depredador,

a diferencia de *C. scutulatus* que son muy nocturnas, además de crepusculares (Miller, 1964). No hay diferencias en cuanto a las presas, lo único que las restringe es el tamaño de la presa y lo que pueden consumir. Entre las presas están roedores, lagartijas y aves (Campbell et al., 1989; Degenhardt, 1996).

## JUSTIFICACIÓN

El conocimiento de la historia de vida de una especie es vital para su manejo y conservación. Entender los patrones de crecimiento proporciona información útil para conocer la edad, la longevidad, los cambios ontogénicos, como el cambio en la preferencia de hábitat, dieta, o técnicas de evasión de depredadores (Shine, 1992; Walardon, 2007). Las poblaciones naturales sufren cambios por la presencia del hombre que impacta en la reducción del hábitat, altera las estructuras de edad y tamaño y afecta la distribución espacial de los organismos. Es importante conocer la dinámica de las poblaciones perturbadas y explotadas, pues si se entiende cómo es que las poblaciones responden a las diferentes perturbaciones, es posible dirigir los esfuerzos de conservación hacia objetivos claros.

En particular, las tres especies de crotalinos que aquí se estudian son susceptibles a los efectos negativos de la destrucción del hábitat, la fragmentación y la persecución del hombre, por eso las estrategias dirigidas a su conservación son prioritarias.

Los modelos de crecimiento no lineales, resumen en tres o cuatro parámetros las características del desarrollo de la población. Su importancia reside en que los parámetros que utilizan los modelos, tienen interpretación biológica que hace posible evaluar el perfil de respuesta a tratamiento a largo plazo, estudiar interacciones de respuesta de las subpoblaciones o tratamientos con el tiempo e identificar en una población a los animales más pesados a edades más jóvenes (Malhado et al. 2008). El modelaje del crecimiento ha recibido atención considerable en diversos grupos de vertebrados con la finalidad de conocer la dinámica de poblaciones y el manejo de especies en cautiverio y salvajes (Haddon, 2011); sin embargo, para serpientes el conocimiento en esta área es escaso.

Este estudio busca predecir la edad de las serpientes encontradas en el campo mediante la longitud y el peso, con estos datos se puede tener una idea de ciertas propiedades emergentes que presentan las serpientes, como su condición corporal y su condición reproductiva.

Los parámetros de crecimiento promedio de una población varían en intervalos relativamente reducidos, no importa el tamaño de la serpiente colectada. Los parámetros estimados para una población informan sobre cada individuo que pertenece a ésta, por ello, la información puede ser usada para evaluar la estructura de la comunidad de serpientes y seguir los cambios que presenta a través el tiempo.

La crianza de serpientes tiene potencial económico, pues el hombre les ha otorgado importancia alimentaria, medicinal y peletera (Casas-Andreu, 2000). Los resultados de las estimaciones de las curvas de crecimiento pueden ser útiles para productores y programas de mejora genética, ayudando en la elección de animales con mayor precocidad de crecimiento sin alterar el peso del adulto, al contrario de seleccionar solo animales con mayores pesos a determinadas edades.

Este trabajo aporta conocimientos sobre la forma en la que crecen tres especies simpátricas de la región. Esto permite saber cuál serpiente crece más y más rápido en condiciones de cautiverio. A partir de las curvas, se pueden hacer inferencias con base en la interpretación de los parámetros que pueden ser utilizados para predecir las velocidades de crecimiento, requerimientos nutricionales, respuesta a selección y otros aspectos de interés zootécnico. Así mismo, describe por primera vez el crecimiento de *Crotalus molossus*, *Crotalus aquilus* y *Crotalus scutulatus*, que son especies sujetas a protección especial por la NOM-059-SEMARNAT-2010.

## OBJETIVOS

### Objetivo General

Estimar los parámetros de crecimiento en longitud y peso de *C. molossus*, *C. scutulatus* y *C. aquilus* en los modelos de von Bertalanffy, Gompertz y logístico.

Determinar qué modelo se ajusta mejor a qué curva de crecimiento para tener un método de estimar la edad de las serpientes a partir de la longitud y el peso.

Comparar los datos de este trabajo con la literatura para hacer algunas inferencias sobre la historia de vida de estas especies.

## MATERIAL Y MÉTODO

### Área de colecta

Los ejemplares se colectaron en distintas zonas del municipio de San Luis de la Paz en el estado de Guanajuato, ubicado a 21° 41' N y 100° 12' W con una altitud de 2300 m snm. El municipio colinda al norte con el estado de San Luis Potosí, al este con el municipio de Victoria, al sur con los municipios de Doctor Mora, San José Iturbide, San Miguel Allende y Dolores Hidalgo y al oeste con San Diego de la Unión y San Luis Potosí (INEGI 2005).

El clima predominante es semi-seco con lluvias en verano; con una temperatura media anual entre 18° y 22° C. El tipo de vegetación es predominantemente bosque de pino, encino y vegetación xerófito (INEGI-INIDEG, 2001).

### Colecta de ejemplares

Se realizaron dos salidas al campo de 10 días cada una durante septiembre del 2007 y mayo del 2008. La colecta se realizó de manera sistemática de las 7 a las 12 y de las 18 hasta las 24 o 1 hora ajustándose a los hábitos diurnos y crepusculares de las tres especies de serpientes (Uribe-Peña *et al*; 1999; Vázquez *et al.*, 2005).

Se colectaron 65 serpientes de tres especies de serpientes de cascabel de diferentes edades (tamaños): *Crotalus molossus* (22), *Crotalus aquilus* (23) y *Crotalus scutulatus* (20), utilizando el método de colecta y captura (Zim *et al.*, 1994) que consiste en la búsqueda activa de ejemplares recorriendo varios kilómetros alrededor del campamento base, con el fin de alejarse de los asentamientos humanos. Los ejemplares se colectaron con ganchos herpetológicos y se depositaron en costales de manta que permiten el flujo

de aire dentro del saco. Se creó un registro fotográfico de cada ejemplar. A cada foto se le asignó un código de catálogo, el cual consistía en el nombre de la especie y el número de colecta.

### **Trabajo de Bioterio**

Se acondicionaron dos bioterios para albergar a las víboras durante el tiempo de estudio. Se armaron encierros de estructura de acero, fibra de vidrio y triplay especiales para contener cada ejemplar. Éstos se equiparon con lámparas de luz blanca con espectro amplio (UVB) especiales para reptiles marca ZOOMED®. Se mantuvo un periodo de 12 horas de luz y 12 horas de oscuridad utilizando relojes computarizados y se les acondicionaron puertas especiales para la alimentación y aberturas en la parte posterior y anterior de cada caja para permitir el flujo de aire.

La temperatura se mantuvo entre 27 y 29 C° haciendo uso de ambientadores de la marca Lakewood® con termostatos, ubicados dentro de cada bioterio, además de un termómetro que registraba la temperatura mínima y máxima. Se adecuaron también ventiladores para uniformizar la temperatura y propiciar la circulación de aire dentro del bioterio.

Como alimento se ofrecieron ratones (*Mus musculus*) vivos adultos de 18 g a 20 g de peso cada 15 días a partir de la primera semana de ingreso y se registró cada fecha de alimentación. Los animales que en un principio se negaron a comer, fueron alimentados de manera forzada hasta que aceptaron el alimento por sí solos.



## **Datos registrados**

Por seguridad, para pesar cada serpiente se adecuó un recipiente de plástico con asas y con una tapa modificada hecha de acrílico transparente para no perder de vista al ejemplar. El peso real de cada víbora se obtuvo restando el peso del recipiente. Los individuos se pesaron cada 15 días durante un periodo de 18 meses. Para reducir el riesgo de manejo de los ejemplares, para tomar las mediciones de longitud se prefirió utilizar el registro fotográfico. Cada ejemplar se fotografió cada 15 días durante 18 meses. Las fotos se tomaron dentro de una caja poco profunda cubierta con un vidrio anti reflejante deslizante con una cinta métrica de 40 cm para calibrar el programa de medición. Las fotos se tomaron utilizando un soporte de ampliación fotográfica colocando la cámara fija a una distancia constante para todos los ejemplares. Se seleccionaron las mejores fotos de cada fecha y se realizaron las mediciones hocico – cloaca utilizando el programa Image J® midiendo al ejemplar siempre por la escama central. Cada medición se realizó por triplicado y se utilizó el promedio para los modelos.

## **Estimación de los parámetros de crecimiento**

### ***Crecimiento en longitud***

En este trabajo se probaron los modelos de longitud von Bertalanffy, Gompertz y logístico.

**von Bertalanffy.** El principio de este modelo es que la tasa de crecimiento en longitud tiende a decrecer linealmente con respecto al tamaño, como lo indica la siguiente ecuación:

$$\frac{dL}{dt} = k(L_{\infty} - L)$$

Donde  $k$  es un parámetro de tasa de crecimiento relativo, con unidades tiempo<sup>-1</sup> (p. ej. día<sup>-1</sup>, año<sup>-1</sup>, etc, dependiendo de la unidad de tiempo utilizada en los datos a partir de los cuales se ajusta el modelo). Al ser lineal, este modelo no tiene un punto de inflexión.  $L_{\infty}$  es la longitud asintótica. La solución a esta ecuación diferencial es:

$$L(t) = L_{\infty} (1 - e^{-k(t-t_1)})$$

Donde  $t_1$  se interpreta como la edad teórica cuando el individuo tendría una longitud de cero, asumiendo que la ecuación describe el crecimiento a todas las edades.

El modelo original de von Bertalanffy parte de otros fundamentos: donde los términos son funciones tipo potencia de la masa corporal  $m$ , siendo  $a$  y  $b$  constantes para anabolismo y catabolismo respectivamente.  $m^a$  representa la masa elevada a velocidad metabólica y  $m^b$  representa la masa elevada a la proporcionalidad alométrica de la especie (Bertalanffy, 1957):

$$\frac{dL}{dt} = am^a - bm^b$$

**Gompertz.** Este modelo de crecimiento asume un decremento exponencial de la tasa de crecimiento en longitud con respecto al tamaño y se obtiene con la siguiente ecuación diferencial.

$$\frac{dL}{dt} = kL \left( \ln \left( \frac{L_{\infty}}{L} \right) \right)$$

Esta ecuación es de orden logarítmico e incluye los mismos parámetros biológicos que la ecuación de von Bertalanffy. El punto de inflexión, donde la curva cambia de dirección, se encuentra en el punto  $0.368 L_{\infty}$  de la gráfica (Brown y Rothery, 1993).

Este modelo forma una curva sigmoidea y la solución de la expresión es la siguiente:

$$L(t) = L_{\infty} \exp \left( \ln \left( \frac{L_{\infty}}{L} \right) \exp^{-k(t-t_2)} \right)$$

En esta ecuación,  $t_2$  tiene el mismo significado que  $t_1$  en la ecuación anterior

**Logístico.** El modelo logístico, también es una curva sigmoidea pero con el punto de inflexión en el punto  $0.5 L_{\infty}$  de la gráfica. Es un modelo derivado de la ecuación diferencial de Gompertz (Haddon, 2011). La ecuación diferencial es:

$$\frac{dL}{dt} = kL \left( 1 - \frac{L}{L_{\infty}} \right)$$

Con la siguiente solución:

$$L(t) = L_{\infty} \left( 1 + e^{-k(t-t_2)} \right)^{-1}$$

**Estimación de tiempo a longitud = 0.** Para la estimación del tiempo al cual la longitud de los organismos es igual a 0, se utilizó la longitud al nacer observada para cada especie (Tsoularis, 2001), como una estimación de la longitud a la edad 0 en cada modelo.

### ***Crecimiento en peso***

Para describir el crecimiento en peso se utilizaron los tres modelos para peso de von Bertalanffy, Gompertz y logístico.

**von Bertalanffy.** Este modelo incluye un componente alométrico que describe la relación entre el aumento de peso y el de la longitud. Para realizar los cálculos de organismos que crecen isométricamente (es decir que las diferentes partes del cuerpo crecen todas a la

misma velocidad) el peso es proporcional a la longitud al cubo ( $L^3$ ) y se utiliza un valor de ese parámetro establecido en 3.0 (Haddon, 2011).

$$\frac{dP}{dt} = kP\left(\left(\frac{P_\infty}{P}\right)^{\frac{1}{b}}\right)^{-1}$$

Donde  $P$  es peso,  $k$  la tasa de crecimiento,  $P_\infty$  es el peso asintótico. La solución de la ecuación diferencial de von Bertalanffy es:

$$P(t) = P_\infty(1 - e^{(-k(t-t_4))})^b$$

La ecuación que relaciona los valores de peso y longitud es:

$$P = a L^b$$

Donde  $a$  es una constante de proporcionalidad y  $b$  determina la naturaleza (isométrica o alométrica) de la relación entre el peso y la longitud. Los parámetros de esta ecuación se estiman obteniendo el logaritmo de  $P$  y  $L$  y realizando una regresión lineal entre ambos.

Si el valor del parámetro  $b$  difiere de 3, la relación entre el crecimiento en longitud y el crecimiento en peso es alométrica, es decir el peso aumenta en una proporción diferente a  $L^3$  en relación a la longitud. Como existen pocos trabajos realizados en serpientes, es necesario evaluar si el valor de ese parámetro difiere del valor que implica un crecimiento isométrico. Se realizó una prueba de  $t$  (Pauly, 1984) para comprobar si existen diferencias significativas entre el exponente de la literatura y el obtenido de ajustar la ecuación anterior a los datos de peso y longitud de las especies objeto de este estudio con la siguiente fórmula:

$$\tilde{t} = \frac{\text{s.d. log L}}{\text{s.d. log P}} \cdot \frac{|b - 3|}{\sqrt{1 - r^2}} \cdot \sqrt{\frac{n - 2}{2}}$$

Donde s.d.log L y P es la desviación estándar de los logaritmos de los datos de peso y longitud,  $r^2$  es el coeficiente de determinación entre ambos juegos de datos y n es el número de pares de datos de peso y longitud utilizados. La t calculada con esta ecuación se compara con la  $t_{\alpha, n-2}$  de tablas.

**Gompertz.** De manera similar a lo realizado con los datos de longitud, se ajustó el modelo de Gompertz en peso, usando la siguiente ecuación:

$$\frac{dP}{dt} = kP \left( \ln \left( \frac{P}{P_{\infty}} \right) \right)$$

**Logístico.** Para el modelo logístico igualmente, se ajustó el modelo de acuerdo a:

$$\frac{dP}{dt} = kP \left( 1 - \frac{P}{P_{\infty}} \right)$$

Las soluciones de estas dos ecuaciones tienen la misma forma que las correspondientes a longitud.

### **Selección del mejor modelo**

El mejor modelo se seleccionó utilizando la prueba de Criterio de Información de Akaike (AIC, por sus siglas en inglés) que es una medida de bondad de la descripción y ajuste de un grupo de datos dado por un modelo en particular valorando la parsimonia (el número de parámetros del modelo) cuantitativamente. Cuando menor es el índice de Akaike, más adecuado es el modelo para describir el comportamiento de los datos utilizados. La fórmula del AIC es:

$$AIC = -2 \ln (P) + 2K$$

Donde  $K$  es el número de parámetros independientes estimados dentro del modelo y  $P$  representa la función de verosimilitud de las observaciones (Caballero, 2011). El valor estimado de los parámetros de los modelos arriba descritos, así como el valor del AIC para cada modelo, se obtuvo ajustando las ecuaciones diferenciales arriba descritas a los datos de crecimiento promedio por día en longitud y peso de cada ejemplar utilizando el programa estadístico Curve Expert Professional® que maximiza la función de verosimilitud normal (equivalente al criterio de los mínimos cuadrados) utilizando el método de Marquart-Levenberg (Marquardt et al., 1963).

## RESULTADOS

### Estimados de los parámetros de los tres modelos para *Crotalus molossus*

Para *Crotalus molossus* se utilizaron 20 ejemplares de los 22 colectados. Las Figuras 4, 5 y 6 muestran los estimadores de la longitud asintótica y la tasa de crecimiento para los modelos de *C. molossus*, mediante un ajuste entre la longitud promedio y el cambio en longitud con respecto al tiempo. Los parámetros obtenidos se muestran en el cuadro 1.

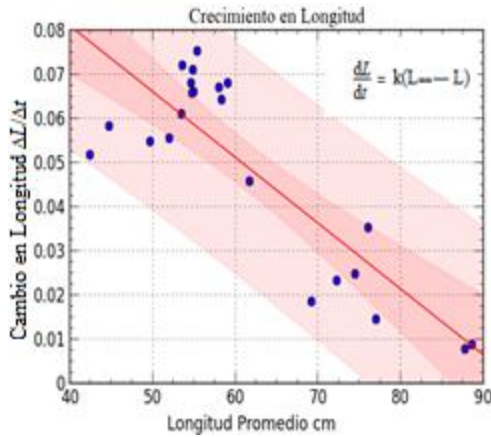


Figura 4. Ajuste del modelo para obtener los estimados de los parámetros del modelo de von Bertalanffy para *Crotalus molossus*. Cada punto representa un ejemplar.  $r^2 = 0.766$ . Intervalos de confianza de 95%  $P < 0.05$ .

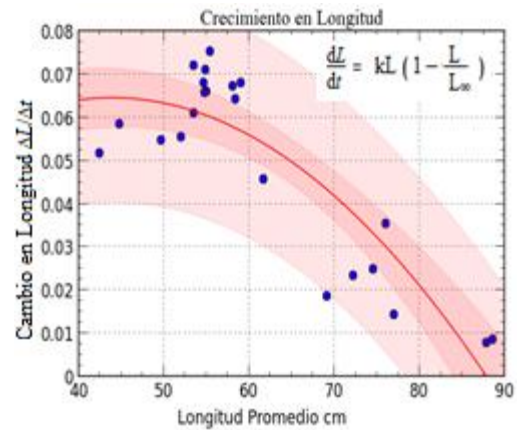


Figura 5. Ajuste del modelo para obtener los estimados de los parámetros del modelo de Gompertz para *Crotalus molossus*. Cada punto representa un ejemplar.  $r^2 = 0.704$ . Intervalos de confianza de 95%  $P < 0.05$ .

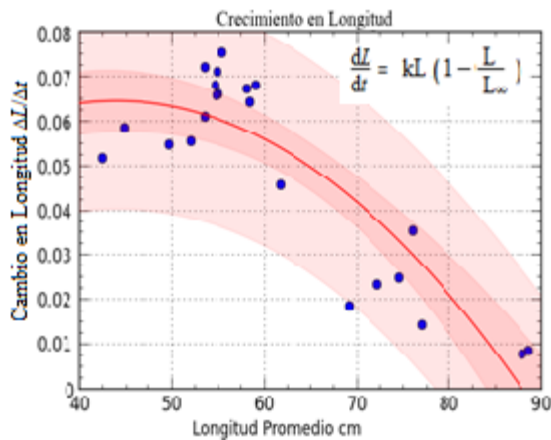


Figura 6. Ajuste del modelo para obtener los estimados de los parámetros del modelo logístico para *Crotalus molossus*. Cada punto representa un ejemplar.  $r^2 = 0.768$ . Intervalos de confianza de 95%  $P < 0.05$ .

En las gráficas se observa un área sombreada más oscura, que representa el intervalo de confianza inferior, mientras que las franjas claras representan el intervalo de confianza superior. Se puede observar que la mayoría de las serpientes colectadas tuvieron una longitud menor a 60 cm y una tasa de crecimiento promedio alta, mientras

que las serpientes con una longitud promedio mayor a 70 cm crecieron a una tasa promedio más baja. Se observa la diferencia entre los tres modelos, von Bertalanffy que es un modelo lineal, Gompertz es curvo y el modelo logístico es aún más curvo.

Cuadro 1. Coeficientes (*Coef.*) estimados a partir de la regresión lineal para cada modelo de *C. molossus*. Los intervalos de confianza, inferior (*IC inf*) y el intervalo superior (*IC sup*) están al 95%. Los coeficientes se escriben en negritas.

<i>C. molossus</i>	Von Bertalanffy			Gompertz			Logístico		
	Coef.	IC inf	IC sup	Coef.	IC inf	IC sup	Coef.	IC inf	IC sup
<i>Intersección</i>	<b>0.081</b>	0.113	0.168	<b>0.071</b>	0.07	0.082	<b>0.063</b>	0.04	0.089
<i>K día</i>	<b>0.0082</b>	0.0019	0.0010	<b>0.0008</b>	0.0008	0.0008	<b>0.0007</b>	0.0005	0.001
<i>K año</i>	<b>0.47</b>	0.70	0.38	<b>0.105</b>	0.098	0.184	<b>1.07</b>	0.92	1.21
<i>L<sub>∞</sub></i>	<b>108.85</b>	58.655	159.53	<b>87.84</b>	83.49	92.19	<b>87.84</b>	80.0	92.19

El cuadro 1 muestra el ajuste y sus parámetros: *Intersección* es la ordenada al origen, que es  $y = f(x)$  cuando  $x = 0$ , es decir que  $y = 0.081$  y representa a una serpiente de longitud cero. *K día* representa el incremento teórico en centímetros que el organismo aumenta cada día. *L<sub>∞</sub>* se calcula dividiendo la intersección entre *K día*.



## Relación edad-longitud para *Crotalus molossus*

Las figuras 7, 8 y 9 muestran los modelos de crecimiento obtenido para von Bertalanffy, Gompertz y logístico para *C. molossus*.

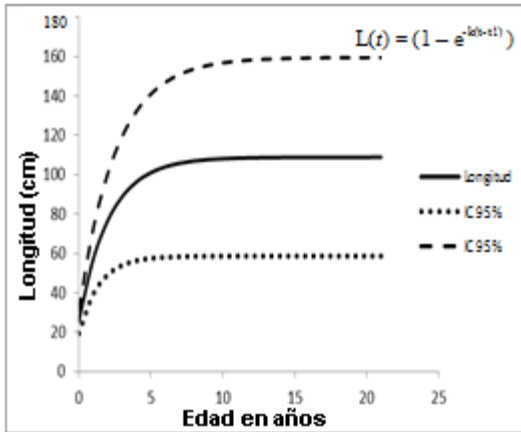


Figura 7. Estimación de la edad en años de *Crotalus molossus* a partir de la longitud mediante el modelo de crecimiento de von Bertalanffy.

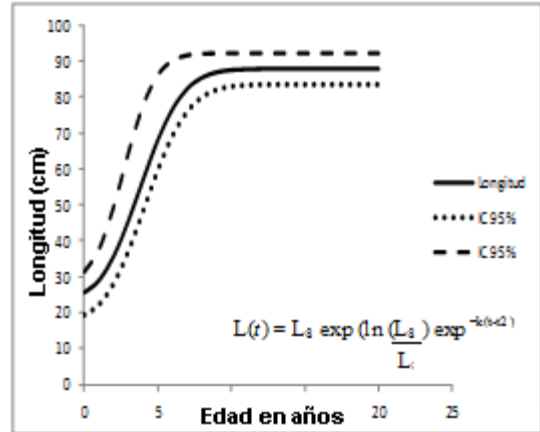


Figura 8. Estimación de la edad en años de *Crotalus molossus* a partir de la longitud mediante el modelo de crecimiento de Gompertz.

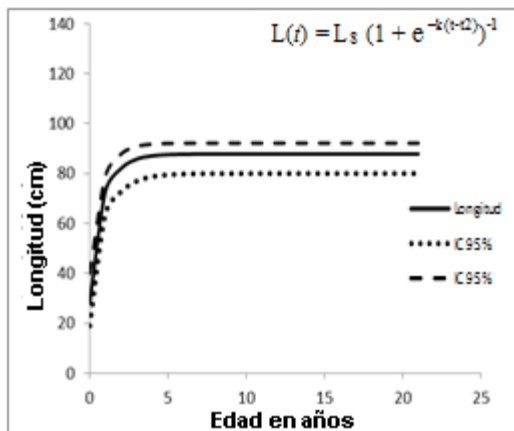


Figura 9. Estimación de la edad en años de *Crotalus molossus* a partir de la longitud mediante el modelo de crecimiento de logístico.

Para *Crotalus molossus*, el modelo de von Bertalanffy predice una longitud asintótica de 108 cm. Los intervalos de confianza muestran que el valor asintótico de longitud puede estar entre los 60 y los 160 cm de longitud. La tasa de crecimiento

aproximada es de 0.47 cm. por año. En la curva se observa que las serpientes comienzan a crecer a una tasa acelerada desde que nacen

y el cambio en la gráfica hacia la máxima velocidad de crecimiento se da aproximadamente al año de edad. La disminución en la tasa de crecimiento ocurre

alrededor de los cinco años, donde comienza a bajar gradualmente hasta acercarse a cero, aproximadamente a los ocho años de vida.

Para *Crotalus molossus* el modelo de Gompertz predice una longitud asintótica de 87.84 cm. Los intervalos de confianza muestran que el valor asintótico de longitud puede estar entre los 83 y los 92 cm. La tasa de crecimiento aproximada es de 0.10 cm por año. La forma de la curva es sigmoide asimétrica; es decir que, aunque comienzan a crecer lentamente, el cambio en la gráfica hacia el punto de inflexión se da aproximadamente al año de edad y la disminución en la tasa de crecimiento se da alrededor de los cinco años, donde comienza a bajar gradualmente hasta volverse nulo, alrededor de los ocho años de vida.

El modelo logístico predice una longitud asintótica de 88 cm. Los intervalos de confianza muestran que el valor asintótico de longitud puede estar entre los 80 y los 92 cm de longitud. La tasa de crecimiento aproximada es de 1.07 cm por año. En la curva se observa que las serpientes comienzan a crecer a una tasa acelerada desde que nacen y el cambio en la gráfica hacia la máxima velocidad de crecimiento (el punto de inflexión) se da aproximadamente al año de edad y la disminución en la tasa de crecimiento se da cerca de los cinco años, donde comienza a bajar gradualmente hasta acercarse a cero, alrededor de los ocho años de vida.

### **Estimados de los parámetros de los tres modelos para *Crotalus scutulatus***

Para *Crotalus scutulatus* se utilizaron 14 ejemplares de los 22 colectados. La mayoría de los ejemplares permanecieron en un rango de longitud promedio de entre 50 cm y 70 cm y una tasa de crecimiento moderada, con algunas excepciones: un ejemplar

muy chico con una tasa de crecimiento muy alta y tres ejemplares grandes, con una longitud promedio cercana a 90 cm y una tasa de crecimiento promedio baja. Las Figuras 10, 11 y 12 muestran los estimadores de la longitud asintótica y la tasa de crecimiento para los modelos de *C. scutulatus*, mediante un ajuste entre la longitud promedio y el cambio en longitud con respecto al tiempo. El valor de cada coeficiente calculado se presenta en el cuadro 2.

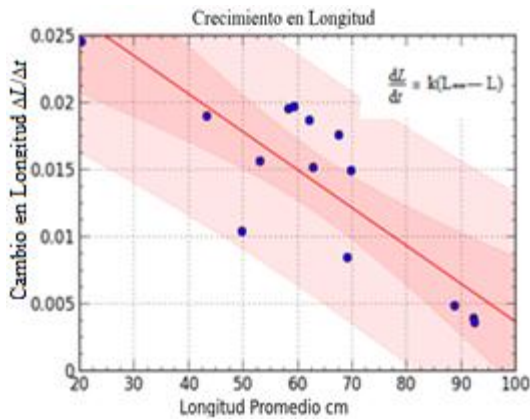


Figura 10. Ajuste del modelo para obtener los estimados de los parámetros del modelo de von Bertalanffy para *Crotalus scutulatus*. Cada punto representa un ejemplar.  $r^2 = 0.705$ . Intervalos de confianza de 95%  $P < 0.05$ .

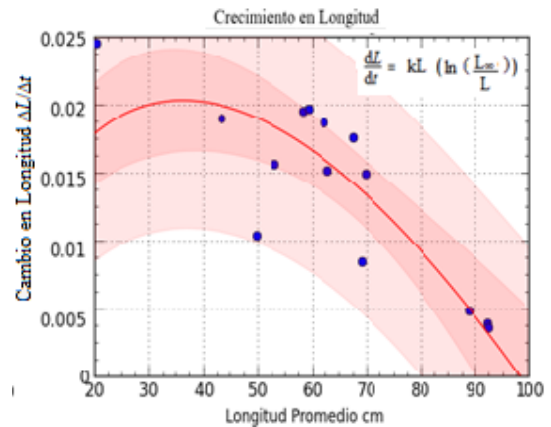


Figura 11. Ajuste del modelo para obtener los estimados de los parámetros del modelo de Gompertz para *Crotalus scutulatus*. Cada punto representa un ejemplar.  $r^2 = 0.766$ . Intervalos de confianza de 95%  $P < 0.05$ .

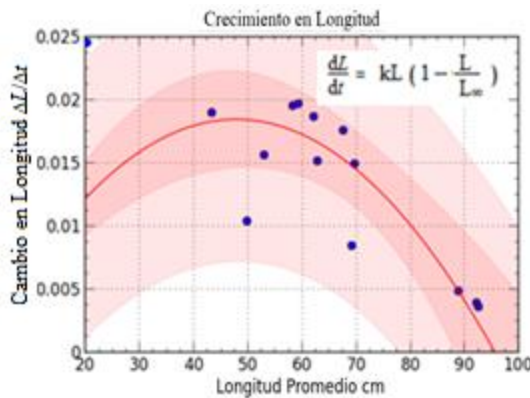


Figura 12. Ajuste del modelo para obtener los estimados de los parámetros del modelo logístico para *Crotalus scutulatus*. Cada punto representa un ejemplar.  $r^2 = 0.729$ . Intervalos de confianza de 95%  $P < 0.05$ .

El cuadro 2 muestra la regresión lineal y sus parámetros: *Intersección* es la ordenada al origen, que es, que es  $y = f(x)$  cuando  $x = 0$ , es decir que  $y = 0.1410$  y representa a una serpiente de longitud cero. *K día* representa el incremento teórico en centímetros que el organismo aumenta cada día.  $L_{\infty}$  se calcula dividiendo la intersección entre *K día*.

Cuadro 2. Coeficientes (*Coef.*) estimados a partir de la regresión lineal para cada modelo de *C. scutulatus*. Los intervalos de confianza, inferior (*IC inf*) y el intervalo superior (*IC sup*) están al 95%. Los coeficientes se escriben en negritas.

<i>C. scutulatus</i>	Von Bertalanffy			Gompertz			Logístico		
	Coef.	IC inf	IC sup	Coef.	IC inf	IC sup	Coef.	IC inf	IC sup
<i>Intersección</i>	<b>0.0320</b>	0.0242	0.0398	<b>0.0197</b>	0.0150	0.0248	<b>0.013</b>	0.0242	0.0398
<i>K día</i>	<b>0.0002</b>	0.0005	0.0004	<b>0.0002</b>	0.0016	0.002	<b>0.0001</b>	0.0029	0.0003
<i>K año</i>	<b>0.1928</b>	0.1833	0.1754	<b>0.064</b>	0.052	0.07	<b>0.2828</b>	0.0201	0.0278
$L_{\infty}$	<b>112.85</b>	81.51	180	<b>110.2</b>	91.51	120.3	<b>95.52</b>	81.51	125.6

### Relación edad-longitud para *Crotalus scutulatus*

Las figuras 13, 14 y 15 muestran los modelos de crecimiento obtenido para von Bertalanffy, Gompertz y logístico para *C. scutulatus*.

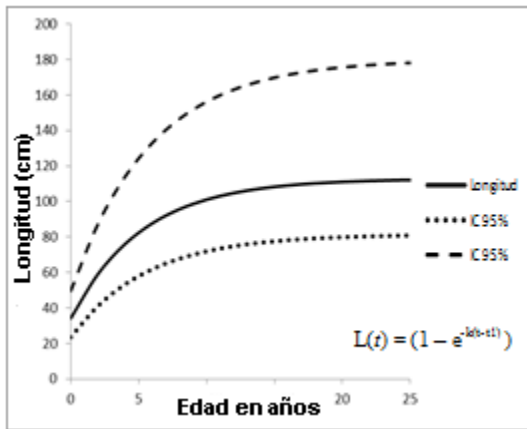


Figura 13. Estimación de la edad de *Crotalus scutulatus* a partir de la longitud mediante el modelo de crecimiento de von Bertalanffy.

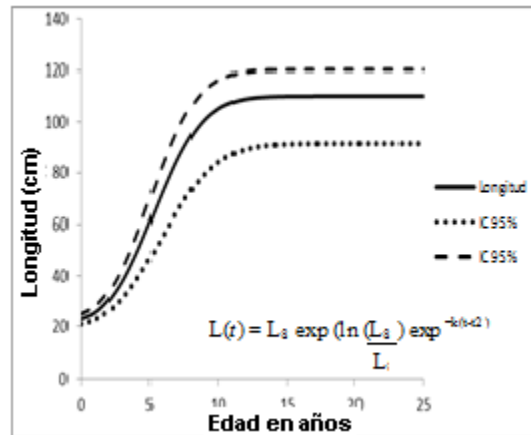


Figura 14. Estimación de la edad en años de *Crotalus scutulatus* a partir de la longitud mediante el modelo de crecimiento de Gompertz.

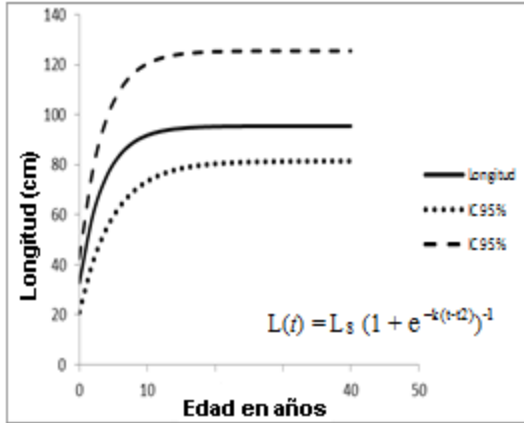


Figura 15. Estimación de la edad de *Crotalus scutulatus* a partir de la longitud mediante el modelo de crecimiento de logístico.

Para *Crotalus scutulatus* el modelo de von Bertalanffy predice una longitud asintótica de 112.8 cm. Los intervalos de confianza muestran que el valor asintótico de longitud puede estar entre los 81.0 y los 180 cm de longitud. La tasa de crecimiento aproximada es de 0.19 cm por año. La curva predice que las serpientes comienzan a crecer desde que nacen. Se observa que la tasa de crecimiento cambia de velocidad

alrededor de los cinco años, pero las serpientes siguen creciendo a una tasa menor, sin que se observe claramente la longitud asintótica aún pasados los veinte años de edad.

Para *Crotalus scutulatus* el modelo de Gompertz predice una longitud asintótica de 110.2 cm. Los intervalos de confianza muestran que el valor asintótico de longitud puede estar entre los 91 y los 120 cm de longitud. La tasa de crecimiento aproximada es de 0.064 cm por año. La curva muestra que las serpientes comienzan a crecer lentamente pero a partir del año el crecimiento se acelera hasta el punto de inflexión que se aprecia alrededor de los diez años. Después de este momento las serpientes han llegado a su longitud asintótica y el crecimiento es nulo.

El modelo logístico predice una longitud asintótica de 95.52 cm. Los intervalos de confianza muestran que el valor asintótico de longitud puede estar entre los 81 y los 125.6 cm de longitud. La tasa de crecimiento aproximada es de 0.28 cm por año.

En la curva se observa que las serpientes comienzan a crecer a una tasa acelerada desde que nacen y el cambio en la gráfica hacia la máxima velocidad de crecimiento (el punto

de inflexión) se da aproximadamente a los cinco años de edad. Después de este punto las serpientes crecen todavía los siguientes años, aunque a una tasa menor. A partir de los diez años de vida el crecimiento se vuelve casi nulo.

### Estimados de los parámetros de los tres modelos para *Crotalus aquilus*

De la especie *Crotalus aquilus*, se utilizaron 15 ejemplares de los 20 colectados. Los ejemplares están divididos claramente en dos grupos, las serpientes de longitud promedio baja y media con una tasa de crecimiento promedio alta y los ejemplares de mayor tamaño promedio y tasa de crecimiento promedio muy baja. Las Figuras 16, 17 y 18 muestran los estimadores de la longitud asintótica y la tasa de crecimiento para los modelos de *C. aquilus*, mediante un ajuste entre la longitud promedio y el cambio en longitud con respecto al tiempo. El valor de cada coeficiente calculado se presenta en el cuadro 3.

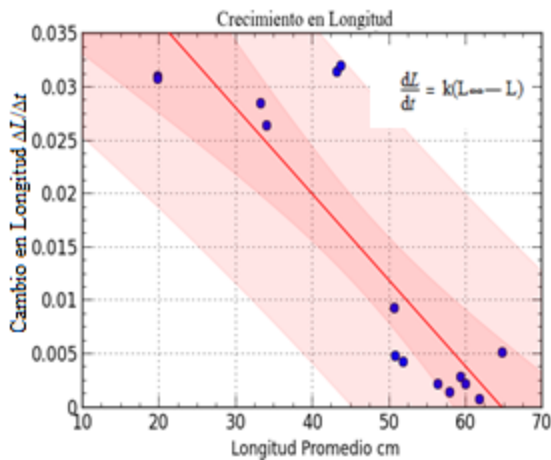


Figura 16. Ajuste del modelo para obtener los estimados de los parámetros del modelo de von Bertalanffy para *Crotalus aquilus*. Cada punto representa un ejemplar.  $r^2 = 0.731$  Intervalos de confianza de 95%  $P < 0.05$ .

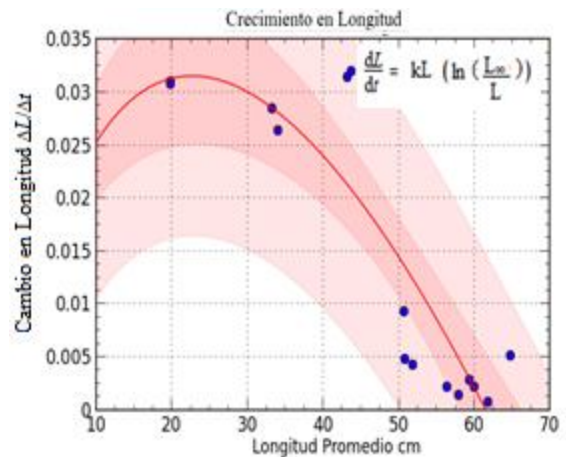


Figura 17. Ajuste del modelo para obtener los estimados de los parámetros del modelo de Gompertz para *Crotalus aquilus*. Cada punto representa un ejemplar.  $r^2 = 0.798$  Intervalos de confianza de 95%  $P < 0.05$ .

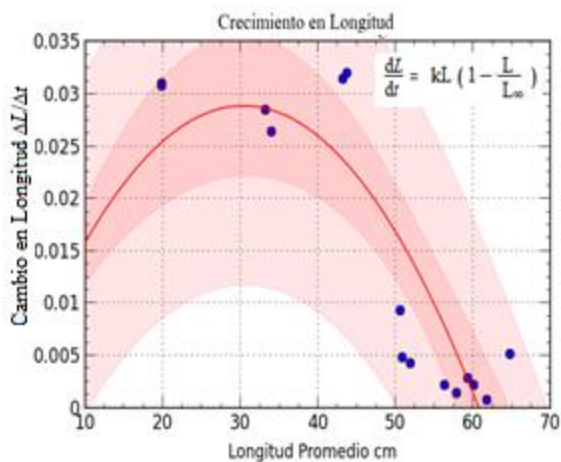


Figura 18. Ajuste del modelo para obtener los estimados de los parámetros del modelo logístico para *Crotalus aquilus*. Cada punto representa un ejemplar.  $r^2 = 0.749$ . Intervalos de confianza de 95%  $P < 0.05$ .

El cuadro 3 muestra la regresión lineal y sus parámetros. *Intersección* es la ordenada al origen, que es  $y = f(x)$  cuando  $x = 0$ , es decir que  $y = 0.1410$  y representa a una serpiente de longitud cero. *K día* representa el incremento teórico en centímetros que el organismo aumenta cada día.  $L_{\infty}$  se calcula dividiendo la intersección entre *K día*.

Cuadro 3. Coeficientes (*Coef.*) estimados a partir de la regresión lineal para cada modelo de *C. aquilus*. Los intervalos de confianza, inferior (*IC inf*) y el intervalo superior (*IC sup*) están al 95%. Los coeficientes se escriben en negritas.

<i>C. aquilus</i>	Von Bertalanffy			Gompertz			Logístico		
	Coef.	IC inf	IC sup	Coef.	IC inf	IC sup	Coef.	IC inf	IC sup
<i>Intersección</i>	<b>0.052</b>	0.038	0.66	<b>0.026</b>	0.02	0.033	<b>0.052</b>	0.038	0.066
<i>K día</i>	<b>0.001</b>	0.0009	0.001	<b>0.0003</b>	0.0003	0.0003	<b>0.0008</b>	0.001	0.0005
<i>K año</i>	<b>0.295</b>	0.292	0.397	<b>0.474</b>	0.3971	0.468	<b>0.522</b>	0.456	0.630
$L_{\infty}$	<b>68.5</b>	35.42	82	<b>67.85</b>	50.97	89.54	<b>66.21</b>	54.12	82.0

## Relación edad-longitud para *Crotalus aquilus*

Las figuras 19, 20 y 21 muestran los modelos de crecimiento obtenido para von Bertalanffy, Gompertz y logístico para *C. aquilus*.

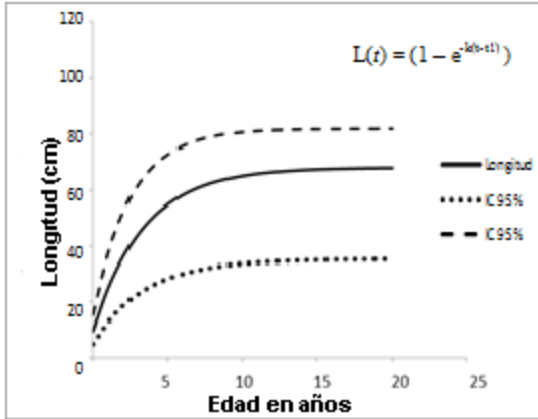


Figura 19. Estimación de la edad en años de *Crotalus aquilus* a partir de la longitud mediante el modelo de crecimiento de von Bertalanffy.

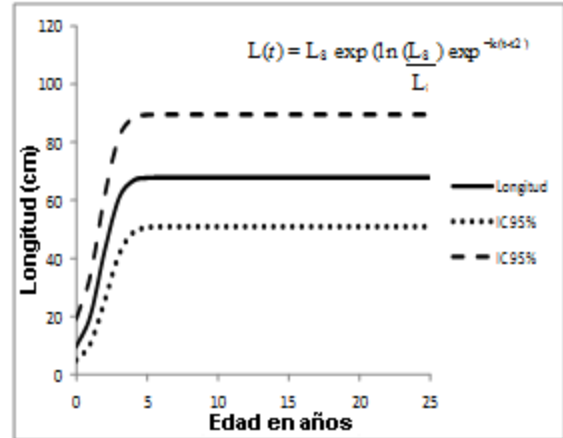


Figura 20. Estimación de la edad en años de *Crotalus aquilus* a partir de la longitud mediante el modelo de crecimiento de Gompertz.

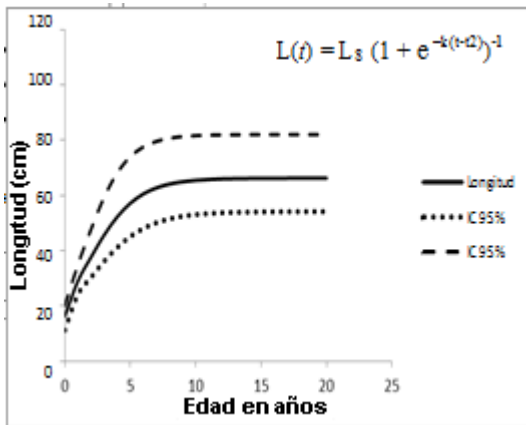


Figura 21. Estimación de la edad en años de *Crotalus aquilus* a partir de la longitud mediante el modelo de crecimiento logístico.

Para *Crotalus aquilus* el modelo de von Bertalanffy predice una longitud asintótica de 68.25 cm. Los intervalos de confianza muestran que el valor asintótico de longitud puede estar entre los 35.42 y los 82 cm de longitud. La tasa de crecimiento aproximada es de 0.29 cm por año. El crecimiento que se muestra en ésta gráfica es en principio

acelerado. El punto de inflexión se da aproximadamente a los cinco años de edad pero la longitud asintótica se aprecia hasta los nueve años aproximadamente. Para *Crotalus aquilus*, el modelo de Gompertz predice una longitud asintótica de 67.85 cm. Los



intervalos de confianza muestran que el valor asintótico de longitud puede estar entre los 50 y los 89 cm de longitud. La tasa de crecimiento aproximada es de 0.47 cm por año. La curva se observa mínimamente sigmoidea, pues dentro del primer año el crecimiento se acelera de manera exponencial hasta el punto de inflexión que se da aproximadamente a los cuatro años de vida. Después de este momento las serpientes ya no incrementan en cuanto a longitud.

El modelo logístico predice una longitud asintótica de 66.21 cm. Los intervalos de confianza muestran que el valor asintótico de longitud puede estar entre los 54 y los 82 cm de longitud. La tasa de crecimiento aproximada es de 0.52 cm por año.

En la curva se observa que las serpientes comienzan a crecer desde que nacen. Según este modelo, las serpientes mantienen un crecimiento sostenido hasta los cinco años de edad, cuando ocurre el punto de inflexión. Después de esta edad, continúan creciendo más lentamente hasta tener una edad alrededor de los ocho años cuando dejan de crecer.

### **Valores del criterio de Akaike AIC para cada modelo y especie en longitud**

Los valores del criterio de Akaike para comparar los modelos utilizando el programa Curve Expert ® (Cuadro 4) indican que entre más bajo sea el número (en negritas), mejor se ajusta el modelo a los datos. El modelo de Gompertz explica mejor los datos de *C. molossus*, mientras que el de von Bertalanffy los de *C. scutulatus* y *C. aquilus*.

Cuadro 4. Valores del criterio de Akaike para comparar los modelos en tres especies de *Crotalus*.

Modelo	<i>C. molossus</i>	<i>C. scutulatus</i>	<i>C. aquilus</i>
von Bertalanffy	-193.14	<b>-155.66</b>	<b>-151.70</b>
Gompertz	<b>-197.26</b>	-154.63	-148.46
Logístico	-190.63	-148.89	-147.40

### Estimación de los parámetros de la relación peso-longitud

Las variables  $a$  y  $b$  que relacionan el peso y la longitud en la ecuación  $P = aL^b$  obtenidos calculando el logaritmo de peso y longitud con una regresión no lineal entre ambos se observa en la figura 22, 23 y 24. El cuadro 5 presenta los valores de  $a$  que es la pendiente abscisa y de  $b$  que es el intercepto.

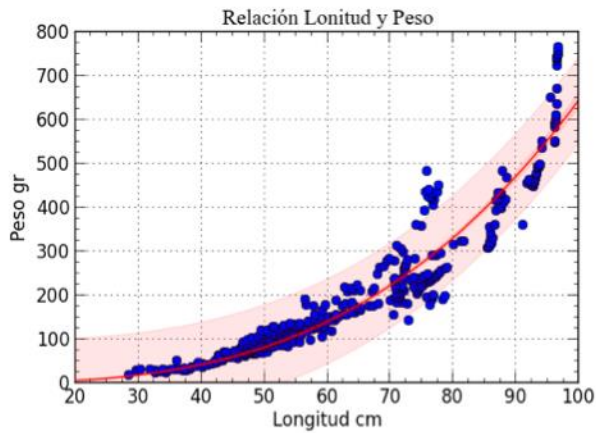


Figura 22. Relación peso longitud de *Crotalus molossus* con una regresión no lineal potencial.

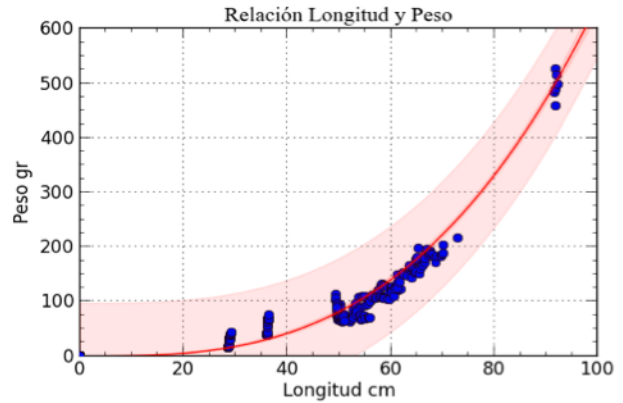


Figura 23. Relación peso longitud de *Crotalus scutulatus* con una regresión no lineal potencial.

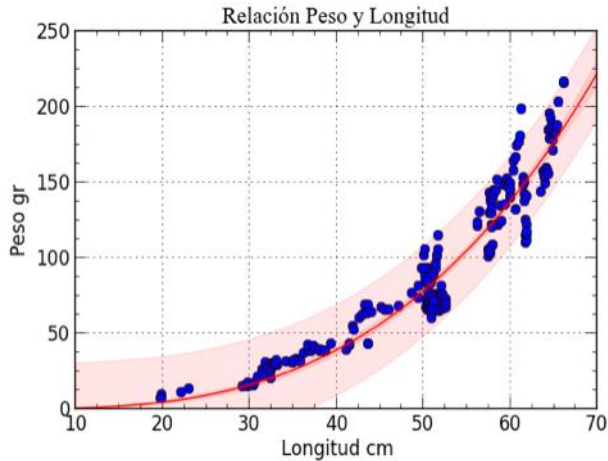


Figura 18. Estimación de la edad en años de *Crotalus aquilus* a partir del peso utilizando el modelo de Gompertz.

El valor estimado de  $b$  para *C. molossus* es 2.26 y de acuerdo a la prueba de  $t$  es significativamente diferente de 3.0. Se observó que el valor calculado es diferente al valor de 3 que reportado en la literatura para peces ( $t$  calculada = 5.44  $t$  de tablas = 1.966  $P > 0.5$ ). Para *C. scutulatus*, el valor de  $b$  calculado también es de 2.26, que es

significativamente diferente de 3.0 ( $t$  calculada = 13.300,  $t$  tablas = 1.9726  $P > 0.5$ ). El valor de  $b$  calculado para *C. aquilus* es 2.73, que es significativamente diferente de 3.0 ( $t$  calculada = 7.434,  $t$  tablas = 1.97  $P > 0.5$ ). Los valores de  $a$  y  $b$  se utilizaron para realizar los modelos de crecimiento basados en peso.

Cuadro 5. Variables de la relación peso-longitud  $a$  y  $b$  para tres especies de serpiente de cascabel.

	<i>C. molossus</i>			<i>C. scutulatus</i>			<i>C. aquilus</i>		
	Coef.	IC inf	IC sup	Coef.	IC inf	IC sup	Coef.	IC inf	IC sup
$a$	<b>0.0014</b>	0.0073	0.0168	<b>0.0017</b>	0.0073	0.0168	<b>0.0018</b>	0.0013	0.0096
$b$	<b>2.265</b>	2.147	2.881	<b>2.265</b>	2.147	2.29	<b>2.832</b>	2.748	2.818

## Relación edad-peso para *Crotalus molossus*

Las figuras 25, 26 y 27 muestran los modelos de crecimiento obtenido para von Bertalanffy, Gompertz y logístico para *C. molossus*.

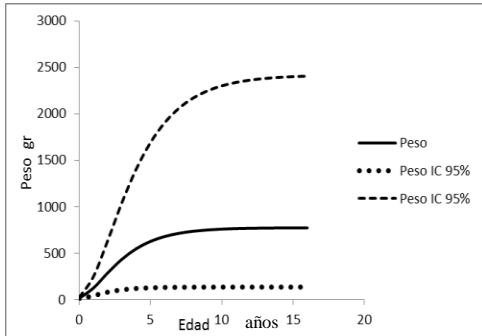


Figura 25. Estimación de la edad en años de *Crotalus molossus* a partir del peso utilizando el modelo de von Bertalanffy.

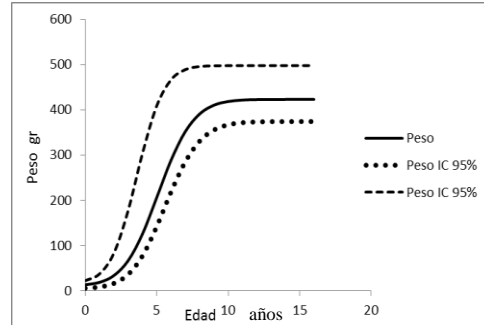


Figura 26. Estimación de la edad en años de *Crotalus molossus* a partir del peso utilizando el modelo de Gompertz.

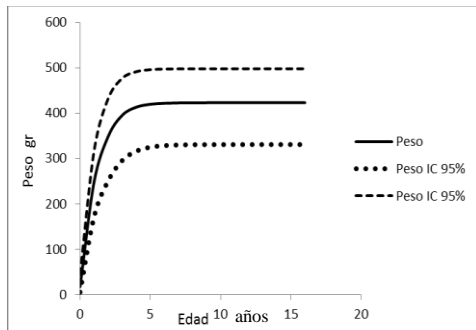


Figura 27. Estimación de la edad en años de *Crotalus molossus* a partir del peso utilizando el modelo logístico.

El modelo de von Bertalanffy predice que *C. molossus* nace con un peso promedio de 17.7 g, y que el incremento constante termina alrededor de los cinco años de edad. El peso asintótico predicho por este modelo es de 550 g.

Se puede observar que los intervalos de confianza son muy amplios; sobre todo el

intervalo superior predice un peso de 2500 g, peso demasiado alto para una *C. molossus*.

El modelo de Gompertz predice que las serpientes de *Crotalus molossus* nacen pesando 23.10 g y que después del primer año, muestran un incremento acelerado en peso durante aproximadamente nueve años. Después de esta edad, engordan a una tasa cada

vez más lenta hasta que a los diez años de vida ya no se pronostica ningún incremento en peso. El peso asintótico que predice este modelo es de 367 g. El modelo logístico predice que estas serpientes nacen pesando 15 g y mantienen un incremento en peso exponencial hasta los cuatro años de edad, después de esto reducen su tasa de crecimiento y alcanzan un peso asintótico aproximado a los 400 g.

### Relación edad-peso para *Crotalus scutulatus*

Las figuras 28, 29 y 30 muestran los modelos de crecimiento obtenido para von Bertalanffy, Gompertz y logístico para *C. scutulatus*.

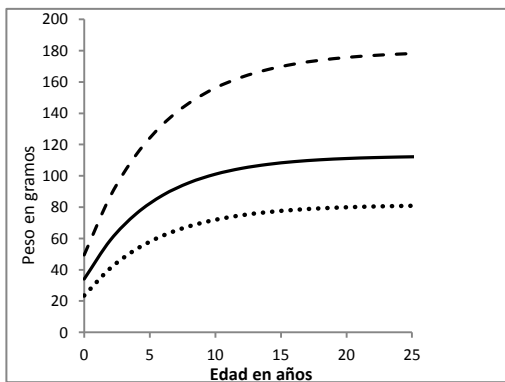


Figura 21. Estimación de la edad en años de *Crotalus scutulatus* a partir del peso utilizando el modelo de von Bertalanffy.

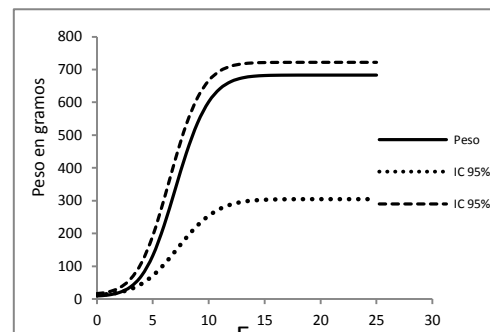


Figura 22. Estimación de la edad en años de *Crotalus scutulatus* a partir del peso utilizando el modelo de Gompertz.

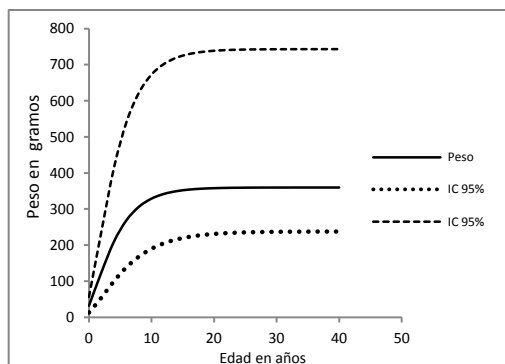


Figura 23. Estimación de la edad en años de *Crotalus scutulatus* a partir del peso utilizando el modelo logístico.

El modelo de von Bertalanffy predice que los organismos de esta especie pesan 38.2 g al nacer y tienen un incremento en peso sostenido y moderado. Alrededor de los diez años la tasa de incremento en peso se desacelera levemente y nunca alcanza el peso asintótico. El valor alcanzado a los treinta años hipotéticos sería de 130 g. Utilizando el modelo de Gompertz, se obtiene una gráfica que predice que las serpientes de esta especie nacen pesando 29.45 g y que después del primer año, muestran un incremento acelerado en peso durante aproximadamente diez años. Después de esta edad, engordan a una tasa cada vez más lenta hasta que ya no se pronostica ningún incremento en peso. El peso asintótico que predice este modelo es de 683 g. El intervalo de confianza inferior predice un incremento en peso mucho menor, de 300 g.

El modelo logístico predice que las serpientes de esta especie nacen pesando 24 g e incrementan en peso de manera sostenida hasta aproximadamente los cinco años de edad, después reducen su tasa de crecimiento hasta alcanzar un peso de 350 g. El intervalo de confianza mayor predice un peso asintótico por arriba de los 700 g.

### Relación edad-peso para *Crotalus aquilus*

Las figuras 31, 32 y 33 muestran los modelos de crecimiento obtenido para von Bertalanffy, Gompertz y logístico para *C. aquilus*.

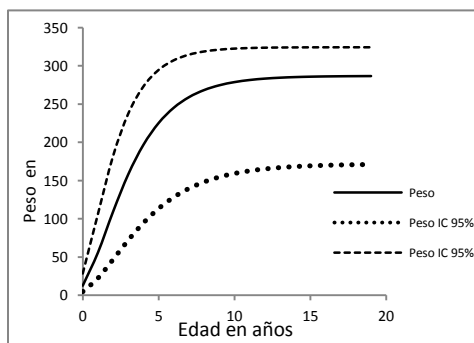


Figura 31. Estimación de la edad en años de *Crotalus scutulatus* a partir del peso utilizando el modelo de von Bertalanffy.

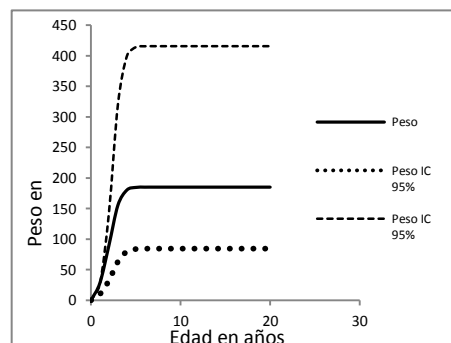


Figura 32. Estimación de la edad en años de *Crotalus aquilus* a partir del peso utilizando el modelo de Gompertz.

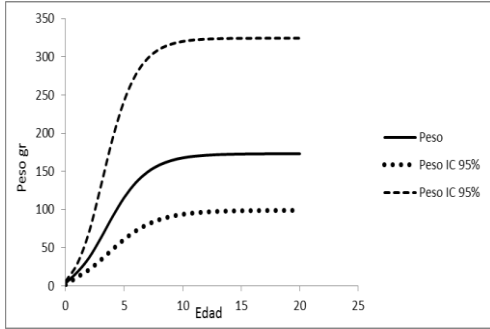


Figura 33. Estimación de la edad en años de *Crotalus aquilus* a partir del peso utilizando el modelo logístico.

El modelo de von Bertalanffy predice que las serpientes *C. aquilus* nacen pesando 29 g e incrementan en peso de una manera acelerada hasta los cinco años de edad. A partir de aquí siguen aumentando de peso pero a una tasa mucho más baja, hasta que se mantienen estables a la edad de diez años en su peso asintótico

calculado en 280 g. El modelo de Gompertz predice que los organismos de esta especie nacen pesando 17.0 g y que antes del primer año sufren un incremento acelerado en peso hasta aproximadamente los cuatro años de vida. Después de esto reducen la tasa de engorda hasta llegar a su peso asintótico calculado en 170 g.

Utilizando el modelo logístico se predice que los organismos de *C. aquilus* nacen pesando 10 g y gradualmente van incrementando en peso hasta los cinco años de vida. A partir de esta edad reducen su tasa de crecimiento para alcanzar la asíntota que predice un peso de 170 g. el intervalo de confianza superior rebasa esta asíntota y se eleva hasta los 340 g.

## DISCUSIÓN

### **Crecimiento en longitud de *Crotalus molossus***

La función seleccionada para modelar el crecimiento en longitud de *C. molossus* es el de Gompertz, pues es la que obtuvo el menor valor del criterio de Akaike (-1.972). El crecimiento total de la serpiente más grande fue 0.94 cm en 18 meses, alcanzando una longitud de 97.12 cm. La serpiente más chica tuvo un crecimiento total de 32.44 cm en 18 meses, alcanzando una longitud de 60.91 cm. Este modelo predice que una *C. molossus* que tiene cinco años de edad, se acerca ya a su longitud asintótica. El registro en la literatura de la longitud de la serpiente preñada más chica de esta especie es 70.3 cm (Andrews 1982), medida que alcanza justamente a los cinco años de edad. La forma de la curva es sigmoide asimétrica; es decir, que aunque comienzan a crecer lentamente, el cambio en la gráfica hacia la máxima velocidad de crecimiento (el punto de inflexión) se da aproximadamente al año de edad y la disminución en la tasa de crecimiento se da alrededor de los cinco años, donde comienza a bajar gradualmente hasta acercarse a cero, alrededor de los ocho años de vida. El registro del individuo más longevo de *C. molossus* vivió 20.7 años cautiva (Snider, 1992). Durante el desarrollo de este estudio, los organismos tuvieron un comportamiento poco agresivo, no se mostraron estresadas y no hubo necesidad de alimentar por la fuerza a ningún ejemplar.

### **Crecimiento en longitud de *Crotalus scutulatus***

El valor más bajo del criterio de Akaike para esta especie se obtuvo con el modelo de von Bertalanffy (-155.66). El crecimiento total de la serpiente más grande fue de 2.0 cm en 18 meses, alcanzando una longitud de 93.75 cm. Los ejemplares de talla chica de



*C. scutulatus* se mostraron estresados, cuatro fallecieron antes de los 2 meses con 19.74, 19.40, 20.34 y 43.28 cm de longitud y antes de los seis meses murieron dos serpientes de 52.89 y 92.12 cm de longitud. Las otras sobrevivieron pero tardaron en adaptarse y fue necesario alimentarlas por la fuerza en un principio. Las serpientes que son alimentadas de este modo presentan un crecimiento más lento que el normal (Taylor, 2005). El ejemplar más chico creció sólo 0.72 cm durante 18 meses, llegando a medir 29.34 cm. El modelo de von Bertalanffy para *Crotalus scutulatus* predice que a los quince años la tasa del crecimiento se ha reducido significativamente. El ejemplar conocido más viejo contó con 14.2 años de vida, aunque la longevidad en vida libre puede ser muy distinta pues es una especie agresiva y en cautiverio vive bajo estrés. En las observaciones registradas en la literatura (Klauber, 1972), la hembra preñada de menor longitud tiene 63.0 cm, lo que equivale aproximadamente a los seis años en la estimación de la edad. El intervalo de confianza más amplio en la curva ajustada de esta especie (Figura 13) se debe probablemente al crecimiento irregular de varios de los ejemplares usados en el estudio, debido a la dificultad por alimentar a las serpientes al inicio del experimento y por el estrés que presentaron.

### **Crecimiento en longitud de *Crotalus aquilus***

La función que mejor modela el crecimiento de la población de *C. aquilus* es la de von Bertalanffy, que obtuvo el valor más bajo del criterio de Akaike (151.70). El crecimiento total de la serpiente más grande fue de 2.73 cm en 18 meses, alcanzando una longitud de 66.23 cm, mientras que la más chica tuvo un crecimiento total de 12.38 cm en 18 meses, alcanzando una longitud de 41.53 cm. En la curva resultante del ajuste, se

observa que el crecimiento inicial es acelerado hasta el tercer año aproximadamente, después desacelera lentamente hasta alcanzar su longitud asintótica a los trece años de edad. La hembra preñada más chica registrada mide 34 cm de longitud, que según el modelo tendría una edad aproximada de dos años. Estas serpientes se estresan en cautiverio y tienen un comportamiento agresivo.

Cuadro 6. Parámetros de cada modelo para las tres especies de serpientes, longitud máxima y mínima obtenida en el muestreo y registrada anteriormente en la literatura *C. molossus* (Andrews, 1982; Klauber, et al. 1972), *C. scutulatus* (Balderas, 2009) y *C. aquilus* (Lazcano, 2009). Las unidades están en centímetros.  $K$  es la tasa de crecimiento en  $\text{cm año}^{-1}$ ,  $L_{\infty}$  es la longitud asintótica en  $\text{cm año}^{-1}$  obtenida para cada modelo.  $vB$  para von Bertalanffy,  $G$  para Gompertz y  $L$  para logístico.

	$K$			$L_{\infty}$			Muestreo		Datos registrados	
	$vB$	$G$	$L$	$vB$	$G$	$L$	L max	L min	L max	L min
<i>C. molossus</i>	0.47	<b>0.803</b>	1.07	108.85	<b>98.10</b>	87.84	97.12	28.47	127	23.2
<i>C. scutulatus</i>	<b>0.103</b>	0.186	0.28	<b>112.85</b>	110.2	95.52	93.74	19.74	123.1	22.0
<i>C. aquilus</i>	<b>0.42</b>	0.474	0.52	<b>68.25</b>	67.85	66.21	66.23	29.15	68.3	17.2

#### Crecimiento en peso para las tres especies

La curva de crecimiento en peso se obtuvo usando los valores producidos por la curva de crecimiento en longitud, introduciéndolos en la relación peso-longitud; sin embargo, los intervalos de confianza de la curva estimada son muy amplios. Esto resulta de la variabilidad de los datos utilizados para estimar la curva en crecimiento en longitud aunados a los utilizados para estimar el valor de los parámetros de la relación peso-longitud. A pesar de esto, los valores predichos por la curva obtenida se acercan a los reales.

**Crecimiento en peso para *Crotalus molossus*.** La función que mejor modela el crecimiento en peso en *C. molossus* es la de von Bertalanffy. Una serpiente con una edad estimada de cinco años de edad pesaría alrededor de 620 g y mediría, según la gráfica de longitud, aproximadamente 100 cm. Un ejemplar reportado en la literatura medía 97 cm con un peso de 550 y un poco más de cuatro años de edad (Balderas et al., 2008). A diferencia de la longitud, donde la tasa de crecimiento va disminuyendo con el tiempo, se puede observar que entre más grande es una serpiente, más peso va adquiriendo, a saber, la serpiente más chica que entró a este estudio incrementó 101.4 g, mientras que la mayor incrementó un poco más del doble: 217.2 g. El peso del cuerpo de una hembra sexualmente madura es de 220 g y su longitud es de 70.3 cm (Ramírez, 2004). El modelo seleccionado predice que esta serpiente tendría cinco años de edad.

#### **Crecimiento en peso de *Crotalus scutulatus***

En el caso de *C. scutulatus*, el modelo que obtuvo el menor valor del criterio de Akaike es el de Gompertz. La serpiente más pesada en este estudio, tuvo 544.2 g, y esta curva predice 680 g como peso asintótico. Como en el caso de *C. molossus*, los datos disponibles no proporcionaban suficiente información para obtener un buen ajuste de los otros dos modelos. El modelo predice que una serpiente de cinco años tiene un peso aproximado de 110 g y una longitud de 60 cm, mientras que en los datos reales se muestra que una serpiente de 60 cm pesa entre 115 y 120 g, lo que indica que el modelo se asemeja a los datos reales. La función matemática también se ajusta al tiempo en el que crecen, como ejemplo, una serpiente que al inicio pesó 14.05 g al final de los 18 meses pesó 41.95 g El modelo sugiere que esta serpiente se encuentra entre finales del primer año y principios del tercer año de vida.

## Crecimiento en peso de *Crotalus aquilus*

El modelo que mejor se ajusta (habiendo obtenido el menor valor del criterio de Akaike) a los datos de *Crotalus aquilus* es el de von Bertalanffy con un peso asintótico de 280 g. Una serpiente de cinco años de edad tendría un peso aproximado a 230 g y una longitud de 64 cm. Esto coincide con los datos obtenidos pues una serpiente con 66 cm de longitud pesa 216 g. En un estudio donde mantuvieron a ejemplares de *C. aquilus* colectadas en el estado de Hidalgo en cautiverio por 17 semanas (Lazcano, 2009), el crecimiento promedio en peso de éstas fue el doble del obtenido en este estudio, comenzaron en 16.29 g en promedio, aumentando a 16.69 g en total. Esta disparidad en el crecimiento puede deberse a la variación entre poblaciones o a la cantidad de alimento disponible, ya que el trabajo que se menciona no especifica la cantidad de alimento que se suministró. Por último, puede ser que al inicio del presente estudio las serpientes se mostraron estresadas y aunque no fue necesario alimentarlas por la fuerza, el grado de perturbación pudo afectar el crecimiento.

## Comparación entre las tres especies

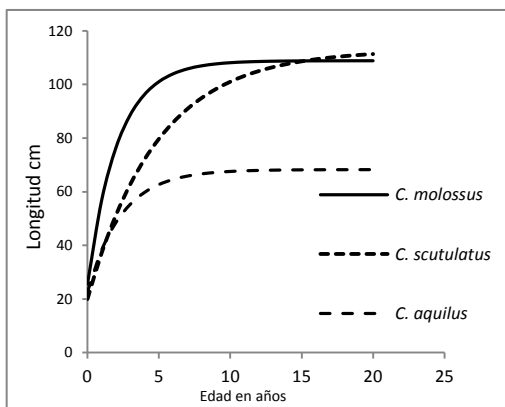


Figura 34. Comparación del crecimiento en longitud entre las tres especies de serpientes.

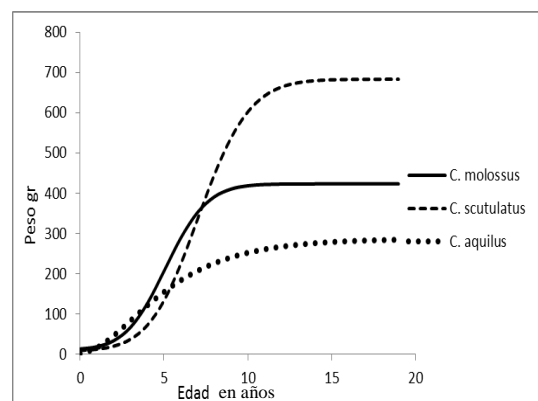


Figura 35. Comparación del crecimiento en peso entre las tres especies de serpientes.

*Crotalus molossus* y *Crotalus scutulatus* son dos especies de talla grande, mas no crecen de la misma manera (Figura 27 y 28). El modelo predice que *C. scutulatus*, alcanza mayor longitud que *C. molossus*; sin embargo, esta última tiene una tasa de crecimiento más alta. A pesar de que mas ejemplares de *C. molossus* son grandes al alcanzar su tamaño máximo mas pronto, *C. scutulatus* es a la larga mas grande pero a tasa de crecimiento mas baja. A *C. molossus* le toma cinco años llegar al metro de longitud y aproximadamente un año más para llegar a su longitud asintótica. Para *Crotalus scutulatus* la predicción del crecimiento utilizando las estimaciones de este estudio indica que después de veinte años de vida apenas estaría cerca de la longitud asintótica, y tardarían el mismo tiempo (unos 15 años) en llegar a la misma longitud que *C. molossus*. *Crotalus aquilus* es una serpiente de talla chica que de acuerdo al modelo de von Bertalanffy, presenta una curva proporcional a la que tiene *C. molossus*, aunque con magnitudes menores.

Para las tres poblaciones de serpientes, existe una correlación positiva entre la edad y el aumento en peso, la velocidad del aumento en masa corporal una vez que han alcanzado su longitud asintótica. *C. molossus* es la que ganó más peso durante el experimento, aunque la gráfica predictiva dice que es *C. scutulatus* la que eventualmente ganará mayor peso a lo largo del tiempo. *C. aquilus* tiene una tasa de crecimiento en peso relativamente alta, a comparación de las otras dos especies; sin embargo, es una serpiente de talla chica y por esto no tiene los alcances en talla y peso de las otras dos especies. Con los datos obtenidos de longitud y peso, se puede observar que el incremento en longitud se produce a un paso menos acelerado que el incremento en peso, el primero

decrece con mayor velocidad y que existe más variabilidad en los datos de peso que en los datos de longitud.

El cambio en el ritmo de crecimiento representa un cambio en la distribución de energía que mayormente se reparte en cuatro áreas diferentes: el mantenimiento del metabolismo, el crecimiento somático, la reproducción y las reservas corporales (Peterson, 1999). A partir de las gráficas obtenidas se infiere que en la primera fase, la energía está prioritariamente en el mantenimiento del metabolismo, después se enfoca en el desarrollo pues se tiene la tasa de crecimiento más alta pero que gradualmente decrece con la madurez sexual y el inicio de la época reproductiva. La evolución hacia la madurez sexual es un proceso gradual, la pubertad es el comienzo de la reproducción pero la capacidad reproductiva plena se adquiere más adelante, por eso el cambio en la velocidad de crecimiento no se da de manera abrupta. La talla a la madurez sexual es una característica variable, de acuerdo con las condiciones ambientales y los aspectos tróficos además de la perturbación del manejo o el efecto negativo que ejercen los asentamientos humanos cuando los organismos están en vida libre (Ohnishi, 2012). Una vez que han alcanzado su longitud asintótica, la energía se acumula mayormente en reservar energía en tejido adiposo (Loudrais, 2000). Estas serpientes se mantuvieron en cautiverio, por ende no gastaron energías en el esfuerzo reproductivo y el gasto en mantenimiento fue bajo, por esta razón el incremento en peso fue mayor que el que se hubiera obtenido en vida libre.

Para estas tres especies, la distribución de energía entre la tasa de crecimiento y la madurez sexual se puede relacionar con la dinámica de la curva de crecimiento entre los cuatro y cinco años estimados por el modelo para cada gráfica. *C. molossus* y *C.*

*scutulatus* comienzan su reproducción alrededor de esta edad, de manera coincidente con disminuciones del ritmo de crecimiento en el modelo predictivo y al registro de las hembras preñadas más pequeñas 70.3 y 63.0, respectivamente (Andrews, 1982; Klauber, 1972). En un estudio con *Crotalus horridus* las hembras maduran sexualmente a finales del tercer año y dan a luz al cuarto año (Pisani et al., 2006; DeNardo, 2008). Pero *Crotalus aquilus* madura sexualmente mucho más rápido que las otras dos especies, (la hembra preñada más pequeña de la que se tiene registro tiene aproximadamente dos años de edad). Esto no concuerda con la gráfica presentada donde se observa que *C. aquilus* reduce su tasa de crecimiento alrededor del cuarto año. Este es otro ejemplo de que las serpientes de esta especie con las que se realizó el estudio tuvieron un desarrollo más lento que el que se reporta en la literatura (Lazcano, 2009).

Un experimento realizado con *Crotalus atrox* en vida libre, mostró que las serpientes alimentadas artificialmente, engordaron y se reprodujeron más frecuentemente que las serpientes control que se alimentaron por sus propios medios. Se observó que el número de crías se mantuvo igual en ambos grupos, pero las serpientes alimentadas incrementaron su masa corporal. Con estos resultados concluyen que la energía adicional se canaliza a las reservas corporales y que el número de crías de la especie no está sujeto a los cambios ambientales (Taylor et al., 2005). Aunque en el presente trabajo las serpientes llegaron con diferentes tallas, edades y condición nutricional desconocida, esto no tiene un impacto determinante para el desarrollo de los organismos, siempre y cuando la desnutrición no haya sido crítica (Taylor et al., 2005). Como ya se mencionó, las víboras de cascabel presentan un crecimiento indeterminado y mantienen una estrategia de reservas acumuladas (Madsen et al., 2000); es decir, que con la ingesta adecuada de

alimento se sobreponen a las condiciones adversas anteriores adaptándose a las nuevas, y que como son de vida larga, su estrategia es acumular energía en los tejidos para estar en condiciones óptimas al tiempo de reproducirse o para poder sobrevivir en tiempos aciagos (Peterson 1999).

### **Variación intrínseca y entre poblaciones**

La variación del tamaño entre poblaciones de la misma especie es mayor en animales ectotermos pues están sujetos a las condiciones climáticas de una manera más dependiente que los endotermos (Forsman, 1996). El potencial para variar la tasa de crecimiento es una ventaja pues les permite persistir donde hay pocos recursos reduciendo la velocidad de desarrollo y el potencial facultativo para crecer, les permite explotar temporalmente los recursos en tiempos de bonanza (Pough, 1980). La accesibilidad a la comida, el tamaño de las presas y la depredación dependiente del tamaño son presiones selectivas para los organismos, de modo que la variación en el tamaño está determinada por la selección natural y está obligada a oscilar cerca del tamaño óptimo para sobrevivir. La longitud a la madurez de una especie, se correlaciona positivamente con la longitud asintótica de los organismos que pertenecen a ella, de tal manera que la longitud relativa a la madurez ( $\text{Longitud a la madurez} / L_{\infty}$ ) tiende a ser un valor constante en un grupo (Shine, 1992). Aunado a esto, la reproducción también está sujeta a la selección sexual que restringe a los organismos de una especie a un tamaño ideal (Arak, 1988). Esto previene una mayor variación, lo que permite generar estas predicciones que colaboran a tener un panorama más completo sobre la historia de vida de estas especies.



### **Comparación de los modelos de crecimiento**

En este estudio, se observa que en cada caso el modelo de von Bertalanffy da valores de tasa de crecimiento anual más bajas que Gompertz y éste más bajas que las que arroja el modelo logístico. Existe la tendencia inversa para la longitud asintótica, es decir que es más grande en el modelo de von Bertalanffy, menor en Gompertz y aún menor en el modelo Logístico, aunque la magnitud de la variación en este aspecto es baja (Cuadro 17). Se ha dicho que la curva logística describe organismos con ciclos de vida simples y que pierde efectividad con organismos con historias de vida complejas (Gamito, 1998). Se utiliza por que ha sido demostrado que en condiciones de laboratorio describe bien el crecimiento sigmoide (Weatherley et al., 1987). Sin embargo, este modelo no fue particularmente adecuado para ninguna de las poblaciones estudiadas aquí.

Estos modelos de crecimiento tienen la desventaja de considerar que la longitud de los organismos está en función tan sólo de la edad, con lo que se obvia el efecto ambiental que incide sobre el crecimiento animal. Sin embargo, estos modelos siguen siendo utilizados pues son una herramienta más para conocer sobre la forma de crecimiento de una población, otros parámetros complementarios amplían el criterio para decidir la mejor manera de estimar el crecimiento. Un tamaño de muestra adecuado es importante para cubrir el rango de crecimiento de la especie, pues puede ocurrir que la longitud máxima difiera del valor de la longitud asintótica dada por el modelo (Urban, 2002). Esto no ocurre con los datos obtenidos de las tres especies, pues en cada muestra hay un ejemplar que se aproxima a la longitud asintótica, en ninguno se obtuvo un registro mayor al indicado por el modelo seleccionado (Cuadro 16).

## CONCLUSIONES

Se estimaron los parámetros de crecimiento en longitud y peso para las tres especies estudiadas utilizando tres modelos de crecimiento; von Bertalanffy, Gompertz y logístico. Se determinó el modelo que se ajusta mejor a cada grupo de datos. Para longitud el modelo de von Bertalanffy fue el mejor para explicar los datos de *C. scutulatus* y *C. aquilus*, mientras que el de Gompertz lo fue para *C. molossus*. Para la categoría de peso, el modelo de von Bertalanffy explicó mejor los datos de *C. molossus* y *C. aquilus*, mientras que Gompertz se ajustó mejor a los datos de *C. scutulatus*.

De las tres especies de serpientes, *C. scutulatus* es la que a lo largo del tiempo tiene una mayor longitud y mayor ganancia en peso, pero tarda más tiempo en crecer que *C. molossus*. Las tres especies ganaron peso a lo largo del experimento; sin embargo, no es una buena forma de estimar la edad pues durante el experimento el peso y su incremento fluctuó de forma notable, mientras que la longitud se incrementó siempre constantemente.

La edad de las serpientes cuando adquieren madurez sexual reportada en la literatura es similar a la obtenida en las estimaciones de longitud de *C. molossus* y *C. scutulatus*, para *C. aquilus*, las serpientes del experimento tuvieron una tasa de crecimiento menor que la reportada en otros experimentos. Las estimaciones con peso se alejaron a evidencia en el campo, por lo se sugiere que las mejores predicciones se deben basar en tamaño.

Es importante enfatizar que es poco probable que un solo modelo universal describa adecuadamente el crecimiento de las serpientes, lo que apunta a la necesidad de

ajustar múltiples funciones para tener una descripción del crecimiento más completa y seleccionar el modelo más adecuado a los datos disponibles. Además, los modelos no siempre son una descripción total del sistema, sino una conceptualización simplificada para el análisis que, por definición, es incompleta. Sin embargo, son un complemento útil para conocer la historia de vida de las especies y para tomar decisiones con respecto a su producción y conservación.

### **Bibliografía**

- Anderson, O. R. y R. M. Neumann. 1983. Length, Weight, and Associated Structural Indices. Págs. 447-482 en (Murphy B.R. y D. W. Willis, eds.) *Fisheries Techniques*, Kansas State University, Kansas, USA.
- Andrews, R. M. 1982. Patterns of Growth in Reptiles. Págs. 273-320 en (C. Gans and F. Pough, eds.) *Biology of the reptilian*, Academic Press, London, U. K.
- Arak, A. 1988. Female mate choice in the natterjack toad: Active choice or passive attraction?. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 22:317–327.
- Armstrong, B. L. y J. B. Murphy. 1979. *The Natural History of Mexican Rattlesnakes*. E. O. Wiley, Museum of Natural History, University of Kansas. 100 pp.
- Ávila-Cervantes, J. 2011. Análisis de la estructura y diversidad genética de cuatro poblaciones de *Crotalus molossus nigrescens*. Tesis de Maestría, Instituto de Biología, UNAM, México D.F. 87 pp.
- Balderas, V. C. J., D. Barreto-Oble y C.A. Madrid-Sotelo. 2009. Contribución a la historia natural de *Crotalus molossus*. en ( Lot A. y Z. Cano-Santana eds.)

- Biodiversidad del Pedregal de San Ángel*. UNAM, Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel y Coordinación de la Investigación Científica, D.F. México. 363-369 pp.
- Bertalanffy, L. v. 1957. Quantitative laws in metabolism and growth. *The Quarterly Review of Biology*, 32: 3.
- Bertalanffy, L. v. 2006. El organismo considerado como sistema físico. Págs. 124-138 en (Fondo de Cultura Económica eds.) *Teoría General de los Sistemas*. Fondo de Cultura Económica, México, D. F.
- Boback M. S. y C. Guyer. 2003. Empirical evidence for an optimal body size in snakes. *Evolution*, 57: 345-351.
- Bronikowski, A. M. 2000. Experimental evidence for the adaptive evolution of growth rate in the garter snake *Thamnophis elegans*. *Evolution*, 5:1760-1767.
- Brown, D. y P. Rothery. 1993. *Models in Biology: Mathematics, Statistics and Computing*. West Sussex, John Wiley & Sons. Chichester Inglaterra. 750 pp..
- Brown, W. S., M. Kery y J. E. Hines. 2007. Survival of Timber rattlesnakes (*Crotalus horridus*) Estimated by capture- recapture models in relation to age, sex, color morph, time and birthplace. *Copeia*, 3:656-671.
- Caballero, D. F. F. 2011. Selección de modelos mediante criterios de información en análisis factorial. Aspectos teóricos y computacionales. Tesis de Posgrado, Departamento de Estadística e I. O, Universidad de Granada, Granada. 178 págs.
- Campbell, J. A. y W. W. Lamar. 1989. *The venomous reptiles of Latin América*. Cornell University Press. U.S.A. 425 pp.
- Campbell, J. A. y E. D. Brodie. 1992. *Biology of the Pitvipers*. Jr., eds, Selva, Tyler, Texas. 567 pp.

- Casas-Andreu, G. 2000. Mitos y realidades de los reptiles en México. *Ciencia Ergo Sum*, 3:286-291.
- Charnov, E. L. Fish growth: Bertalanffy  $k$  is proportional to reproductive effort. *Environmental Biology of Fish* 83:185-187.
- Denardo D. F. y E. N. Taylor. 2005. Sexual size dimorphism and growth plasticity in Snakes: an experimento n the western diamond-backed rattlesnake (*Crotalus atrox*). *Journal of Experimental Zoology* 303A: 598-607.
- De Roos, A. M. 2011. Describing a population and its environment. Págs. 7-19 en (Kevin Gross eds.) *Modelling Population Dynamics*, Institute for Biodiversity and Ecosystem Dynamics Population Biology Section, Universidad de Amsterdam, Holanda.
- Dmi'el, R. 1970. Growth and metabolism in snake embryos. *Journal of Embryology and Experimental Morphology* 23: 761-772.
- Dorgas, E. M., W. A. Hopkins y J. H. Roe. 2004. Effects of body mass and temperature on standard metabolic rate in the Eastern diamondback rattlesnake (*Crotalus amantadeus*). *Copeia*, 1:145-151.
- Flores, V. y L. Canseco. 2004. Nuevas especies y cambios taxonómicos para la herpetofauna en México. *Acta Zoológica Mexicana*, 2: 115-144
- Forsman, A. 1991. Variation in sexual size dimorphism and maximum body size among adder populations: effects of prey size. *Journal of Animal Ecology*, 60: 253-267
- Forsman, A. y L. E. Lindell, L. E. 1996. Resource dependent growth and body condition dynamics in juvenile snakes: an experiment. *Oecologia*, 108:669-675
- Gamito, S. 1998. Growth models and their use in ecological modeling: an application to a fish population. *Ecological Modelling*, 113: 83-94.

- Gibbons, J. W. 1972. Reproduction, growth, and sexual dimorphism in the Canebrake Rattlesnake (*Crotalus horridus atricaudatus*). *Copeia*, 1972:222-226.
- Gompertz, B. 1825. On the nature of the function expressive of the law of human mortality and on a new mode of determining the value of life contingencies. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, 115:515–585.
- Gutierrez, J. M., D. Williams, H. W. Fan y D. A. Warrell. 2010. Snakebite envenoming from a global perspective: Towards an integrated approach. *Toxicon*, 56: 1223-1235.
- Haddon, M. 2011. Fisheries and modeling y Simple population Models. Págs. 9-54 en (Chapman & Hall/ CRC eds.) *Modelling and Quantitative Methods in Fisheries*, Book News, Inc., Portland, Oregon.
- Hart, D. R, y A. S. Chute. 2009. Estimating von Bertalanffy growth parameters from growth increment data using a linear mixed- effects model, with an application to the sea scallop *Placopecten magellanicus*. *ICES journal of Marine Science*, 66: 2165-2175
- Halliday, T. y K. Adler. 2007. La gran enciclopedia de los anfibios y reptiles. Ed. LIBSA. Alcobendas, Madrid, España. 240 pp.
- Hernández, L. A. y D. A. Ratkowsky. 2004. Growth of fishes, crustaceans and molluscs: estimation of the von Bertalanffy, Logistic, Gompertz and Richards curves and a new growth model. *Marine Ecology Progress Series*, 282: 237-244.
- Katsanevakis, S. y C. D. Marravelias. 2002. Modelling fish growth: multi model inference as better alternative to *a priori* using von Bertalanffy equation. *Fish and Fisheries*, 9: 178-187.

- Klauber, L. M. 1972. Rattlesnakes: Their habits, life histories, and influence on mankind. 2<sup>o</sup> Edición Berkeley, University of California Press. 325 pp
- Lazcano, D., S. M. Acosta., G. R. M. Hernández, J. A. Chávez y S. Narváez. 2009. Tiempo de deglución en crías de *Crotalus aquilus* (Klauber, 1952) en condiciones de cautiverio. Ciencia UANL. 13: 3.
- Lazcano, D. I. G. Cervantes., R. Mercado y R. D. J. Galván. 2011. Variación en el crecimiento de juveniles de la cascabel de las rocas *Crotalus Lepidus* (Kennicott, 1861) en condiciones de cautiverio. Ciencia UANL. Vol. 15:2.
- Lemos, J. A. y H. Smith. 2007. Anfibios y reptiles del estado de Coahuila México. Universidad Nacional Autónoma de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad. 184-193 pp.
- Loudrais, O., X. Bonnet., R. Shine., D. Denardo., G. Naulleau y M. Guillon. 2002. Capital breeding and reproductive effort in a variable environment: a longitudinal study of a viviparous snake. Journal of Animal Ecology. 71: 470-479.
- Lowell V. D. y R. L. Wallace. 2002. Growth, reproduction and survival in a population for *Crotalus viridis oregonus* in north central Idaho. Herpetological Monographs. 1: 26-45.
- Malhado, C. H. M., A. A. Ramos, P. L. S. Cameiro, J. C. Souza, F. S. Wechsler, J. P. Eler, D. M. M. R. Azevedo y J. R. B. Sereno. 2008. Modelos no lineales para describir el crecimiento de bufalinos de la raza Murrah. Arch. Zootec, 220: 497-503.
- Madsen, T. y R. Shine. 2000. Silverspoons and snake body sizes: prey availability early in life influences long term growth rates of free ranging pythons. Journal of Animal Ecology, 69: 952-958.

- Marquardt, D. W. 1963. An algorithm for least-squares estimation of nonlinear parameters. *Journal of Society for Industrial and Applied Mathematics*, 11:431-44
- Masden, T. y R. Shine. 2002. Short and chubby or long and slim? Food intake, growth and body condition in free-ranging pythons. *Austral Ecology*, 27: 672-680.
- Mattison, C. 1996. *Rattler! A natural history of rattlesnakes*. Cassell Imprint. United Kingdom London. 144 pp.
- Mattison, C. 2007. *The Eew Encyclopedia of Snakes*. Princeton University Press. 272 pp.
- May, P. G. y T. M. Farrell. 2012. Growth patterns of dusky pygmy rattlesnakes (*Sistrurus miliarius barbouri*) from central Florida. *Herpetological Monographs*, 26: 125- 132.
- Maynar, A. L., J. K. Loosli, H. F. Hintz y R. G. Warner. 1981. *Nutrición Animal*. Editorial Mc Graw-Hill. U.S.A.
- Messenger, K. R. 2010. Growth and age at reproductive maturity of the Carolina Pigmy Rattlesnake, *Sistrutrus m. miliarius* (Reptilia: Serpentes). *Theses, Dissertations and Capstones*. 106.
- Miller, A. H., and R. C. Stebbins. 1964. *The lives of desert animals in Joshua Tree National Monument*. Univ. California Press, Berkeley. 452 pp.
- NORMA Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo. Recuperado el 02/10/2013, en <http://www.profepa.gob.mx>
- Ohnishi, S. T. Yamakawa, H. Okamura y T. Akamine. 2012. A note on the von Bertalanffy growth function concerning the allocation of surplus energy to reproduction. *Fish Bulletin*, 110:223-229.



- Patiño, O. J. L. 2011. Análisis de la digestibilidad y ganancia de peso de tres especies de víboras de cascabel (*Crotalus molossus*, *Crotalus scutulatus* y *Crotalus aquilus*) criadas en cautiverio. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma de México, México D. F. 57 pp.
- Pauly, D. 1984. Fish population dynamics in tropical waters: a manual for use with programmable calculators. ICLARM Studies and Reviews, International Center for Living Aquatic Resources Management, Manila, Filipinas. 325 pp.
- Pisani, G. R. y H. S. Fitch. 2006. Rapid early growth of timber Rattlesnakes in northeastern Kansas. *Journal of Kansas Herpetology* 20:19-20.
- Petterson, C. C., B. M. Walton y A. F. Bennett. 1999. Metabolic costs of growth in free living Garter snakes and the energy budgets of ectotherms. *Functional Ecology*, 13: 500-507.
- Pough, F. H. 1980. The advantages of ectothermy for tetrapods. *American Naturalist*, 115:92-112.
- Pough, F. H, Andrews R. M, Cadle J. E, Crum M. L, Savitzky A. H. y Wells K. W. 2004. *Herpetology*. Prentice Hall, New Jersey. 726 pp.
- Ramírez, B. A. 2002. Conocimiento Básico Sobre Manejo, Conservación y Aprovechamiento de los Anfibios y Reptiles de México. XXIII Aniversario, Programa de Ganadería, Colegio de Posgraduados, Instituto de Recursos Genéticos y Productividad.
- Ramírez, B. A. y M. C. Arizmendi. 2004. *Crotalus molossus*. Sistemática e historia natural de algunos anfibios y reptiles de México. Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Unidad de Biología, Tecnología y Prototipos (UBIPRO), Universidad

- Nacional Autónoma de México. Bases de datos SNIB-CONABIO. Proyecto W013. México. D. F.
- Ramírez, B. A. y M. C. Arizmendi. 2004. *Crotalus scutulatus*. Sistemática e historia natural de algunos anfibios y reptiles de México. Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Unidad de Biología, Tecnología y Prototipos (UBIPRO), Universidad Nacional Autónoma de México. Bases de datos SNIB-CONABIO. Proyecto W013. México. D. F.
- Ramírez, B. A. y M. C. Arizmendi. 2004. *Crotalus aquilus*. Sistemática e historia natural de algunos anfibios y reptiles de México. Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Unidad de Biología, Tecnología y Prototipos (UBIPRO), Universidad Nacional Autónoma de México. Bases de datos SNIB-CONABIO. Proyecto W013. México. D.F.
- Ramírez, P. A. 2008. Herpetofauna del Parque Nacional El Chico y su zona de influencia, Hidalgo, México. Tesis de Licenciatura, Instituto de Ciencias Básicas e Ingeniería, Área académica de biología, UAEH, Mineral de la Reforma, Hidalgo. 108 pp.
- Shine, R. y E. L. Charnov. 1992. Patterns of survival, growth, and maturation in snakes and lizards. *American Naturalist*, 139: 1257-1269
- Ricker, W.E. 1975. Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. *Bulletin of the Fisheries Research Board of Canada* 191:1–382.
- Rubio, M. 1998. Rattlesnake: Portrait of a predator. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C. 8: 149-152.
- Russell, F. E. y F. G. Walter. 1997. Snakes and snakebite in Central America. *Toxicon*, 40:669-680.

- Shine, R. 1988. The evolution of large body size in females: a critique of Darwin's "fecundity advantage" model. *American Naturalist*, 131:124-131.
- Shine, R., and E. L. Charnov. 1992. Patterns of survival, growth, and maturation in snakes and lizards. *American Naturalist*, 139:1257-1269.
- Shine, R. y L. Schwartzkopf. 1992. The evolution of reproductive effort in lizards and snakes. *Evolution*, 46:62-75.
- Smith, H. M. y E. H. Taylor. 1945. An annotated checklist and key to the snakes in Mexico. *Boletín del Museo Nacional de los Estados Unidos*, 187: 4, 1 – 239
- Sparre, P. y S. C. Venema, 1997. Crecimiento en longitud y peso y Conversión de longitud a edad. Capítulo 3 en (DANIDA eds.) *Introducción a la evaluación de recursos pesqueros tropicales Parte 1: Manual*. FAO Documento técnico de pesca 306/1 Rev.2., Roma, Italia.
- Snider, A. y J. Bowler. 1992. Longevity of Reptiles and Amphibians in North American Collections, Society for the Study of Amphibians and Reptiles, 44 pp.
- Taylor, E. N., M. A. Malawy., D. M. Browning, S. V. Lemar y D. F. DeNardo. 2005. Effects of food supplementation on the physiological ecology of female Western diamond-backed rattlesnakes (*Crotalus atrox*). *Oecología*, 144:206-213.
- Taylor, Emily N. y D. F. DeNardo. 2005. Sexual size dimorphism and growth plasticity in snakes: an experiment in the western diamond-backed Rattlesnake (*Crotalus atrox*). *Journal of Experimental Zoology*, 303pp.
- Thorpe, R. S. W. Wuster y A. Malhorta. 1997. *Venomous Snakes Ecology, Evolution and Snakebite*. School of Biological Sciences University of Wales Bangor. The Zoological Society of London. Clarendon Press-Oxford. 276 pp.

- Tsoularis, A. 2001. Analysis of logistic growth models. *Research Letters in the Information and Mathematical Sciences*, 2: 23-46
- Uetz, P. 2010. The original descriptions of reptiles. *Zootaxa*, 2334: 59-68.
- Urban, H. J. 2002. Modeling growth of different developmental stages in bivalves. *Marine Ecology Progress Series*, 238: 109-114
- Van Devender, T. D. y Lowe, Ch. H. 1977. Amphibians and Reptiles of Yepómera, Chihuahua, Mexico. *Journal of Herpetology*, 11: 41-50.
- Valencia, H. A. A. 2006. Taxonomía y distribución del género *Crotalus* (Linneo, 1758) en el estado de Hidalgo. Tesis de Licenciatura para obtener el grado de Biólogo. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, 114 pp.
- Valencia, H. A. A., I. Goyenechea y J. M. Castillo. 2007. Notes on Scuellation, Length, and Distribution of Rattlesnakes (Serpentes: Viperidae: *Crotalus*) in the state of Hidalgo, México. *Acta Zoológica Mexicana*, 23:29-33.
- Vázquez, D. J. y G. E. Quintero. 2005. Anfibios y reptiles de Aguascalientes. 2ª edición. CONABIO, CIEMA. México. 21 pp.
- Waldron, J. L. y T. K. Pauley. 2007. Green salamander (*Aneides aeneus*) growth and age at reproductive maturity. *Journal of Herpetology*, 41: 638-644.
- Weatherley, A.H. and H.S. Gill, 1987. *The Biology of Fish Growth*. Academic Press, London, 300pp.
- Xiao, Y. 1994. von Bertalanffy growth models with variability in, and correlation between K and  $L_{\infty}$ . *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 51: 1585-1590.

Zim, H.S. y H.M. Smith. 1994. Reptiles y Anfibios. Editorial Trillas Guías del saber,  
México D. F. 168 pp.

## ANEXO I

### Resumen de datos utilizados.

Cuadro I. Promedio de datos obtenidos de los ejemplares de *C. molossus*.

Edad (años)	Longitud	longitud IC 95% <i>inf</i>	Longitud IC 95% <i>sup</i>	Peso	Peso IC 95% <i>inf</i>	Peso IC 95% <i>sup</i>
0	25.558	19.322	31.284	13.102	5.967	23.166
1	28.905	22.150	37.515	18.525	8.765	38.625
2	35.679	28.051	49.480	33.505	17.040	84.189
3	45.513	37.034	64.428	66.478	37.247	176.986
4	57.026	48.205	77.650	125.403	78.223	299.312
5	68.030	59.634	86.095	206.059	142.374	400.242
6	76.662	69.257	90.123	288.403	216.918	455.213
7	82.290	75.990	91.615	352.042	281.651	476.750
8	85.400	79.978	92.058	390.778	325.263	483.261
9	86.883	82.018	92.165	410.189	349.156	484.844
10	87.504	82.934	92.186	418.490	360.250	485.158
11	87.734	83.301	92.189	421.594	364.744	485.210
12	87.810	83.432	92.190	422.621	366.361	485.217
13	87.832	83.474	92.190	422.925	366.882	485.218
14	87.838	83.486	92.190	423.005	367.033	485.218
15	87.840	83.489	92.190	423.024	367.072	485.218
16	87.840	83.490	92.190	423.028	367.082	485.218
17	87.840	83.490	92.190	423.029	367.084	485.218
18	87.840	83.490	92.190	423.029	367.084	485.218
19	87.840	83.490	92.190	423.029	367.084	485.218
20	87.840	83.490	92.190	423.029	367.084	485.218

Cuadro II. Promedio de datos obtenidos de los ejemplares de *C. scutulatus*.

Edad (años)	Longitud	Longitud IC 95% <i>inf</i>	Longitud IC 95% <i>sup</i>	Peso	Peso IC 95% <i>inf</i>	Peso IC 95% <i>sup</i>
0	23.00	21.00	25.00	9.45	12.91	16.73
1	25.35	22.63	27.80	12.32	15.16	21.59
2	30.24	25.97	33.67	19.96	20.39	34.18
3	37.91	31.16	42.85	37.01	30.13	60.98
4	48.24	38.14	55.14	71.50	46.53	111.68
5	60.48	46.61	69.42	132.65	71.55	194.15
6	73.24	55.84	83.83	223.71	105.51	305.25
7	84.88	64.93	96.42	334.78	145.83	427.08
8	94.24	72.97	106.01	445.53	187.41	536.32
9	100.92	79.41	112.47	537.23	224.76	618.03
10	105.21	84.11	116.34	601.85	254.29	670.40
11	107.70	87.26	118.45	641.65	275.16	699.92
12	109.03	89.21	119.50	663.57	288.52	714.85
13	109.69	90.33	119.98	674.56	296.39	721.73
14	109.99	90.94	120.18	679.63	300.69	724.65
15	110.12	91.25	120.26	681.79	302.89	725.79
16	110.17	91.40	120.29	682.66	303.94	726.21
17	110.19	91.46	120.30	682.98	304.42	726.35
18	110.20	91.49	120.30	683.09	304.63	726.39
19	110.20	91.50	120.30	683.13	304.71	726.40
20	110.20	91.51	120.30	683.14	304.74	726.41
21	110.20	91.51	120.30	683.14	304.76	726.41
22	110.20	91.51	120.30	683.14	304.76	726.41
23	110.20	91.51	120.30	683.14	304.76	726.41
24	110.20	91.51	120.30	683.14	304.76	726.41
25	110.20	91.51	120.30	683.14	304.76	726.41

Cuadro III. Promedio de datos obtenidos de los ejemplares de *C. aquilus*.

Edad	Longitud	longitud IC 95% <i>inf</i>	Longitud IC 95% <i>sup</i>	Peso	Peso IC 95% <i>inf</i>	Peso IC 95% <i>sup</i>
0	9.73	5.02	15.33	1.15	0.81	2.88
1	24.68	12.74	37.18	16.09	10.54	34.92
2	35.81	18.50	51.87	46.17	29.40	89.23
3	44.10	22.79	61.74	83.26	52.20	145.81
4	50.27	26.00	68.38	120.65	74.96	194.44
5	54.86	28.39	72.85	154.56	95.47	232.36
6	58.28	30.18	75.85	183.44	112.89	260.35
7	60.83	31.51	77.86	207.06	127.12	280.34
8	62.72	32.50	79.22	225.87	138.44	294.32
9	64.14	33.24	80.13	240.57	147.30	303.96
10	65.19	33.79	80.74	251.90	154.13	310.56
11	65.97	34.21	81.15	260.56	159.36	315.04
12	66.55	34.52	81.43	267.13	163.33	318.08
13	66.99	34.75	81.62	272.09	166.34	320.14
14	67.31	34.92	81.74	275.82	168.60	321.52
15	67.55	35.04	81.83	278.62	170.30	322.46
16	67.73	35.14	81.88	280.72	171.58	323.08
17	67.86	35.21	81.92	282.28	172.54	323.51
18	67.96	35.26	81.95	283.45	173.26	323.79
19	68.03	35.30	81.96	284.33	173.79	323.98



## ANEXO II

### Digestibilidad y crecimiento

Una vez mencionada la importancia de la alimentación para el crecimiento óptimo de las víboras, es necesario conocer la dieta adecuada para mantener a los animales en cautiverio de manera óptima. En un estudio realizado con una muestra más pequeña de las mismas serpientes del presente estudio, se evaluó la digestibilidad y ganancia en peso de estos ejemplares (Patiño, 2011). La digestibilidad es la diferencia entre el alimento consumido y el excretado por las heces y mide todo aquello que fue digerido por el animal (Maynar et al., 1981).

$$\text{Dig} = \frac{(\text{Consumo MS} - \text{Excretado en MS}) \times 100}{(\text{Consumo en MS})}$$

Dónde Dig = Digestibilidad, Consumo MS = Lo consumido en materia seca y Excretado MS = Lo excretado en materia seca.

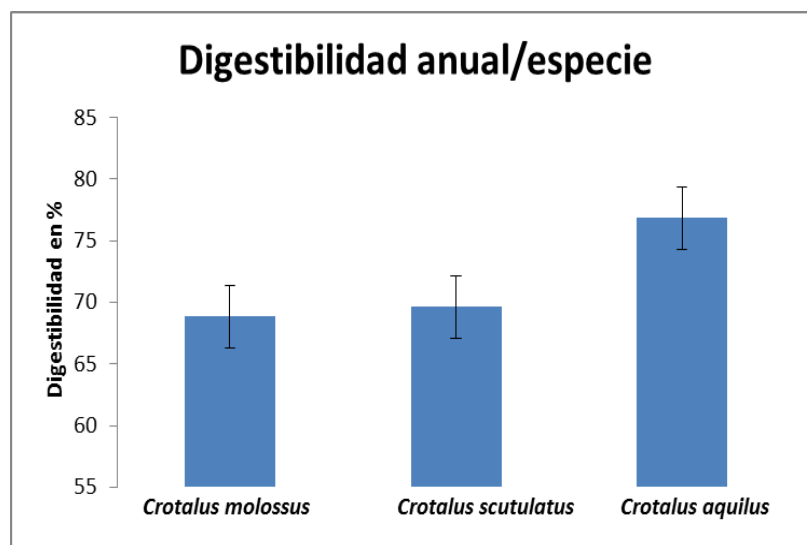


Figura 28. Porcentaje digestibilidad de las tres especies. Para este estudio se utilizó una muestra de diez serpientes por especie (Patiño, 2011).

La especie que tuvo mejor digestibilidad fue *C. aquilus*, y también fue la que aumentó menos en cuanto a masa corporal. *Crotalus molossus* es la serpiente que engordó en mayor grado y es la que tiene la menor digestibilidad y *C. scutulatus* tiene un comportamiento parecido al de *C. molossus*, su digestibilidad es mejor, pero no significativamente (Patiño, 2011). Estos resultados se explican con el tamaño de los organismos. Se sabe que los que son de talla chica tienen un metabolismo acelerado en comparación con los de talla mediana a grande (Bertalanffy, 1957). Una serpiente chica tiene menos diversidad de presas que cazar pues sólo puede comer animales que entren en la envergadura de su mordida, además de estar en desventaja con serpientes de mayor tamaño en cuanto a la competencia por el alimento, por lo que necesita aprovechar de la manera más eficiente posible el alimento consumido.