

**Estrategias de termorregulación y ecología térmica de *Atractus marthae*
en Santander, Colombia**

Willmar Ramírez Cárdenas.

Proyecto de pasantía para optar el título de Biólogo

Director

Víctor Hugo Serrano Cardozo

Doctorado en Ciencias Biológicas

Codirectora

Martha Patricia Ramírez-Pinilla

Doctorado en Ciencias Biológicas - orientación zoología

Tutor

Elson Meneses Pelayo

Universidad Industrial de Santander

Facultad de Ciencias

Escuela de Biología

Bucaramanga

2020

Agradecimientos

Envío mis agradecimientos a mis profesores de la tesis, Víctor Hugo Serrano Cardozo y Martha Patricia Ramírez Pinilla. A mi tutor, Elson Meneses Pelayo por descubrir esta estupenda especie. A mis padres y mi hermano, por el apoyo que me han brindado. A mis amigos de la carrera que han estado a mi lado, los cuales nos hemos ayudado mutuamente y me han mostrado ejemplo de lo que se debe y no se debe hacer. Al Laboratorio de Ecología, al G.E.A.R.S, y a la Escuela de Biología.

Tabla de contenido

	Pag.
Introducción	12
1. Objetivos de la pasantía	16
1.1 Objetivo general del pasante	16
1.2 Objetivos específicos	16
2. Competencias que desarrollará el pasante.....	17
3. Metodología	17
3.1 Área de estudio.....	17
3.2 Toma de Datos	18
3.3 Análisis de datos	19
4. Resultados	22
4.1 Estrategia termorreguladora	22
4.2 Relaciones térmicas y fuente de calor	23
4.3 Temperaturas de machos y hembras.	24
4.4 Patrón diario de temperaturas	26
4.5 Termorregulación diurna y nocturna.....	26
4.6 Termorregulación según las épocas	29
4.7 Efecto del tamaño corporal	31
5. Discusión.....	34

5.1 Estrategia termorreguladora	34
5.2 Relaciones térmicas y fuente de calor	35
5.3 Temperaturas de machos y hembras	36
5.4 Patrón diario de temperaturas	37
5.5 Termorregulación diurna y nocturna.....	38
5.6 Termorregulación según las épocas	39
5.7 Efecto del tamaño corporal	40
6. Conclusiones	42
7. Recomendación	43
Referencias bibliográficas	45

Lista de tablas

Tabla 1. *Relación de la longitud con la T_c según el día y la noche para la época de lluvia y seca en los sexos. N día = número de individuos muestreados en el día. N noche = número de individuos muestreados durante la noche. $F(gl)$ = estadístico F de la ANCOVA, en paréntesis los grados de libertad.*

..... 33

Lista de figuras

<i>Figura 1.</i> Área de muestreo de las serpientes (derecha) ubicada al norte del municipio de Santa Bárbara (centro) en Santander, Colombia (izquierda).....	18
Figura 2. Regresión de la temperatura corporal sobre la temperatura ambiental en época de lluvias (izquierda) y en época seca (derecha) para <i>Atractus marthae</i>	23
Figura 3. Regresiones de la temperatura corporal de <i>Atractus marthae</i> y la temperatura ambiental y la temperatura de sustrato general (a, b) y en juveniles (c, d).....	24
Figura 4. Relación entre T_c y T_s de machos y hembras de <i>A. marthae</i> en época de lluvia (N machos = 31, N hembras = 35).....	25
Figura 5. Relación entre T_c y T_s de machos y hembras de <i>A. marthae</i> en época seca (N machos = 32, N hembras = 21).	25
Figura 6. Temperaturas corporales en <i>A. marthae</i> a lo largo del día: En las dos épocas estudiadas (a), en época de lluvias (b) y en época seca (c). El círculo representa la media y los bigotes representan la desviación estándar de T_c	27
Figura 7. Efecto de la fase diurna y nocturna en la relación entre T_s y T_c de <i>A. marthae</i>	28
Figura 8. Relación entre T_s y T_c de machos y hembras de <i>A. marthae</i> en las dos épocas estudiadas según la horas diurnas y nocturnas. En época de lluvias de noche (a) y de día (b), en época seca de noche (c) y de día (d).....	29
Figura 9. Efecto de las épocas en la relación entre T_s y T_c de <i>Atractus marthae</i>	30
Figura 10. Efecto de la fase diurna y nocturna para época de lluvia (a) y época seca (b) en la relación entre T_s y T_c de <i>Atractus marthae</i>	31
Figura 11. Relación entre la temperatura corporal y la longitud de <i>Atractus marthae</i> a nivel general (izquierda) y por sexos (derecha). Puntos y línea verde = machos, puntos y línea violeta = hembras.	32

Figura 12. Relación entre la temperatura corporal y la longitud de *Atractus marthae* machos y hembras evaluada en época de lluvia (azul) y en época seca (naranja)..... 32

Figura 13. Efecto del día (naranja) y la noche (azul) en la relación entre la temperatura corporal y la longitud de *Atractus marthae* machos y hembras evaluada en época de lluvia y en época seca. 34

RESUMEN

TÍTULO: Estrategias de termorregulación y ecología térmica de *Atractus marthae* en Santander, Colombia. *

AUTOR: Willmar Ramírez Cárdenas**

PALABRAS CLAVES: Temperatura corporal, Termorregulación, Tigmotermia, Ecología térmica, *Atractus marthae*

Descripción:

Los rasgos biológicos y ecológicos de los reptiles funcionan en intervalos específicos de temperaturas porque sus procesos fisiológicos son dependientes de la temperatura ambiental, haciendo a la termorregulación un factor preponderante en sus vidas. Esta característica ha sido más estudiada en reptiles diurnos que en nocturnos. En estos últimos, se ha descrito escasamente para reptiles nocturnos tropicales de tierras altas o fosoriales, y mucho menos para serpientes nocturnas fosoriales tropicales, como las del género *Atractus*. El propósito de este trabajo fue caracterizar la ecología térmica de una población andina de *Atractus marthae*, en el departamento de Santander. Se registró un total de 119 temperaturas corporales (T_c) y del ambiente de las serpientes al momento de su captura (sustrato y aire, T_s y T_a , respectivamente) durante el día y la noche durante una temporada lluviosa y una seca del 2016. *A. marthae* se comportó como termoconformista tigmoterma en ambas temporadas, pero variando su T_c con la temporada. Las temperaturas corporales fueron iguales entre machos y hembras en ambas temporadas. Se evidenció que *A. marthae* presenta un amplio intervalo de temperaturas corporales (T_c) que osciló entre 10.5 - 25.4°C (media=17.01; SD= \pm 3.84°C; N=119), a lo largo del día en ambas épocas estudiadas, sugiriendo que presenta una estrategia euriterma. Las temperaturas corporales no presentaban relación con la longitud de la serpiente, salvo en el caso de las hembras (que tienen mayores tamaños corporales que los machos) en temporada seca durante el día, alcanzando las hembras pequeñas mayores T_c que las más grandes.

* Trabajo de grado.

** Facultad de Ciencias. Escuela de Biología. Director: Víctor Hugo Serrano Cardozo, PhD. Codirector: Martha Patricia Ramírez Pinilla, PhD. Tutor: Elson Meneses-Pelayo

ABSTRACT

TITLE: Thermoregulation strategies and thermal ecology of *Atractus marthae* in Santander, Colombia *

AUTHOR: Willmar Ramírez Cárdenas **

KEYWORDS: Body temperature, Thermoregulation, thigmothermia, Thermal ecology, *Atractus marthae*

Description:

The biological and ecological features of reptiles work at specific temperature intervals because their physiological processes are dependent on the ambient temperature, making thermoregulation a preponderant factor in their lives. This feature has been more studied in diurnal reptiles than nocturnal ones. In the latter, it has been scarcely described for tropical nocturnal highland or fossorial reptiles, much less for tropical fossorial nocturnal snakes, such as those of the genus *Atractus*. The purpose of this work was to characterize the thermal ecology of an Andean population of *Atractus marthae*, in the department of Santander. A total of 119 body temperatures (T_c) and ambient ones were recorded from snakes when captured (substrate and air, T_s and T_a , respectively) throughout day and night during a rainy and a dry season of 2016. *A. marthae* behaved as thigmotherm and thermoconformist in both seasons but varying its T_c between seasons. The temperatures were similar between males and females in both seasons. It was evidenced that *A. marthae* has a wide range of body temperatures (T_c) that oscillated between 10.5 - 25.4°C (mean=17.01; SD= \pm 3.84°C; N=119), throughout the day in both seasons studied, suggesting that it presents a eurythermal strategy. The body temperatures were not related with snake's length, except for females (which have larger body sizes than males) on dry season during daytime, reaching the smaller snakes higher T_c than the big females.

* Degree work.

** Science Faculty. Department of Biology. Director: Víctor Hugo Serrano Cardozo, PhD. Codirector: Martha Patricia Ramírez Pinilla, PhD.

Introducción

Actualmente los reptiles se encuentran amenazados debido a la destrucción y fragmentación de hábitat, el tráfico ilegal, la introducción de especies exóticas y al cambio climático, que abarca al calentamiento global (Gibbons et al., 2000). Este último puede provocar extinciones locales dado que la tolerancia térmica de las especies puede ser excedida (Sinervo et al., 2010), particularmente en bosques tropicales y en áreas donde la sombra es escasa (Huey y Tewksbury, 2009; Tewksbury, Huey, y Deutsch, 2008).

Los reptiles son animales ectotérmicos, es decir, el calor corporal depende del ambiente como consecuencia de que sus tasas metabólicas y otros mecanismos fisiológicos son insuficientes para controlar la temperatura corporal (T_c) (Stevenson, 1985), existiendo contadas excepciones, entre estas el lagarto tegu *Salvator merianae* y la serpiente *Python molurus bivittatus*, las cuales realizan una termogénesis facultativa (Hutchison et al., 1966; Tattersall et al., 2016), es decir, que generan calor corporal en respuesta a la temperatura externa, la condición reproductiva o a cambios en la ingesta de alimentos. Una de las principales fuentes de calor proviene de la energía solar y es tomada directamente o mediante, convección, radiación y/o conducción y puede ser perdida por evaporación y convección. La ganancia y pérdida de energía conducen a un estado de equilibrio energético que permite al organismo llevar a cabo eficazmente sus procesos fisiológicos (Huey, 1982; Stevenson, 1985).

En los reptiles, al ser la mayoría de sus procesos fisiológicos dependientes de la temperatura ambiental, los rasgos biológicos y ecológicos de estos funcionan en intervalos específicos de temperatura. El efecto de la temperatura en los reptiles es variado y es modulado por diversos mecanismos comportamentales (como selección de microhábitat, ajustes posturales, orientación al sol, conducción por el sustrato entre otros) y fisiológicos (como absorbancia, actividad muscular, enfriamiento por evaporación, pérdida cutánea y control del flujo de la sangre entre otros) que emplean para termorregular (Shine, 2005; Stevenson, 1985). Por lo tanto, la termorregulación es un factor preponderante que determina la selección del hábitat de los reptiles (Huey y Tewksbury, 2009; López-Alcaide, et al., 2017).

La capacidad de los ectotermos para realizar funciones fisiológicas como locomoción, crecimiento y reproducción a diferentes temperaturas se describe mediante una curva de rendimiento térmico (Huey y Stevenson, 1979), la cual aumenta gradualmente con la temperatura desde una temperatura crítica mínima (CT_{min}) a una temperatura óptima (T_{opt}) y luego cae rápidamente a una temperatura crítica máxima (CT_{max}); operacionalmente las temperaturas críticas (min y max) definen los límites del rendimiento del organismo y permiten comprender la relación entre la fisiología y la ecología del organismo (Huey, 1982).

Debido a la ausencia de radiación solar, los ectotermos nocturnos dependen significativamente de la calidad térmica del hábitat para regular eficientemente su temperatura corporal (T_c) y así desempeñar diferentes conductas y procesos fisiológicos entre el día y la noche (Lara-Resendiz et al., 2013). Los reptiles nocturnos, durante el día (fotofase) están normalmente refugiándose ya sea

bajo rocas, troncos o enterrados, en una fase de “inactividad” donde mantienen su T_c dentro de un intervalo de temperatura seleccionada o “preferida” (T_p), para efectuar sus procesos fisiológicos dependientes de la temperatura como la digestión, crecimiento y reproducción (Lara-Resendiz et al., 2013).

Los reptiles nocturnos termorregulan activamente durante la fotofase seleccionando refugios con temperaturas diferentes a la disponible en la superficie (Dial, 1978; Huey, 1982). En particular, las serpientes nocturnas seleccionan activamente refugios donde ocultarse durante el día de acuerdo con características variables en el tiempo como la radiación solar incidente y la temperatura (Webb et al., 2004). Durante la noche (escotofase), la calidad térmica del ambiente decrece y las oportunidades de alcanzar T_c adecuadas para el forrajeo, locomoción, interacción, escape o defensa de depredadores son limitadas (Aguilar y Cruz, 2010; Angilletta, Montgomery, y Werner, 1999; Kearney y Predavec, 2000). Aun así, en esta fase las serpientes nocturnas llevan a cabo las interacciones intraespecíficas y las actividades de forrajeo, entre otras, que acarrear mayor costo energético. En esas condiciones son vitales para los ectotermos nocturnos la disposición de microhábitats y la heterogeneidad térmica del ambiente de modo que tengan más alternativas para termorregular (Lara-Resendiz et al., 2013).

De acuerdo con los estudios de comportamientos termorregulatorios en serpientes nocturnas asociados al forrajeo y otras actividades realizados por Blouin-Demers y Weatherhead (2002), se ha encontrado que algunas serpientes de zonas templadas seleccionan hábitats donde logran

aumentar la precisión y eficiencia de su termorregulación para facilitar la digestión. Sin embargo, no hay suficientes estudios para generalizar este comportamiento en ningún grupo de serpientes.

Atractus es un género de serpientes ovíparas fosoriales del neotrópico, ampliamente distribuido en Sur América desde Panamá al norte de Argentina (Giraud y Scrocchi, 2000). Para especies del género *Atractus* de hábitats subtropicales (Ejemplo *A. paraguayensis* y *A. pantostictus*) se ha observado mayor actividad en los meses cálidos, cuando ocurre la vitelogénesis (de Resende y Nascimento, 2015; Zanella y D'Agostini, 2018). No conocemos más estudios publicados sobre termorregulación en especies del género, y tampoco para reptiles nocturnos y altoandinos.

En Colombia, los reportes de ecología térmica de serpientes andinas son inexistentes, sólo se conoce el trabajo de Paternina Cruz (2016) en *Atractus crassicaudatus*, que es una tesis de maestría. Esta es una especie nocturna altoandina capaz de ajustar su T_p según la temperatura ambiental, siendo capaz además de comportarse como termorregulador activo o termoconformista según la temporada seca o de lluvias, respectivamente (Paternina Cruz, 2016). Otros estudios de termorregulación de reptiles andinos se han hecho en lagartijas diurnas, de las cuales la mayoría han mostrado ser termorreguladoras eficientes (Méndez-Galeano y Calderón-Espinosa, 2017; Valdecantos et al., 2013). Debido a que la radiación solar, la principal fuente de calor externa para los reptiles diurnos, no está disponible por la noche, la estrategia térmica de los reptiles nocturnos podría ser diferente de la de los primeros. Por lo tanto, la información básica sobre las características térmicas de las especies nocturnas es importante para comprender la estrategia térmica de los reptiles.

En el municipio de Santa Bárbara, Santander, Colombia, se encuentra una población de *Atractus marthae* entre los 2000 y los 2500 m de altitud. Sobre esta población se ha desarrollado una investigación acerca de su biología reproductiva e historia natural (Gualdrón-Durán et al., 2019). Es por esto que nos preguntamos cómo termorregula *Atractus marthae* en su hábitat andino, ya que este ambiente puede resultar costoso energéticamente para esta especie nocturna, ovípara y semifosorial. Este estudio permitirá conocer las estrategias de termorregulación y ecología térmica de esta población, y el efecto de la estacionalidad climática dada por la precipitación y otras variables relacionadas con la temperatura ambiental en el tiempo y variables propias de las serpientes (sexo y tamaño corporal).

1. Objetivos de la pasantía

1.1 Objetivo general del pasante

Caracterizar la ecología térmica de una población andina de *Atractus marthae*.

1.2 Objetivos específicos

Determinar si *Atractus marthae* es una especie termorreguladora o termoconformista.

Describir las relaciones existentes entre su temperatura corporal y las temperaturas ambientales del aire y el suelo para identificar su fuente de calor.

Comparar los promedios de temperatura corporal entre machos y hembras de *Atractus marthae*.

Describir la variación de la temperatura corporal a lo largo del día y determinar si la temperatura corporal promedio o la estrategia de termorregulación presentan variación entre el día y la noche, los periodos secos y de lluvias y su relación con el tamaño corporal de los individuos.

2. Competencias que desarrollará el pasante

Conoce y caracteriza las formas de termorregulación en ectotermos y particularmente en reptiles.

Aprende e implementa metodologías estándar para el estudio de la termorregulación de ectotermos y ecofisiología en reptiles.

Maneja herramientas estadísticas para el análisis de los datos obtenidos.

Compara los resultados obtenidos con los de estudios previos del tema.

Escribe un informe que evidencie los resultados obtenidos durante el desarrollo de la pasantía.

3. Metodología

3.1 Área de estudio

La zona de estudio se encuentra ubicada geográficamente a 7°00'57.4" latitud norte y 72°53'51.4" longitud oeste sobre el flanco occidental de la Cordillera Oriental en el municipio de Santa Bárbara, Santander, Colombia. El sitio es cercano a la finca La Arrinconada ubicada en la vereda Esparta a una altura de 2387 msnm (Meneses-Pelayo y Passos, 2019) (Figura 1). Esta zona presenta una precipitación anual de 1230 mm, con un régimen de lluvias bimodal con dos periodos

de lluvias altas, de marzo a mayo y de septiembre a noviembre, y dos periodos menos lluviosos, de junio a agosto y de diciembre a febrero (IDEAM, 2015). El área de estudio corresponde a un sistema silvopastoril con abundantes rocas y pocos arboles de gran porte, de los cuales la especie más abundante es el roble (*Quercus humboldtii*). El sitio de muestreo corresponde a un potrero con abundantes rocas y pastizal con muy poca cobertura de dosel. En este sitio las serpientes se encuentran generalmente bajo piedras, troncos o tierra suelta con bastante humus y su actividad es crepuscular, saliendo en los periodos de 1700 - 1830 horas (Meneses-Pelayo y Passos, 2019).

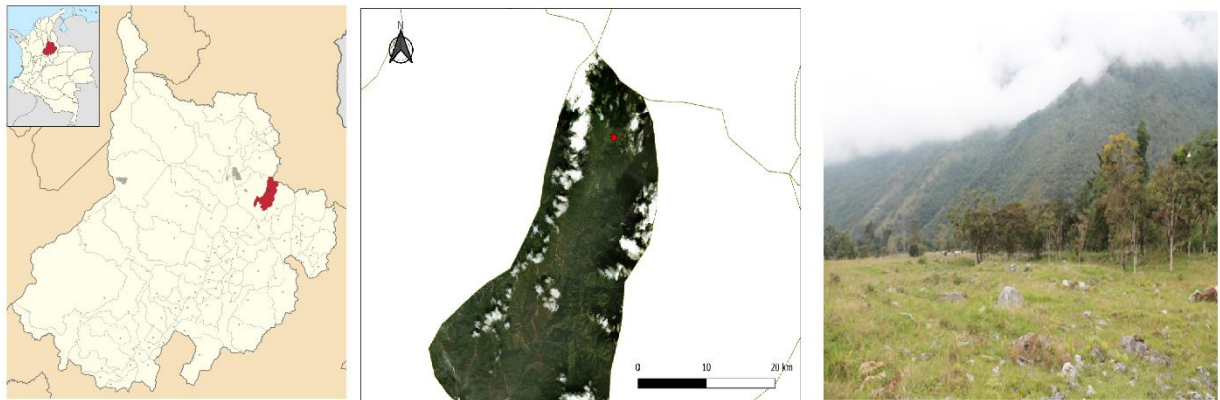


Figura 1. Área de muestreo de las serpientes (derecha) ubicada al norte del municipio de Santa Bárbara (centro) en Santander, Colombia (izquierda).

3.2 Toma de Datos

Este estudio se llevó a cabo con los datos obtenidos en campo durante las salidas realizadas para el estudio de biología reproductiva de la población de *Atractus marthae* (Gualdrón-Durán et al., 2019), y la descripción de la especie (Meneses-Pelayo y Passos, 2019) en épocas de alta pluviosidad (marzo a mayo), y en la época menos lluviosa (junio a septiembre) del año 2016 en las que se buscaron y capturaron serpientes de todos los tamaños y ambos sexos, mediante el

método de búsqueda aleatoria por encuentro visual (Crump y Scott 1994), buscando los individuos debajo de piedras y troncos presentes en el área de estudio. Los individuos se buscaron con este método en la mañana, tarde y noche.

Al capturarlas, se tomó inmediatamente la T_c de cada individuo mediante un termómetro digital GM1312 con termocupla ultrafina tipo k marca Benetech® insertada aproximadamente a 4mm dentro de la cloaca. Se registró la temperatura ambiental (T_a) medida de 5cm por encima del suelo, con estación portátil Kestrel 3500®; y la temperatura del sustrato (T_s) donde se encontraba el individuo, usando un termómetro digital láser Amzdeal modelo DT-380®. Se midió la longitud rostro-cloaca (LRC), medida con cinta métrica precisión 0.1mm y el peso corporal en gramos (g), medido con un dinamómetro Pesola Light-Line® 100g, precisión 1g. Con la medida de LRC se distinguieron las serpientes como adultas y juveniles; los adultos se determinaron con el tamaño mínimo de madurez que para los machos adultos fue de 137mm y para las hembras adultas 216mm (Gualdrón-Durán et al., 2019). Se diferenció el sexo de los individuos para poder comparar las T_c entre machos y hembras y se anotó la hora de captura.

3.3 Análisis de datos

La termorregulación activa o termoconformismo (termorregulación pasiva) se determinó a partir del criterio de Huey y Slatkin (1976), según el cual al realizar una regresión lineal de la temperatura corporal sobre la ambiental, la termorregulación activa se presenta cuando la pendiente de esta es 0 o cercana. Mientras que en el termoconformismo el valor de la pendiente es 1 o cercano. Esto se evaluó para los datos totales y también de cada época por separado para

observar si hay variación entre la estación de lluvias y la seca. La forma de obtención de calor se determinó con el valor de la regresión entre T_c y T_a , si esta es mayor con respecto a la regresión de T_c y T_s , existe tendencia a la helioterminia, si ocurre lo contrario sería tigmotermia (Woolrich-Piña, Lemos-Espinal, Oliver-López, y Calderón Méndez, 2006). En estos análisis la temperatura del aire se usa como medida indirecta de la radiación solar.

Para comparar la temperatura corporal entre machos y hembras se utilizó ANCOVA, previamente se probó el supuesto de homogeneidad de pendientes; en caso de que las pendientes de regresión no fuesen homogéneas se utilizaría un modelo de pendientes separadas. Al cumplirse este supuesto, se realizó la ANCOVA con los datos de temporada de lluvias separados en dos grupos: machos y hembras usando la T_c como variable dependiente y la variable que resulte importante en la forma de obtención de calor será la covariable. Se realizó una ANCOVA para los datos en épocas de lluvia y seca por separado. Las ANCOVAs de este y los siguientes análisis se hicieron con base en los análisis de datos realizados por Luiselli y Akani (2002).

Para evaluar el efecto de las temperaturas de día y de noche, se definieron las temperaturas de cada periodo con base en el promedio de la variable que resulte ser la principal fuente de obtención de calor. El promedio general de temperatura fuente de calor se separó en dos grupos, aquellas mayores a 15.9°C , se consideraron diurnas y las menores a 15.9°C como nocturnas. Una vez delimitadas las temperaturas propias del día y la noche, se usó una ANCOVA normal o un modelo de pendientes separadas según fueran las pendientes homogéneas o no respectivamente, se agruparon los datos en horas de día y noche observando su efecto en la T_c y usando de covariable la variable que resultó importante en la forma de obtención de calor.

Para identificar si hay variación T_c diurna y nocturna, se compararon las medias de T_c usando una prueba de t Student según cumpliera los requerimientos de normalidad y varianzas homogéneas (prueba de Kolmogorov Smirnov y Levene, respectivamente). En caso contrario se aplicó la prueba no paramétrica correspondiente (U de Mann-Whitney o t de Welch).

Con los datos de temperatura obtenidos, se construyeron gráficas lineales con las temperaturas corporales y de sustrato, para visualizar las variaciones diarias de estas en función de intervalos de 2 horas durante las 24 horas del día, para los periodos a estudiar.

Para evaluar el efecto de las épocas de lluvia o secas en la T_c se usó una ANCOVA normal o un modelo de pendientes separadas, con los datos separados en dos grupos: lluvias y seca, usando la T_c como variable dependiente y de covariable la variable que resulte importante en la forma de obtención de calor. Para identificar si hay variación de la T_c entre épocas seca y lluviosa, se compararon las medias de T_c entre las dos épocas usando una prueba de t Student o la prueba no paramétrica correspondiente (U de Mann-Whitney o t de Welch).

El tamaño corporal se compone de dos variables: La Longitud Rostro-Cloaca (LRC) en milímetros y el peso en gramos. Para evaluar el efecto del tamaño corporal en la T_c , se evaluó de manera general el efecto de la longitud y del peso con una regresión lineal para analizar si las T_c dependían de la LRC o del peso corporal; igualmente se hizo separando los datos por sexos. Así mismo, y por sexo se analizó esta relación durante las horas del día y de la noche en ambas épocas mediante ANCOVAs similar a como analizaron Luiselli y Akani (2002).

Las regresiones lineales fueron realizadas en R Studio (RStudio Team, 2016) mientras los demás análisis se realizaron en STATISTICA 7 (StatSoft, 2004).

4. Resultados

Se registró un total de 119 temperaturas corporales (T_c) de 119 individuos y del ambiente al momento de su captura (sustrato y aire, T_s y T_a , respectivamente); de estos, 66 registros fueron en temporada de lluvias y 53 registros en la época seca. Se tomaron 63 registros de temperaturas de machos y 56 registros de hembras; además 43 fueron registros de temperaturas nocturnas y 77 de temperaturas diurnas. De los 63 machos, 61 eran adultos y 2 eran juveniles; y de las 56 hembras registradas, hubo 45 adultas y 11 juveniles, con un total de 106 adultos y 13 juveniles.

La LRC varió para la población de 105 – 349mm (\bar{X} = 259.1mm; SD= 52.7mm), variando los machos de 105 – 328mm (\bar{X} = 261.5mm; SD= 44.6mm) y las hembras de 111 – 349mm (\bar{X} = 256.5mm; SD= 60.8mm). El peso de la población de serpientes varió de 1 – 16g (\bar{X} = 7.16g; SD= 2.77g), teniendo los machos entre 1 – 11g (\bar{X} = 7.2g; SD= 2.1g) y las hembras entre 1 – 16g (\bar{X} = 7.07g; SD= 3.3g).

4.1 Estrategia termorreguladora

Las serpientes mantienen una temperatura corporal que sigue de manera significativa la temperatura ambiental ($R^2 = 0.61$, $p < 0.001$), por lo que se puede decir que son termorreguladoras pasivas.

Al revisar los registros de temperaturas para cada una de las temporadas se encuentra que en la época de lluvias y la época seca se sigue esta misma tendencia ($R^2 = 0.76$, $p < 0.001$, $R^2 = 0.36$, $p < 0.001$, respectivamente), comportándose como termoconformista en ambas épocas (Figura 2).

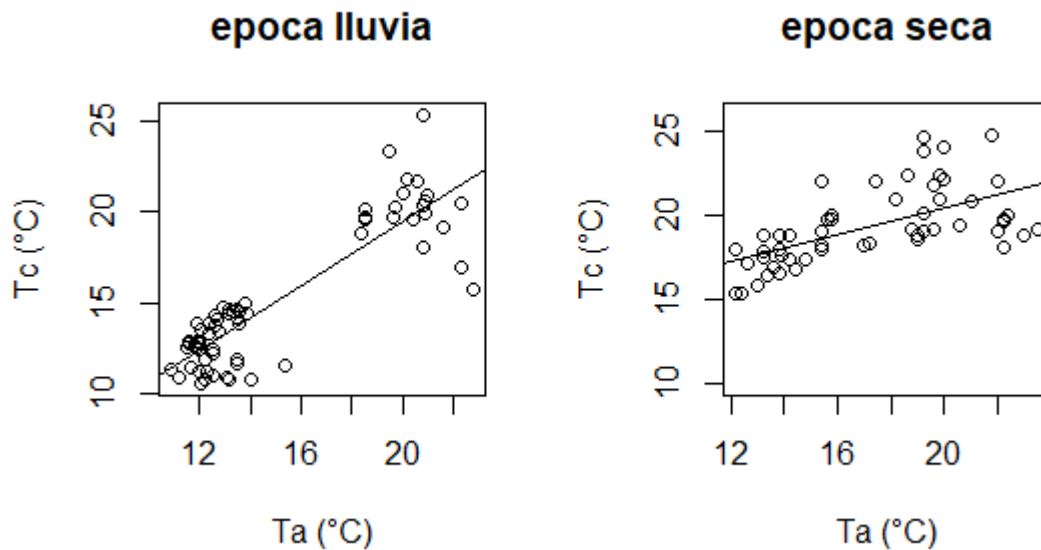


Figura 2. Regresión de la temperatura corporal sobre la temperatura ambiental en época de lluvias (izquierda) y en época seca (derecha) para *Atractus marthae*.

4.2 Relaciones térmicas y fuente de calor

Atractus marthae mostró tener una mayor relación entre su temperatura corporal y la temperatura del sustrato ($R^2 = 0.83$, $p < 0.001$) (Figura 3b) que con la temperatura del ambiente ($R^2 = 0.61$, $p < 0.001$) (Figura 3a). Este resultado se mantuvo para las dos épocas estudiadas (T_s lluvia, $R^2 = 0.89$, $p < 0.001$; T_a lluvia, $R^2 = 0.76$, $p < 0.001$; T_s seca, $R^2 = 0.49$, $p < 0.001$; T_a seca, $R^2 = 0.36$, $p < 0.001$). La misma comparación se realizó para los datos de los juveniles, cuyas relaciones térmicas con la temperatura ambiente y la del sustrato fueron muy similares ($R^2 = 0.76$, $p < 0.001$;

$R^2 = 0.71$, $p < 0.001$) (Figura 3 c y d) y no fueron estadísticamente diferentes (t calculado = 1.054, t tabla = 2.06, $p > 0.05$).

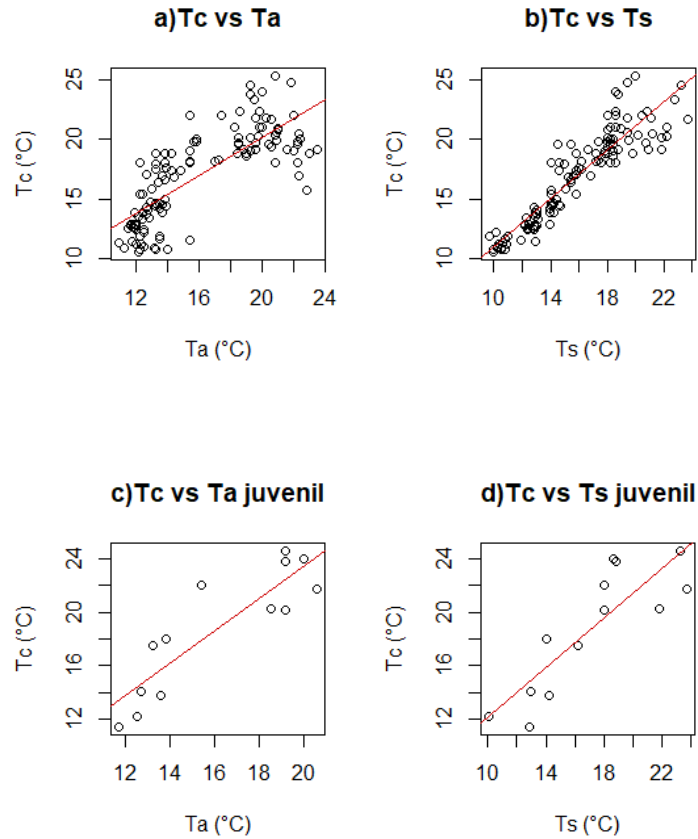


Figura 3. Regresiones de la temperatura corporal de *Atractus marthae* y la temperatura ambiental y la temperatura de sustrato general (a, b) y en juveniles (c, d).

4.3 Temperaturas de machos y hembras.

Al comparar la relación entre T_c y T_s entre machos y hembras no se hallaron diferencias significativas entre los sexos ($F_{(1,116)} = 0.765$, $p=0.383$). Al comparar por épocas se observó que machos y hembras no se diferencian en su relación entre T_c y T_s durante la época de lluvias ($F_{(1,63)} = 0.438$, $p=0.51$) (Figura 4), ni durante la época seca ($F_{(1,50)} = 0.044$, $p=0.83$, Figura 5). Al

comparar los promedios de T_c se obtuvo que machos y hembras tienen temperaturas iguales en época seca ($t = 1.253$, $p = 0.215$) y en época de lluvias (Mann-Whitney $U = 500.5$, $p = 0.59$). Por lo tanto, *A. marthae* no presenta diferencias en la relación entre T_c y T_s entre sexos.

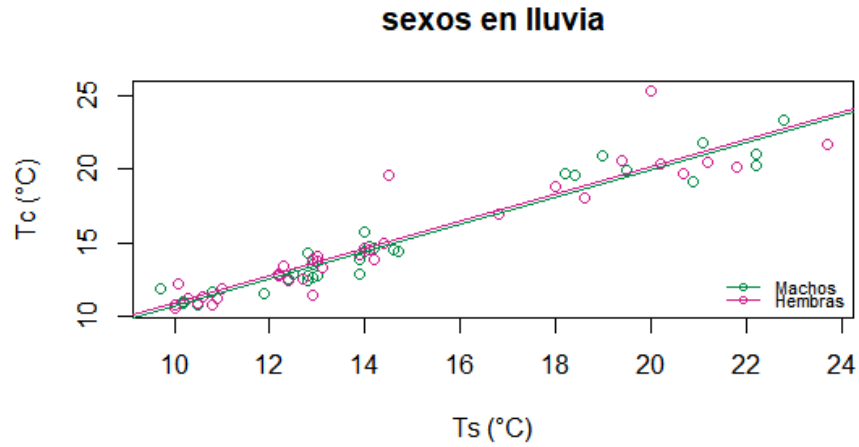


Figura 4. Relación entre T_c y T_s de machos y hembras de *A. marthae* en época de lluvia (N machos = 31, N hembras = 35).

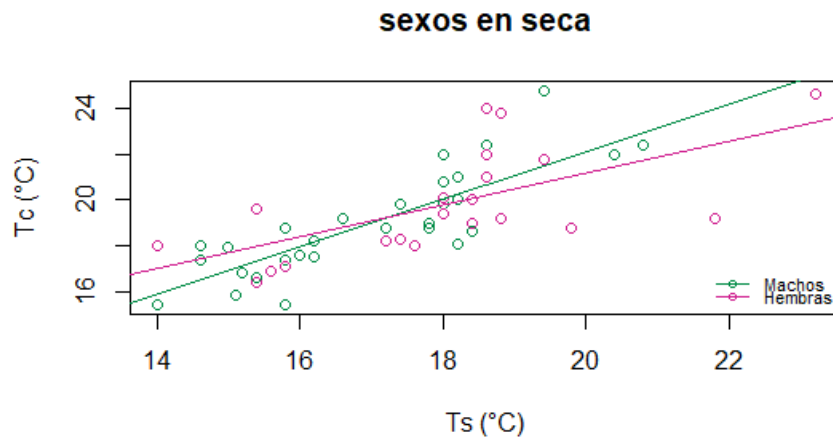


Figura 5. Relación entre T_c y T_s de machos y hembras de *A. marthae* en época seca (N machos = 32, N hembras = 21).

4.4 Patrón diario de temperaturas

Las serpientes mostraron un intervalo de temperaturas corporales entre 10.5 - 25.4°C (\bar{X} =17.01°C; SD= \pm 3.84°C; N=119, Figura 6a). En temporada de lluvias las temperaturas corporales variaron entre 10.5 - 25.4°C (\bar{X} =15.09°C; SD= \pm 3.82°C; N=66, Figura 6b) y en temporada seca entre 15.4 - 24.8°C (\bar{X} =19.36; SD= \pm 2.25°C; N=53). En época de lluvias se presentaron T_c nocturnas más frías que en la época seca, teniendo las serpientes T_c mínimas entre 10.5°C y 13.8°C durante las noches (Figura 6b), mientras que en época seca mantenían T_c mínimas entre 15.4 y 17.1°C (Figura 6c).

Se observó un cambio abrupto en las temperaturas corporales de las serpientes del intervalo 6h – 8h al 8h – 10h. A partir del intervalo 20h – 22h la T_c se reduce abruptamente a la mitad, mostrando que las serpientes mantienen promedios de temperatura corporales más bajos en horas nocturnas (18h – 8h) que en horas diurnas (8h – 18h).

4.5 Termorregulación diurna y nocturna

Se observó que la relación $T_c - T_s$ es diferente entre el día y la noche ($F_{(1,115)} = 20.64$, $p < 0.001$) (Figura 7). Las medias de T_c diurnas y nocturnas difirieron significativamente ($U=83.5$, $p < 0.001$), con temperaturas medias más altas en el día ($\bar{X} = 20.26^\circ\text{C}$; SD= \pm 1.93°C; N = 56) que en la noche ($\bar{X} = 14.04^\circ\text{C}$; SD= \pm 2.47°C; N = 63). La diferencia observada entre temperaturas corporales diurnas y nocturnas, con las temperaturas nocturnas más bajas y menos variadas que las diurnas, en conjunto con las variaciones de las temperaturas corporales a lo largo del día muestran que la especie logra bajar gradualmente la temperatura por las noches dentro de un rango pequeño de

temperaturas, y luego en el día adquieren calor rápidamente por la mañana como muestra la figura 6.

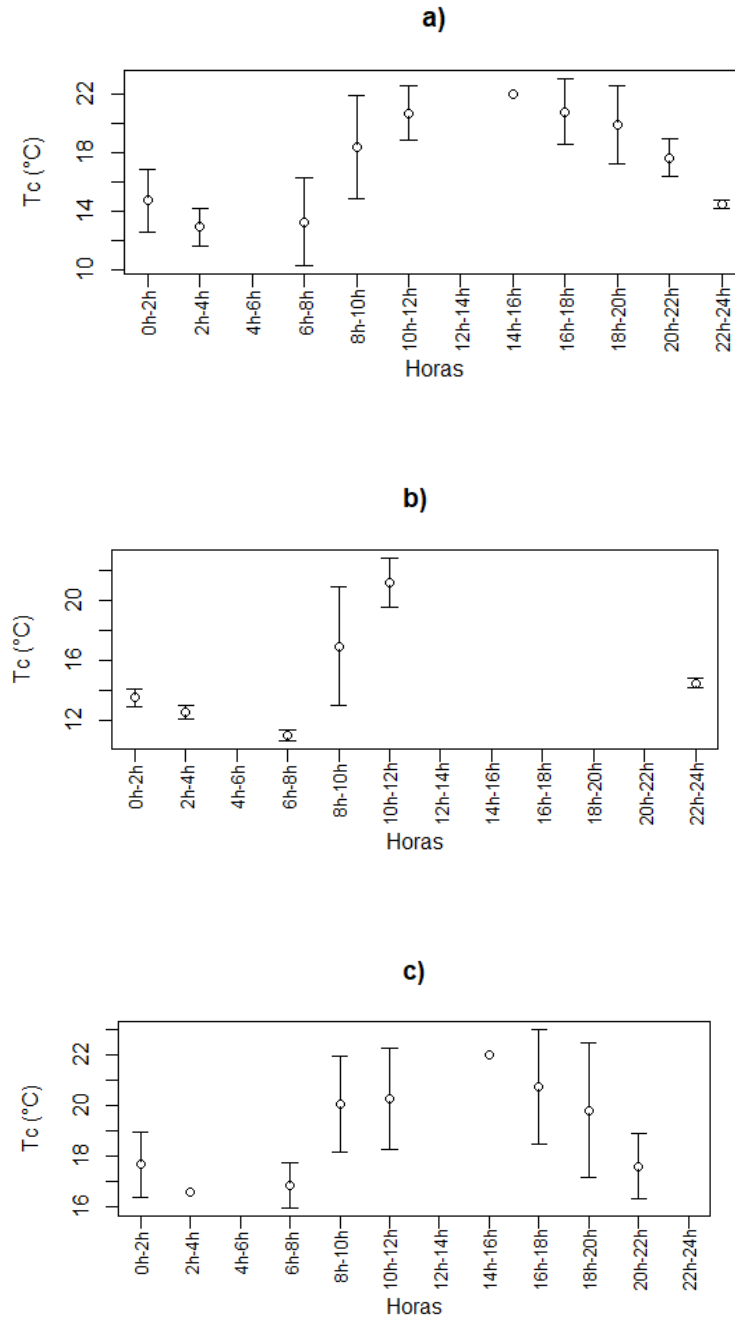


Figura 6. Temperaturas corporales en *A. marthae* a lo largo del día: En las dos épocas estudiadas (a), en época de lluvias (b) y en época seca (c). El círculo representa la media y los bigotes representan la desviación estándar de T_c.

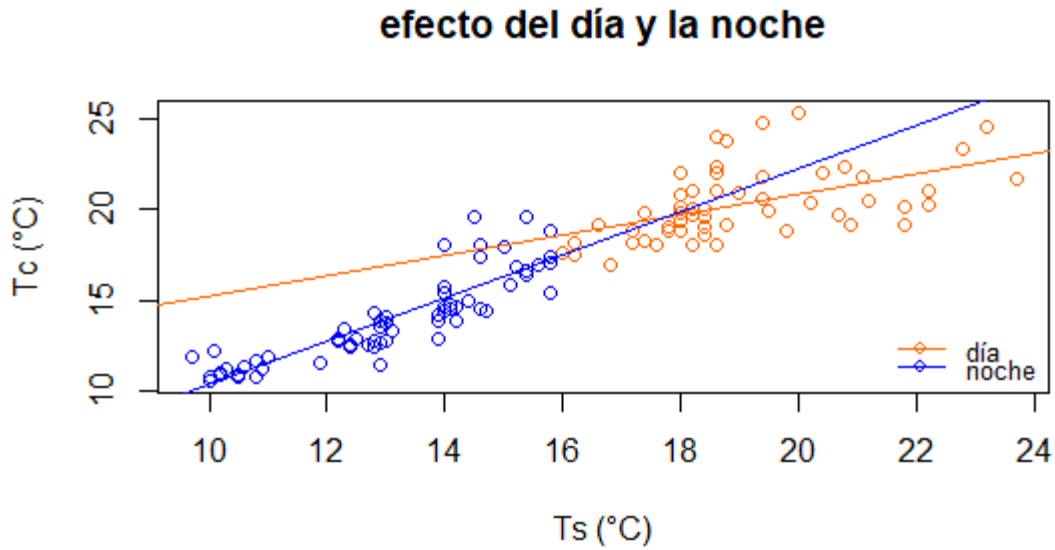


Figura 7. Efecto de la fase diurna y nocturna en la relación entre T_s y T_c de *A. marthae*.

Debido a que hubo diferencias entre el día y la noche, se compararon los sexos una vez más, pero teniendo en cuenta el día y la noche en ambas épocas. En época de lluvias, el promedio de T_s fue de 14.69°C y en época seca fue de 17.4°C . Machos y hembras termorregularon igual durante la época de lluvias en la noche (ANCOVA $F_{(1,43)} = 0.86$, $p = 0.36$) (Figura 8a) y en el día (ANCOVA $F_{(1,17)} = 0.016$, $p = 0.89$) (Figura 8b), y durante la época seca, de noche (ANCOVA $F_{(1,19)} = 0.188$, $p = 0.66$) (Figura 8c) y de día (ANCOVA $F_{(1,28)} = 0.22$, $p = 0.63$) (Figura 8d).

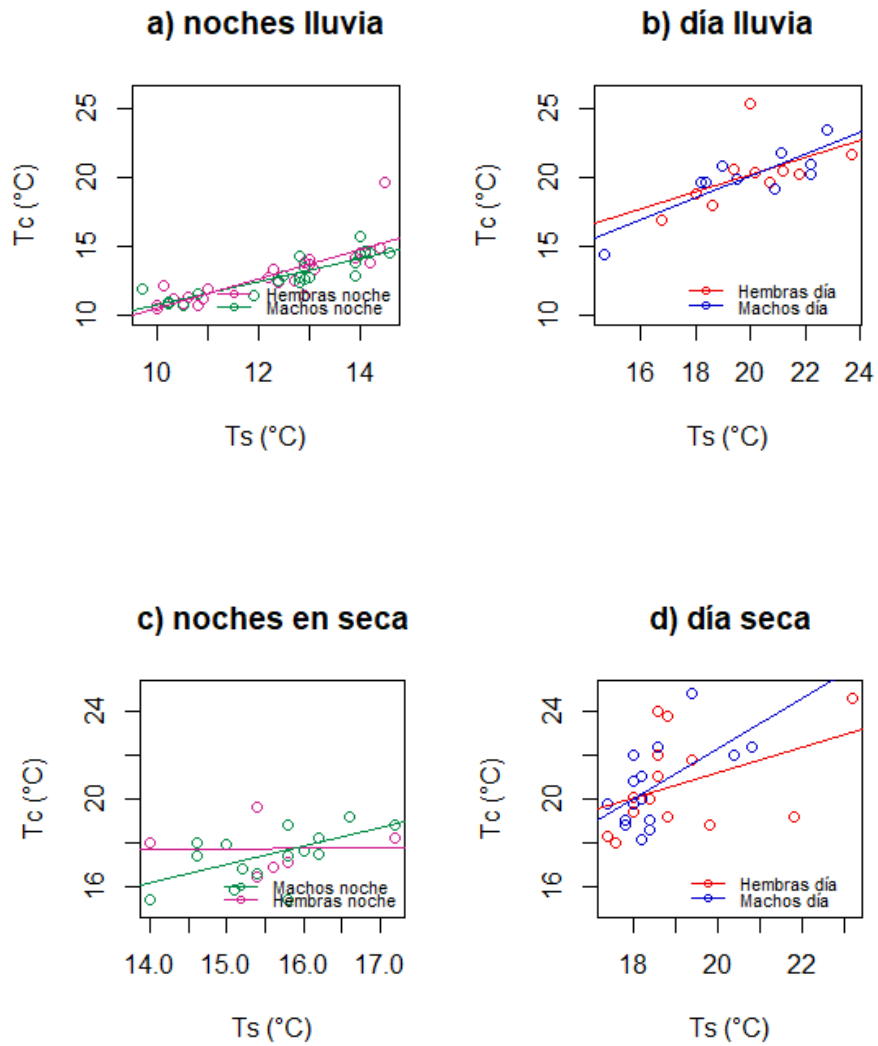


Figura 8. Relación entre T_s y T_c de machos y hembras de *A. marthae* en las dos épocas estudiadas según la horas diurnas y nocturnas. En época de lluvias de noche (a) y de día (b), en época seca de noche (c) y de día (d).

4.6 Termorregulación según las épocas

Los resultados del modelo de pendientes separadas muestran que la relación entre T_s y T_c es diferente según la época (ANCOVA $F_{(1, 116)} = 38.685$, $p < 0.001$) (Figura 9), teniendo las serpientes temperaturas corporales más altas en época seca ($\bar{X} = 19.30^\circ\text{C}$; $SD = \pm 0.186^\circ\text{C}$; $N = 53$) que en

época de lluvia ($\bar{X}= 15.09^{\circ}\text{C}$; $\text{SD}= \pm 0.166^{\circ}\text{C}$; $N=66$). Simultáneamente se compararon las medias de T_c , observándose que las temperaturas corporales de *A. marthae* cambian significativamente entre las épocas (t Welch $W= 722.5$, $p<0.001$).

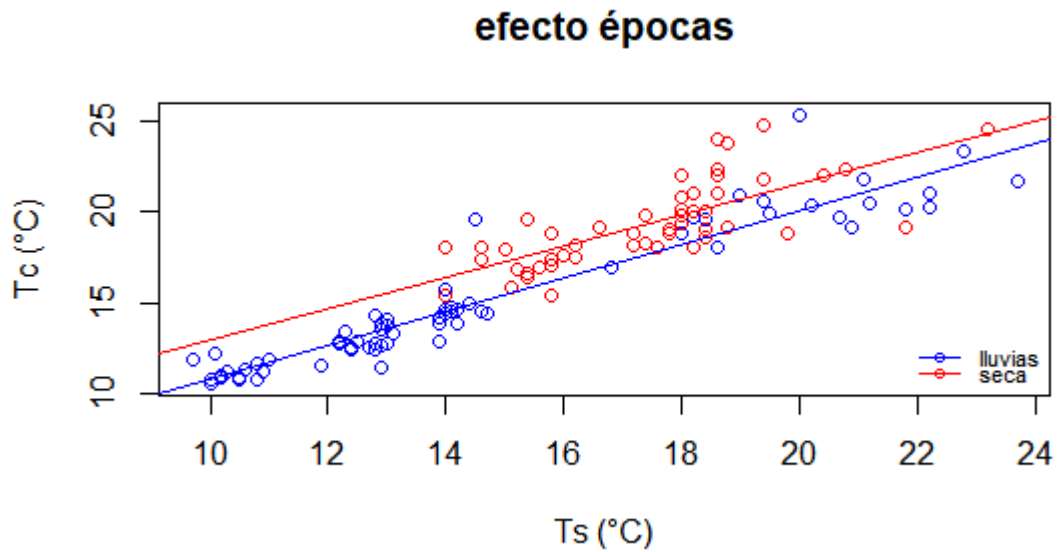


Figura 9. Efecto de las épocas en la relación entre T_s y T_c de *Atractus marthae*.

Al evaluar el efecto del día y la noche en cada época, se observa que la relación entre T_s y T_c no difiere entre el día y la noche en época de lluvias (ANCOVA pendientes separadas $F_{(1,63)} = 1.29$, $p= 0.25$) (Figura 10a), ni en época seca (ANCOVA $F_{(1,50)} = 1.5$, $p= 0.22$) (Figura 10b).

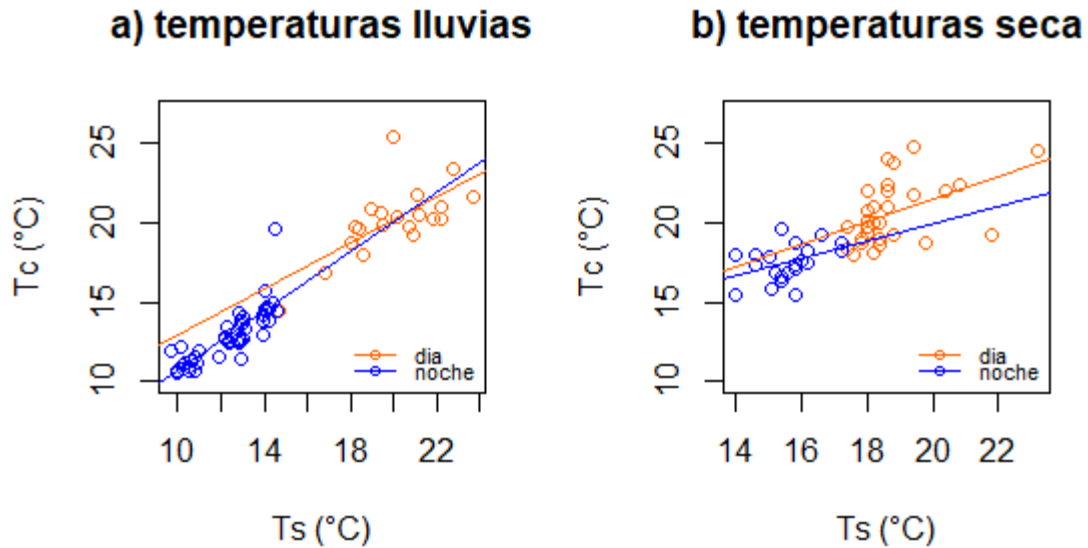


Figura 10. Efecto de la fase diurna y nocturna para época de lluvia (a) y época seca (b) en la relación entre T_s y T_c de *Atractus marthae*.

4.7 Efecto del tamaño corporal

Hubo una relación significativa e inversa entre la temperatura corporal y la longitud de *Atractus marthae* ($R^2 = 0.051$, $p=0.012$). Al analizar esta relación para cada sexo, ésta no fue significativa en las hembras ($R^2 = 0.04$, $p=0.10$), mientras que sí lo fue en los machos de manera inversa ($R^2 = 0.06$, $p=0.04$) (Figura 11). Sin embargo, estas regresiones no se diferenciaron significativamente entre sexos (ANCOVA pendientes homogéneas $F_{(1,115)} = 0.17$, $p=0.68$). Al estar afectadas las temperaturas corporales por la época del año, se evaluó la relación entre T_c y longitud de los machos teniendo en cuenta la época. En ambas épocas la longitud no afecta la temperatura de los machos (lluvias: $R^2 = 0.001$, $p=0.825$; seca: $R^2=0.0001$, $p=0.953$) (Figura 12). En cambio, las hembras presentaron una relación significativa negativa entre T_c y longitud en época seca ($R^2 = 0.35$, $p=0.004$), pero no en época de lluvias ($R^2 = 0.004$, $p=0.715$) (Figura 12).

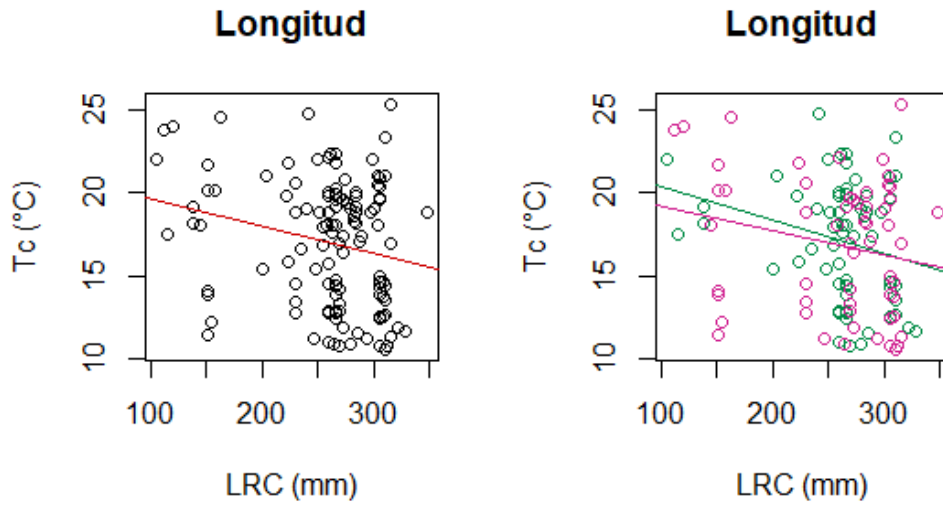


Figura 11. Relación entre la temperatura corporal y la longitud de *Atractus marthae* a nivel general (izquierda) y por sexos (derecha). Puntos y línea verde = machos, puntos y línea violeta = hembras.

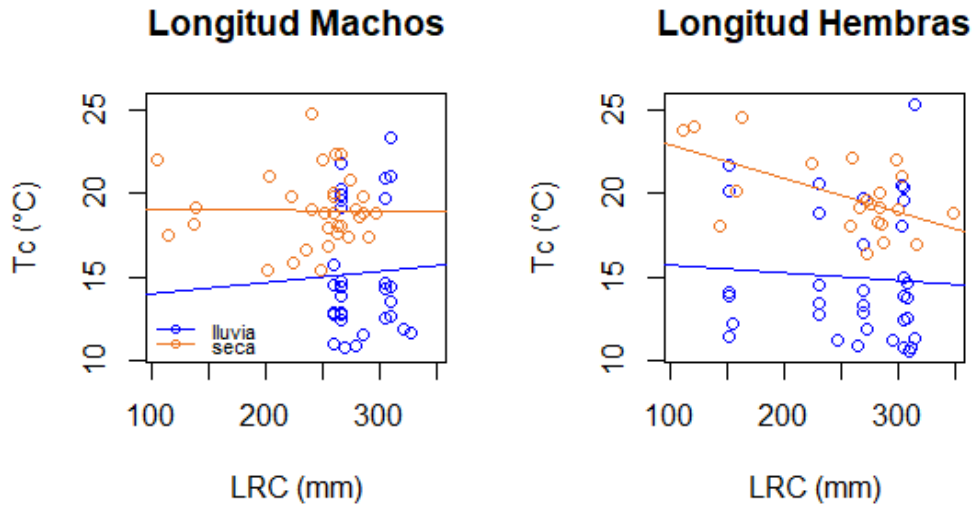


Figura 12. Relación entre la temperatura corporal y la longitud de *Atractus marthae* machos y hembras evaluada en época de lluvia (azul) y en época seca (naranja).

Al evaluar el efecto del día y la noche en la relación del tamaño corporal y la T_c en los sexos, esta relación siempre presentó diferencias significativas entre el día y la noche para ambos sexos en las dos épocas estudiadas (Tabla 1). A pesar de estas diferencias significativas, las temperaturas corporales no presentaban relación con la longitud de la serpiente, salvo en el caso de las hembras en temporada seca durante el día ($R^2 = 0.53$, $p=0.002$, $N= 15$) (Figura 13).

Tabla 1.

Relación de la longitud con la T_c según el día y la noche para la época de lluvia y seca en los sexos. N día = número de individuos muestreados en el día. N noche = número de individuos muestreados durante la noche. F(gl) = estadístico F de la ANCOVA, en paréntesis los grados de libertad.

		N día	N noche	F (gl)	p
machos	en			108.82	
lluvias		10	21	(1,28)	<0.001
				31.87	
machos	en seca	16	16	(1,29)	<0.001
hembras	en			87.42	
lluvias		10	25	(1,32)	<0.001
				5.68	
hembras	en seca	15	6	(1,17)	0.029

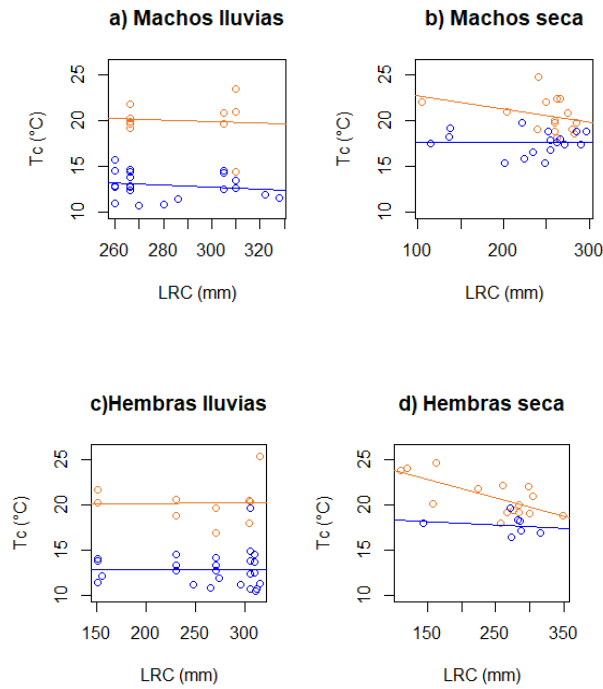


Figura 13. Efecto del día (naranja) y la noche (azul) en la relación entre la temperatura corporal y la longitud de *Atractus marthae* machos y hembras evaluada en época de lluvia y en época seca.

Así mismo, el peso en gramos no presentó relación con la temperatura corporal ($R^2= 0.014$, $p=0.18$). Al analizar esta relación para ambos sexos, ninguno de los dos mostró relación entre la temperatura corporal y el peso en gramos (machos: $R^2= 0.016$, $p=0.318$; hembras: $R^2= 0.015$, $p=0.36$).

5. Discusión

5.1 Estrategia termorreguladora

Con los resultados obtenidos se determinó que *Atractus marthae* es una especie termoconformista de manera general y entre estaciones climáticas, diferenciándose así de lo encontrado para *Atractus crassicaudatus* (Paternina Cruz, 2016), la cual presentaba un patrón muy

plástico de estrategias de termorregulación, con la capacidad de ajustar su temperatura de preferencia estacionalmente y alternar entre comportamiento termorregulador activo durante la temporada seca y termoconformista en la temporada de lluvias. La diferencia en las estrategias termorreguladoras de estas dos especies puede deberse a diferencias en la cantidad de datos tomados y el intervalo de horas en el cual se registraron; el presente estudio registró una mayor cantidad de datos distribuidos a lo largo de las 24 horas del día, demostrando un rango más amplio de temperaturas externas (temperatura ambiental y de sustrato) y corporales, mientras que Paternina Cruz (2016) limitó su estudio a un horario más estrecho (de 16:00h – 20:30h) que coincide con el periodo de actividad de *A. crassicaudatus*, tiempo durante el cual enfrentan una menor variación de las temperaturas externas y se tiene menos amplitud en el rango de temperaturas corporales.

5.2 Relaciones térmicas y fuente de calor

Para *A. marthae* la temperatura corporal estuvo relacionada tanto a la temperatura ambiental como a la de sustrato. Sin embargo, la T_s presentó mayor relación con la T_c que la T_a , por lo que el sustrato donde fueron capturadas se consideró la principal fuente de calor para *A. marthae*, por este motivo se determina que la especie es tigmoterma. Ese mismo resultado se ha encontrado en las especies de colúbridos tropicales *Natriciteres fuliginoides*, *N. variegata*, *Afonatrix anoscopus*, y *Grayia smythii* (Luiselli y Akani, 2002). Según ese estudio, las serpientes de *A. marthae* no tendrían mayor habilidad termorreguladora, siendo entonces termoconformistas. Al evaluar estas relaciones térmicas para los juveniles, sus temperaturas corporales estuvieron relacionadas con la T_s y la T_a de igual manera, comportándose también como termoconformistas. Esta diferencia entre

los resultados generales (mayor relación con T_s) y de los juveniles (similar relación con T_s y T_a) puede deberse al mayor número de datos registrados para los adultos, o a factores como la época y la hora en que se registraron las temperaturas.

Resultados similares también se han observado en las serpientes nocturnas subtropicales *Hebius pryeri*, *Cyclophiopus semicarinatus*, *Dinodon semicarinatum*, *Achalinus weneri*, *Protobothrops flavoviridis* y *Sinomicrurus japonicus boettgeri* en la isla de Okinawa (Mori y Toda, 2018), cuyas temperaturas corporales estaban relacionadas tanto con la temperatura ambiental como con la temperatura de sustrato a lo largo del año, aunque en ese estudio se usaron muy pocas temperaturas diurnas, y se realizó durante la temporada más fría.

5.3 Temperaturas de machos y hembras

A pesar de que las hembras de *A. marthae* alcanzaron mayores temperaturas que los machos, no hubo diferencias significativas en los promedios de T_c de los sexos, ni tampoco teniendo en cuenta los factores de la época o el día y la noche. Al no presentar diferencias en la relación entre T_s y T_c entre machos y hembras, *A. marthae* se asemeja a ciertas especies de colúbridos africanos (Luiselli y Akani, 2002), pero diferenciándose de algunas especies de latitudes templadas y subtropicales como *Nerodia sipedon* y *Hoplocephalus stephensii*, respectivamente (Brown y Weatherhead, 2000; Fitzgerald, Shine, y Lemckert, 2003). Algunas causas de que exista diferenciación sexual en la relación $T_c - T_s$ de algunos reptiles suelen ser diferencias comportamentales entre sexos en cuanto a la selección de temperaturas, como los machos de *N. sipedon* que seleccionan temperaturas más bajas priorizando la supervivencia sobre la termorregulación, la selección de temperaturas de las hembras reproductivas que mejoren la

velocidad y eficiencia de la embriogénesis (Brown y Weatherhead, 2000), o la mayor frecuencia de asoleo en hembras de *H. stephensii* (Fitzgerald et al., 2003). Dichos factores comportamentales no se evaluaron en *A. marthae*.

5.4 Patrón diario de temperaturas

Atractus marthae presentó además un patrón de amplia variabilidad en sus temperaturas corporales a lo largo del día, con temperaturas promedio relativamente altas de $18.2 \pm 3.98^{\circ}\text{C}$ mientras se encontraban ocultas bajo piedras o tierra suelta cubierta de musgo, y en la noche operando con T_c promedio más bajas de $14.8 \pm 2.45^{\circ}\text{C}$, con una variación diaria de 14.9°C en época de lluvias y de 9.4°C en época seca. Este rango de temperaturas fue mayor al observado para las temperaturas en campo de *A. crassicaudatus*, la cual podía variar 8.3°C diarios, de 16.63°C a 24.93°C en temporadas de lluvias; y 6.4°C diarios, de 17.23°C a 23.63°C en temporada seca según Paternina Cruz (2016). No obstante, el rango de temperaturas diarias mayor de *A. marthae* comparado con el de *A. crassicaudatus* se debe al rango de horas diarias muestreadas, habiendo estudiado el rango de temperaturas diarias de *A. marthae* de todo el día, mientras que Paternina Cruz (2016) limitó su estudio al rango de temperaturas de las 16:20h – 20:32h, obteniendo además menos datos que los usados en este estudio. Ahora, al comparar las temperaturas de *A. crassicaudatus* con las de *A. marthae* de ese mismo intervalo de tiempo, el rango máximo de temperaturas diarias de *A. marthae* es de 7.5°C (de $17.1 - 24.6$) en época seca, menor a la variación máxima de *A. crassicaudatus* y con un tamaño de muestra mucho menor ($N = 11$).

No se han reportado datos de rangos de temperaturas a las que están expuestas otras especies de *Atractus*, incluyendo aquellas de tierras bajas. Por lo tanto, *A. crassicaudatus* es la única especie

del género con la que se pueden efectuar comparaciones con *A. marthae*. La amplia variación de temperaturas a las que está expuesta *A. marthae* sustenta una posible estrategia euriterma de la especie.

De manera similar, un patrón de amplia variabilidad en su temperatura corporal ha sido observado por Lara-Resendiz et al. (2013), quienes sugirieron que la lagartija *Phyllodactylus bordai* adoptaba una estrategia euriterma con un intervalo general de variación de 12.5°C en la T_c . De manera similar ocurre en lagartijas que son tigmotermas nocturnas. Para dichas lagartijas, Rock y Cree (2008) indican que este patrón de variabilidad es producto de que las lagartijas realizan una selección de microhábitats específicos. La misma estrategia podría estar siendo usada por *A. marthae* seleccionando rocas que mejor les provean calor a lo largo del día. No obstante, la selección de microhábitat no se evaluó en el presente trabajo. Al haber estudiado temperaturas de diferentes temporadas y de todo el día se puede corroborar la estrategia euriterma para *A. marthae*, mostrando amplios rangos de temperaturas corporales según dichos factores. En el caso de la serpiente *Hoplocephalus bungaroides* también se estudió la termorregulación teniendo en cuenta las variables mencionadas con anterioridad más el uso de microhábitat, presentando rangos de temperaturas mayores a los vistos en este estudio (Webb y Shine, 1998). Las temperaturas y la estrategia termorreguladora de esa especie eran dictadas por su explotación del hábitat térmico, la cual era variable a lo largo del día.

5.5 Termorregulación diurna y nocturna

Atractus marthae elevó su temperatura corporal rápidamente a tempranas horas del día, a partir del intervalo de 8h – 10h. El aumento en el promedio de T_c entre los intervalos de 6h - 8h y 8h –

10h que fue el mayor entre cualquier par de intervalos. Este calentamiento abrupto podría atribuírsele al tamaño pequeño de la especie, tal como ha sido reportado para otras especies de reptiles (Carothers et al., 1997; Carothers et al., 1998) en los cuales las lagartijas pequeñas se calientan más rápido y las más grandes se enfrían más lento. En cuanto a serpientes se ha visto este patrón en *Crotalus adamanteus*, cuyas tasas de cambio de temperatura eran inversamente proporcionales al tamaño corporal (Rice et al., 2006).

Las temperaturas corporales de estas serpientes estuvieron más relacionadas con la temperatura del sustrato en la noche que en el día. Durante la noche, la T_c fue disminuyendo más gradualmente comparado al ritmo con el que aumentó durante el día. Esta mayor relación de T_c con T_s durante la noche muestra que *A. marthae* se enfría al mismo ritmo que el sustrato, mostrando una mínima termorregulación cuando no hay microhábitats disponibles de los cuales obtener calor.

5.6 Termorregulación según las épocas

La temperatura corporal promedio de *A. marthae* varió según la época estudiada, desde $15.09 \pm 3.82^\circ\text{C}$ en lluvias hasta $19.36 \pm 2.25^\circ\text{C}$ en época seca, con un rango de T_c que varió desde 10.5°C hasta 25.4°C , diferenciándose de la otra especie andina tropical conocida del género, *A. crassicaudatus* (Paternina Cruz, 2016) cuya T_c promedio en campo fue de 20.48°C en todas las épocas en que se estudió pero para el periodo crepuscular en que fueron registradas. A pesar de que ambas especies tienen una distribución altitudinal extrema con respecto a otras serpientes nocturnas tropicales, *A. crassicaudatus* se distribuye en una elevación mayor que la de *A. marthae*, lo cual podría hacer que tuviera un promedio menor que *A. marthae*. Sin embargo, como no se estudió toda la variación diaria de T_c de *A. crassicaudatus*, eso limita la variación observada de

sus temperaturas, y por ende su promedio. Los promedios de T_c de *A. marthae* fueron menores a los de algunas serpientes nocturnas de zonas templadas como *Elaphe obsoleta*, especie con T_c también variables según la estación desde 5.6°C hasta 25.4°C (Blouin-Demers y Weatherhead, 2001), *Nerodia sipedon* y *Hoplocephalus stephensii* con T_c medias de 24°C (Brown y Weatherhead, 2000; Fitzgerald et al., 2003).

Se observó mayor relación de la temperatura corporal de *A. marthae* con la temperatura del sustrato en la época de lluvias y durante las noches, comportándose la especie de forma más termoconformista y tigmoterma cuando está menos disponible la radiación solar, ya que en esos momentos solo pueden aprovechar el calor almacenado en el sustrato. Se sabe que en zonas abiertas de alta montaña el suelo recibe mayor radiación solar y se calienta más rápidamente cuando está expuesto al sol que el aire (Lara-Reséndiz, 2014), almacenando más calor, que las serpientes aprovechan cuando menos disponible está la radiación solar, como en la noche o en época de lluvias. Dados estos resultados de variación térmica entre épocas observada en *A. marthae*, se sugiere que esta posee un comportamiento euritermo, caracterizado por tolerar un amplio rango de temperaturas. Sin embargo, se sugiere evaluar adicionalmente la temperatura de preferencia (T_p) de la especie para poder hacer más estudios comparativos con otras serpientes y poder definir con mayor certeza si presenta o no plasticidad térmica.

5.7 Efecto del tamaño corporal

En *A. marthae* existe dimorfismo sexual por tamaño corporal, siendo las hembras más grandes que los machos (Gualdrón-Durán et al., 2019; Meneses-Pelayo y Passos, 2019), por lo cual se esperaría que la relación entre T_c y longitud corporal sea distinta entre sexos. El análisis del efecto

de la longitud de la serpiente en su temperatura corporal reveló que los machos mostraban una relación inversa entre su T_c y su longitud, es decir, a mayor longitud presentan significativamente menor temperatura corporal, mientras que en las hembras el tamaño corporal no influye en la temperatura corporal (Figura 11). No obstante, al analizar esta relación de acuerdo con la época estudiada, se encontró que esa relación inversa de los machos no se observó en ninguna de las épocas, mientras que las hembras presentaron una relación inversa entre la T_c y la longitud en la época seca (Figura 12).

La relación entre LRC y T_c de los sexos encontrada al incluir el efecto de las épocas, coincidió con los patrones encontrados para algunos colúbridos tropicales de África (Luiselli y Akani, 2002). A pesar de esta similitud, cabe especificar que a diferencia de *A. marthae*, las serpientes hembra de dicho estudio tenían la capacidad de termorregular cuando estaban grávidas, habiendo muestreado hembras en este estado principalmente durante la época seca local. El estado reproductivo de las hembras del presente estudio no se tuvo en cuenta para los análisis, sin embargo se sabe que habían hembras grávidas entre las estudiadas (Gualdrón-Durán et al., 2019), en cuyo trabajo se observó a aproximadamente la mitad de las hembras adultas en estados reproductivos a lo largo del año (de 41 hembras, 19% en vitelogénesis II y 2 hembras con huevos). Al no variar la proporción de hembras reproductivas y no reproductivas entre épocas, su estado reproductivo no se puede asociar a alguna época y a sus temperaturas. No obstante, Gualdrón-Durán et al. (2019) discutieron que las temperaturas variables de alta montaña podrían afectar a las camadas, haciendo que las hembras ovígeras se refugien en suelos más profundos en los que las temperaturas sean menos variables.

Al incluir el efecto del día y la noche en la relación LRC - T_c de *Atractus marthae*, se encontraron diferencias significativas entre el día y la noche. No obstante, se encontró relación lineal entre la T_c y la longitud únicamente en las temperaturas diurnas de hembras, de nuevo en época seca, dándose la relación inversa de LRC - T_c en las hembras únicamente cuando hay temperaturas altas de sustrato (y de aire) disponibles.

Atractus marthae al ser una especie pequeña posee poca inercia térmica, es decir, sus cuerpos tienen poca capacidad de retener el calor, pero esto también les permite ganar calor con más facilidad. Este efecto se ha visto en diferentes reptiles (Carothers, 1983; Carothers et al., 1997, 1998; Muth, 1977; Porter et al., 1973). Por este efecto, las serpientes más jóvenes (100 – 216 mm) tendrían una inercia térmica menor, permitiéndoles adquirir calor más rápido que las serpientes adultas y aprovechar más las temperaturas de sustrato mayores de la temporada seca. En época seca fue cuando mayor cantidad de hembras juveniles se observó en el día (4 individuos), lo que pudo haber permitido observar la relación inversa entre LRC y T_c en las hembras.

6. Conclusiones

Atractus marthae es una especie termoconformista de forma constante en las épocas estudiadas, estando su temperatura corporal influenciada directamente por las temperaturas de sustrato y ambiental.

Atractus marthae es una especie tigmoterma.

Atractus marthae no presenta diferencias significativas en la T_c entre machos y hembras entre épocas o según el día y la noche.

Atractus marthae presenta una estrategia euriterma caracterizada por soportar un amplio rango de temperaturas corporales, a lo largo del día y del año.

Las temperaturas corporales de estas serpientes estuvieron más relacionadas con la temperatura del sustrato en la noche que en el día. En la noche, *A. marthae* se enfría de manera más lenta al mismo ritmo que el sustrato, mientras que al inicio del día aumenta rápidamente su temperatura corporal con la incidencia de la radiación solar sobre los sustratos.

La relación entre temperaturas corporales y de sustrato de *A. marthae* varió según la época estudiada, teniendo las serpientes temperaturas corporales más altas en época seca que en época de lluvia.

Hubo una relación significativa entre la temperatura corporal y la longitud de *Atractus marthae*. Al analizar esta relación para cada sexo, ésta no fue significativa en los machos, mientras que las hembras, siendo más grandes, presentaron una relación inversa significativa de día en época seca.

7. Recomendación

A futuro se recomienda evaluar la temperatura de preferencia (T_p) junto a más índices de la termorregulación como la calidad térmica del hábitat (d_e), precisión (d_b) y eficiencia (E) de la termorregulación usando modelos experimentales en campo. Esto con el fin de entender de manera más precisa su ecología térmica.

Ya que la temperatura del aire no es una medida directa de la radiación solar recibida por la serpiente, se recomienda hacer experimentos con modelos que simulen a las serpientes en campo, para obtener una medida más precisa de la radiación efectivamente recibida por las serpientes. Así

mismo, se recomienda estudiar el uso y selección de hábitats para dar más contexto a los resultados obtenidos en el presente estudio.

Referencias bibliográficas

- Aguilar, R., & Cruz, F. B. (2010). Refuge Use in a Patagonian Nocturnal Lizard, *Homonota darwini*: The Role of Temperature. *Journal of Herpetology*, 44(2), 236–241. <https://doi.org/10.1670/08-270.1>
- Angilletta, M. J. J., Montgomery, L. G., & Werner, Y. L. (1999). Temperature Preference in Geckos : Diel Variation in Juveniles and Adults. *Herpetologica*, 55(2), 212–222.
- Blouin-Demers, G., & Weatherhead, P. J. . (2001). Thermal Ecology of Black Rat Snakes (*Elaphe obsoleta*) in a Thermally Challenging Environment Author. *Ecological Society of America Stable*, 82(11), 3025–3043.
- Blouin-Demers, G., & Weatherhead, P. J. (2002). An experimental test of the link between foraging, habitat selection and thermoregulation in black rat snakes *Elaphe obsoleta obsoleta*. *Journal of Animal Ecology*, 70(6), 1006–1013. <https://doi.org/10.1046/j.0021-8790.2001.00554.x>
- Brown, G. P., & Weatherhead, P. J. (2000). Thermal ecology and sexual size dimorphism in northern water snakes, *Nerodia sipedon*. *Ecological Monographs*, 70(2), 311–330.
- Carothers, J. H. (1983). Size-related activity patterns in an herbivorous lizard. *Oecologia*, 57(1–2), 103–106. <https://doi.org/10.1007/BF00379567>
- Carothers, J. H., Fox, S. F., Marquet, P. A., & Jaksic, F. M. (1997). Thermal characteristics of ten Andean lizards of the genus *Liolaemus* in central Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 70, 297–309.
- Carothers, J. H., Marquet, P. A., & Jaksic, F. M. (1998). Thermal ecology of a *Liolaemus* lizard assemblage along an Andean altitudinal gradient in Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 71(September 1997), 39–50.

- de Resende, F. C., & Nascimento, L. B. (2015). The Female Reproductive Cycle of the Neotropical Snake *Atractus pantostictus* (Fernandes and Puerto, 1993) from South-eastern Brazil. *Journal of Veterinary Medicine Series C: Anatomia Histologia Embryologia*, 44(3), 225–235. <https://doi.org/10.1111/ahe.12132>
- Dial, B. E. (1978). The Thermal Ecology of Two Sympatric, Nocturnal Coleonyx (Lacertilia: Gekkonidae). *Herpetologica*, 34(2), 194–201.
- Fitzgerald, M., Shine, R., & Lemckert, F. (2003). A reluctant heliotherm: Thermal ecology of the arboreal snake *Hoplocephalus stephensii* (Elapidae) in dense forest. *Journal of Thermal Biology*, 28(6–7), 515–524. [https://doi.org/10.1016/S0306-4565\(03\)00052-4](https://doi.org/10.1016/S0306-4565(03)00052-4)
- Gibbons, J. W., Scott, D. E., Ryan, T. J., Buhlmann, K. A., Tuberville, T. D., Metts, B. S., ... Winne, C. T. (2000). The Global Decline of Reptiles, Déjà Vu Amphibians Reptile species are declining on a global scale. Six significant threats to reptile populations are habitat loss and degradation, introduced invasive species, environmental pollution, disease, unsustainabl. *BioScience*, 50(8), 653–666.
- Giraudó, A. R., & Scrocchi, G. J. (2000). The genus *atractus* (serpentes: Colubridae) in north-eastern Argentina. *Herpetological Journal*, 10(3), 81–90.
- Gualdrón-Durán, L. E., Calvo-Castellanos, M. F., & Ramírez-Pinilla, M. P. (2019). Annual Reproductive Activity and Morphology of the Reproductive System of an Andean Population of *Atractus* (Serpentes, Colubridae). *South American Journal of Herpetology*, 14(1), 58. <https://doi.org/10.2994/sajh-d-16-00054.1>
- Huey, R. B. (1982). Temperature, physiology, and the ecology of reptiles. In C. Gans & F. H. Pough (Eds.), *Biology of the Reptilia vol 12* (pp. 25–91). London: Academic Press.
- Huey, R. B., & Slatkin, M. (1976). Cost and Benefits of Lizard Thermoregulation. *The Quarterly*

Review of Biology, 51(3), 363–384. <https://doi.org/10.1086/409470>

Huey, R. B., & Stevenson, R. D. (1979). Integrating Thermal Physiology and Ecology of Ectotherms:

A Discussion of Approaches. *American Zoologist*, 19(1), 357–366.

Huey, R. B., & Tewksbury, J. J. (2009). Can behavior douse the fire of climate warming?

Proceedings of the National Academy of Sciences, 106(10), 3647 LP – 3648.

Hutchison, V. H., Dowling, H. G., & Vinegar, A. (1966). Thermoregulation in a Brooding Female

Indian Python, *Python molurus bivittatus*. *Science*, 151(3711), 694–695.

<https://doi.org/10.1126/science.151.3711.694>

IDEAM. (2015). Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales de Colombia.

Retrieved from www.ideam.gov.co

Kearney, M., & Predavec, M. (2000). Do nocturnal ectotherms thermoregulate? A study of the

temperate gecko *Christinus marmoratus*. *Ecology*, 81(11), 2984–2996.

<https://doi.org/10.2307/177395>

Lara-Resendiz, R. A., Arenas-Moreno, D. M., & Méndez-De La Cruz, F. R. (2013).

Termorregulación diurna y nocturna de la lagartija *Phyllodactylus bordai* (Gekkota:

Phyllodactylidae) en una región semiárida del centro de México. *Revista Chilena de Historia*

Natural, 86(2), 127–135. <https://doi.org/10.4067/S0716-078X2013000200002>

Lara-Reséndiz, R. A., Larraín-Barrios, B. C., Díaz De La Vega-Pérez, A. H., & Méndez-De La Cruz,

F. R. (2014). Calidad térmica a través de un gradiente altitudinal para una comunidad de

lagartijas en la sierra del Ajusco y el Pedregal de San Ángel, México. *Revista Mexicana de*

Biodiversidad, 85(3), 885–897. <https://doi.org/10.7550/rmb.42249>

López-Alcaide, S., González-Salazar, C., Macip-Ríos, R., & Martínez-Meyer, E. (2017). Using

microhabitat thermal heterogeneity to avoid lethal overheating: an empirical approximation

in reproductive oviparous and viviparous lizards. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 88(3), 683–690. <https://doi.org/10.1016/J.RMB.2017.07.005>

Luiselli, L., & Akani, G. C. (2002). Is thermoregulation really unimportant for tropical reptiles? Comparative study of four sympatric snake species from Africa. *Acta Oecologica*, 23(2), 59–68. [https://doi.org/10.1016/S1146-609X\(02\)01134-7](https://doi.org/10.1016/S1146-609X(02)01134-7)

Méndez-Galeano, M. A., & Calderón-Espinosa, M. L. (2017). Thermoregulation in the Andean lizard *Anolis heterodermus* (Squamata: Dactyloidae) at high elevation in the Eastern Cordillera of Colombia. *Iheringia. Série Zoologia*, 107(0), 1–8. <https://doi.org/10.1590/1678-4766e2017018>

Meneses-Pelayo, E., & Passos, P. (2019). New Polychromatic Species of *Atractus* (Serpentes: Dipsadidae) from the Eastern Portion of the Colombian Andes. *Copeia*, 107(2), 250. <https://doi.org/10.1643/CH-18-163>

Mori, A., & Toda, M. (2018). Body temperature of subtropical snakes at night: How cold is their blood? *Current Herpetology*, 37(2), 151–157. <https://doi.org/10.5358/hsj.37.151>

Muth, A. (1977). Thermoregulatory Postures and Orientation to the Sun: A Mechanistic Evaluation for the Zebra-Tailed Lizard, *Callisaurus draconoides*. *Copeia*, 1977(4), 710. <https://doi.org/10.2307/1443171>

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

Porter, W. P., Mitchell, J. W., Beckman, W. A., & DeWitt, C. B. (1973). Behavioral implications of mechanistic ecology. *Oecologia*, 13(1), 1–54. <https://doi.org/10.1007/bf00379617>

Rice, A. N., Luther Roberts IV, T., & Dorcas, M. E. (2006). Heating and cooling rates of eastern

- diamondback rattlesnakes, *Crotalus adamanteus*. *Journal of Thermal Biology*, 31(6), 501–505. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2006.05.003>
- Rock, J., & Cree, A. (2008). Extreme variation in body temperature in a nocturnal thigmothermic lizard. *Herpetological Journal*, 18(2), 69–76.
- RStudio Team. (2016). *RStudio: Integrated Development for R*. Boston, MA: RStudio, Inc.
- Shine, R. (2005). Life-History Evolution in Reptiles. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 36(1), 23–46. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.36.102003.152631>
- Sinervo, B., Méndez-de-la-Cruz, F., Miles, D. B., Heulin, B., Bastiaans, E., Villagrán-Santa Cruz, M., ... Sites, J. W. (2010). Erosion of Lizard Diversity by Climate Change and Altered Thermal Niches. *Science*, 328(5980), 894 LP – 899.
- StatSoft, I. (2004). *STATISTICA (data analysis software system)*.
- Stevenson, R. D. (1985). The Relative Importance of Behavioral and Physiological Adjustments Controlling Body Temperature in Terrestrial Ectotherms. *The American Naturalist*, 126(3), 362–386.
- Tattersall, G. J., Leite, C. A. C., Sanders, C. E., Cadena, V., Andrade, D. V., Abe, A. S., & Milsom, W. K. (2016). Seasonal reproductive endothermy in tegu lizards. *Science Advances*, 2(1), 1–8. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1500951>
- Tewksbury, J. J., Huey, R. B., & Deutsch, C. A. (2008). Putting the Heat on Tropical Animals. *Science*, 320(5881), 1296 LP – 1297.
- Valdecantos, S., Martínez, V., Lobo, F., & Cruz, F. B. (2013). Thermal biology of *Liolaemus* lizards from the high Andes: Being efficient despite adversity. *Journal of Thermal Biology*, 38(3), 126–134. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2012.12.002>
- Webb, J. K., Pringle, R. M., & Shine, R. (2004). How Do Nocturnal Snakes Select Diurnal Retreat

Sites? *Copeia*, 2004(4), 919–925. <https://doi.org/10.1643/ch-04-039r1>

Webb, J. K., & Shine, R. (1998). Thermoregulation by a nocturnal elapid snake (*Hoplocephalus bungaroides*) in Southeastern Australia. *Physiological Zoology*, 71(6), 680–692. <https://doi.org/10.1086/515979>

Woolrich-Piña, G., Lemos-Espinal, J., Oliver-López, L., & Calderón Méndez, M. (2006). Ecología térmica de una población de la lagartija *Sceloporus grammicus* (Iguanidae: Phrynosomatinae) que ocurre en la zona Centro-Oriente de la Ciudad de México. *Acta Zoológica Mexicana*, 22(2), 137–150.

Zanella, N., & D'Agostini, F. (2018). Ecology of the snake *Atractus paraguayensis* (Dipsadidae) in southern Brazil. *Zoologia*, 35, 1–6. <https://doi.org/10.3897/zoologia.35.e12487>