



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA

ECOLOGÍA TÉRMICA DE *Conopsis lineata*
(Serpentes:Colubridae), UNA SERPIENTE ENTERRADORA
DEL CENTRO DE MÉXICO.

T E S I S

Que para obtener el título de:

B I Ó L O G A

Presenta:

Elia Fernanda Díaz Martínez

Director de tesis:

Dr. Hibraim Adán Pérez Mendoza

Los Reyes Iztacala, Tlalnepantla, Estado de México,
2023.





Universidad Nacional
Autónoma de México



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.

Dedicatoria

Para Alejandrita, Tori, Mara, Pequita y
Mariana quiénes son los pilares de mi vida;
gracias por su amor incondicional.

Por ustedes y para ustedes, siempre.

Agradecimientos

Agradezco al Dr. Hibraim Pérez por darme la oportunidad de formar parte de su laboratorio, por su tiempo, confianza y paciencia durante la realización de este proyecto. Desde el día uno supe que sería una experiencia muy grata.

A los miembros del comité sinodal: Dra. Sandrita, Dr. Diego Chaparro, Mtro. Felipe Correa y al Dr. Rodolfo García, por su tiempo, comentarios y demás contribuciones para la realización de este proyecto.

A Richi, por ser mi guía en este camino, por su tiempo, apoyo, consejos, por su amistad, por su calidez y gran corazón.

A mis compañeros de laboratorio y a Don Toño, por apoyarme en el trabajo de campo.

A Sergio, por motivarme a dar lo mejor de mí y estar conmigo incondicionalmente.

A mis Ramiritos, por abrirme las puertas de su hogar, quererme y apapacharme cuando más lo he necesitado.

A Victoria y Aline, por su cariño, por acompañarme y hacer increíbles los días en la FES.

ÍNDICE

RESUMEN	1
1. INTRODUCCIÓN	2
1.1 Descripción de la especie	8
1.2. Área de estudio	10
2. MÉTODOS	13
2.1. Trabajo de campo	13
2.2. Temperaturas operativas	13
2.3. Temperaturas seleccionadas	16
2.4. Índices de termorregulación	17
3. RESULTADOS	19
3.1. Temperaturas operativas	20
3.2. Temperaturas seleccionadas	22
3.3. Índices de termorregulación	23
4. DISCUSIÓN	24
5. CONCLUSIONES	31
6. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	33

RESUMEN

Los ectotermos terrestres son altamente sensibles a los cambios en la temperatura ambiental, ya que esta determina parte fundamental de sus nichos; interviene directamente en su fisiología y tiene efectos sobre otros atributos como la dinámica poblacional. El desarrollo de la vida en diferentes latitudes se ha dado gracias a la adaptación térmica de los individuos, para lograrlo realizan un proceso llamado termorregulación, mediante el cual mantienen sus temperaturas corporales en un intervalo óptimo en el que llevan a cabo sus procesos biológicos. Los reptiles han desarrollado diversas estrategias, clasificándose en dos extremos: termoconformistas o termorreguladores activos. Sin embargo, sus estrategias abarcan una amplia gama de respuestas intermedias que es importante conocer para saber de qué manera aprovechan la oferta térmica de sus hábitats. En el presente trabajo se estudió la ecología térmica de una población de *Conopsis lineata*, una serpiente fosorial endémica de México. Con base en el protocolo propuesto por Hertz et al. (1993), se evaluó la calidad térmica del ambiente y su eficiencia termorreguladora, así como el criterio propuesto por Blouin-Demers y Watherhead (2001) que demuestra la eficacia de la regulación térmica. Se tomaron datos en los años de 2019 y 2020 durante los meses de julio a octubre; se registró una temperatura corporal promedio (T_b) para dicha especie de $21.65\text{ }^{\circ}\text{C} \pm 4.8$ y 26.72 ± 5.07 como temperatura promedio preferida (T_{set}) en el gradiente térmico en semicautiverio. Se analizaron los índices de termorregulación donde los valores de d_b son mucho menores a la calidad térmica del ambiente y el valor E cercano a 1, por lo que se infiere que la población de *C. lineata* en los Dinamos termorregula de manera eficiente, clasificando a esta población como termorregulador activo.

Palabras clave: *Conopsis lineata*, temperaturas preferidas, termorregulación, serpiente.

1. INTRODUCCIÓN

La temperatura es un factor abiótico muy importante para los animales ectotermos, ya que la obtención de energía para llevar a cabo sus procesos fisiológicos y ecológicos depende directamente de una fuente térmica externa (Navarro-García et al., 2008). La principal fuente de energía calorífica es la solar y los individuos heliotermos son los que la aprovechan directamente mediante radiación solar. Por el contrario, los reptiles tigmotermos obtienen calor a través de la conducción en superficies, rocas u otros sustratos en los que habitan. Por tal motivo, la temperatura corporal de las especies está estrechamente relacionada con su hábitat, el cual puede proveer un amplio gradiente térmico (Heatwhole,1976), determinando que sus temperaturas corporales sean variables (Eckert et al., 1991). No sólo los factores abióticos (temperatura del aire, sustrato, radiación solar, velocidad del viento y humedad) determinan la temperatura corporal de los organismos, también las características morfológicas y fisiológicas de cada individuo como la talla, color, reflectividad, tasas metabólicas y la permeabilidad al agua; así como las interacciones dentro del ecosistema (depredación, presa, reproducción, competencia) generan cambios en las temperaturas corporales (Peterson et al., 1993; Chabau et al., 2022). Muchas veces, la versatilidad en la temperatura del ambiente y la temperatura corporal afectan aspectos de la biología de los ectotermos, tales como la supervivencia, el desempeño fisiológico y etológico, por ende, su abundancia y distribución (Huanget al., 2007; Huey et al., 2009; Sinervo et al.,2010). Por ejemplo, los individuos que en el ambiente experimentan temperaturas corporales altas aumentan sus tasas metabólicas, lo que implica un mayor desarrollo y periodos de reproducción más frecuentes (Peterson et al., 1993).

Existen dos principales modos en que los reptiles llevan a cabo su termorregulación. En hábitats térmicamente heterogéneos, donde la temperatura ambiental sufre drásticas fluctuaciones a lo largo del año, los individuos termorregulan activamente mediante patrones conductuales y ajustes fisiológicos para mantener sus temperaturas corporales cerca de un intervalo óptimo (Hertz et al., 1993; Lara-Reséndiz et al., 2015). En las serpientes estas conductas termorreguladoras engloban la selección de hábitats, ajustes en la postura y orientación corporal, y también adaptaciones fisiológicas como el control del flujo sanguíneo. Tal es el caso de las serpientes del género *Python*, donde las hembras controlan sus temperaturas corporales y las de sus puestas aumentando sus tasas metabólicas mediante contracciones musculares. Es más común que las serpientes de grandes tallas ajusten sus temperaturas corporales mediante procesos fisiológicos que conductuales (Peterson et al., 1993), ya que eso implicaría un mayor gasto energético y mucho más tiempo de exposición solar. Los individuos termoconformistas mantienen las temperaturas corporales similares a las de sus ambientes, dejando pocas oportunidades para la termorregulación activa (Huey, 1974). Sin embargo, cuando la humedad desciende en estos ambientes térmicamente homogéneos, las especies heliotérmicas se ven obligadas a seleccionar una temperatura corporal por debajo de su óptimo (Rozen-Rechels et al., 2020).

La precisión que tienen los organismos para desarrollar dichas conductas termorreguladoras está estrechamente relacionada con la calidad térmica del hábitat. Por ejemplo, en los sitios con temperatura ambiental homogénea esa capacidad será nula, ya que los ectotermos aprovechan y dependen totalmente de la temperatura constante que este les provee. En cambio, a mayores latitudes, donde existen variables térmicas a

lo largo del día, las conductas termorreguladoras tendrán que ser minuciosas para que los individuos alcancen sus temperaturas óptimas (Sinervo et al., 2010). Asimismo, se ha encontrado que los individuos que habitan en latitudes bajas no muestran adaptaciones ecofisiológicas específicas (Chabaud et al., 2022).

Para los reptiles es importante mantener un intervalo óptimo en las temperaturas corporales dado que en los extremos térmicos muchas de las funciones colapsan. Por ejemplo, en el caso de presentar una temperatura inferior a la óptima, los individuos se ven afectados en retardar sus reflejos. Por otro lado, al estar expuestos a temperaturas superiores a la máxima, muchos de sus órganos y funciones se pueden afectar. Cuando la temperatura corporal (T_b) es muy variable se desestabiliza el metabolismo de los ectotermos (Cowless & Bogert, 1994). Debido a diferencias en la selección de la temperatura corporal óptima, los organismos adoptan usos variables de los distintos microhábitats existentes en el ambiente (Sartorius et al., 2002). Los ectotermos pueden amortiguar estos cambios en sus T_b a través de la termorregulación y la hidrorregulación (Rozen-Reachels et al., 2020). Estos ajustes conductuales y fisiológicos dependen en gran medida de la variabilidad espacio-temporal de las temperaturas operativas, la disponibilidad de agua y humedad.

Se plantea que la fisiología térmica de pequeños ectotermos tiene una base genética, por lo que poblaciones de una misma especie tienen rangos de preferencia de temperaturas (T_{set}) diferentes, lo cual influye en su tasa de crecimiento y comportamiento (Bovo et al., 2012; Clusella-Trullas & Chown, 2014). Existen múltiples estudios en los que se ha resaltado la importancia de los gradientes latitudinales y altitudinales en los rasgos térmicos de diferentes especies (Plasman et al., 2020; Clusella-Trullas & Chown, 2014).

Estos gradientes pueden ocasionar fluctuaciones en la temperatura ambiental, lo que hace que existan diferentes periodos de actividad entre los individuos y poblaciones de una misma especie. Se ha demostrado que los organismos que habitan en lugares con temperaturas ambientales homogéneas, o que sus horas de exposición a la radiación son mayores, tendrán una mayor adecuación; ya que alcanzarán madurez reproductiva en un menor periodo de tiempo (Sinervo et al.,2010). Por otro lado, en los organismos que habitan a mayores altitudes el tiempo de exposición puede ser mínimo, debido a los cambios de temperatura que hay durante el día. Si deseamos entender los cambios en la temperatura ambiental y la manera en que los animales responden a dichos cambios, debemos empezar por indagar en las modificaciones del ambiente y regímenes de temperatura corporal de las especies que cubren una amplia gama de linajes filogenéticos, formas, tamaños e historias de vida (Fitzgerald et al.,2003).

Las preguntas sobre la relación de la temperatura con las serpientes datan de hace más de 30 años, cuando autores como Peterson y Hertz (1993) cuestionaron por qué la variación de la temperatura corporal de los individuos es importante y justificaron que este conocimiento nos haría entender la ecología y biología de las serpientes años más tarde. Sin embargo, las investigaciones sobre ecología térmica han presentado sesgos en sus años de desarrollo, ya que desde sus inicios autores como Cowless y Avery han analizado información de lagartos diurnos (Lara-Reséndiz, 2014). Huey y Stalkin (1976), desarrollaron una investigación sobre los trade-offs asociados a la termorregulación en lagartijas, habiendo poca información sobre lagartos nocturnos y la mayoría de las serpientes. Es posible que éstos últimos, debido a su variedad de hábitos y gran desplazamiento, pueden ser organismos complejos para su estudio en materia de

ecología; contrario a los lacertillos, donde la mayoría de las especies son territoriales y es fácil registrar datos de recaptura. Esto hace que el estudio de serpientes requiera un esfuerzo de muestreo mayor y los datos sobre termorregulación de éstas sean escasos. Pese a estas dificultades, las serpientes logran ser un excelente modelo de estudio en cuanto a biología térmica, ya que su baja frecuencia de alimentación brinda tiempo suficiente para hacer pruebas en el laboratorio, sin que las temperaturas corporales se modifiquen ante esta condición. Recientemente se ha estudiado la ecología térmica de algunas especies de serpientes tropicales. En 2001 Blouin-Demers & Weatherhead analizaron la biología térmica de una especie de la familia Colubridae donde la describen como termorregulador activo, siendo las hembras grávidas las que tienen una mayor eficiencia en su termorregulación. Otra publicación interesante es la de Bovo et al. (2012), quiénes estudiaron una especie de vipérido en una isla del Atlántico brasileño. Ambos estudios concluyen que el principal beneficio de la termorregulación es fisiológico, y de este se derivan las condiciones para realizar el resto de sus actividades. Recientemente se han realizado trabajos de ecología térmica para especies de serpientes mexicanas, Figueroa-Huitrón y colaboradores (2019) analizaron los patrones de termorregulación de la serpiente de cascabel *Crotalus polystictus* y los efectos en la selección de temperaturas preferidas ante un gradiente térmico en semicautiverio, en el mismo sentido, Jaramillo-Alba et al. (2020) investigaron la ecología térmica de tres poblaciones de *Crotalus triseriatus*, que habita en sistemas montañosos del centro de México.

Las serpientes son componentes esenciales en una comunidad, se caracterizan por controlar plagas y son sensibles a las modificaciones en los ecosistemas, por lo que pueden ser indicadores de la calidad del hábitat (Paternina, 2016). Existen numerosos

estudios sobre termorregulación de reptiles con diferentes hábitos, sin embargo, los pequeños escamados enterradores que dependen de refugios con temperaturas diferentes a las ambientales han sido poco estudiados (Huey, 1982). Un ejemplo de ello son las serpientes del género de colúbridos *Conopsis* Günther (1858), que comprende seis especies endémicas de México con una amplia distribución (Goyenechea & Flores-Villela, 2006). Por ello, para este estudio se eligió una especie particularmente representativa del género: ***Conopsis lineata***, ya que por las características de sus microhábitats se establece en gran parte del país y, por ende, existen más conocimientos sobre la biología de la especie, lo que facilita la evaluación de sus estrategias termorreguladoras.

Los aumentos en la temperatura promedio de la superficie terrestre han desatado efectos negativos sobre la biodiversidad. Debido a sus particulares características fisiológicas y fenológicas los reptiles son un grupo susceptible a dichos cambios, es posible que estos tengan efectos negativos en la distribución, estructura, tamaño y abundancia en las poblaciones de algunas especies (Perevochtchikova, 2003; Blois et al., 2013). Dada la incertidumbre de la dimensión que pueden tener los efectos del cambio climático, es importante anticiparnos y conocer a fondo la dinámica de las poblaciones y las respuestas de adaptación a cambios futuros. Es necesario prever la reacción de las especies a ciertas presiones ambientales, ya que, aunque están en constante evolución, la velocidad a la que aumenta la temperatura terrestre es más elevada que en siglos anteriores (Bellard et al., 2012). Aunado a otros aspectos que debemos conocer sobre la biología de los ectotermos, caracterizar la estrategia de termorregulación es primordial, porque

nos abre un panorama para conocer las relaciones de la temperatura corporal de los individuos con las temperaturas ambientales, de las que son dependientes.

El protocolo propuesto por Hertz et al. (1993) evalúa la termorregulación realizada por ectotermos pequeños y facilita la caracterización de la termorregulación en diversos organismos. Utiliza variables como la T_{set} o temperaturas preferidas por los individuos dentro de un gradiente térmico en ausencia de variables ambientales. Este protocolo se ha utilizado en diversos estudios con reptiles, abarcando temas como la eficiencia en la termorregulación y calidad térmica del hábitat (Fitzgerald et al., 2003; Row & Blouin-Demers, 2006; Navarro-García et al., 2008; Lara-Reséndiz et al., 2013; Figueroa-Huitrón et al., 2019), uso del hábitat (Satorriuos et al., 2002), el efecto de la estacionalidad en la termorregulación (Lara-Reséndiz et al., 2014) y estudios realizados sobre riesgo de extinción y conservación (Paternina, 2016).

Por lo tanto, el objetivo de esta investigación es analizar los patrones de la ecología térmica de *Conopsis lineata* en una población del centro de México, así como la calidad térmica del hábitat obteniendo sus temperaturas corporales en campo y las preferidas en un gradiente térmico.

1.1. DESCRIPCIÓN DE LA ESPECIE

Las serpientes del género *Conopsis* son pequeñas culebras vivíparas con hábitos enterradores, cabeza corta y pupila redondeada. Se trata de un género endémico de México, con un área de distribución amplia, que abarca desde Chihuahua a Oaxaca (Goyenechea & Flores-Villela, 2006). Este género se localiza en diversos tipos de

vegetación, desde bosques de pino-encino hasta matorrales entre los 1700 y 3200 m s. n. m. Desde su descripción, el género tuvo problemas nomenclaturales debido a las similitudes de caracteres morfológicos especialmente relacionados con el cráneo y dentición con especies de los géneros *Toluca*, *Ficima*, *Pseudificima*, *Achirhina*, *Chionactis*, *Ogmius* y *Exorhina*. En el año 2000, después de una ardua revisión taxonómica, Goyenechea y Flores-Villela (2006) incluyeron a todas las especies del género *Toluca* dentro del género *Conopsis*.

Conopsis lineata es una especie de talla pequeña con una longitud hocico-cloaca promedio de 176.1 mm (100-273 mm). El cuerpo es delgado y cilíndrico, la cola es más estrecha que el resto del cuerpo y la cabeza no está diferenciada. Se encuentra dimorfismo sexual en individuos adultos, donde la longitud de la cola en machos es mayor que en las hembras. Las escamas de la cabeza son grandes y lisas, la escama internasal y las prefrontales se encuentran divididas y carecen de escama loreal. Las escamas dorsales son lisas. El número de escamas ventrales es de 120 (100-140) y 33 (20-49) hileras de escamas caudales. En la región dorsal la coloración es café olivo con cinco franjas de color más oscuro que el resto del cuerpo, mientras que la región ventral es de color crema (Fig. 1). Cada escama ventral cuenta con un punto oscuro que da la apariencia de una serie a lo largo del vientre, aunque puede estar presente o no en los organismos (Goyenechea y Flores-Villela, 2006).

Habita en ambientes templados como bosques de pino o pino-encino, a una altitud que va de los 1700 a los 3100 m s. n. m., aunque también llega a encontrarse en bosque mesófilo y matorral espinoso. Se encuentra comúnmente bajo rocas, troncos caídos y algunas veces reptando en el pasto. Su alimentación consta principalmente de larvas y

juveniles de ortópteros que se encuentran bajo las rocas. Tiene una amplia distribución desde la Altiplanicie Mexicana por el centro y sur del país, el Eje Transvolcánico mexicano y la Sierra Madre del sur hasta el centro de Oaxaca (Goyenechea & Flores-Villela, 2006). Es una especie abundante en zonas moderadamente perturbadas, ya que por su tamaño es poco susceptible a grandes depredadores incluyendo el humano.



Figura 1. Ejemplar adulto de *Conopsis lineata*

1.2. ÁREA DE ESTUDIO

El complejo Ecoturístico “Los Dinamos” forma parte de la provincia fisiográfica del Eje Transvolcánico mexicano. Se caracteriza por presentar una topografía irregular con marcadas elevaciones, depresiones y cañadas. Se localiza dentro de la Cuenca del Río Magdalena ubicada al sur-poniente de la Ciudad de México ($19^{\circ} 13' 53''$ y $19^{\circ} 18' 12''$ N y $99^{\circ} 14' 50''$ y $99^{\circ} 20' 30''$ W). Colinda al norte y oeste con la delegación Álvaro Obregón,

en una pequeña franja al este con Tlalpan y al noreste del Estado de México (Arroyo, 2005).

El gradiente altitudinal de la cuenca conlleva a la existencia de dos tipos de clima. En la parte urbana y hasta los 3050 m s. n. m. se presenta el clima templado subhúmedo, mientras que en la parte más alta, entre los 3100 y 3800 m s. n. m., el clima es frío (García, 1988). La precipitación en la cuenca es cercana a los 1000 mm en la parte baja y hasta 1500 mm en la zona más alta. La época de lluvias es de mayo a octubre y en estos meses la precipitación siempre es mayor que la evapotranspiración. El verano es fresco y hay poca oscilación térmica. La temperatura media anual oscila de 10 a 14 °C, siendo los meses más calientes abril, mayo y junio.

El área es parte de la Provincia Florística de las Serranías Meridionales dentro de la Región Mesoamericana de Montaña, en donde se mezclan especies del norte (holárticas) y del sur (neotropicales). Se distinguen principalmente tres comunidades vegetales: la comunidad de *Pinus hartwegii*, que se distribuye en la parte más alta, la de *Abies religiosa* ubicada en la parte media, y la de bosque mixto (*Pinus y Quercus*) (Fig. 3) localizada en la parte baja (Nava, 2003).

El sitio de estudio particularmente se encuentra dentro del segundo dinamo, en un área constituida por dos parcelas (Fig. 2) con un perímetro de aproximadamente 422 m y un área de 8,144 m², con uso de suelo agrícola, rodeado por bosque de pino-encino y cultivos de tomate (*Solanum lycopersicum*) en mínima cantidad. Lo circundan algunos sitios alterados; en la parte sur se localiza el Parque Ecoturístico Papanuhaya, mientras que la parcela que colinda del lado oeste es ocupada por invernaderos de plantas ornamentales.



Figura 2. Polígono satelital del área de estudio en “Los Dinamos”.



Figura 3. Tipo de vegetación y microhábitats de *Conopsis lineata*.

2. MÉTODOS

2.1. TRABAJO DE CAMPO

Los muestreos se realizaron una vez por mes de julio a octubre de 2019 y 2020 en un horario de 10:00 a 14:00 horas. Se siguió un patrón de muestreo aleatorio levantando rocas utilizadas como refugios por *C. lineata*. Se capturaron 34 ejemplares de los cuales se tomó la T_b inmediatamente después de su captura mediante termómetros digitales de contacto, de lectura rápida (Modelo Fluke 52-11, ± 0.1 °C), insertando el sensor 1 cm dentro de la cloaca. Es importante registrar la temperatura corporal de esta zona porque existe una considerable variación de temperatura a lo largo del cuerpo de las serpientes y realizarse de manera inmediata para evitar el aumento de temperatura corporal que el estrés pueda provocar. Se registró la hora y variables ambientales: temperaturas del aire (T_a , medida a 5 cm por encima del suelo), sustrato (T_s) y roca (T_r); así como el sexo, masa corporal (± 0.1 g) y la longitud hocico-cloaca (± 0.1 mm) de cada individuo.

Los individuos fueron guardados en bolsas de manta y se eligieron a los adultos de talla promedio para ser trasladados al laboratorio donde se realizó el gradiente térmico. Durante su estancia en laboratorio se colocaron en mascoterías con agua y alimento *ad libitum* (*Acheta domesticus*).

2.2. TEMPERATURAS OPERATIVAS

Las temperaturas operativas (T_e) son el intervalo de temperaturas que el organismo presentaría sin termorregular (Hertz et al., 1993) incorporando las variables ambientales

y las características morfológicas de los ectotermos (Peterson et al., 1993), representan la temperatura que experimentaría el animal dadas las condiciones ambientales a las que se somete. Para obtenerlas se utilizan modelos biofísicos acoplados a un registrador de temperatura, dichos modelos son importantes para predecir el intervalo de temperaturas corporales posibles bajo las condiciones ambientales dentro de los hábitats. Se diseñaron veinte diferentes modelos con forma y tamaño similares a los de *C. lineata* y se buscó el modelo que simula las propiedades térmicas de la especie. La calibración se realizó mediante el registro de las temperaturas corporales de dos organismos adultos de talla promedio (hembra y macho) y la de los diferentes modelos sometidos a diferentes tratamientos térmicos (Fig. 4). Los tratamientos se realizaron durante 5 horas en intervalos de quince minutos a condiciones alternantes: temperatura ambiente, exposición a una fuente de calor mediante una bombilla infrarroja de 200 W y diferentes grados de humedad. Las mediciones se realizaron con un termómetro digital (Modelo Fluke 52-11, ± 0.1 °C).



Figura 4. Calibración de modelos biofísicos con dos ejemplares adultos de *Conopsis lineata* expuestos a diferentes condiciones.

Mediante una correlación de Pearson, se eligió el modelo con el mayor coeficiente respecto a las temperaturas corporales de *C. lineata*, el cual se trató de un tubo de policloruro de vinilo (PVC) azul de 30 cm, relleno con silicón transparente. Es importante mencionar que los modelos deben estar llenos y sellados con algún material, con el fin de evitar la transferencia directa con la superficie del modelo (Peterson et al., 1993). Se conectaron los dos modelos a un registrador de datos de temperatura con dos sensores (HOBO Pro-V2-U23-003). Dichos modelos se colocaron en el sitio de estudio en dos condiciones: expuestos y cubiertos bajo una roca, para obtener temperaturas operativas (T_e) de los microhábitats ocupados por la especie en cuestión. El dispositivo se programó para registrar la temperatura cada 15 minutos durante el tiempo de realización de este estudio. Es recomendable colocar más de dos modelos en los diferentes microhábitats potenciales de las especies, ya que muchas veces los modelos pueden sobreestimar las temperaturas y de esta manera se abarcan las ofertas térmicas del ambiente, ya que los

modelos ubicados en diferentes microhábitats experimentan diferentes temperaturas a lo largo del día.

2.3. TEMPERATURAS SELECCIONADAS

Se registraron las temperaturas corporales de las serpientes usando un modelo de gradiente térmico en semicautiverio (Figuroa-Huitrón et al., 2019). El gradiente térmico se realizó en un terrario de 150 cm de largo, 40 cm de ancho y 30 cm de alto. En el terrario se colocó una capa de 2 cm de sustrato del sitio de estudio y rocas similares a las que utilizan como refugio, esto con el fin de proveer condiciones próximas a su hábitat natural (Fig. 5). De igual manera, es importante considerar un área de gradiente mucho mayor al tamaño de las serpientes, ya que por las características de su cuerpo elongado en campo pueden abarcar más de un microhábitat para termorregular.

En un extremo del gradiente se colocaron 2 focos de calor de 200 W como fuente térmica y en el otro extremo se colocaron bolsas de gel refrigerante, lo que generó un gradiente térmico con un intervalo aproximado de 15 °C a 45 °C. Es importante mencionar que el protocolo de Hertz et al. (1993) establece que las pruebas de temperatura seleccionada se deben llevar a cabo en encierros desprovistos de cualquier elemento que pudiera interferir con la termorregulación. Sin embargo, la toma de este atributo en dichas condiciones con serpientes genera que los individuos tiendan a seleccionar temperaturas mayores (Figuroa-Huitrón et al. 2019) y el proveer de condiciones similares a su hábitat resulta de especial importancia en especies fosoriales y semifosoriales, en las que normalmente se presenta fotoaversión. Se registraron las temperaturas seleccionadas cada hora y media utilizando un termómetro infrarrojo (Fluke 561), lo que minimizó el manejo, y, por lo tanto, el estrés de las serpientes. Previo al registro de las temperaturas

se dio un periodo de habituación. Se descartaron de los gradientes térmicos a individuos con condiciones próximas de ecdisis o que se hayan alimentado al menos 72 horas antes (Gibson et al.,1989).

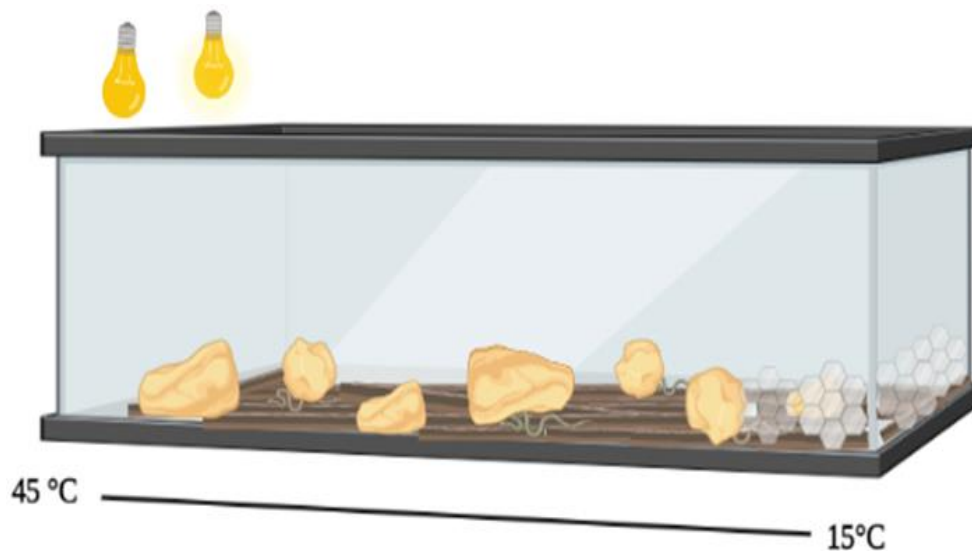


Figura 5. Esquema del gradiente térmico en semicautiverio construido en el laboratorio.

Este método contribuye a la efectividad de nuestro estudio, ya que este gradiente térmico no somete a las serpientes a ciertas temperaturas, sino que les permite pasar de temperaturas cálidas o frías cuantas veces quieran explorando la oferta térmica, por lo que los ajustes en la termorregulación se pueden hacer libremente.

2.4. ÍNDICES DE TERMORREGULACIÓN

Para transformar la información recabada en campo y poder interpretarla de manera más simple y sistémica, se obtuvieron los índices propuestos por Hertz et al. (1993), los cuales

permiten comparar la relación de las temperaturas corporales (T_b) con el intervalo intercuartil de las temperaturas de preferencia (T_{set}) para obtener el grado de precisión de la termorregulación (d_b). Por otro lado, la calidad térmica del hábitat (d_e) expone la diferencia entre las temperaturas operativas (T_e) y el intervalo de preferencia (T_{set}) e indica qué tan idóneo es el hábitat para que los individuos termorregulen. Si T_b es menor al intervalo de preferencia, entonces d_b es la diferencia entre el límite inferior del intervalo y T_b ; y, si T_b está por encima del intervalo, entonces, d_b es la diferencia entre T_b y el límite superior del intervalo de preferencia. De igual forma, si T_e está por debajo del intervalo de preferencia, entonces d_e es la diferencia entre el límite inferior del intervalo y T_e ; y, si T_e está por encima del intervalo entonces, d_e es la diferencia entre T_e y el límite superior del intervalo de preferencia. Finalmente, si los valores de T_b y T_e se encuentran dentro de dicho intervalo, d_b y d_e son igual a cero.

El índice de la eficacia de la regulación ($E=1-(d_b / d_e)$) indica dos supuestos: cuando los individuos no presentan comportamientos termorreguladores y la temperatura de su hábitat es óptima para su desarrollo fisiológico, los valores de E tenderán a cero. De lo contrario, si el valor E es cercano a uno, indica que los individuos están regulando su T_b de manera activa para alcanzar su temperatura óptima. Así como el índice propuesto por Blouin-Demers y Watherhead (2001), que define a la eficacia de la termorregulación como la diferencia entre d_e y d_b . Donde valores menores o iguales a cero representan a las especies termoconformistas y los valores positivos a termorreguladores activos.

3. RESULTADOS

Se capturaron 34 ejemplares de *Conopsis lineata* (15 machos, 12 hembras y 7 neonatos) durante los meses de julio a octubre en los años de 2019 y 2020 con una talla promedio de 168.21 mm \pm 9.21 (34;63-189), LC de 31.33 mm \pm 11.5 (34,15.6-47.2) y masa de 6.61 g \pm 3.25 (34 ;0.9-12.9). Todos los organismos fueron localizados bajo rocas utilizadas como refugios. *C. lineata* presentó una **temperatura corporal media** de **21.65 °C \pm 4.8**, una **máxima de 31.9 °C** y **mínima de 14.1 °C** durante la temporada de verano-otoño. Siendo los neonatos quiénes presentaron una mayor temperatura corporal en campo (Tabla 1).

Tabla 1. Valores promedio de los valores registrados por sexo

Valores promedio de datos por sexo de individuos de Conopsis lineata

	Hembras	Machos	Neonatos
Temperatura corporal (T_b)	21.20 \pm 6	21.29 \pm 4.3	22.35 \pm 4.5
Longitud cola (mm)	35.58 \pm 6.9	36.38 \pm 7.6	13.25 \pm 5.6
Peso (g)	6.61 \pm 1.8	9.09 \pm 1.9	01.61 \pm 1.1

Mediante una prueba *t* de student se analizó que no hubo una diferencia estadísticamente significativa entre las temperaturas corporales (T_b) de machos y hembras ($t= 0.207$, $P= 1.703$) y tampoco entre los dos estadios de desarrollo, neonatos y adultos ($t= -0.417$, $P= 1.690$). Se observa que existe una longitud de cola mayor en machos, con lo que podríamos reafirmar que se presenta como dimorfismo sexual en la especie.

Según los datos obtenidos en campo, las serpientes tuvieron una mayor correlación con la temperatura del sustrato T_s ($r=0.75$) que con la temperatura del aire T_a ($r=0.65$) y de las rocas T_r ($r=0.59$).

3.1. TEMPERATURAS OPERATIVAS

La calibración de los 20 modelos biofísicos realizados dio un coeficiente de correlación mayor a 0.7 en todos ellos. Se eligió el modelo de tubo de PVC (2 cm x 30 cm) azul relleno con pegazulejo ($r = 0.82$ con el macho y $r = 0.96$ con la hembra), pues se consideró que las dimensiones y el material son óptimos para resistir a las condiciones del área de estudio (Fig. 6).

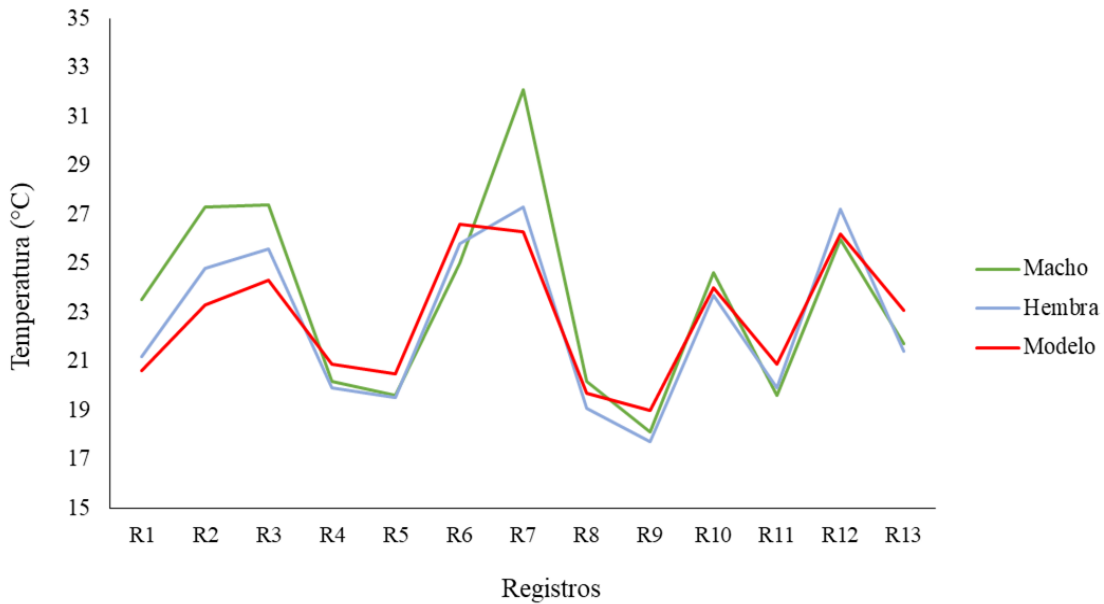


Figura 6. Relación entre la temperatura del modelo biofísico y las temperaturas corporales de dos serpientes (hembra y macho) bajo diferentes condiciones.

Se registraron las siguientes temperaturas de los modelos en ambas condiciones: expuesto sobre el suelo y bajo rocas; para los meses de noviembre a marzo de 2019, 2020 y 2021 pero los valores de T_e se calcularon sólo con los datos obtenidos en el año 2021. Se obtuvo una media en las T_e durante el periodo de actividad (9:00 a 19:00 horas) de 18.10 ± 8.87 (12610; -1.41-51.9) con una T_e máxima de 51.9°C y mínima de -1.41°C , así como un **intervalo de T_e** (25%-75%) de **10.63 – 23.8** respectivamente. Siendo enero el mes más frío (Fig. 7).

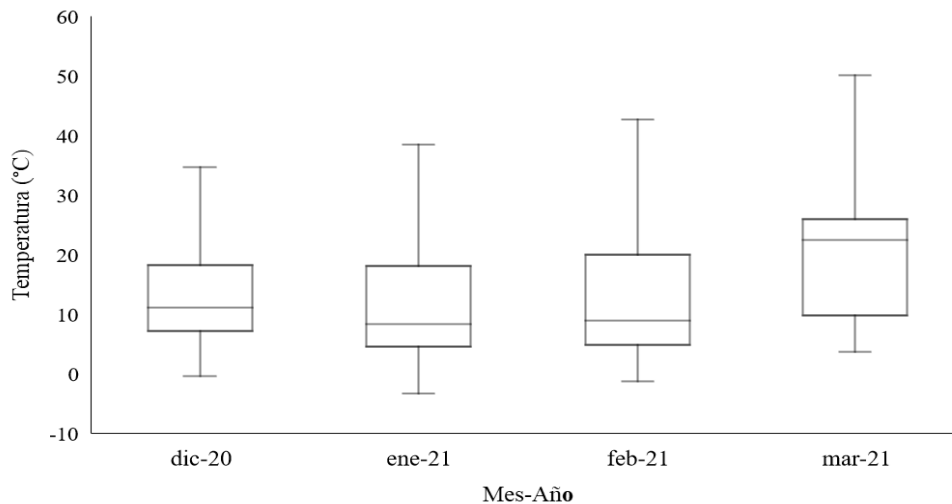


Figura 7. Distribución de temperatura operativa (T_e) promedio por meses.

Se registraron las T_e más altas durante el mediodía en el modelo expuesto en la superficie, contrario a esto durante la noche las T_e más altas se registraron en el modelo bajo roca (Fig. 8).

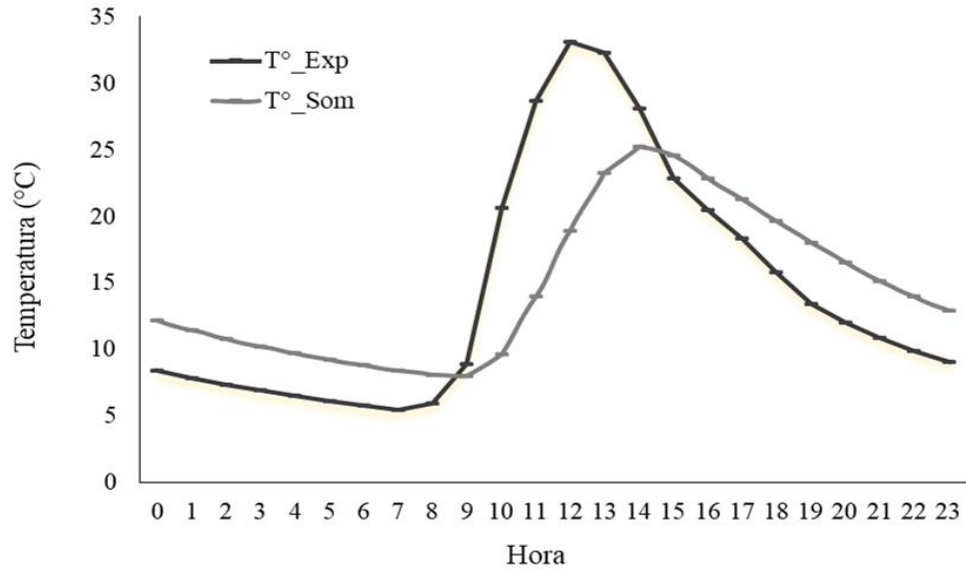


Figura 8. Variación diaria promedio de las temperaturas operativas (T_e).

3.2. TEMPERATURAS SELECCIONADAS

Las temperaturas preferidas por *C. lineata* en el gradiente térmico (Fig. 5) tuvieron una media de $26.72^{\circ}\text{C} \pm 5.07$, una temperatura máxima de 49.6°C y mínima de 15.9°C (Fig. 9). Con un intervalo intercuartil T_{set} (25%-75%) dentro del gradiente térmico en semicautiverio de **22.5 - 29.7 °C**, por lo que la amplitud del intervalo es de 7.2°C .

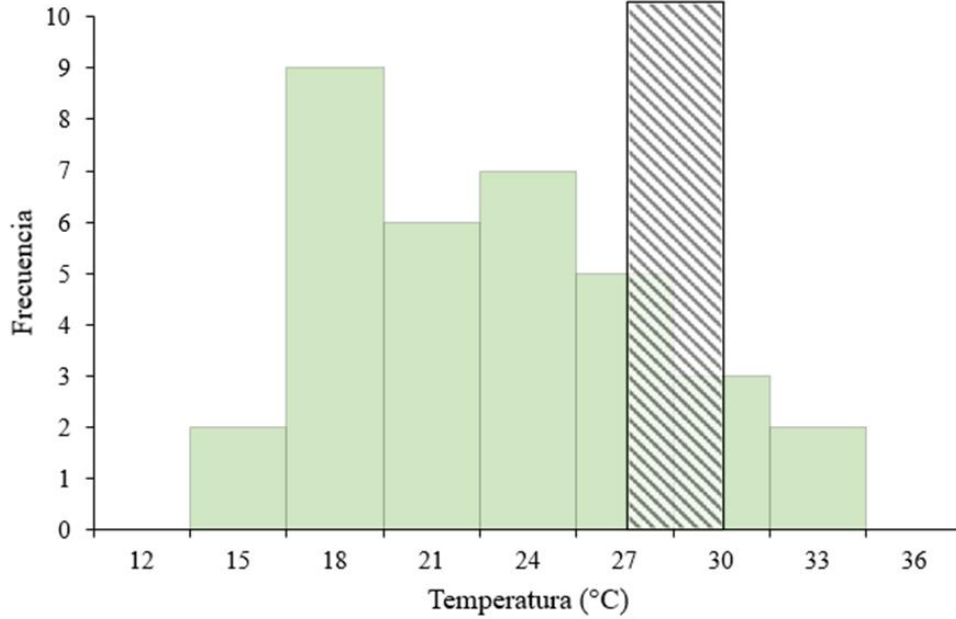


Figura 9. Distribución de la temperatura corporal promedio (T_b) durante el horario de actividad. Las temperaturas seleccionadas (T_{set}) están representadas por la barra con diagonales.

3.3. ÍNDICES DE TERMORREGULACIÓN

Al analizar los índices de termorregulación observamos que los valores de d_b son mucho menores a la calidad térmica del ambiente, el valor del índice de eficiencia en la termorregulación (E) es cercano a 1, así mismo, el índice propuesto por Blouin-Demers y Whaterhead (2001) es mucho mayor a cero (Tabla 2) , por lo que consideramos que está alejado del termoconformismo. Mediante los cuales argumentamos que la población de *C. lineata* en los Dinamos termorregula de manera eficiente.

Tabla 2. Índices de termorregulación para *C.lineata* de la población de Los Dinamos (Parque ecológico, Ciudad de México).

Índices de termorregulación de *Conopsis lineata*

Índice	
Exactitud en la termorregulación (d_b)	2.74 ± 2.70
Calidad térmica del hábitat (d_e)	6.90 ± 5.84
Eficiencia termorreguladora (E)	0.60
BD-W*	4.15

Nota. *índice propuesto por Blouin-Demers and Watherhead (2001)

4. DISCUSIÓN

Los organismos más abundantes de *C. lineata* durante el proyecto fueron adultos, esto puede deberse a que durante la temporada del año en que se realizaron los muestreos el ciclo reproductivo de las hembras se encontraba en etapa previtelogénica: que es donde ocurren los apareamientos (Uribe et al., 1998). La temporada de nacimientos se da entre abril y junio, por lo que para esta fecha hay un número mayor de neonatos. Otro posible motivo por el cual se encontraron organismos de tallas mayores es que un cuerpo de mayor tamaño necesita más tiempo para la termorregulación, y dado que estos organismos son tigmotermos, deben permanecer más tiempo en contacto con las rocas (Huey et al., 1989). Los individuos neonatos o de tallas pequeñas, por otro lado, obtienen sus temperaturas óptimas en lapsos más cortos de tiempo y pueden ocuparse de otras actividades o bien, se entierran en el sustrato. Además, una característica muy peculiar

en la mayoría fue que presentaban coloración y características previas a la ecdisis, ya que esta condición los obliga a salir de sus refugios para termorregular (Fitzgerald et al., 2003). Por ello, no podemos asegurar que exista una menor abundancia de neonatos que de adultos y el sesgo observado podría estar directamente asociado con una probabilidad de detección menor de los individuos más pequeños.

Considerando los hábitos fosoriales de *C. lineata*, los refugios para estos individuos representan el lugar donde están activos, ya que en ellos pueden alimentarse, digerir a sus presas y además termorregular. Es importante destacar que todos los individuos colectados fueron encontrados bajo dichos refugios donde las fluctuaciones en la temperatura son menores que en el ambiente (Fig. 8). Por ello, los organismos pueden controlar sus temperaturas corporales de manera más precisa dentro del gradiente térmico que el sustrato les ofrece gracias a sus capacidades enterradoras (Huey et al., 1989). Además de la relativa estabilidad en la temperatura del sustrato, la dinámica térmica de las rocas es favorable, lo que, a su vez, permite que estas especies se encuentren activas aun cuando las condiciones ambientales podrían ser consideradas adversas; es decir, durante las noches o en temporada de invierno, lo que se confirmó con base en los registros de las T_e donde los modelos bajo roca presentaron temperaturas mayores por la noche que el modelo puesto en superficie (Fig. 8). Ante lo anterior, podemos argumentar que las T_b de *C. lineata* están estrechamente relacionadas con la termodinámica de las rocas y el sustrato (Webb & Whiting, 2005).

Las rocas usadas como microhábitats les confieren una amplia oferta térmica, ya que cada una de ellas tiene temperaturas diferentes dependiendo del grado de exposición solar al que se encuentran y el grosor que poseen (Huey et al., 1989). En general las

especies pequeñas de serpientes vivíparas permanecen activas sin necesidad de salir de sus refugios, ya que fuera de ellos corren un mayor riesgo de depredación. Y en ambientes nublados las serpientes aumentan sus horas de actividad ya que las horas de radiación solar son menores (Peterson et al., 1993).

Existen múltiples factores que influyen en la selección de temperaturas corporales como temperatura del aire y la humedad. Ambos factores presentan variación a lo largo del año y afectan directamente el desempeño metabólico, la evapotranspiración, talla e incluso la masa corporal de las serpientes (Shine & Lambeck, 1990; Peterson et al., 1993). Otros factores que también son afectados están dados principalmente por las condiciones fisiológicas de cada serpiente, como su estadio, alimentación, reproducción, ecdisis (Gibson et al., 1989) enfermedades y balance hídrico; sin olvidar las interacciones bióticas dentro del ecosistema, como relaciones depredador-presa, mutualismo, entre otras (Lillywhite, 1987; Hutchinson & Dupré, 1992). En trabajos como el de Slippy Shine (1988), con la especie *Morelia s. spilota*, se ha comprobado esto, pues se registraron temperaturas corporales más altas que las temperaturas promedio en hembras grávidas o en estado de incubación que en machos y hembras no gestantes (Reinert & Zappalorti, 1988; Charland, 1991; Graves & Duvall, 1993). La obtención de las T_b en ese estudio se realizó mediante la implantación de radiotransmisores de calor, con los que se registraron los valores de T_b de cada serpiente. Cabe resaltar que debido al tamaño de nuestra especie de estudio esto resulta imposible, porque además de la dificultad de colocar algún registrador de temperatura a lo largo de la cavidad celómica, resultaría demasiado invasivo para los individuos, a diferencia de lo que se hace con la mayoría de las especies ovíparas de tallas mayores. Otra investigación que confirma la termofilia ante estas

situaciones es el de Lutterschmit y Reiner (1990), donde organismos de *Nerodia sipedon* previamente alimentados eligieron sustratos 8.3°C más cálidos que los no alimentados. Estas condiciones modifican las temperaturas corporales, ya que los requerimientos fisiológicos para llevarlas a cabo son mayores; lo que podría generar un sesgo al momento de realizar el gradiente térmico con las serpientes bajo estas condiciones, por lo que decidimos excluirlas y someter al gradiente únicamente a las que no presentan esto, teniendo resultados más confiables ante la selección de temperaturas T_{set} .

La termorregulación es el factor más importante en el uso del hábitat y tiempo de actividad de los escamados terrestres con excepción de las especies tropicales (Huey & Slatkin, 1976). En nuestro caso, *C. lineata* no tiene un desplazamiento considerable a lo largo del día, ni busca otro espacio, ya que dentro de su microhábitat llevan a cabo sus actividades esenciales. Los parches en los que se encuentran son pequeños y están intercalados, estos pueden superponerse en el ámbito hogareño de cada individuo, y al no ser territoriales, seleccionan libremente el hábitat de su preferencia.

Las temperaturas corporales en campo (T_b) son aproximadamente dos grados más elevadas que las temperaturas de roca, sustrato y aire. Hasta el momento no hay otro estudio sobre ecología térmica de especies taxonómicamente cercanas por lo que los resultados son comparados con los de otras especies. Por ejemplo, las temperaturas fueron similares a lo reportado para el colúbrido *Thamnophis elegans* (El género *Thamnophis* es uno de los más estudiados en cuanto a biología térmica): T_b media de 17°C y una T_{set} media 28°C (Peterson, 1987). Los resultados también son similares a lo descrito por Webb y Shine (1998) para la especie endémica de Australia *Hoplocephalus bungaroides*, la cual exhibe una T_b media de 18.3°C y un intervalo de T_{set} de 28.1 - 31.1

°C. En 2019, Figueroa-Huitrón et al. reportaron que para su población de estudio de *Crotalus polystictus*, no existen diferencias significativas en la T_b entre ambos sexos, al igual que una considerable amplitud en el intervalo de T_{set} , siendo semejante a lo que obtuvimos para *C. lineata*, con lo que se comprueba la euritermia en las poblaciones de las dos especies. De acuerdo con los datos obtenidos en este estudio, *C. lineata* también muestra una T_{set} promedio por arriba de sus T_b (Fig. 9), comprobando que las tolerancias a altas temperaturas están muy conservadas en escamados (Sartorius, 2002) y se destaca que estas especies explotan la heterogeneidad temporal térmica de sus hábitats. El parque ecológico “Los Dinamos” presentó una baja calidad térmica del hábitat ($d_e = 6.9 \pm 5.8$) al ser un sitio térmicamente heterogéneo con temperatura promedio de $14.5^\circ\text{C} \pm 4.5$, y máximas y mínimas de 1.8°C y 27.1°C respectivamente (ECOGUARDAS, 2020). La capacidad y exactitud en la termorregulación están relacionadas con la calidad térmica del hábitat. (Blouin-Demers & Weatherhead, 2001). Al experimentar una baja d_e , *C. lineata* presentó valores del índice **E** cercanos a 1, con lo cual podemos presentar que esta población funge como **termorreguladora activa**. De acuerdo con los hábitos fosoriales presentes en los individuos, es probable que durante el periodo de actividad controlen de manera más eficiente sus T_b dentro del refugio y utilicen el gasto energético para realizar otras actividades como alimentación y reproducción.

El grado de precisión en la termorregulación ($d_b = 2.74 \pm 2.7$) es bajo, ya que la mayoría de los valores de T_b no caen dentro del intervalo intercuartil de T_{set} , a pesar de que el gradiente térmico en laboratorio se acondicionó con tierra y refugios semejantes al sitio de estudio y se redujo el tiempo de estrés, los individuos prefirieron temperaturas más

altas. Esto puede deberse a que los animales ectotermos aumentan su capacidad de defensa y escape a mayores temperaturas (Hertz et al.,1982; Figueroa-Huitrón et al., 2019). Los comportamientos termorreguladores son esenciales, ya que amortiguan la presión de las bajas temperaturas en mayores altitudes.

La fragmentación antrópica y los agroecosistemas presentes en el sitio de estudio son importantes, ya que se ha comprobado que las serpientes prefieren lugares abiertos sin una vasta cobertura vegetal ya que estas áreas les brindan más beneficios que sitios con vegetación cerrada. Por ejemplo, dentro del sotobosque existe una menor exposición solar y mayor humedad, el sustrato está constituido principalmente por hojarasca lo que dificulta los hábitos enterradores de esta serpiente. La mayoría de las veces en las zonas de cultivo se construyen bordes de rocas para delimitar el área, los cuales representan sitios seguros para termorregular y facilitan el proceso, porque brindan accesos simultáneos a sitios abiertos para aumentar la T_b y a la vez a sitios sombreados para disminuir dicha T_b (Bloun-Demers & Watherhead, 2001). Cabe resaltar que estos parches (Figura 2) no se tratan de una deforestación masiva, donde por supuesto se ven afectadas las poblaciones de serpientes y del resto de especies que se desarrollan dentro de esos ecosistemas.

Podemos entonces considerar a *C.lineta* como una especie euritérmica, ya que tiene un amplio intervalo en sus temperaturas preferidas (T_{set}) que va de 22.5 a 29.7 °C. Al presentar este gran intervalo podemos argumentar que nuestra especie de estudio tiene capacidad para variar su distribución geográfica, al mantener actividad ante distintas condiciones térmicas. Además, la gran variación temporal de las T_e nos hacen inferir que los individuos de *C. lineata* controlan sus T_b eligiendo el microhábitat adecuado y regulan

sus periodos de actividad dentro de ellos. Se sugiere que puede haber desplazamientos entre microhábitats, los cuáles podrían verse amenazados si dentro del sitio de estudio se continúa con la remoción de rocas utilizadas como refugio.

La caracterización del ambiente mediante el uso de modelos biofísicos no puede realizarse a gran escala, ya que las T_e cambian a diferentes elevaciones. Por ejemplo, a una altitud baja los modelos pueden presentar temperaturas más cálidas que sitios más altos (Peterson et al., 1993). Dada la amplia distribución geográfica de nuestra especie, se sugiere que estas variables difieren entre poblaciones.

Se sugiere continuar con dicho estudio para comparar las variables térmicas en diferentes temporadas anuales, ya que los rangos de T_e cambian dependiendo del clima y temporada del año. También se sugiere estudiar diferentes poblaciones, ya que pueden presentar hábitats térmicos diversos, intervalos de T_{set} distintos, así como costos-beneficios específicos para la termorregulación y horas de actividad (Shine & Lambeck, 1990; Pontes-da-Silva et al., 2018; Rozen-Rechels et al., 2021). En algunas especies, las serpientes pueden modificar su estrategia termorreguladora, pasando de termorreguladores activos a termoconformistas dependiendo de la estación del año y disponibilidad de alimento, ya que si existe una menor población de presas tendrían que pasar más horas activos en actividades como el forrajeo (Secor, 1994). Como consecuencia del cambio climático en el que se ha visto inmerso el planeta los últimos años, puede haber un cambio en la distribución de los organismos ectotermos (Perevochtchikova, 2003). Es posible explorar la idea de migración altitudinal en especies de pequeños ectotermos con dicho tipo de termorregulación, pero cabe mencionar que, aparte de la biología térmica, se deben estudiar factores como la posible presencia de

hipoxia a ciertas altitudes. Aunque las interacciones entre los diferentes factores que componen los nichos de las especies como lo son la temperatura y humedad pueden modificar la tolerancia de los individuos, no siempre es fácil predecir los efectos que tendrán (Ferri-Yáñez, 2016). Este estudio nos brinda un poco de información acerca de los posibles cambios evolutivos que puede tener *C. lineata* ante estas presiones ambientales.

Los métodos de estudios sobre termorregulación se pueden acoplar dependiendo del hábitat de las especies. Por ejemplo, Fitzgerald (2003) descartó los modelos biofísicos para estimar las temperaturas operativas porque su ambiente era bastante cerrado a la radiación solar y bastaba sólo con tomar la temperatura del aire, las cuales les proveen los mismos resultados.

Las respuestas conductuales de las serpientes para termorregular ante diversos factores bióticos y fisiológicos, reflejan su paso en la selección natural. Lo que nos brinda un acercamiento a la formación de hipótesis sobre la evolución de los ectotermos.

5. CONCLUSIONES

Conopsis lineata presentó una temperatura corporal media de 21.65° C y un intervalo de 22.5 - 29.7 °C, dada la amplitud del intervalo se considera una **especie euritámica**.

La población de *C. lineata* en “Los Dinamos” (Parque ecológico, Ciudad de México) presenta un patrón de **termorregulación activo**, principalmente como consecuencia de la baja calidad térmica del ambiente.

Es importante dar a conocer el valor de las serpientes en los ecosistemas, y hacer consciencia de no matarlas cuando hay algún avistamiento, ya que este es el principal problema que enfrentan. Se debe recalcar que desarrollan un papel importante en el control de plagas además de ser un eslabón clave en las redes tróficas.

Finalmente, la relación de la temperatura con las serpientes nos ayuda a entender mejor su ecología y evolución, por lo que este trabajo da pauta para realizar futuras investigaciones en serpientes, y específicamente sobre nuestra especie de estudio, ya que la integración de conocimientos de diferentes disciplinas como: genética, evolución, embriología, fisiología, entre otras ramas de la biología nos ayudan a conocer sus características y posibles situaciones futuras ante el cambio climático.

6. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Arroyo, J. 2005. *Estructura urbana de la delegación Magdalena Contreras*. Tesis de licenciatura en Geografía. Facultad de Filosofía y Letras. UNAM.
- Bellard, C., Bertelsmeier, C., Leadley, P., Thuiller, W. & Courchamp, F. 2012. *Impacts of climate change on the future of biodiversity*. *Ecology Letters*, 15, 365–377.
- Blois, J.L., Williams, J. W., Fitzpatrick, M.C., Jackson, S. T. & Ferrier, S. 2013. *Space can substitute for time in predicting climate-change effects on biodiversity*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110, 9374–9379.
- Blouin-Demers, G., & Weatherhead, P. J. 2001. *Thermal ecology of black rat snakes (Elaphe obsoleta) in a thermally challenging environment*. *Ecology*, 82(11), 3025-3043.
- Chabaud, C., Berroneau, M., Dupoué, A., Guillon, M., 2022. *Climate aridity and habitat drive geographical variation in morphology and thermo-hydroregulation strategies of a widespread lizard species*. *Biological Journal of the Linnean Society*, Linnean Society of London.
- Charland, M. B., 1991. *Reproductive ecology of female garter snake (Thamnophis) in southeastern British Columbia*. Doctoral thesis. University Victoria. British Columbia.
- Clusella-Trullas, S. & Chown, S.L. 2014. *Lizard thermal trait variation at multiple scales: a review*. *Journal of Comparative Physiology*, 184: 5–21.
- Eckert, R., Randall, D & Augustine, G. 1991. *Fisiología animal: Mecanismos y adaptaciones*. Interamericana. McGraw-Hill, España. 436 pp.

Ferri-Yáñez, F. 2016. *Evolución del nicho térmico en lagartos del género Liolaemus e ibéricos*. Tesis doctoral. Universidad de Alicante, Alicante (España).

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

Fitzgerald, M., Shine, R., & Lemckert, F. 2003. *A reluctant heliotherm: thermal ecology of the arboreal snake Haplocephalus stephensii (Elapidae) in dense forest*. Journal of Thermal Biology 28, 515-524.

García, E. 1988. *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Koppen*. Cuarta edición. Editorial Larrios, México. 217 pp.

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

Graves, B. M., & Duvall, D., 1993. *Reproduction rookery use, and thermoregulation in free-ranging, pregnant Crotalus viridis viridis*, Journal of Herpetology., 27:33-41.

Goyenechea, I. & Flores-Villela, O .2006. *Taxonomic summary of Conopsis, Günther, 1858 (Serpentes: Colubridae)*. Zootaxa, 1271, 1–27.

Heatwhole, H. 1976. *Reptile ecology*. University of Queensland Press. Hong Kong.178 pp.

Hertz, P.E., Huey, R.B. & Nevo, E. 1982. *Fight versus flight: body temperature influences defensive responses of lizards*. Animal Behavior., 30: 676-679.

- Hertz, P.E., Huey, R.B., & Stevenson, R.D. 1993. *Evaluating temperature regulation by field-active ectotherms: the fallacy of the inappropriate question*. *Am. Nat.* 142: 796-818.
- Huang S.M., Huang,S.P., Chen,Y. & Tu, M. 2007. *Thermal tolerance and altitudinal distribution of three Trimeresurus snakes (Viperidae: Crotalinae) in Taiwan*. *Zoological Studies* 46(5): 592- 599.
- Huey, R .B. 1974. *Behavioral thermoregulation in lizards: importance of associated costs*. *Science* (Washington, D.C.), 184: 1001–1002.
- Huey, R. B., & M. Slatkin. 1976. *Costs and benefits of lizard thermoregulation*. *The Quarterly Review of biology*. 51:363-384.
- Huey, R. B., Peterson, C. R., Arnold, S. J. & Porter, W. P. 1989. *Hot Rocks and not-so-hot rocks: retreat-site selection by garter snakes and its thermal consequences*. *Ecology* (70) 4:932-944.
- Huey, R. B., Hertz, P. E., & Sinervo, B. 2003. *Behavioral drive versus behavioral inertia in evolution: a null model approach*. *The American Naturalist*, 161(3), 357- 366.
- Huey, R. B., Deutsch, C. A., Tewksbuy, J.J., Vitt, L.J., Hertz, P.E., Álvarez Pérez, H.J., Garland, T. 2009. *Why tropical forest lizards are vulnerable to climate warming*. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 276, 1939–1948.
- Hutchinson, V. H., & R. K. Dupré, 1992. *Thermoregulation, in M. E. Feder & W. W. Burggren, Enviroment physiology of the amphibians*, University of Chicago Press. 206-249.

Jaramillo-Alba, J. L., de la Vega, A. H. D., Bucio-Jiménez, L. E., Méndez-De la Cruz, F. R., & Pérez-Mendoza, H. A. 2020. *Comparative thermal ecology parameters of the mexican dusky rattlesnake (Crotalus triseriatus)*. *Journal of Thermal Biology*, 92, 102695.

Lara-Reséndiz, R. A., Gadsen, H., Rosen, P. C., Sinervo, B., & Méndez-De la Cruz, F. R. 2015. *Thermoregulation of two sympatric species of horned lizard in the Chihuahuan Desert and their local extinction risk*. *Journal of thermal Biology* 48, 1-10.

Lillywhite, H. B., 1987. Temperature energetics, and physiological ecology, in R. A. Seigel, J. T. Collings, & S. S. Novak., *Snakes: Ecology and Evolutionary Biology*, McGraw-Hill, New York, pp. 442-477.

Lutterschmidt, W. I., & H. K. Reinert. 1990. *The effect of ingested transmitters upon the temperature preference on the northern water snakes, Nerodia s. sipedon*, *Herpetológica* 46:39-42.

Nava, M. 2003. *Los bosques de la cuenca alta del río Magdalena, D.F., México. Un estudio de vegetación y fitodiversidad*. Tesis de licenciatura en Biología, Facultad de Ciencias, UNAM, México.

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

Paternina-Cruz, R.F. 2016. *Estrategia de termorregulación y riesgo de extinción de Atractus crassicaudatus (Squamata: Dipsadidae) asociado al calentamiento global*. Tesis

de Maestro en Ciencias (Biología). Facultad de Ciencias. Universidad Nacional de Colombia. 95 p.

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

Plasman, M., Bautista, A., Mccue, M.D. & Vega-Pérez, A.H.D.L. 2020. *Resting metabolic rates increase with elevation in a mountain-dwelling lizard. Integrative Zoology 15:363–374.*

Pontes-Da-Silva, E., Magnusson, W.E., Sinervo, B., Caetano, G.H., Miles, D.B., Colli, G.R., Diele-Viegas, L.M., Fenker, J., Santos, J.C. & Werneck, F.P. 2018. *Extinction risks forced by climatic change and intraspecific variation in the thermal physiology of a tropical lizard. Journal of Thermal Biology, 73: 50–60.*

Reinert, H. K., & R. T. Zappalorti. 1988. *Timber rattlesnakes (Crotalus horridus) of the Pine Barrens: The movement patterns and habitat preference, Copeia 1988: 964-978.*

Row, J. R., & Blouin-Demers, G. 2006. *Thermal quality influences effectiveness of thermoregulation, hábitat use and behavior in milk snakes. Oecologia 148, 1-11.*

Rozen- Rechels, D., Badiane, A., Agostini, SMeylan, S. Galliard, J.-F.L. 2020. *Water restriction induces behavioral fight but impairs thermoregulation in a dry-skinned ectotherm. Oikos n/a.*

Rozen-Rechels, D., Rutchsmann, A., Dupoué, A., Blaimont, P., Chauveau, V., Miles, D.B., Guillon, M., Richard, M., Badiane, A., Meylan, S., Clobert, J. & Le Galliard, J.-F. 2021.

Interaction of hydric and thermal conditions drive geographic variation in 821 thermoregulations in a widespread lizard. Ecological Monographs, 91.

Sartorius, S., Do Amaral, J., Durtsche, R. D., Deen, C. & Lutterschmidt, W. 2002. *Thermoregulatory accuracy, precision, and effectiveness in two sand-dwelling lizards under mild environmental conditions. Canadian Journal of Zoology, 80, 1966–1976.*

Secor, S. M., & Nagy, K. A. 1994. *Bioenergetic Correlates of Foraging Mode for the Snakes Crotalus Cerastes and Masticophis Flagellum. Ecology, 75(6), 1600–1614.*

Shine, R., & R. Lambeck. 1990. *Seasonal shifts in the thermoregulatory behavior of Australian blacksnakes, Pseudechis porphyriacus (Serpentes: Elapidae). Journal of thermal biology, 15:301-305.*

Sinervo, B., Mendez-de la Cruz, F., Miles, D.B., Heulin, B., Bastiaans, E., Villagran-Santa Cruz, M., Lara- Reséndiz, R., Martínez-Méndez, N., Calderon-Espinoza, M.L., Meza Lázaro, R.N., Gadsden, H., Ávila, L.J., Morando, M., De la Riva, I.J., Sepúlveda, P.V., et al. 2010. *Erosion of Lizard Diversity by Climate Change and Altered Thermal Niches. Science 328, 894–899.*

Slip, D. J., & R. Shine, 1988. *Reptilian endothermy: A field study of thermoregulation by brooding diamond pythons, Journal of Zoology. Londres. 216:367-378.*

Uribe, M. C., Gonzalez-Porter, G., Palmer, B. D., & Guillette, L. J. 1998. *Cyclic histological changes of the oviductal- cloacal junction in the viviparous snake Toluca lineata. Journal of Morphology, 237(2),91-100.*

Perevochtchikova, M. 2003. *La evaluación del impacto ambiental y la importancia de los indicadores ambientales. Gestión y Política Publica. 22 (2), 283-312.*

Peterson, C. R. 1987. *Daily variation in the body temperatures of free-ranging garter snakes*. *Ecology*, 160-169.

Webb, J. K., & Shine, R. 1998. *Thermoregulation by a nocturnal elapid snake (Hoplocephalus bungaroides) in southeastern Australia*. *Physiological and Biochemical Zoology*, 71(6), 680-692.

Webb, J. K., & Whiting, M. J. 2005. *Why don't small snakes bask? Juvenile broad-headed snakes trade thermal benefits for safety*. *Oikos*, 110(3), 515.